



БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ФАКУЛЬТЕТ
МГУ ИМЕНИ
М.В. ЛОМОНОСОВА

teach-in
ЛЕКЦИИ УЧЕНЫХ МГУ

МОЗГ: КАК ОН УСТРОЕН И РАБОТАЕТ

ДУБЫНИН
ВЯЧЕСЛАВ АЛЬБЕРТОВИЧ

БИОФАК МГУ

КОНСПЕКТ ПОДГОТОВЛЕН
СТУДЕНТАМИ, НЕ ПРОХОДИЛ
ПРОФ. РЕДАКТУРУ И МОЖЕТ
СОДЕРЖАТЬ ОШИБКИ.
СЛЕДИТЕ ЗА ОБНОВЛЕНИЯМИ
НА [VK.COM/TEACHINMSU](https://vk.com/teachinmsu).

ЕСЛИ ВЫ ОБНАРУЖИЛИ
ОШИБКИ ИЛИ ОПЕЧАТКИ,
ТО СООБЩИТЕ ОБ ЭТОМ,
НАПИСАВ СООБЩЕСТВУ
[VK.COM/TEACHINMSU](https://vk.com/teachinmsu).



БЛАГОДАРИМ ЗА ПОДГОТОВКУ КОНСПЕКТА
СТУДЕНТКУ ФИЛОСОФСКОГО ФАКУЛЬТЕТА МГУ
ТУМАНОВУ ДАРЬЮ ПЕТРОВНУ



Оглавление

Лекция 1. Нейроцитология и онтогенез ЦНС	5
Этапы развития нейроцитологии	5
Свойства и классификации нейронов.....	9
Нейроглия.....	12
Онтогенез мозга человека.....	17
Лекция 2. Спинной мозг. Черепные нервы	22
Желудочки мозга	22
Спинной мозг	24
Проводящие пути спинного мозга	33
Черепные нервы.....	36
Лекция 3. Стволовые структуры головного мозга	39
Ствол головного мозга: древние, жизненно важные функции	39
Ядра продолговатого мозга и моста	42
Средний мозг.....	45
Промежуточный мозг.....	48
Лекция 4. Конечный мозг (большие полушария) и мозжечок	57
Проводящие пути и базальные ганглии	57
Кора больших полушарий	59
Мозжечок.....	70
Лекция 5. Обучение и память	74
Формирование условной приобретенной реакции.....	74
Ассоциативное обучение	81
Типы неассоциативного обучения: суммация и долговременная потенция	84
Суммация.....	86
Долговременная потенция	89
Гиппокамп	91
Лекция 6. Обучение и память. Часть 2	94
Механизмы работы гиппокампа.....	94
Механизмы функционирования кратковременной и долговременной памяти	99
Импринтинг.....	101
Механизмы ассоциативного обучения	104
Условное торможение	109

Лекция 7. Мозг и сон	114
Роль и показатели сна и бодрствования	114
Супрахиазменные ядра - биологические часы	117
Медленноволновой сон и парадоксальный или REM-сон	122
Механизмы системы сна и бодрствования	129
Лекция 8. Мозг: мышление и принятие решений	132
Механизмы работы ассоциативной теменной коры	132
Формирование речевых центров	135
Механизмы работы ассоциативной лобной коры	142
Механизмы работы поясной извилины	146
Лекция 9. Восприятие искусства	150
Нейродетерминанты эстетики	150
Биологические потребности	152
Принципы работы сенсорных систем	155
Фактор новизны	160
Работа зеркальных нейронов	162
Лекция 10. Мозг и одаренность	166
Врожденный компонент одаренности	166
Уровень обмен веществ	170
Эндокринная сфера и одаренность	171
Центральная нервная система и одаренность	173
Поведенческий уровень	175
Биологические основы иных предпосылок одаренности	177

Лекция 1. Нейроцитология и онтогенез ЦНС

Этапы развития нейроцитологии

В цикле лекций "Мозг: как он устроен и работает" первые четыре лекции будут посвящены функциональной анатомии мозга, далее будут рассмотрены различные функции нервной системы человека. В курсе большое внимание уделяется процессам обучения, формирования памяти, высшим функциям мозга, таким как принятие решений, мы поговорим и об одаренности, и о том, как мозг воспринимает искусство. Первая лекция посвящена тому, как мозг устроен на уровне отдельных нервных клеток, как он развивается в ходе онтогенеза. На рис 1.1. показаны последовательные стадии эмбрионального развития мозга от нервной трубки, через 3 и 5 стадию мозговых пузырей к той анатомии мозга, которая нам привычна и знакома.

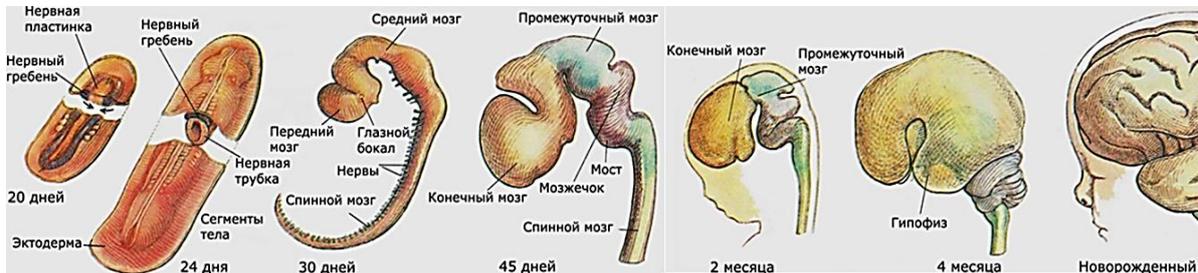


Рис. 1.1. Стадии развития головного мозга человека

Нервные клетки Пуркинье в нервных тканях были открыты выдающимся чешским ученым **Яном Эвангелиста Пуркинье** первыми, с этого открытия началась область нейронауки, которая называется нейроцитология. Нервные клетки обладают характерными особенностями строения: большое количество отростков, в центре клетки расположено тело (сома), в котором находится ядро и такие базовые органоиды, как рибосомы, то есть синтез белка происходит в соме нервной клетки. Важнейшая функция нейрона - это восприятие и проведение информации. Для того, чтобы это можно было реализовать, нервная клетка обладает большим количеством отростков, которые делятся на два типа: дендриты и аксоны. Типичный нейрон обладает несколькими дендритами и одним аксоном. Дендритов может быть разное количество, [

q помимо числа есть и другие значимые отличия, главным из которых является функциональное - дендриты воспринимают информацию и передают её к телу нервной клетки (на рис. 1.2. стрелками показано, как идут информационные потоки). На теле нейрона информация собирается и сводится вместе, сопоставляются возбуждающие и тормозные сигналы, далее принимается решение о запуске реакции. Если такое решение принято, то возникает сигнал, который "бежит" по аксону и уходит к другим клеткам. Таким образом, дендриты - это отростки нервной клетки, которые находятся на входе, аксоны - на выходе, центральным "процессором" является само тело нервной клетки. Область отхождения аксона называется аксонный холмик (бугорок аксона).

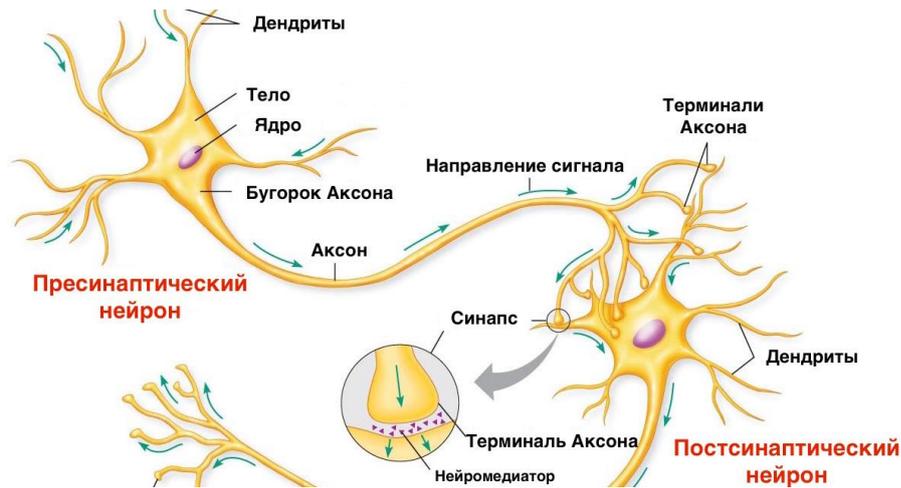


Рис. 1.2. Элемент нейронной сети

На рисунке изображен элемент нейронной сети: сверху находится нервная клетка, ниже - другие нервные клетки, являющиеся приемниками сигнала - мишенями, к которым верхняя клетка направляет аксон, способный ветвиться и устанавливать контакты с другими клетками (мышечными, внутренних органов или нервными). Контакты между нейронами и следующей клеткой называются синапсы (греч. - соединение). Пока мы остаемся в пределах одной нервной клетки - информация передается в форме коротких электрических импульсов, которые называются потенциалы действия, когда мы переходим в область синапса, то передача сигнала на следующую клетку, как правило, реализуется химическим путем с помощью особых веществ - нейромедиаторов. О том, как нейрон передает сигнал по своей мембране, как устроены и работают синапсы, какие основные нейромедиаторы в нервной системе передают сигналы - можно познакомиться в курсе лекций "Химия мозга". Нас интересуют не только нервные клетки, но и **вспомогательные глиальные клетки**, которые обеспечивают адекватные условия для работы нейронов. Одна из групп глиальных клеток - «Шванновские клетки», формирующие вокруг аксона оболочку, позволяющую ускорить проведение сигнала.

Нейроцитология началась с рисунка **Я.Е. Пуркинье** (1787 - 1869), который был сделан в 1836 году, когда ученый рассматривал срез коры мозжечка. До работ Я.Е. Пуркинье были сомнения в том, состоит ли мозг из нервных клеток, потому что к этому моменту было доказано, что все ткани живых организмов (в том числе человека) имеют клеточное строение. Мозг - настолько мягкая субстанция, что когда исследователи пытались приготовить препараты-срезы, то вся внутренняя структура деформировалась, а клетки в явной форме не были видны. Я.Е. Пуркинье удалось зафиксировать нервную ткань химическим способом - уплотнить её таким образом, что при срезе проявились клеточные структуры, в которых видны крупные клетки с очевидными ядрами, а ниже - большое количество нервных клеток. Сейчас известно, что это - два слоя коры мозжечка: гранулярный и ганглионарный, в котором находятся очень крупные тела клеток Пуркинье. Методы фиксации не позволили ученому увидеть

все дендритное дерево клетки Пуркинье, которая обладает потрясающим ветвлением: от её тела начинаются 2 - 3 очень крупных дендрита, которые образуют значительное количество мелких отростков. На синапсах, которые приходят на дендриты клеток Пуркинье, хранится двигательная память человека. Ученый обнаружил основание дендритов, и стало понятно, что мозг тоже состоит из клеток. Внесший существенный вклад в мировую физиологическую и анатомическую науку Я.Е. Пуркинье в Чехии является национальным героем. Известны волокна Паркинье в сердце и ряд других структур, которые ученый описал первым. Рассматривая клетку Пуркинье в качестве примера, мы видим большое дендритное дерево, тело и аксон, который уходит к ядрам мозжечка. Отметим, что дендриты данной клетки расположены на одной плоскости. Современная окраска клеток Пуркинье демонстрирует как плотно они расположены в ганглионарном слое, как их дендритное дерево уходит в молекулярный слой коры мозжечка, образуя контакты с параллельными волокнами.

В течение XIX века нейрцитология развивалась, постепенно появлялись все более тонкие и избирательные методы окраски нервных клеток. Отметим несколько ученых, с которыми связаны основы нейрцитологии и базовые открытия. Они не только обнаружили что-то первыми, но и придумали метод. В науке очень важным является способность первым придумать способ сделать нечто, способность увидеть какую-то структуру. Имена таких ученых - золотой фонд науки:

- великий итальянский цитолог **Камилло Гольджи** (1843 - 1926) - придумал способ окрашивать мембранные структуры, в частности нервные клетки. Именем ученого назван **комплекс Гольджи** - очень важная внутриклеточная структура. Для окраски нейронов по Гольджи сначала используется бихромат калия, дающий оранжевый фон, а потом нитрат серебра. В итоге появляется бихромат серебра, который окрашивает нервные клетки, включая тончайшие ветвления дендритов. На фоне некой ткани появляются нейроны, можно увидеть тело нейрона, рассмотреть дендриты, аксон, то есть окраска по Гольджи позволила увидеть детальную организацию нервных клеток. Это было прорывом, многие ученые стали использовать данный метод для своих работ.
- испанский цитолог **Сантьяго Рамон-и-Кахал** (1852 - 1934) - достиг значительных успехов в данной области. В детстве ученый хотел стать художником, но в итоге стал изучать ткани живых организмов и потрясаяще их рисовать. К. Гольджи и С. Рамон-и-Кахал в 1906 году получили одну из первых Нобелевских премий за изучение тонкой структуры нервной системы. С. Рамону-и-Кахалу принадлежит рисунок клетки Пуркинье, ученому удалось даже рассмотреть как дендритам клетки подходят другие нервные волокна и формируют контакты-синапсы. На грани XIX и XX веков уже появилось понятие "синапс", но было неизвестно, как он работает. Велась мощная дискуссия о том, каким образом передается сигнал в синапсе - электрическим или химическим. В итоге было определено, что в первую очередь химическим, именно этой точки зрения придерживался и С. Рамон-и-Кахал.

- немецкий невропатолог **Франц Ниссль** (1860 - 1919) - метод окраски ученого позволяет увидеть кислые компоненты клетки - рибонуклеопротеиды (нуклеиновые кислоты, объединенные с теми или иными белками, например, с гистонами). Хорошо окрашивается рибонуклеиновая кислота и скопление рибосом. Необходимо отметить, что в нервных клетках очень много рибосом, потому что нейроны реализуют очень активный обмен веществ. Для того, чтобы проводить информацию и передавать её дальше, нейрону необходимо большое количество белковых молекул. Белки синтезируются именно на рибосомах, соответственно, они в большом количестве расположены на каналах эндоплазматической сети, что является характерным свойством нервных клеток. При окраске по Нисслю использовалась метиленовая синь и становились видны скопления рибосом, они были названы "тигроид" или "вещество Ниссля". Только в середине XX века стало понятно, что это именно рибосомальные комплексы. С помощью данного метода можно увидеть тела нервных клеток, где много рибосом, а также ядра вспомогательных глиальных клеток. Наличие выраженного тигроида - характерное свойство нейронов, в нервной ткани отмечается, что тигроид для глиальных клеток гораздо менее характерен и не столь ярко выражен.

Один из самых современных способов гистологического анализа нервной ткани - это использование метода Brainbow, когда с помощью зеленого флуоресцирующего протеина можно маркировать клетки центральной нервной системы, видеть их свечение и отличать одну клетку от другой.

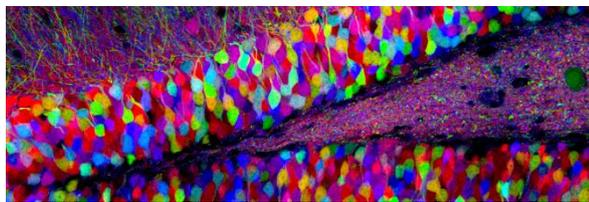


Рис. 1.3. Зубчатая извилина в гиппокампе мыши, окрашенная методом Brainbow

Метод позволяет создавать случайные мутации зеленого флуоресцирующего белка, в результате возникает около 100 вариантов окраски отдельных клеток. Каждое цветное пятно - это тело клетки, также видны отростки клеток, формирующие очень сложное и впечатляющее сплетение. Выделенный из медузы *Aequorea victoria* белок (GFP) стал основой значительного количества цитологических методов, за его открытие и применение в 2008 году была присуждена Нобелевская премия по химии.

Если заглянуть в цитоплазму, то можно увидеть, что нейрон имеет достаточно типичное внутреннее строение: ядро, внутри которого находится ДНК; через крупные поры ядра выходят молекулы РНК, которые для того, чтобы запустить синтез белка, далее идут к рибосомам; каналы эндоплазматической сети; аппарат Гольджи, который может отпочковывать везикулы (пузырьки с нейромедиаторами); митохондрии - органоиды, производящие энергию АТФ. Идет распад глюкозы, окисление, в итоге

возникает аденозинтрифосфорная кислота, которая используется для запуска различных внутриклеточных процессов, в основном реализуемых белковыми молекулами (синтез и транспорт различных веществ). На схеме строения нервной клетки показаны: дендрит и имеющие характерное слоистое строение миелиновые оболочки вокруг аксона, образованные глиальными шванновскими клетками; большое количество синапсов-контактов - отростков других нервных клеток, которые подходят к дендритам нейрона, его телу и формируют конструкции для передачи сигнала.

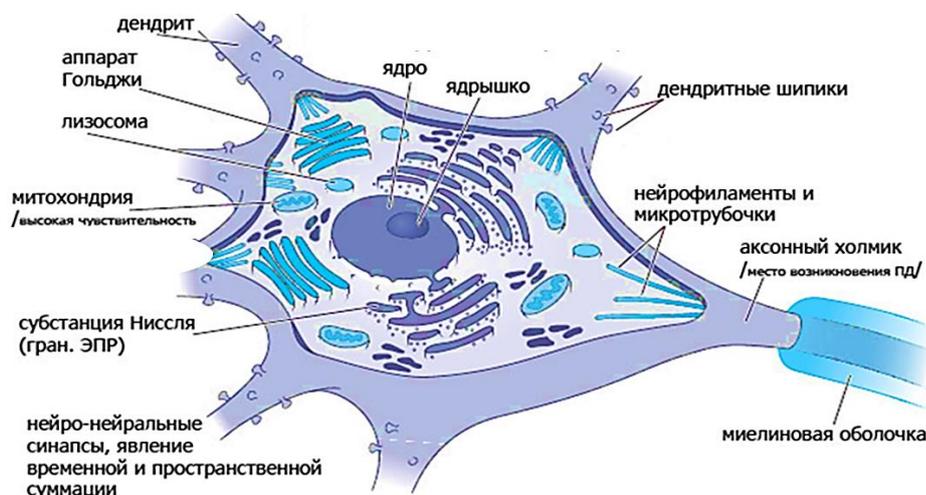


Рис. 1.4. Строение нервной клетки

По нейрону информация передается в виде коротких электрических импульсов - потенциалов действия, которые по сути являются "двоичным кодом" нейрона, с помощью которого описывается и кодируется информация в мозге человека. Все наши мысли, чувства и будущие движения - это электрические импульсы. Информация между нейронами передается в химической форме за счет выделения нейромедиатора. Когда электрический импульс доходит до окончания аксона, то лопаются везикулы, молекулы нейромедиатора действуют на мембрану клетки-мишени и могут запустить там импульсы, которые побегут дальше. Некая информация будет далее передаваться по нейросети, запоминаться, запускать реакции и т.д.

Свойства и классификации нейронов

Свойства типичной нервной клетки:

1. Один аксон, несколько дендритов.
2. Дендрит обычно короче аксона, его длина оценивается в несколько миллиметров (в среднем - 0,5 - 1 мм). Аксоны имеют длину в несколько сантиметров, иногда в несколько десятков сантиметров, например, аксон двигательной нервной клетки (мотонейрона), расположенной в спинном мозге, способен дотягиваться до мышцы ноги или руки, достигая 1 метра и более.

3. Если рассматривать отхождение дендрита от тела нейрона и дальнейшие параметры его нервной ткани, то можно отметить, что чем дальше он отходит, тем становится тоньше. Дендрит очень обильно ветвится, как правило, под острым углом, поэтому термин "**дендритное дерево**" является очень точным: также, как ветки дерева становятся все более тонкими по мере удаления от ствола, веточки дендритов становятся все более тонкими по мере удаления от тела нейрона. В результате обильного ветвления дендрита возникает антенна для сбора нервных сигналов, которая порой способна обеспечивать функционирование сотен и тысяч синапсов. Аксон, отходя от тела нейрона, обычно сохраняет стабильный диаметр, который может иметь разную величину (в основном - 0,5 - 1,5 мкм). Тело нейрона у самых небольших нервных клеток - 5 мкм в диаметре, самые крупные нервные клетки могут достигать размера в 100 мкм, например, пирамидные нейроны коры больших полушарий, клетки Пуркиньи (60 - 70 мкм). Если аксон ветвится, то его ветки тоже имеют стабильный диаметр, как правило, они более тонкие и называются **коллатерали**. Для аксона характерно ветвление под прямым углом, коллатераль по сути позволяет скопировать нервный сигнал и передать его не одному адресату, а нескольким. Довольно часто можно увидеть, что окончание аксона ветвится, образуя большое количество синапсов. Это характерно для мотонейронов, в этом случае одна двигательная нервная клетка контролирует большое количество мышечных клеток. Порой по ходу аксона могут возникать расширения (варикозы), которые тоже способны функционировать как пресинаптическое окончание.
4. Дендриты, как правило, если речь идет о ЦНС, не имеют миелиновой оболочки из вспомогательных глиальных клеток. Аксоны часто окружены миелиновой оболочкой.
5. Дендриты могут содержать вещество Ниссля, некоторое количество рибосом может быть расположено в основании дендритов. Аксоны не имеют тигроида.
6. Порой для дендритов характерны мембранные выросты (шипики), которые являются характерной структурной особенностью дендритов, например, коры больших полушарий. Они работают как принимающая часть синапса (постсинаптическая область в составе синапса, подошедший аксон называют пресинаптическим окончанием), значительно увеличивая постсинаптическую поверхность дендрита и позволяя сформировать большее количество синапсов. Чем их больше, тем больше информационных потоков принимает нейрон, соответственно, он способен участвовать в большем количестве сложных интегративных процессов.

Классификация нейронов по количеству отростков. Нервная система очень разнообразна, наиболее экзотические варианты нейронов (2,3) можно увидеть в составе периферической нервной системы, сенсорных блоков мозга, спинномозговых ганглиях (3):

1. **Мультиполярный нейрон** обладает одним аксоном и несколькими дендритами.
2. **Биполярный нейрон** - один дендрит, который может быть покрыт миелиновой оболочкой, и один аксон.
3. **Псевдоуниполярный нейрон** обеспечивает болевую чувствительность, чувствительность к прикосновениям, имеет один отросток (по происхождению являющийся аксоном), ветвящийся на две части, одна из которых выполняет функции дендрита - принимающая часть нейрона (воспринимает прикосновение к коже), вторая - функции аксона, передающая часть нейрона (направляется в ЦНС). Оба отростка закрыты миелиновой оболочкой.

Классификация нейронов по функциям. Для того, чтобы нервная система работала, необходимы: вход, выход и звенья, которые объединяют входные сигналы и ту реакцию, которую будет запускать нейронная сеть.

- **нейроны на входе - сенсорные** (чувствительные, афферентные), сенсорный нейрон является униполярным;
- объединяющие элементы называют **вставочные нейроны** (промежуточные, интернейроны), они являются преобладающими в сложной нервной системе;
- **нейроны на выходе - исполнительные** (эфферентные), делятся на управляющие мышцами мотонейроны и управляющие внутренними органами вегетативные нейроны. Диаметр сосудов, частота сердечных сокращений, работа различных желез - подчиняются вегетативной нервной системе, аксон эфферентного мотонейрона образует синапсы с несколькими мышечными клетками, каждая из которых получает только один синапс.

На рис. 1.5. показана нейросеть, которая состоит из пяти нейронов: аксон сенсорного нейрона на входе контактирует с двумя вставочными нейронами, которые образуют небольшую сеть, передавая сигнал друг другу, например, за цикливая его.

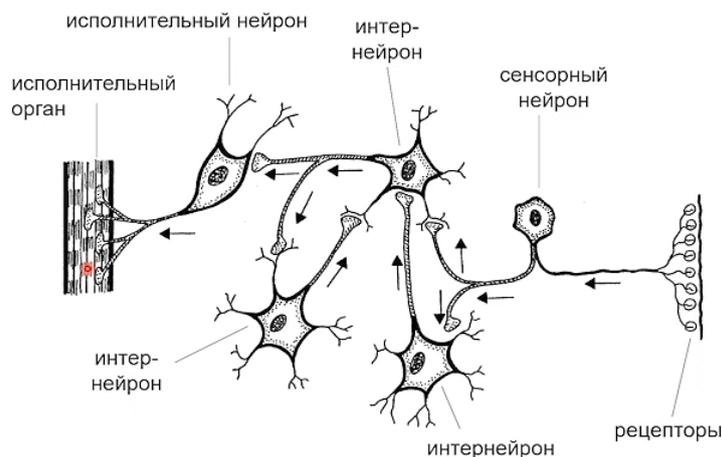


Рис. 1.5. Нейросеть, состоящая из разных по функциям нейронов

В итоге один из отростков вставочного нейрона дотягивается до исполнительного нейрона (например, мотонейрона), аксон которого образует нервно-

мышечные синапсы. Когда по такой сети движется информация, то по нейрону она движется в виде электрического импульса, в синапсах - за счет выделения нейромедиаторов (в мышечных синапсах - это ацетилхолин, в центральных, как правило, глутаминовая кислота).

Классификация нейронов по форме тела: веретеновидный нейрон, звездчатый нейрон, пирамидный нейрон, клетка Пуркинье

Для того, чтобы получить более детализированное изображение нейрона, необходима не только световая, но и электронная микроскопия, которая порой позволяет создать последовательные срезы нервной клетки и в объеме реконструировать особенности её ветвления.

Нейроглия

Кроме нервных клеток мозговая ткань состоит из глиальных или нейроглиальных клеток (греч. *glia* - клей), которые в середине XIX века открыл выдающийся цитолог **Рудольф Вирхов**. Термин "нейроглия" ввел **К. Гольджи**. Данные клетки "склеивают" нейроны между собой, формируя единую нервную ткань. Все промежутки между нейронами заполнены вспомогательными нервными клетками, роль которых тоже очень важна. В зонах мозга разное соотношение между глиальными и нервными клетками: 1:1 - в новой коре, чем более древняя структура, тем больше глиальных клеток приходится на один нейрон - до 10:1 внутри продолговатого мозга. Глиальные клетки служат "упаковкой" для нейронов, нежно и бережно поддерживают плетение аксонов, дендритов, синаптические контакты; выполняют электроизолирующие функции - электрически разделяют нейроны друг от друга; выполняют функцию контроля движения химических веществ из сосудов в нервную ткань. Например, они плотно присоединены к капилляру, именно от них зависит, какие молекулы из кровотока попадут к нейронам. Глиальные клетки образуют гематоэнцефалический барьер. Внутри глии выделяют 4 типа клеток, имеющих свои функции:

- два основных - **астроциты** (механическая упаковка и гематоэнцефалический барьер) и **олигодендроциты** (миелиновые оболочки, электрическая изоляция);
- **эпендимоциты** и **микроглия**.

Провести сравнение глиальной клетки и нейрона порой осуществить не так просто, особенно в случаях астроцитов. Глиальные клетки не образуют синапсы и не передают сигнал электрически, то есть **однозначное отличие состоит в функции** - информацию передают только нейроны, глиальные клетки - мягкие, они помогают нейронам функционировать.

Морфологические отличия: в глиальных клетках менее выражен тигроид (вещество Ниссля); как правило, глиоциты по размеру в 3 - 4 раза меньше, чем нейроны. Отростки глиальных клеток отличаются от отростков нейронов по

параметрам: в случае астроцитов они ветвятся на большое количество веточек, в случае нейронов - ветвление идет дихотомически, у олигодендроцитов очень характерные отростки, участвующие в образовании миелиновых оболочек. В норме **подавляющее большинство нейронов не делится после окончания периода эмбриогенеза**, что является очень важным и правильным, потому что по ходу существования нейрон формирует контакты с другими нервными клетками, далее за счет процессов обучения синапсы позволяют организовать движение вполне конкретных информационных потоков через конкретный нейрон. Если бы нейрон делился, то эти каналы для передачи информации нарушались бы. Сама логика работы нейросетей отрицает возможность деления нервных клеток, на которых уже записана какая-то информация, но существует два исключения: гиппокамп и обонятельные центры мозга человека. **Глиальные клетки сохраняют способность к делению в течение всей жизни организма.** Одним из признаков старения мозга является уменьшение интенсивности деления глиальных клеток. Существуют работы, которые говорят о том, что пул глиальных клеток-предшественниц достаточно ограничен, что может быть одним из ограничений продолжительности жизни человека.

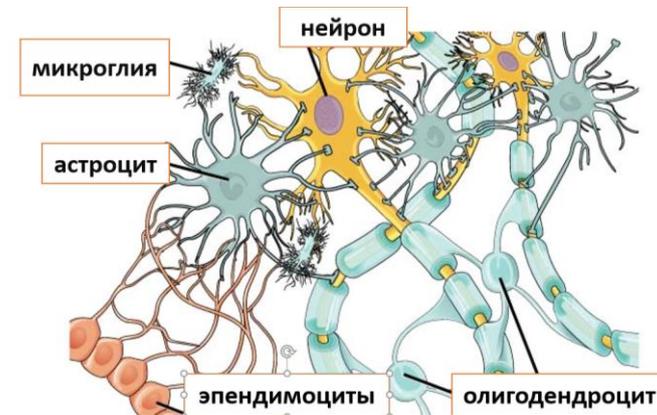


Рис. 1.6. Взаимосвязь нейронов и нейроглии

Три из четырех типов глиальных клеток - астроциты, олигодендроциты и эпендимоциты развиваются из нейроэктодермы (покровной ткани), рассмотрим как это происходит, как формируется первичная нервная трубка и базовые структуры ЦНС человека. Микроглия имеет соединительно-тканное происхождение, то есть её клетки – это тканевые макрофаги (фагоциты), которые в ходе эмбриогенеза проникают в её ДНК и остаются там. Способным нарушить многие процессы обычным фагоцитам вход в нервную ткань запрещен, функцию достаточно жесткой границы выполняет гематоэнцефалический барьер. Микроглия - очень небольшие фагоциты, которые аккуратно движутся между нервными клетками и выполняют примерно те же функции, что и обычный фагоцит, то есть борются с антигенами, бактериями, вирусами (если они проникают в мозг), поглощают чужеродные молекулы и погибшие нервные клетки, а также выполняют некие другие функции. По происхождению это мезодермальные клетки, все остальные клетки - эктодермальные. Олигодендроцитам на уровне

периферической нервной системы соответствуют шванновские клетки (леммоциты), астроцитам - клетки-сателлиты в нервных ганглиях)небольших скоплениях нервных клеток вне ЦНС). Основная масса нейронов сосредоточена в головном или спинном мозге, но кое-где есть небольшие дополнительные мозги - спинномозговые ганглии или вегетативные ганглии, где есть отдельные нервные клетки. На рисунке 1.6. показана нервная ткань и все основные типы глиальных клеток: астроциты участвуют в образовании гематоэнцефалического барьера, олигодендроциты образуют электроизолирующие оболочки вокруг аксонов, микроглия с отростками контролируют состояние, в частности, нейронов и работу синапсов, эпендимоциты формируют поверхность нервной ткани и непосредственно контактируют с ликвором (мозговой жидкостью).

Микроглия. Два главных типа глиальных клеток - это олигодендроциты и астроциты, хотя сейчас все больше и больше говорят о микроглии, например, по поводу ситуаций, связанных с нейровоспалением, когда микроглиальные клетки являются передатчиками дополнительных сигналов нервной системы, которые поступают через цитокины. Само название "микроглия" говорит о том, что это самые небольшие глиальные клетки, которые в обычном состоянии имеют множество тонких и ветвистых отростков. Эти клетки являются специфическими фагоцитами (тканевыми макрофагами) нервной системы, они активируются и начинают выполнять фагоцитирующую функцию при травмах, воспалениях, при этом резко увеличиваются в размерах и начинают делиться (в отличие от простых макрофагов сохраняя способность к делению). Далее клетки устремляются в очаг поражения, как и обычные макрофаги в других частях организма. Здесь микроглиоциты устраняют чужеродные объекты путем фагоцитоза, но в нервной системе, где не происходит ничего особенного, нет травмы или воспаления, они выполняют, в частности, контроль за активностью синапсов. Существует много работ, которые показывают, что в функционирующей нервной ткани отростки глиальных клеток подходят к синапсам и "слушают" его активность. Если синапс не передает сигналы с достаточной интенсивностью, то микроглиальная клетка может послать сигнал на разрыв синапса. С помощью такого прунинга ("подрезки") нейросети оптимизируются.

Эпендимоциты образуют одинарный слой клеток, выстилающий полости нервной системы - четыре желудочка головного мозга, спинномозговой канал и каналы, которые соединяют желудочки, например, мозговой водопровод внутри среднего мозга. На ранних стадиях развития эти клетки обладают ресничками, участвующими в движении ликвора (мозговой жидкости), позже они исчезают в крупных конструкциях, сохраняясь лишь в некоторых участках (например, в мозговом водопроводе). Эпендимоциты активно участвуют в обмене веществами между мозгом и кровью, особенно между кровью и ликвором.

Астроциты расположены во всех отделах нервной системы, это самые крупные и многочисленные из глиальных клеток. Функции астроцитов:

- **механическая упаковка нервных тканей** - если уронить ноутбук, то его центральному процессору это вряд ли понравится, мозг человека неплохо защищен от механических сотрясений. За механическую устойчивость нервной ткани необходимо благодарить именно астроциты, которые бережно, но надежно поддерживают тончайшее плетение аксонов и дендритов, что позволяет нейросети нормально работать даже при серьезных механических сотрясениях.
- **разграничительная, транспортная и барьерная функция** (создание гематоэнцефалического барьера (ГЭБ) между кровью и мозгом) - отростки астроцита охватывают капилляры, закрывая всю поверхность, очень надежно контактируют с отростками нейронов, в итоге через них идет транспорт многих веществ. Благодаря существованию ГЭБ, молекулы, которые плавают в крови, не проходят в нервную ткань, что очень правильно, поскольку в крови может находиться самое неожиданное вещество. Если бы оно в большом количестве проходило в мозг, то работа нейронов нарушалась бы. Есть молекулы, выполняющие в мозге очень важные и специфические функции и одновременно являющиеся обычными компонентами пищи, например, глутаминовая кислота (глутамат) - главный возбуждающий нейромедиатор, который одновременно является самой распространенной пищевой аминокислотой. Если бы не работал ГЭБ, то любая съеденная человеком белковая пища перевозбудила мозг, что было бы функционально совершенно неверно, поэтому ГЭБ так важен, а его нарушения в результате травм или воспалительных процессов очень бесполезны для функционирования мозга.
- **опорная функция**, сходная с функцией соединительной ткани - проявляется в эмбриогенезе, именно астроциты являются теми направляющими элементами, вдоль которых идет движение нейронов.
- **защитная (репаративная) функция** - восстановление нервной ткани при травмах. Астроциты образуют рубец, частично способны к фагоцитозу и участвуют при процессах воспаления в выработке цитокинов (в этом случае они работают вместе с микроглией).
- **метаболическая функция в пределах нервной ткани** - между глиальными клетками внутри нервной ткани идут особые химические взаимодействия, астроциты регулируют водно-солевой обмен, концентрацию различных ионов, что очень значимо для электрической работы нейронов. Они участвуют в метаболизме нейромедиаторов, которые после выполнения своей функции в синапсе захватываются астроцитами и разрушаются. Это важный момент в срабатывании синапса, поскольку сигнал необходимо не только вовремя передать, но и вовремя остановить. Инактивация нейромедиаторов с помощью астроцитов - важный элемент работы нервной системы и нервной ткани.
- астроциты **участвуют в образовании и функционировании лимфатической системы**, которая во время сна человека позволяет более интенсивно удалять отходы обмена веществ из нервной ткани (подробнее в лекции N7 курса).

Олигодендроциты. Название олигодендроцитов переводится как "клетки с немногочисленными отростками", они, как и астроциты, могут выполнять трофическую функцию, и часть питательных веществ поступает к нейронам через них. **Специфическая функция олигодендроцитов - образование взаимной электрической изоляции нейронов.** По нервным клеткам сигналы передаются в виде коротких электрических импульсов, длительность импульса, который называется потенциал действия, составляет 0,001 сек, амплитуда 100 миллиВольт. Очевидно, что при этом нейроны не должны прикасаться друг к другу в любых местах, кроме синапсов. Если в другом месте возникнет контакт, то произойдет что-то вроде короткого замыкания, а сигналы, перемещающиеся по нейросети, перепутаются. Поэтому образование взаимоизоляции нейронов очень важно, в каких-то случаях олигодендроциты разделяют нервные клетки своим телом (дендриты, сома нейрона). В других случаях олигодендроциты образуют специфические миелиновые оболочки, прежде всего вокруг аксонов. **В периферической нервной системе аналогом олигодендроцитов являются шванновские клетки,** которые изолируют аксоны и проводящие болевую или кожную чувствительные отростки. Когда олигодендроциты или шванновские клетки наматываются на отростки нейрона, то возникает характерная картина в виде чётков: размер миелинизированного участка нейрона составляет около 1 мм, между ними находятся "голые" участки, которые называются перехваты Ранвье. Электрический импульс передается именно с перехвата на перехват, что позволяет ускорить его передачу. В случае периферической нервной системы отросток шванновской клетки образует только одну оболочку, многократно обматываясь вокруг аксона, в ЦНС от олигодендроцита может отходить до десятка отростков, каждый из которых формирует отдельную оболочку вокруг одного из близлежащих аксонов.

Миелиновая оболочка - это липопротеидный комплекс, в основе которого находится мембрана олигодендроцита, в которую вставлены белки миелина. Из-за большого количества слоев оболочки (до 100) возникает серьезная электрическая изоляция. Комплекс имеет белый цвет, поэтому зоны, где много миелиновых оболочек, светлые, это называется белым веществом мозга. Зоны, где миелина мало, относительно скопления аксонов оказываются более темными, поэтому называются серым веществом мозга. Разделение на белое и серое вещество идет со времен Античности, люди думают серым веществом (нейроны, дендриты), белое - провода, которые соединяют отдельные "процессоры" внутри нервной системы человека (скопление аксонов с миелиновыми оболочками). Периферические нервы также являются белым веществом, миелиновые оболочки там образованы шванновскими клетками. Когда клетка постепенно наматывается на аксон, то при этом цитоплазма из отростков практически выдавливается, остаются только мембраны из миелина, 75% которого - липиды с большим процентом холестерина, а также белок. Белок миелина может подвергаться аутоиммунной атаке, тогда возникает заболевание (рассеянный склероз), возникают проблемы со взаимной электрической изоляцией и проведением информации.

Миелинизация - долгий процесс, который идет в первые 20 лет жизни человека. Пока она не завершена - передача информации по нервным волокнам передается не с максимально возможной скоростью. Чем толще миелиновая оболочка, тем быстрее передается сигнал по нервным волокнам. У человека миелин появляется с 22 по 36 неделю эмбриогенеза, он начинает возникать в филогенетически более старых отделах (спинной мозг, продолговатый мозг, мост), далее идет каудо-рострально (от спинного мозга к коре больших полушарий). Например, в мозолистом теле (*corpus callosum*), мощнейшем скоплении белого вещества, которое соединяет правое и левое полушарие, начало миелинизации возникает только на втором месяце постнатального развития. В периферической нервной системе миелинизация проходит в кранио-каудальном направлении (сверху-вниз, от черепа к копчику). Первые миелиновые оболочки появляются в плечевом сплетении, позже всего - в седалищном нерве. В конкретном нервном стволе, то есть в скоплении нервов, которые идут к руке или ноге, миелинизация идет в проксимо-дистальном направлении, то есть сначала миелинизируется то, что находится ближе к ЦНС, а потом то, что дальше. В самом развитом варианте присутствует многослойная миелиновая оболочка, но существуют и более древние варианты, которые не позволяют так быстро проводить сигнал (быстро - 100 м/с, медленно - 1-5 м/с), но дают возможность решить проблему взаимной электрической изоляции аксонов, которые очень плотно спрессованы в нервах. В данном варианте несколько аксонов погружены в тело одной глиальной клетки.

Перинейрональные олигодендроциты своими телами отделяют тела нейронов. Электрической оболочки нет, но есть взаимная электроизоляция. **Перехват Ранвье**: когда импульс распространяется по отростку, на котором находятся мощные миелиновые оболочки, то он распространяется с перехвата на перехват. В покрытых оболочкой зонах потенциал действия не возникает, в итоге сигнал проводится цитаторно (скачками), скорость проведения сигнала возрастает в несколько раз (с 5 до 120 м/с).

Онтогенез мозга человека

Процесс эмбрионального развития называется эмбриогенез и является частью онтогенеза - индивидуального пути организма от зачатия до смерти ("онтос" - существо, "генезис" - развитие). Развитие в утробе матери - отдельная и очень важная фаза, потому что в этот момент анатомически формируется нервная система и идут многие процессы, затрагивающие дальнейшее функционирование мозга. На генетическом уровне это сложнейшая последовательность, каскад включения и выключения различных генов, которые контролируют деление клеток, их перемещение и конечную локализацию, дальнейшее превращение в конкретные клетки (мотонейроны, клетки Пуркинью, зернистые клетки) с вполне специфическим выделением того или иного нейромедиатора. Процесс эмбриогенеза на молекулярном уровне пока изучен недостаточно, существует существенное количество "белых" мест. Это очень интересная область, потому что значительное количество характеристик нервной системы и психической деятельности человека закладываются и определяются

именно на уровне эмбриогенеза. В данной области нас ещё ждут значительные открытия.

Эмбриональное развитие ланцетника (очень дальнего предка человека, поскольку в линии эволюции хордовых все начиналось именно с ланцетникоподобных существ) предполагает деление, развитие бластулы, начало образования гастролы, когда вдавливаются один из полюсов и появляются эктодерма и энтодерма, далее происходит превращение гастролы в нейрулу (нейруляция), по ходу нейруляции выделяется мезодерма - будущие мышцы, скелет, нервная система. От кишечника отделяется хорда, от эктодермы - будущие нервные клетки, формируется нервная пластинка, которая замыкается в нервную трубку. При нейруляции в случае амниотических позвоночных (похожие процессы идут при развитии нервной системы рептилий и птиц) между слоем эктодермы и слоем энтодермы находятся мезодермальные клетки, на спинной стороне зародыша находится часть клеток эктодермы - будущие нейроны и нервная ткань (рис. 1.7.).



Рис. 1.7. Нейруляция

Постепенно нервная пластинка превращается в нервный желобок, края которого далее замыкаются, образуя нервную трубку, внутри которой остается канал. Клетки нервной трубки - это будущие нервные клетки, сама нервная трубка начинает постепенно трансформироваться в центральную нервную систему, происходит выделение спинного мозга, мозговых пузырей (будущего головного мозга), далее развиваются основные структуры головного мозга (большие полушария, мозжечок). На краях желобка находятся клетки, аналогичные по происхождению будущим нервным клеткам, которые образуют нервный гребень. Клетки нервного гребня мигрируют по ЦНС и создают ганглии, элементы мозговых оболочек (паутинной и мягкой), пигментные клетки (меланоциты), клетки мозгового вещества надпочечников, выделяющих адреналин.



Рис. 1.8. Процесс формирования нервной трубки

На рис. 1.8. показано, как у эмбриона происходит смыкание краев нервной пластинки в средней зоне (20 день), из которой оно распространяется роstralно и

каудально (вперед и назад). К концу 4 недели нервная трубка целиком замыкается (и передний, и задний нейропоры), далее она начинает давать мозговые пузыри, в этот момент можно говорить о выделении головного и спинного мозга. Стенка нервной трубки состоит из слоя цилиндрических клеток (нейроэпителия), окружающих центральный канал. Далее идет деление клеток, тот их слой, который остается в контакте с центральным каналом, называется **эпендимным**. Каждая из этих зачатковых клеток делится на две дочерних:

- **спонгиобласты** - прилежат к центральному каналу, крепятся к мембране, на начальной фазе развития нервной трубки эти клетки дают радиальные отростки, которые идут к внешней стороне нейрона. Они создают направляющие, по которым мигрируют нейроны, которые занимают свои места. В какой-то момент спонгиобласты, делясь, начинают давать глиальные клетки.
- **нейробласты** - клетки, которые уходят в основную массу нервной трубки, они формируют отростки и дифференцируются в зрелые клетки - **нейроны**.

Каждая нервная клетка за счет миграции занимает в мозге место, после чего начинает выпускать отростки и формировать контакты. Постепенно начинает развиваться та нейросеть, которая будет передавать и запоминать информацию, принимать решения. Процесс миграции активно изучается, потому что существуют химические направляющие факторы, которые определяют миграцию. В зависимости от того, насколько качественно они работают, возникают те или иные особенности анатомической организации мозга на уровне конкретных нейросетей. Любое заметное нарушение ведет к серьезной патологии мозга, потому что процесс формирования необходимых структур не происходит.

Сначала в мозге идет нейрогенез, потом глиогенез. В ходе дальнейшего развития спонгиобласты дифференцируются в глиальные элементы, часть из которых:

- теряет связь с наружной мембраной нервной трубки, но остается прикрепленной к внутренней мембране и образует выстилку центрального канала и желудочков зрелого мозга - **эпендиму (эпендимоциты)**;
- другая часть теряет связь как с внутренней, так и с наружной мембранами нервной трубки, формируя **астроциты**;
- третья часть теряет связь с внутренней мембраной, эти клетки дают **олигодендроциты**.

Микроглиальные клетки имеют мезодермальное происхождение и входят в нервную ткань из клеток, которые далее дадут красный костный мозг. Данные исследований В.С. Тарабыкина, руководителя лаборатории генетики развития мозга ННГУ показывают возраст нейрогенеза и глиогенеза в коре больших полушарий. В начале появляются те нейроны, которые займут более низкие слои коры: вначале формируется шестой слой, потом пятый, четвертый, второй и третий, только на 16 неделе развития начинается формирование глиальных клеток (астроцитов,

олигодендроцитов). Из 40 недель развития человеческого эмбриона, нейрогенез практически заканчивается за первые 16 недель, к 4-ех месячному возрасту эмбриона нейроны буже стоят на своих местах, далее происходит их ветвление и установление синаптических контактов. Далее мозг увеличивается в размере за счет того, что увеличивается количество отростков и растет количество глиальных клеток.

Некоторые вещества (нетрины, эфрины, семафорины) направляют движения нейронов и отростков. Это непростая химическая регуляция, наряду с достаточно известными факторами роста нервов данные молекулы сейчас изучаются всё более активно. Их выделения направляют рост отростков нейтронов, дальнейший синаптогенез, что очень значимо, в том числе с точки зрения практического значения, например, восстановления мозга после травм или помощи стареющему мозгу.

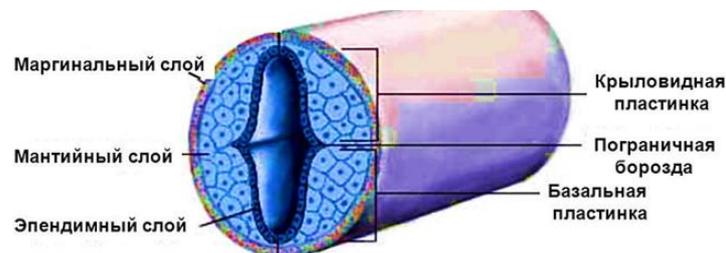


Рис. 1.8. Строение нервной трубки

Перейдем с клеточного уровня на макроуровень и рассмотрим строение нервной трубки (рис. 1.8.). На четвертой неделе развития нервная трубка только замкнулась, но уже предопределено, какие клетки в какой зоне и во что будут превращаться: на верхней (дорсальной) стороне трубки находится крыловидная пластинка, которая прежде всего будет давать сенсорные и интернейроны; на нижней (вентральной) стороне находится базальная пластинка, которая будет давать прежде всего вегетативные и двигательные нейроны. Клетки, которые оказались в разных частях нервной трубки, уже к четырем неделям имеют включенные генетические программы, приводящие к появлению разных типов нейронов. Это будет воплощено в жизнь далее, когда будут собраны конкретные нейросети. Структуры переднего мозга человека целиком развиваются как производные крыловидной пластинки, в больших полушариях нет ни двигательных, ни вегетативных нейронов.

Развитие головного мозга: к концу 4 недели начинают формироваться мозговые пузыри, вначале выделяют три мозговых пузыря, 5-6 неделя - три мозговых пузыря превращаются в пять: на переднем мозге справа и слева появляются выросты - конечный и промежуточный мозг, которые постепенно превращаются в большие полушария, зона, которая их дала, становится промежуточным мозгом, средний мозг не видоизменяется, с задним мозгом происходят серьезные трансформации - он дает собственно задний и продолговатый мозг. Сетчатка глаз человека - это часть промежуточного мозга, которая в достаточно ранней фазе эмбриогенеза промежуточного мозга отделяется и входит внутрь глазного яблока.

3 мозговых пузыря	5 мозговых пузыряей	
первичный задний мозг (rhombencephalon)	<ul style="list-style-type: none"> • собственно задний мозг (metencephalon) • продолговатый мозг (myelencephalon) 	<ul style="list-style-type: none"> • задний мозг делится на мост и мозжечок
первичный средний мозг (mesencephalon)	<ul style="list-style-type: none"> • средний мозг (mesencephalon) 	<ul style="list-style-type: none"> • четверохолмие • ножки мозга
первичный передний мозг (prosencephalon)	<ul style="list-style-type: none"> • конечный мозг (telencephalon) • промежуточный мозг (diencephalon) 	<ul style="list-style-type: none"> • большие полушария и подкорковые ядра • таламус и гипоталамус

Когда головной мозг развивается, то возникают характерные изгибы: среднемозговой изгиб возникает первым, когда передний мозг уходит вниз, затем между головным и спинным мозгом появляется шейный изгиб, последним - мостовой изгиб, который отделяет продолговатый мозг и мост, далее эта структура, постепенно увеличивая прежде всего большие полушария, превращается в головной мозг человека. 12 пар черепных нервов имеют структуру, похожую на структуры, характерные для спинного мозга. На рис. 1.1. можно увидеть временную последовательность развития головного мозга человека. В возрасте до 20 недель образуются его основные отделы, заканчивается миграционный период развития нервной системы, происходит выделение долей, начинается образование борозд и извилин, из оболочек в ткань мозга врастают сосуды. В спинном мозге формируются шейное и поясничное утолщения, мозжечок принимает окончательный вид. К 9 месяцам возникает хорошо знакомая архитектура головного мозга, то есть большие полушария в какой-то момент начинают развиваться гораздо быстрее остальных структур и накрывают сверху не только промежуточный мозг, но и средний, и задний, и ложатся на мозжечок. Вес мозга человека нарастает уже в постнатальном периоде: у новорожденного он составляет 350 г, у взрослого человека - 1300 - 1400 г. Подчеркнем, что количество нейронов при этом не увеличивается - увеличивается дендритное дерево, продолжают делиться глиальные клетки. Дендритное дерево сильно изменяется в течение первых лет жизни ребенка: нейрон выпускает огромное количество отростков, формируется нейросеть (рис. 10.3, стр. 122). Очень важно, в какой среде развивается эмбрион, насколько комфортно чувствует себя женщина во время беременности, огромное значение имеют первые 2-3 года жизни ребенка, важна среда, в которой ребенок растет, необходимо, чтобы ему было интересно, важно общение со взрослыми, игрушки и позитивные эмоции, потому что в этот момент закладываются базовые характеристики нервной системы. То, насколько много сформируется дендритов и контактов между нервными клетками, определяется интенсивностью информационных потоков, вовлеченностью конкретной коры больших полушарий. Период раннего постнатального развития колоссально важен с точки зрения способности нейросети к последующей обработке информации, к тому, насколько ребенок будет интеллектуально и творчески развит.

Лекция 2. Спинной мозг. Черепные нервы

Желудочки мозга

Курс лекций "Мозг: как он устроен и работает" предназначен для того, чтобы познакомиться с общей организацией, строением, функциями мозга и обсудить более сложные вопросы, связанные с деятельностью нервной системы человека (память, сон, высшая психическая деятельность). На прошлой лекции были рассмотрены нервные клетки и эмбриогенез, то есть развитие нервных клеток по ходу начальной фазы онтогенеза. Мы обсудили формирование нервной трубки, дальнейшее возникновение мозговых пузырей, фазы трех и пяти мозговых пузырей, возникновение основных отделов мозга. Три мозговых пузыря: первичный/задний мозг, средний мозг, передний мозг → промежуточный мозг и конечный мозг (начинающие формироваться большие полушария); далее задний мозг формирует мозжечок, мост, и продолговатый мозг. мозжечок.

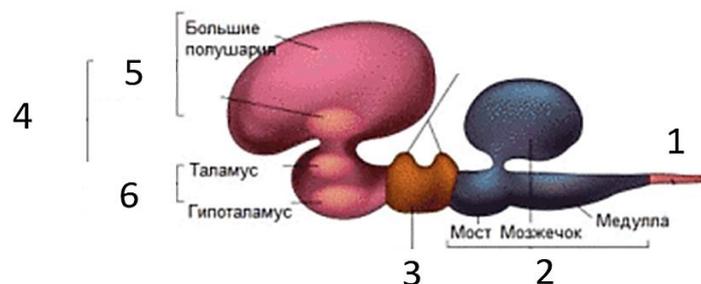


Рис. 2.1. Фаза трех мозговых пузырей: 1. спинной мозг; 2. задний мозг; 3. средний мозг; 4. передний мозг; 5. конечный мозг; 6. промежуточный мозг

К теме эмбриогенеза необходимо добавить рассказ о появлении желудочков мозга. Все начинается с канала нервной трубки, который далее дает расширение внутри переднего и заднего мозга, расширения превращаются в полости: полость в заднем мозге называется четвертый желудочек, в промежуточном мозге - третий желудочек, внутри больших полушарий возникают первый и второй желудочки. Желудочки представляют собой систему взаимосвязанных полостей, наполненных мозговой жидкостью (ликвором):

- **четвертый желудочек** - полость заднего мозга, в которую впадает спинномозговой канал, над четвертым желудочком располагается мозжечок, дном является дорзальная поверхность продолговатого мозга и моста. Дно имеет ромбовидную форму и именуется ромбовидной ямкой, в целом четвертый желудочек напоминает четырехгранную пирамиду.
- **третий желудочек** - находится внутри промежуточного мозга, внутри таламуса и гипоталамуса, практически доходит до гипофиза, он узкий, щелевидный;
- между третьим и четвертым желудочком находится узкий канал - **мозговой водопровод** (лат. - aqueductus cerebri), который идет по центру среднего мозга, по своим параметрам он похож на спинномозговой канал;

- **первый и второй желудочки** (боковые) - полости внутри правого и левого полушарий, которые соединены с третьим желудочком. Дополнительные выросты идут в лобные и височные доли.

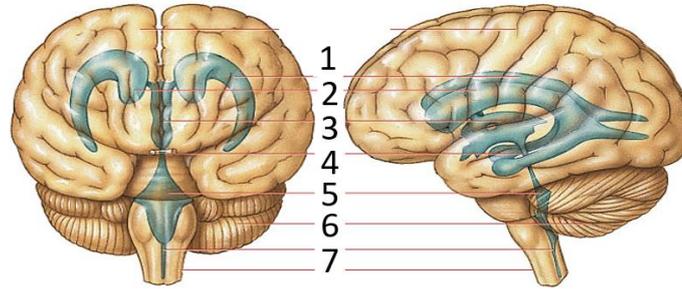


Рис. 2.2: Желудочки мозга: 1. боковые желудочки; 2. третий желудочек; 3. мозговой водопровод среднего мозга; 4. четвертый желудочек; 5. мозжечок; 6. вход в центральный канал спинного мозга; 7. спинной мозг

Кроме функционального значения, желудочки мозга удобно использовать при изучении анатомии мозга, поскольку они служат хорошими ориентирами и их легко выделить среди той или иной структуры.

Ток ликвора - дополнительная транспортная система, которая обслуживает различные потребности, прежде всего головного мозга человека. Четвертый желудочек является коллектором спинномозговой жидкости. Ток ликвора в основном идет в следующем направлении: ликвор секретируется сосудами стенок боковых желудочков внутри больших полушарий → в третий желудочек, который является глубоким, доходит почти до зрительного нерва и до гипофиза, непосредственно контактирует с эпифизом → по мозговому водопроводу → в четвертый желудочек, куда идет ток мозговой жидкости из спинного мозга → из четвертого желудочка есть три отверстия: в субарахноидальное пространство через срединную апертуру (отверстие Мажанди) и боковые апертуры четвертого желудочка (отверстия Люшка) → через них ликвор выходит на поверхность головного мозга, где располагается подпаутинное пространство → всасывается в сосуды, располагающиеся в мягкой оболочке мозга. Ток ликвора неспешный, он переносит различные регуляторные молекулы, ионы, питательные вещества. Он важен, потому что если нарушается, например, состояние поверхности мозга при родовой травме, то ток жидкости останавливается, могут возникнуть симптомы повышенного внутричерепного давления или гидроцефалия. Общей объем системы желудочков составляет около 150 мл.

Оболочки мозга

Заканчивая рассмотрение вспомогательных структур мозга, необходимо остановиться на оболочках, смысл которых - упаковка центральной нервной системы и постепенный переход от костной ткани костей черепа к мягкой и нежной нервной ткани:

- **твердая оболочка** (*dura mater*) - состоит из очень твердой соединительной ткани наподобие тонких листов гибкого, но очень прочного пластика. Ткань одевает снаружи и головной мозг, и спинной, в головном она формирует две большие складки: серп мозга, находящийся между полушариями, и намет мозжечка, располагающегося над мозжечком.
- **паутинная оболочка** (*arachnoidea*) - похожа на губку, имеющую ячейки из соединительной ткани, все это заполнено мозговой жидкостью. Складки оболочки защищают от ударов и вибрации нервную ткань, под ней находится пространство, куда выходит ликвор.
- **мягкая оболочка** (*pia mater*, сосудистая) - практически срастается с поверхностью головного и спинного мозга, содержит много сосудов, в которые всасывается ликвор. Она заходит в борозды и желудочки, из сосудов этой оболочки секретируется ликвор в боковых желудочках.

Спинной мозг

Спинной мозг человека - это трубка из нервной ткани, в среднем имеет длину 42 - 45 см, массу 34 - 38 г, располагается в позвоночном канале, который формирует позвонки. Основная часть позвонка - тело, между телами позвонков находятся межпозвоночные диски, в сторону спины направлена дуга позвонка. Между телом позвонка и дугой располагается канал для спинного мозга, включая твердую, паутинную и мягкую оболочки, над твердой оболочкой (между ней и костью) есть полость - надоболочное эпидуральное пространство, которую можно использовать для введения лекарственных препаратов.

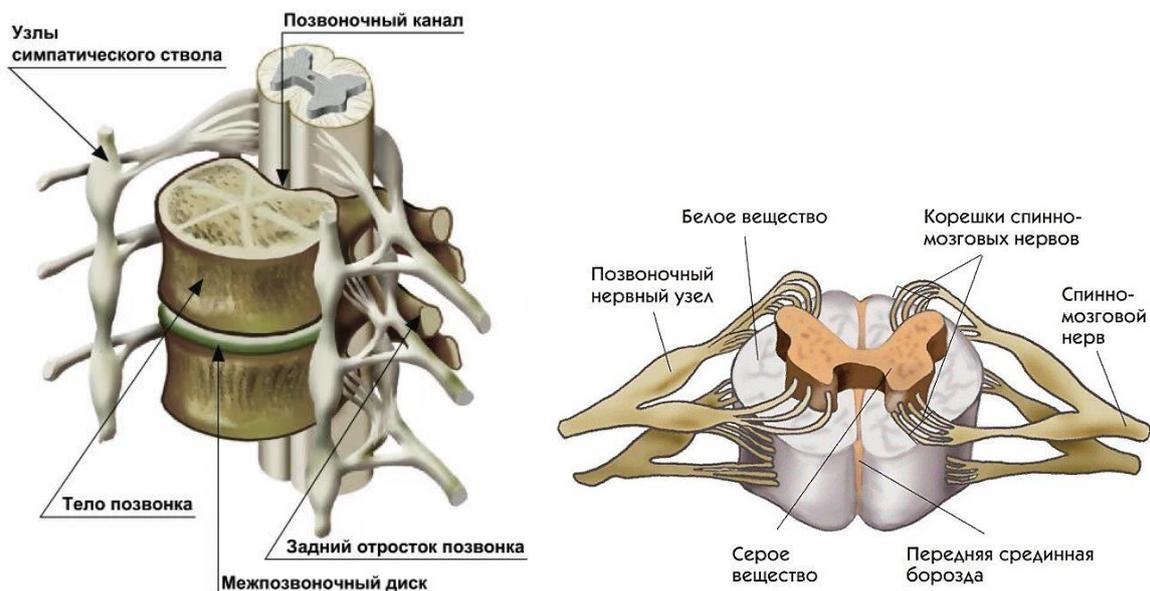


Рис. 2.3. Слева: спинной мозг в позвоночном канале; справа: спинной мозг - поперечный разрез

Внутри спинного мозга находится спинномозговой канал диаметром примерно 1 мм, который формируется, когда нервная трубка замыкается. Внутри спинного мозга выделяют **31 сегмент (5 отделов)** – это стереотипно устроенные блоки, от каждого из которых отходит пара спинномозговых нервов, которые проходят в отверстия между позвонками. 31 сегмент - это 31 "этаж" тела человека: **8 шейных сегментов** (cervicales), **12 грудных** (thoracales), **5 поясничных** (lumbales), крестцово-копчиковая область - **5 крестцовых** (sacrales), **копчиковый** (coccygeales). Нерв первого шейного сегмента выходит между черепом и первым шейным позвонком, второй сегмент - между первым и вторым шейными позвонками, третий - между вторым и третьим, и т.д. В трубчатой структуре спинного мозга можно увидеть утолщения в шейном и поясничном отделах, что связано с управлением конечностями, когда необходимо большое количество нервных клеток для того, чтобы получать сигналы и управлять мышцами. Тела позвонков направлены внутрь тела человека, задние (остистые) отростки - в сторону спинной поверхности. Длинные остистые отростки располагаются в грудных отделах, в поясничных отростки короче и идут практически горизонтально. На поперечном срезе спинного мозга хорошо (рис. 2.3. справа) просматриваются белое и серое вещество, каждый спинномозговой нерв собирается из задних (дорзальных, в сторону спины) и передних (вентральных, в брюшную сторону) корешков.

Спинномозговые ганглии находятся на заднем корешке до слияния переднего и заднего корешков, в них располагаются сенсорные нейроны. Если смотреть относительно позвоночника, то корешки и ганглии находятся внутри позвоночного столба. Когда возникает спинномозговой нерв, то конструкция выходит из позвоночного столба, и нерв идет по мягким тканям тела человека. Когда ребенок появляется на свет, то длина спинного мозга и позвоночника более-менее совпадает, спинномозговой нерв и его корешки находятся напротив своего промежутка между позвонками. Корешки спинного мозга новорожденного должны дотягиваться до своего отверстия между позвонками, потому что позвоночник растет быстрее, чем спинной мозг. У взрослого человека эта разница особенно видна: корешку спинного мозга приходится тянуться, спинномозговой ганглий остается в своем промежутке, большое пространство внутри спинномозгового канала, который формирует тела и дуги позвонков, занято не спинным мозгом, а только корешками будущих спинномозговых нервов. Собственно спинной мозг у взрослого человека (белое и серое вещество) заканчивается на уровне примерно второго поясничного позвонка, далее можно увидеть так называемый **"конский хвост"** (cauda equina), который находится в поясничном отделе в поясничной цистерне, он переходит в концевую нить (filum terminale). Соотношение позвоночника и спинного мозга важно осознавать с точки зрения травм, потому что любой сдвиг позвонков может деформировать спинномозговые нервы, а в тяжелых случаях повредить сам спинной мозг. Особенно опасны травмы в грудном и шейном отделе, потому что повреждается спинной мозг. При травмах на уровне поясничных позвонков возможна ситуация, когда спинной мозг остается цел, но повреждаются нервы, это имеет более благоприятный прогноз с точки зрения восстановления.

Для того, чтобы воздействовать на спинной мозг анестетиками, их можно вводить:

- в поясничную цистерну (спинальная анестезия) - в этом случае приходится прокалывать твердую мозговую оболочку, в ситуациях подобных воздействий всегда существуют риски инфицирования и повреждения нервов;
- между твердой мозговой оболочкой и дугой позвонка (эпидуральная анестезия) - предпочтительный способ.

Каждый сегмент спинного мозга обслуживает соответствующий участок тела (сомит):

- **8 шейных сегментов** управляют задней частью головы, шеей и руками (сомиты идут не поперек, а вдоль руки), диафрагмой - важнейшей дыхательной мышцей, которая когда-то была шейной;
- **12 грудных сегментов** работают с сомитами туловища, грудной клетки, брюшной полости;
- **5 поясничных сегментов** – ногами;
- **6 крестцово-копчиковых сегментов** - задняя сторона ног и область таза.

Каждый сегмент спинного мозга и может выполнять следующие функции:

- работа со своим "этажом" тела, **рефлекторная функция** – сегмент принимает информацию от своего сомита (болевая, кожная, мышечная и внутренняя чувствительность), управляет мышцами и внутренними органами. Здесь присутствуют классические рефлекторные дуги, которые начинаются с сенсорных нейронов, а заканчиваются мотонейронами или вегетативными нейронами, между которыми находится большое количество вставочных нейронов.
- взаимодействие с головным мозгом, **проводниковая функция** - передача собранной сенсорной информации, получение двигательных вегетативных команд;

Восходящие и нисходящие тракты спинного мозга располагаются в белом веществе (аксоны, покрытые миелиновыми оболочками), серое вещество спинного мозга - в основном тела и дендриты. Задние корешки спинного мозга - это сенсорные входы, передние корешки спинного мозга - двигательные вегетативные выходы. На примере спинного мозга очень удобно изучать рефлекторные функции. Когда рассматриваются большие циклы, связанные со строением и функционированием центральной нервной системы, то студенты-медики прежде всего разбираются со спинным мозгом, а потом переходят в более сложные зоны.

В сомитах выделяют:

- **миотомы** (мышцы) и **склеротомы** (сухожилия, кости, хрящи) - опорно-двигательный блок;
- **дерматомы** (участки кожи, иннервируемые различными спинномозговыми нервами, воспринимающие боль, температуру, вибрацию и т.д.).

Поперечный срез спинного мозга. Если разрезать спинной мозг поперек, то получится овал (по горизонтали - 2 см, по вертикали - 1,5 см). Традиционно спинной мозг изображается следующим образом (рис. 2.3. справа): дорзальная (задняя, спинная) сторона с глубокой задней срединной бороздой находится сверху, снизу - вентральная (брюшная) сторона с передней срединной бороздой, здесь проходит мощный сосуд - передняя спинальная артерия (*artery spinalis anterior*). Внутри спинного мозга находятся:

- **серое вещество**, имеющее форму бабочки, у которой выделяют задние, боковые и передние (дорзальные, латеральные и вентральные) крылья или рога: задние рога тоньше, длиннее и почти доходят до поверхности спинного мозга, где входят корешки; передние - толще, короче и не доходят до поверхности, остается существенная зона белого вещества.
- **корешки спинномозговых нервов:**
 - **задний корешок** входит в борозду заднего корешка, далее волокна (аксоны нервных клеток спинномозговых ганглий) направляются в задний рог. У человека 31 сегмент спинного мозга, 31 пара спинномозговых нервов, следовательно, 31 пара спинномозговых ганглиев, где находятся псевдоуниполярные нейроны. Та часть нейрона, которая выполняет функцию дендрита, идет к сомиту, считывает болевую, кожную, мышечную, внутреннюю чувствительность, а аксон входит в задний рог, формируя при этом дорзальные корешки. В заднем роге происходит переключение чувствительности, далее информация вбрасывается в нейросети серого вещества спинного мозга.
 - **передний корешок** выходит из борозды переднего корешка, он образован аксонами эфферентных нейронов (двигательных и вегетативных), двигательные нейроны располагаются в переднем роге, вегетативные - в боковом роге серого вещества, то есть латеральный рог - вегетативный, вентральный - двигательный. Нейроны управляются определенными нейросетями, что-то управляется непосредственно из головного мозга.
- **белое вещество** - задняя промежуточная борозда является довольно глубокой, она разделяет на две части зону белого вещества, в котором выделяют канатики: задний (дорзальный) канатик или дорзальный столб делится на тонкий пучок и клиновидный пучок, где располагаются восходящие нервные волокна.

Корешки, спинномозговые ганглии и спинномозговой нерв - это **периферическая нервная система**, к **центральной нервной системе** относятся спинной и головной мозг. В пределах позвоночника задний корешок образует утолщение - спинномозговой узел (*ganglion spinales*, тела чувствительных нейронов), вегетативные (симпатические) ганглии находятся вне позвоночного столба. Ствол нерва, выходя из позвоночного отверстия дает белую ветвь, которая идет к симпатическому ганглию, где находятся постгангионарные нейроны, аксоны которых

возвращаются в спинномозговой нерв по серой ветви, а также могут формировать связи между отдельными симпатическими ганглиями. В итоге возникает симпатическая нервная цепочка, которая внутри себя может дополнительно передавать и обрабатывать информацию. Если повреждается или воспаляется целый нерв, то возникает проблема со всем сегментом (расстройства одновременно двигательной и чувствительной сфер), при воспалении или повреждении только корешков (радикулит) - в зависимости от того, какой корешок поврежден, могут быть только сенсорные или только двигательные нарушения.

В объеме **серое вещество образует передний и задний столбы (columni)**, которые, в отличие от боковых столбов, присутствуют по ходу всего спинного мозга, (вегетативная нервная система присутствует в спинном мозге не везде). **Белое вещество образует канатики (funiculi)**, которые расположены строго параллельно и идут от шейной к поясничной области.

Нервная трубка → центральная нервная система

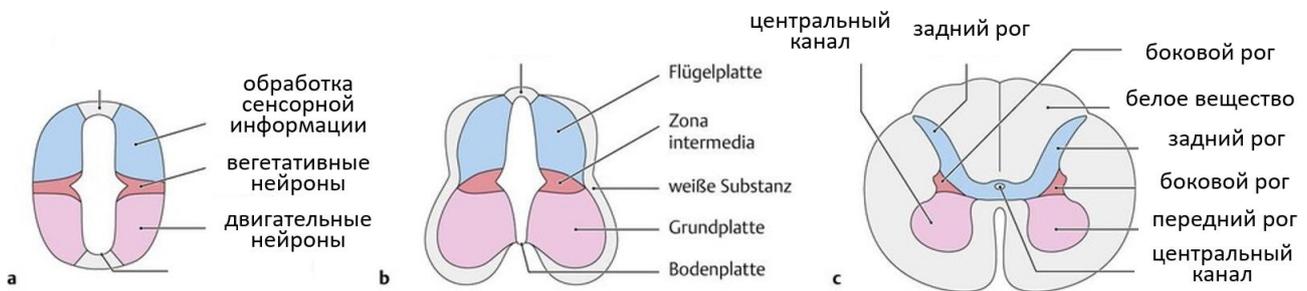
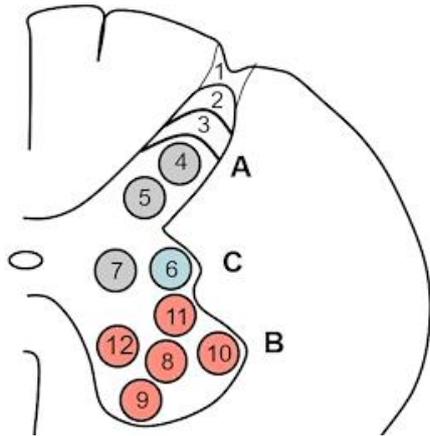


Рис. 2.4. Процесс развития спинного мозга из нервной трубки

Спинальный мозг развивается из задней нервной трубки, **вентральная часть** которой является первично двигательной, в ней закладываются мотонейроны, **дорзальная часть** - первично чувствительная - интернейроны, которые будут перерабатывать сенсорные сигналы. Собственно сенсорными нейронами являются клетки спинномозговых ганглиев в периферической нервной системе. Область между зонами сенсорных и двигательных нейронов - это вегетативные нейроны, которые постепенно оказываются в боковых рогах (рис. 2.4.). Деление на моторную (двигательную) и сенсорную (чувствительную) области простирается на всю нервную трубку и сохраняется в стволе головного мозга. За счет активности фактора роста нервов устанавливаются связи между сомитами и участками нервной трубки. Белое вещество накапливается по мере движения от нижних сегментов к верхним, потому что каждый сегмент должен дотянуться из головного мозга и получить ответные команды.

Серое вещество спинного мозга состоит из:

А. Задние рога - содержат тела вставочных нейронов:



1. **краевая зона** - область входа, служит для распределения волокон заднего корешка к нервным сегментам (аксоны клеток спинномозговых ганглиев);
2. **губчатая зона;**
3. **студенистое вещество** - связывает между собой соседние сегменты спинного мозга. Зоны 2 и 3 содержат много мелких интернейронов, обрабатывающих болевую чувствительность;

Рис. 2.5. Зоны задних, боковых и передних рогов серого вещества спинного мозга

4. **собственное ядро задних рогов спинного мозга** - аксоны части нейронов переходят в противоположную сторону в боковой канатик и идут к таламусу (в первую очередь тактильная чувствительность, продолжают переключаться болевая и температурная чувствительность);
5. **грудное ядро** (ядро Кларка) - информация от рецепторов мышц, сухожилий и суставов (проприоцепция), ядро явно развито там, где идет обработка сигналов от рук.

Зоны 3 - 5 являются зонами переключения сигналов, которые пришли от нейронов спинномозговых ганглиев, реально - это некая сенсорная информация, полученная от сомита. Нейроны, которые здесь располагаются, могут запускать рефлекс спинного мозга, а могут формировать аксоны, поднимающиеся в головной мозг, возникают спинноталамические, спинномозжечковые тракты и некоторые другие.

С. Боковые рога - только в грудном и поясничном отделе содержат тела вставочных нейронов:

6. **промежуточно-латеральное (боковое) ядро** явно выражено только в грудном отделе и верхних поясничных сегментах, где располагаются центры симпатической нервной системы (нейроны, занимающиеся управлением внутренних органов, способные формировать боковой рога) и преганглионарные центры парасимпатической нервной системы;
7. **промежуточно-медиальное ядро** - главный "вычислительный центр" спинного мозга, сюда приходит не только сенсорная информация, но и команды из головного мозга, нейросети принимают решение о запуске тех или иных реакций, в том числе двигательных и вегетативных;

В. Передние рога - содержат тела двигательных (моторных) нейронов:

- 8 - 12. **ядра переднего рога** (вентромедиальное, вентролатеральное, центральное и два дорзальных ядра - дорзалатеральное и дорзамедиальное) - здесь

располагаются мотонейроны и те интернейроны, которые их обслуживают, помогая функционировать. Ядра, которые находятся выше и латеральнее, занимаются более удаленными мышцами сомита; те, что ниже и ближе к середине - более близкими к туловищу мышцами. Например, зоны 9 - 12 будут заниматься плечевым суставом руки, зоны 10 - 11 - мышцами предплечья, работающими с пальцами.

Помимо классификации серого вещества спинного мозга, когда скорее выделяют ядра, существует предложенная скандинавским ученым **Брором Рекседом** классификация, в которой выделяется 10 пластин. В целом она соответствует делению на ядра: 1 - 3 пластины - проведение боли; 4 - 6 - проведение кожной чувствительности, ниже - мышечной, 8 - 9 - альфа- и гамма-мотонейроны, которые далее работают с мышцами; 10 пластина располагается вокруг спинномозгового канала.

В целом в спинной мозг содержит 13,5 млн нейронов, среди них всего **3% - истинно эфферентные** (их аксоны идут в передние корешки, далее либо к мышцам, либо к внутренним органам, к вегетативным ганглиям), **97% - вставочные, интернейроны. Рефлекторные дуги спинного мозга** функционируют следующим образом: покрытый миелином чувствительный отросток псевдоуниполярного нейрона идет к коже и, например, реагирует на некое болевое воздействие, возникает электрический импульс, который идет по спинномозговому нерву, по задним дорзальным корешкам, переключается в задних рогах, далее через цепь интернейронов добирается, например, до мотонейрона, аксон которого выходит через передний вентральный корешок, далее в составе спинномозгового нерва доходит до мышцы и ветвится на конце, формирует синапсы с большим количеством волокон. Таким образом, если руку уколоть, то она отдернется, потому что сократились мышцы-сгибатели.

Коленный рефлекс является примером простейшей рефлекторной дуги, частным случаем миотатического рефлекса (рефлекса на растяжение мышцы): растянутая мышца (в данном случае 4-хглавая мышца бедра) сокращается в ответ на растяжение. Если внезапно и резко изменить длину мышцы, то в ней активируются особые нервные волокна (мышечные рецепторы), далее сигнал передается через сенсорную клетку на мотонейрон, аксон мотонейрона направляется к той же мышце, где находится рецептор. Доктор совершает удар молоточком по сухожилию 4-хглавой мышцы бедра, которая находится под коленной чашечкой, удар немного, но резко растягивает мышцу, активируются рецептор и мотонейрон, а растянутая мышца в ответ сокращается. Данная рефлекторная дуга - не упрощение, это моносинаптическая рефлекторная дуга всего с одним контактом-синапсом. Такая дуга работает максимально быстро, **миотатические рефлексы** - наиболее быстрые рефлексы организма человека, их биологическое назначение - удержание позы. В ходе реальных движений или статического расположения тела в пространстве и сохранения позы, если внезапно появляется растягивающая мышцу дополнительная мышечная нагрузка, то благодаря рефлекторным дугам мышца оперативно усиливает сокращение без

"обращения" к головному мозгу, сохраняя позу. В этой системе участвует альфамотонейрон, который работает с экстрафузальными волокнами мышцы. Для того, чтобы данный рефлекс хорошо реализовался и в ходе движений, необходимы гамма-нейроны, которые работают с интрафузальными мышечными волокнами. Даже при очень сильном стимуле миотатический рефлекс в норме не выходит за пределы своего сегмента, будет сокращаться только определенная зона мышцы. Аналогичные рефлекс можно вызвать в любой другой мышце (бицепс, трицепс, икроножная). Когда невролог простукивает основные сухожилия и смотрит на мышечные реакции, то он по сути оценивает состояние рефлекторного аппарата, в частности, серого вещества спинного мозга на тех или иных сегментах. В норме реакция не должна выходить за пределы сегмента, не должна возникать повторная реакция в ответ на один удар. Если что-то из этого происходит, то это означает нарушение работы тормозных нейронов в спинном мозге, что является следствием неких патологических процессов.

Произвольный контроль в данном случае практически невозможен, потому что в промежуточном ядре нет синапсов, спускающимся из головного мозга сигналам негде применить свои возможности. Этим миотатический рефлекс отличается от **сгибательного рефлекса** (отдергивания), который возникает в ответ на болевой (повреждающий) стимул, наблюдается активация мышц-сгибателей конечности. Когда человек уходит от источника боли, то произвольный контроль возможен, потому что есть дополнительный вставочный нейрон (боль возможно терпеть, особенно если головной мозг успевает сбросить тормозной сигнал, например, человек не отдергивает руку, когда доктор берет кровь для анализа из пальца). Если человек наступил на кнопку, то в болевом рецепторе возникает импульс, входящий через спинномозговой ганглий, в котором находится сенсорный нейрон, аксон которого ветвится, сигнал расходуется на соседние сегменты, срабатывают два мотонейрона, сигнал идет к нескольким мышцам, порой даже на разные уровни конечностей. Чем сильнее стимул, тем больше мышц вовлекается в реакцию: если уколоть палец, то первая реакция будет в лучезапястном суставе, если укол будет сильнее, то сработают и локтевой, и плечевой суставы, если укол будет ещё сильнее - сигнал может уйти и на другие конечности, тогда поврежденная конечность сгибается, а остальные - разгибаются. Данные рефлекс являются **полисинаптическими** (относительно медленными), нейрон находится в промежуточном ядре и является интернейроном, к нему могут доходить аксоны головного мозга.

Вегетативная нервная система

Помимо двигательных рефлексов спинной мозг реализует вегетативные рефлекс. Вегетативная нервная система - это работа с внутренними органами, она делится на отделы:

- **симпатический, эрготропная функция** - данный блок управляет внутренними органами и обеспечивает стимуляцию катаболизма (распад макромолекул), быстрый и эффективный расход энергии при стрессе, физической, умственной,

эмоциональной нагрузке. Симпатические нейроны находятся в грудных сегментах и немного заходят в поясничные.

- **парасимпатический, трофотропная функция** - обеспечивает состояние покоя, анаболизм, восстановление сил, накопление веществ, сохранение энергии. Центры находятся в головном мозге: третий глазодвигательный нерв, прежде всего диаметр зрачка и форма хрусталика, седьмой и девятый черепные нервы - слюнные и слезные железы, самый крупный блуждающий десятый нерв - органы грудной клетки и брюшной полости. Преганглионарные нейроны находятся в крестцовых сегментах спинного мозга и работают с нижней частью желудочно-кишечного тракта и мочеполовой системой.

Большинство органов получают конкурирующие симпатические и парасимпатические сигналы, но некоторые органы - только симпатические (большинство сосудов, мозговое вещество надпочечников, потовые железы).

В отличие от мотонейронов, чей аксон непосредственно добирается до мишени (мышцы), вегетативная нервная система состоит из двух нейронов: **преганглионарный нейрон** находится до ганглия (центральные нейроны), второй нейрон находится в ганглии, его аксон после ганглия, поэтому такой нейрон называют **постганглионарным**. В случае парасимпатической нервной системы ганглии находятся рядом с органами и в стенках органов. Симпатические ганглии в основном находятся рядом со спинным мозгом в двух цепочках, преганглионарный нейрон находится в боковых рогах серого вещества спинного мозга, из синапса постганглионарный нейрон дотягивается до внутреннего органа. Не все постганглионарные симпатические нейроны располагаются в симпатической цепочке, часть находится в дополнительных ганглиях (чревных, солнечное сплетение), в верхнем и нижнем брыжеечных ганглиях. В любом случае аксон постганглионарного нейрона достаточно длинный, ганглий не находится в стенке внутреннего органа, а либо со спинным органом, либо в толще тела.

Белое вещество спинного мозга

Белое вещество образует **задние канатики или дорзальные столбы**, которые четко отделены от остального белого вещества задними рогами серого вещества, **боковые и передние канатики**, которые непосредственно переходят друг в друга.

Проводящие пути белого вещества спинного мозга:

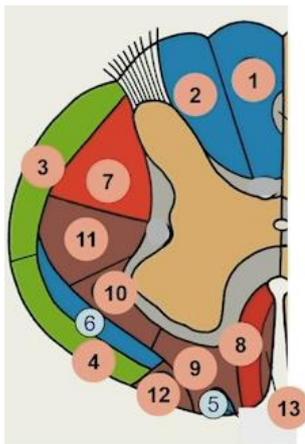
- **ассоциативные волокна** - связывают между собой соседние сегменты спинного мозга;
- **комиссуральные волокна** - могут связывать правую и левую области сегмента;
- **проекционные волокна** - связывают головной и спинной мозг и делятся на: **восходящие** - передача сенсорных сигналов (боль, кожная и мышечная чувствительность, интерорецепция); **нисходящие** - передача двигательных вегетативных сигналов (двигательные сигналы к мышцам), нисходящие

двигательные тракты делят на пирамидную (эволюционно более новая) и экстрапиримидную (эволюционно более древняя) систему.

Сенсорный сигнал из рецептора волосяной луковицы попадает в синапсы в заднем роге, появляется канал, который запускает рефлекторную дугу, но может быть вариант развития событий, когда аксон нейрона заднего рога формирует восходящий путь, то есть выходит в белое вещество (в каких-то случаях на своей стороне спинного мозга, в других - с перекрестом), далее в боковом канатике, например, спиноталамический тракт из спинного мозга поднимается к таламусу и передает болевую чувствительность. Кроме того, есть вариант, когда аксон клетки спинномозгового ганглия, не заходя в серое вещество, сразу входит в состав белого вещества и начинает подниматься в головной мозг (так устроены задние столбы - тонкие клиновидные пучки). В головном мозге переключение информации можно увидеть на самых разных уровнях: на уровне продолговатого мозга и моста, сигнал может уходить в мозжечок, переключение есть в среднем мозге, значительно количество их в таламусе, в таких событиях могут участвовать и другие центры (гипоталамус, базальные ганглии). Нисходящие тракты формируют и кора больших полушарий, и остальные отделы головного мозга. После того, как сенсорные сигналы поднялись в головной мозг, они на разных уровнях обрабатываются специализированными нейросетями, после обработки информация идет выше, самыми высшими центрами работы с сигналами является кора больших полушарий.

Проводящие пути спинного мозга

Оценим многообразие восходящих (сенсорная информация) и нисходящих информационных потоков, которые идут по спинному мозгу. Быстрее всего необходимо проводить кожную и мышечную информацию, потому она должна мгновенно учитываться для управления движениями, для очень быстрых моторных координаций. Болевая чувствительность тоже важна, но в этом случае можно воспользоваться более медленным проведением.



Восходящие пути – сенсорная информация (показаны на рис. 2.6. синим и зеленым цветом):

1. тонкий пучок (Голля) - информация от нижней части тела и ног
2. клиновидный пучок (Бурдаха) - от верхней части тела и рук
3. задний спинномозжечковый (Флексига)
4. передний спинномозжечковый (Говерса)
5. передний спиноталамический

Рис. 2.6. Проводящие пути спинного мозга

Тракты 1 и 2 - проведение кожной и мышечной чувствительности непосредственно аксонами клеток спинномозговых ганглиев. Это самое быстрое проведение, первый синапс находится даже не в спинном мозге, а в пределах продолговатого мозга. Если делать срез мозга на уровне шейных сегментов, то будут видны оба пучка, если на уровне поясничных сегментов, то только тонкий пучок. Кожная, а особенно мышечная чувствительность используются не только корой больших полушарий (переключение через продолговатый мозг, таламус и кору больших полушарий), но не в меньшей мере мозжечком для управления быстрыми моторными координациями, поэтому огромное значение имеют тракты 3 и 4, которые направляются к коре и ядрам мозжечка. Болевая и температурная чувствительность в значительной мере передаются через тракты 5 и 6.

Нисходящие пути:

- | | |
|------------------------------------------------|------------------------------------------|
| 7. латеральный пирамидный (кортико-спинальный) | |
| 8. передний (вентральный) пирамидный | |
| 9. вестибуло-спинальный | } более древняя экстрапирамидная система |
| 10. ретикуло-спинальный | |
| 11. рубро-спинальный | |
| 12. оливо-спинальный | |
| 13. текто-спинальный | |

Ассоциативные волокна, соединяющие разные сегменты спинного мозга, на рис. 2.6. показаны серым цветом.

Задние канатики (тонкий клиновидный пучок) - путь кожной и мышечной чувствительности. От рецепторов кожи и мышц сигналы поступают к нейронам спинномозговых ганглиев, аксоны которых без переключения в сером веществе спинного мозга выходят в задний канатик и поднимаются вверх, первый синапс находится в ядрах тонкого (Голля) и клиновидного (Бурдаха) пучков в задней части ромбовидной ямки (продолговатый мозг), далее по волокнам медиальной петли, которые перекрещиваются, переходя справа налево и слева направо, из продолговатого мозга сигналы поступают в следующий синапс в специфических таламических ядрах (вентро-базальный комплекс), таламо-кортикальные волокна через внутреннюю капсулу направляются в постцентральную извилину коры больших полушарий (в зону анализа кожной чувствительности). Здесь присутствует 100% перекрест, поэтому информацию от правой части тела получает левое полушарие, от левой части тела - правое полушарие. Это очень быстрый путь, который используется для управления тонкой моторикой пальцев, для произвольных движений.

Спинномозжечковые пути. Движения - настолько значимая сфера, что параллельный поток информации (прежде всего мышечная чувствительность, как растянуты мышцы и сухожилия, как повернуты суставы) идет в мозжечок, поэтому существуют не только задние канатики (дорзальные столбы, тонкий клиновидный пучок), но и дорзальный и вентральный спинномозжечковые пути. После

переключения в сером веществе, где есть синапс, сигнал от мышечных и кожных рецепторов по своей стороне уходит в мозжечок и далее переключается либо на ядрах мозжечка, либо на клетках зернистого слоя мозжечка. Дополнительных переключений по ходу сигнала нет, поэтому передача получается ещё более быстрой, чем передача в кору больших полушарий. Это позволяет очень быстро управлять моторными координациями, связанными с автоматизированными движениями. Часть волокон проходит через тонкую ножку мозжечка, часть - через верхнюю.



Рис. 2.7. Пирамидный и экстрапирамидный нисходящие пути управления движениями

Пирамидный путь - главный нисходящий путь произвольного управления движениями, он же использует мозжечок для управления сложными движениями. Пирамидный путь начинается от пирамидных нейронов (гигантских пирамид Беца - самых крупных нейронов в ЦНС), другие нейроны коры больших полушарий тоже посылают аксоны в кортикоспинальный тракт (пирамидный). Далее тракт спускается по нижней поверхности головного мозга и на его границе со спинным мозгом образует перекрест. На нижней поверхности продолговатого мозга пучок белого вещества принимает форму пирамид, поэтому имеет название "пирамидный тракт". Далее 80% волокон переходит справа налево и слева направо, потом они в основном идут в боковом канатике и формируют синапсы либо с нейронами промежуточной области, либо непосредственно с мотонейронами. Таким образом, по кортикоспинальному тракту возможна моносинаптическая передача. Примерно 20% волокон перекрещиваются позже, на уровне своего сегмента спинного мозга, тогда они идут в составе вентрального кортикоспинального тракта. Пирамидная система - самый эволюционно новый и быстрый путь передачи двигательных команд в спинной мозг, порой сразу к мотонейронам (моносинаптическая передача), но пирамидный тракт формируется только тогда, когда есть уже развитая кора, а до этого момента управление движениями идет через другие тракты - экстрапирамидную систему.

Экстрапирамидная система - реализация более простых, эволюционно более древних двигательных программ:

- вестибуло-спинальные тракты, идущие от вестибулярных ядер продолговатого мозга и моста - участие в поддержании равновесия, разгибании конечностей и ровной установке головы;

- рубро-спинальный тракт, идущий от старой части красного ядра - сгибание конечностей и пальцев;
- ретикуло-спинальный тракт, самый древний нисходящий тракт - участвует в работе мышц туловища;
- текто-спинальный тракт, верхняя зона (крыша) среднего мозга - участвует в реализации ориентировочного рефлекса.

Экстрапирамидную систему иногда противопоставляют пирамидной, но в действительности они работают вместе. Можно сказать, что пирамидная система отчасти управляет и экстрапирамидной. На рис. 2.7. можно увидеть большое количество коллатералей, идущих к ядрам, формирующим экстрапирамидную систему. Этими же ядрами очень эффективно управляет мозжечок, который получает мощнейший поток мышечной чувствительности.

Черепные нервы

Заключительной частью данной лекции будет небольшой обзор черепных нервов, который является входом в следующую тему "стволовые структуры мозга человека".

- **в спинном мозге человека - 31 пара стереотипно устроенных нервов**, похожих и по логике, и по функциям: сенсорный вход от своего "этажа" тела, двигательный выход (в большинстве случаев вегетативный). Спинномозговые нервы обозначаются номерами, индивидуальный подход на уровне общей анатомии не наблюдается.
- **в головном мозге - 12 пар черепных нервов**, которые являются уникальными, в том числе и по функциям. Каждый имеет свое название:

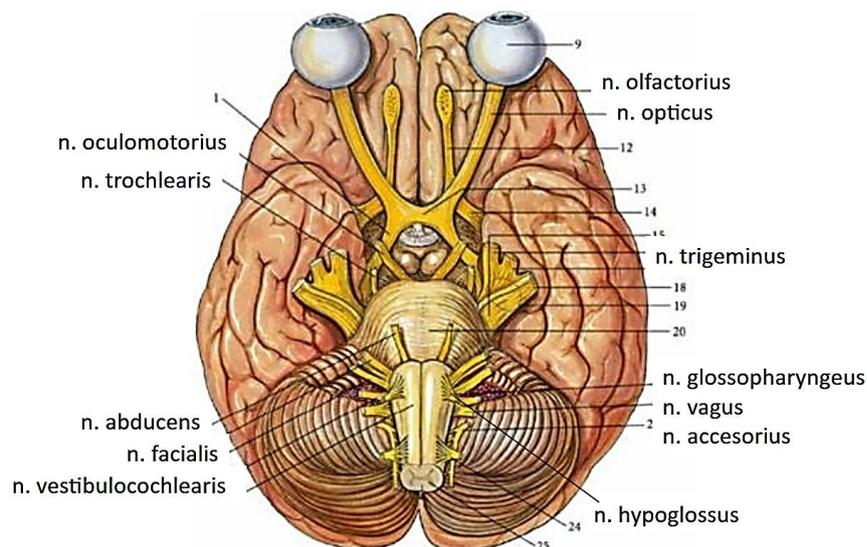


Рис. 2.8. 12 пар черепных нервов

- I пара - **обонятельный нерв** (*nervus olfactorius*), его показывает темная линия, указывающая на обонятельные луковицы, в которые входит около 30 тонких волокон обонятельного нерва, поднимающихся от носовой полости через решетчатую кость. Обонятельный нерв входит в конечный мозг.
- II пара - **зрительный нерв** (*nervus opticus*) идет от сетчатки глаза, входит в промежуточный мозг;
- III пара - **глазодвигательный нерв** (*nervus oculomotorius*) связан с движением глаз;
- IV пара - **блоковый нерв** (*nervus trochlearis*) связан с движением глаз, вместе с глазодвигательным нервом он выходит из среднего мозга, глазодвигательный выходит снизу, блоковый - единственный нерв, который идет с дорзальной стороны и спускается сбоку вниз;
- V пара - **тройничный нерв** (*nervus trigeminus*) - очень крупный, три ветки объединяются вместе (лобная, верхнечелюстная и нижнечелюстная), образуя крупный ганглий, волокна нерва входят и выходят в связи с мостом, по функциям он близок к задним корешкам серого вещества спинного мозга. Ганглий тройничного нерва по сути является аналогом спинномозгового ганглия, здесь находятся псевдоуниполярные сенсорные нейроны, которые работают с тремя "этажами" головы (в ходе эволюционного процесса связанные с головой костные структуры возникли на базе трех сомитов), от каждой части идет сбор болевой, кожной и мышечной чувствительности. В составе тройничного нерва есть и аксоны мотонейронов, которые идут к жевательным мышцам.
- VI пара - **отводящий нерв** (*nervus abducens*) связан с движением глаз, выходит на границе продолговатого мозга и моста;
- VII пара - **лицевой нерв** (*nervus facialis*), название нерва связано с тем, что он управляет мимическими мышцами, а также слезными и слюнными железами, ощущает вкус от передней части языка. Это очень важный нерв у рыб, связанный с органом боковой линии, которая в итоге эволюции дает внутреннее ухо.
- VIII пара - **преддверно-улитковый нерв** (*nervus vestibulocochlearis*) вместе с лицевым выходит на границе продолговатого мозга и моста, данный нерв в ходе эволюции отделяется от лицевого, у человека - чисто сенсорный нерв, который обслуживает внутреннее ухо;
- IX пара - **языкоглоточный нерв** (*nervus glossopharyngeus*) связан с вкусовой чувствительностью языка, работает с мышцами глотки, работает с функциями глотания, околоушной слюной железой, поэтому у данного нерва есть и парасимпатическая вегетативная функция;
- X пара - **блуждающий нерв** (*nervus vagus*) - главный парасимпатический нерв организма человека, иннервирует органы грудной клетки и брюшной полости, получает информацию от внутренних органов, связан с сокращением мышц верхней части пищевода и голосовых связок;

- XI пара - **добавочный нерв** (nervus accessorius) у млекопитающих и птиц возникает из задних корешков блуждающего нерва (X), работает с мышцами плечевого пояса (прежде всего трапецевидной) и шеи (повороты головы вправо и влево);
 - XII пара - **подъязычный нерв** (nervus hypoglossus) как и IX, X, XI нервы выходит из продолговатого мозга, возникает на уровне рептилий при слиянии ветвей спинномозговых нервов, работает с мышцами языка и подъязычным аппаратом.
- **Афферентные нервы** - I, II, VIII (обонятельный, зрительный, преддверно-улитковый) - чисто сенсорные, занимаются обонянием, зрением и работают с внутренним ухом (слух + равновесие)
 - **Эфферентные нервы:** двигательные - IV, VI, XII; двигательнопарасимпатические - III, XI
 - **Смешанные нервы** по набору функций ближе всего к спинномозговым нервам, то есть и сенсорные, и двигательные, и вегетативные - V, VII, IX, X

Нижняя поверхность мозга: обонятельный нерв (I) входит в обонятельную луковицу, зрительный нерв (II) образует перекрест, оба нерва по происхождению - тракты ЦНС; глазодвигательный нерв (III) - главный из нервов, управляющих движениями глаз, с каждым из которых связано 6 глазодвигательных мышц, 4 из них управляет глазодвигательный нерв. Ядра этого нерва находятся в среднем мозге, там присутствуют не только мотонейроны, но и парасимпатические нейроны, которые способны сужать зрачок и менять форму хрусталика для того, чтобы происходила аккомодация (наведение изображения на резкость). По одной мышце глаза приходится на блоковый нерв (IV) и на отводящий нерв (VI), который обеспечивает движение глаза по горизонтали.

Полностью набор из 12 нервов формируется не сразу, у рыб ряд нервов ещё отсутствует, у рептилий и амфибий нет добавочного нерва (XI), у птиц и млекопитающих присутствуют все пары. Если смотреть на нервы на поперечном срезе мозга, то можно увидеть, что продолговатый мозг и мост ещё отчасти сохраняют структуру, характерную для серого вещества спинного мозга, где сенсорную функцию в сером веществе выполняют задние рога, вегетативную - боковые рога, двигательную - передние рога. Когда нервная трубка превращается в продолговатый мозг и мост, то она расходится, формируя ромбовидную ямку, при этом обрабатывающие сенсорную зону оказываются сверху и сбоку (ядра тройничного нерва; зоны, занимающиеся вкусом; вестибуло-слуховая область). Зона переднего рога серого вещества, где находятся мотонейроны, оказывается ниже и медиальнее, боковые рога остаются между зонами, где обрабатывается сенсорная чувствительность, и зонами, которые управляют движениями, соответственно, парасимпатические ядра располагаются между ними, например, ядро блуждающего нерва или верхнее слюноотделительное ядро, связанное с активностью лицевого нерва.

Лекция 3. Стволовые структуры головного мозга

Ствол головного мозга: древние, жизненно важные функции

Мы переходим к стволовым структурам головного мозга - древним образованиям, в которых содержатся центры различных жизненно важных функций: дыхание, управление работой сердца, центры сна и бодрствования. Данные зоны присущи всем позвоночным, после их рассмотрения мы перейдем к более новым эволюционным образованиям - большим полушариям и новым областям мозжечка, которые отвечают за токую моторику конечностей, пальцев.

Рассмотрим **общий план головного мозга человека**: большие полушария, мозолистое тело (скопление белого вещества, соединяющего правое и левое полушария, мозжечок и ствол мозга, к которому относится продолговатый мозг, мост, средний мозг и промежуточный мозг, который иногда включают в состав промежуточного, иногда не включают. Мы будем включать его в состав, потому что это логично с точки зрения разворачивания функций, гипоталамус - нижняя часть промежуточного мозга, которая однозначно занимается очень древними и базовыми функциями. Кроме того на рис. 3.1. хорошо заметны желудочки мозга, которые были рассмотрены на прошлой лекции.



Рис. 3.1. Общий план строения головного мозга человека

В общей организации головного мозга у разных позвоночных (рыб, амфибий и рептилий) задний, средний и передний мозг достаточно четко выражены. По ходу эволюции нарастает размер переднего мозга, не просто идет эволюция мозжечка, стволовые структуры (продолговатый мозг, мост, средний мозг) сохраняются на всех уровнях. У рыб самыми крупными оказываются именно области среднего мозга, где в основном локализованы обработка зрительной и слуховой информации, интегративные функции, связанные с обучением функции. У амфибий также мощно развит средний мозг, отмечается постепенное увеличение размеров переднего мозга, появляется гипоталамус - нижняя часть промежуточного мозга. У рептилий гипоталамус выражен более явно, возрастает размер переднего мозга с обонятельными луковицами, которые присутствуют и в мозге рыб, потому что обоняние - древняя сенсорная система. В мозге человека стволовые структуры по массе явно уступают мозжечку, а тем более большим полушариям, но они очень важны.

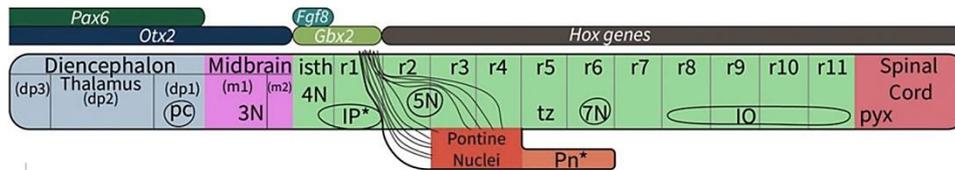


Рис. 3.2. Новая классификация ствольных структур мозга человека

Как ствольные структуры мозга развиваются в ходе эмбриогенеза, какие гены отвечают за то, чтобы сформировались необходимые отделы - очень актуальная и активно изучаемая тема. Нельзя сказать, что в настоящее время ученым в этой области все известно, но информации много и она колоссально интересна, в частности, та информация, которая касается относительно небольшого набора **гомеозисных генов**, определяющих развитие крупных блоков мозга человека. Для развития ствола мозга наиболее важными являются гены Pax, Otx2, Wnt1, Gbx2, Fgf8, Shh, Hox. Новая классификация ствольных структур отражает как стереотипно формируется зона продолговатого мозга и моста - 11 блоков зеленого цвета, розовым цветом показана зона среднего мозга, голубым - промежуточного, прежде всего таламуса.

В зоне ствольных структур выделяют четко **обособленные по функциям области**:

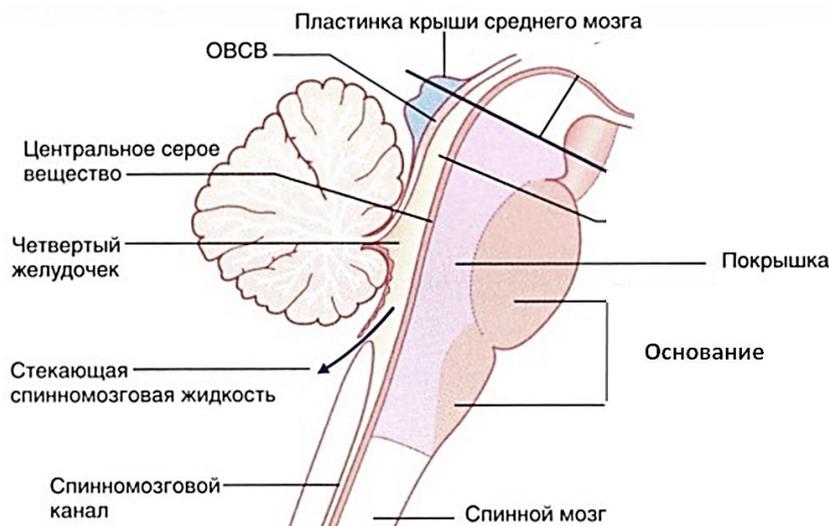


Рис. 3.3. Общий план строения продолговатого мозга, моста и среднего мозга

1. **Основание** - вентральная часть ствола мозга, прежде всего белое вещество мозга (пирамиды продолговатого мозга, кортикоспинальный тракт, передающий двигательные команды в спинной мозг к мотонейронам, валик моста, ножки среднего мозга), восходящие и нисходящие проводящие пути.
2. **Покрышка** - промежуточная область ствола, находящаяся под дном четвертого желудочка, под мозговым водопроводом, восходящие сенсорные пути, которые образуют петли - лемниски. Важной и интересной частью покрышки является ретикулярная формация - интегративная зона, которая тянется от продолговатого до среднего мозга и частично переходит в промежуточный мозг.

3. **Крыша** - зона тектума, хорошо развита в среднем мозге, четверохолмие. В мосту и продолговатом мозге крыша развита слабо.

В зоне ствола мозга присутствуют структуры, с которые были рассмотрены при описании спинного мозга: вентральная щель, III - XII нервы. Переход продолговатого мозга в спинной отмечен перекрестом пирамид - зоной своеобразной "косички", где заплетены волокна белого вещества, которые переходят справа налево и слева направо. В этой зоне происходит переход на противоположную сторону кортикоспинального тракта. На вентральной (передней) поверхности находятся оливы и большое количество черепно-мозговых нервов.

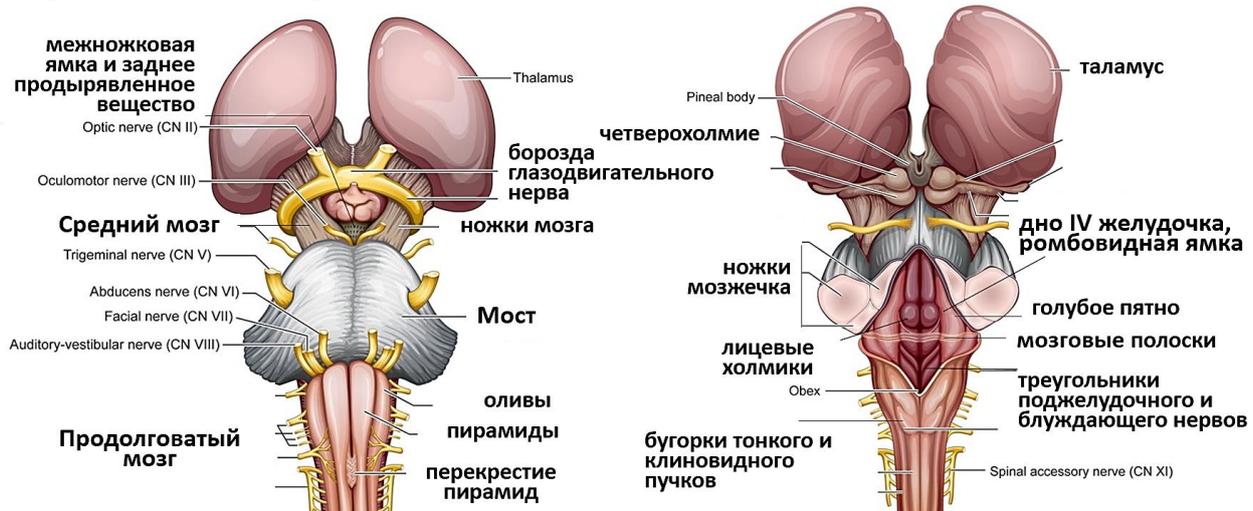


Рис. 3.4. Справа: латеральная поверхность ствольных структур мозга, слева: дорзальная поверхность

- **Продолговатый мозг**, "луковица мозга" (bulbus cerebri) - напоминает усеченный конус, ширина которого возрастает снизу с 1,5 см до 2,5 сверху; длина 4 см.
- **Варолиев мост** (pons) - имеет почти квадратную форму (длина 2,5 - 3 см, ширина - 3 - 3,5 см), заметны область выхода V тройничного нерва и базилярная борозда, по которой проходит базилярная артерия. В филогенезе мост обособляется только у млекопитающих в связи с развитием коры и нисходящих из нее проекционных путей, растет число собственных ядер вентральной части моста, появляются и развиваются средние ножки мозжечка и его полушария.
- **Средний мозг** - область глазодвигательного нерва, зона заднего продырявленного вещества, с дорзальной поверхности спускается блоковый нерв.

Для получения вида дорзальной стороны ствола мозга необходимо отрезать мозжечок, который соединен с отделами мозга тремя мощными пучками вещества, называемыми **ножки мозжечка**: передние/верхние идут к среднему мозгу, самые крупные - средние идут к мосту, задние/нижние - к продолговатому мозгу. После того, как убирается мозжечок, становится видна полость четвертого желудочка, который по форме представляет собой четырехгранную пирамиду. Вершина пирамиды упирается в

мозжечок, ромбовидное дно формирует дорзальную поверхность продолговатого мозга и моста и называется **ромбовидная ямка**, в области которой находятся дополнительные структуры:

- **тонкие клиновидные пучки** (восходящий тракт кожной, мышечной чувствительности) заканчиваются в **бугорках тонкого и клиновидного пучков**, здесь находится синаптическое переключение, после которого аксоны клеток продолговатого мозга формируют перекрест и переходят на противоположную сторону;
- **треугольники подъязычного и блуждающего нерва**, под этими областями находятся ядра IX и X нерва;
- **мозговые полоски** - волокна, связанные с передачей слуховой информации справа налево и слева направо от улитковых ядер VIII нерва, которые находятся по углам ромбовидной ямки, мозговые полоски формируют границу продолговатого мозга и моста;
- **лицевые холмики** - здесь по поверхности мозга проходят волокна лицевого нерва, ядро которого находится глубже. Волокна выходят на поверхность, огибая ядра VI отводящего нерва, то есть объем лицевого холмика формируют ядра отводящего нерва;
- **голубое пятно** - зона, имеющая голубоватую окраску и содержащая нейроны, вырабатывающие в качестве нейромедиатора норадреналин. Это важнейшая активирующая система, система сопровождения стресс-реакции внутри мозга;
- **четверохолмие** - переход к среднему мозгу.

Примеры восходящих трактов, проносящих информацию через продолговатый мозг и мост:

- **быстрая система предъема кожной и мышечной чувствительности с помощью тонкого и клиновидного пучков** - чувствительный нейрон из спинномозгового ганглия не переключается в спинном мозге → бугорки тонкого и клиновидного пучков, медиальная петля (перекрест) - первый синапс → таламус - второй синапс в вентробазальном комплексе → соматосенсорная кора - третий синапс.
- **более древняя и медленная система подъема болевой и температурной чувствительности с помощью спиноталамического тракта** - чувствительный нейрон из спинномозгового ганглия → серое вещество спинного мозга - первый синапс, перекрест происходит на своем сегменте спинного мозга → аксон переходит на противоположную сторону и в составе бокового канатика огибает продолговатый мозг и мост → медиальные ядра таламуса - второй синапс → соматосенсорная кора в передней части теменной доли - третий синапс.

Ядра продолговатого мозга и моста

Продолговатый мозг и мост выполняют, с одной стороны, проводящую функцию - через них иногда транзитом, иногда с переключением проходят как

восходящие, так и нисходящие информационные потоки, с другой стороны - внутри данных структур мозга располагаются скопления серого вещества, в основном ядра черепных нервов, ретикулярная формация, ядра, выполняющие локальные функции: голубое пятно, ядра моста, внутри оливы находится специальное двигательное ядро, характерное для продолговатого мозга. **Олива** - складчатая конструкция, которая состоит из серого вещества и работает вместе с мозжечком.



Рис. 3.5. Взаимное расположение ядер ромбовидной ямки

Ядра черепных нервов. Когда спинной мозг превращается в головной, становясь продолговатым мозгом и мостом, то по срединной борозде происходит расщепление спинного мозга, которое иногда сравнивают с разворачиванием веера. Переключающие сенсорные сигналы структуры в итоге оказываются наиболее латеральными (области вкусовой чувствительности - VII, IX нервы). Моторные ядра, связанные с управлением мышцами, располагаются медиально (ядра XI, XII нервов, вплоть до тройничного нерва, управляющего жеванием), как тройничный нерв, отвечающий за болевую и мышечную чувствительность головы, и VIII нерв, отвечающий за переключение информации от внутреннего уха. Отдельно располагаются более крупные вестибулярные ядра и слуховые ядра. Расположение вестибулярных ядер медиальнее обозначает, что они имеют более древнее происхождение, то есть по мере эволюции позвоночных вестибулярная система формируется первой, а слуховая дополняет её, поэтому возникают характерные отношения локализации вестибулярных и слуховых ядер, в которых переключаются волокна VIII нерва.

Ретикулярная формация. Выполняющая в спинном мозге интегративные функции промежуточная зона при переходе спинного мозга в ствольные структуры сохраняет свою функцию, продолжает собирать информационные потоки и принимать решения о запуске тех или иных реакций. Ретикулярная формация мозгового ствола соответствует промежуточной области серого вещества спинного мозга. Ученые говорят о ней отдельно, отчасти отделяя её как от серого, так и от белого вещества: В.М. Бехтерев (1898) и С. Рамон-и-Кахал (1909) описывают её как диффузное скопление различных по форме и размеру нейронов, пронизанное многочисленными нервными волокнами. Белое вещество/аксоны, окруженные миелиновыми оболочками - зона, где информация не обрабатывается, а только проводится. Серое вещество/тела, дендриты, меньше миелина - обработка информации и принятие решений. В мозге

существуют области, которые состоят из серого вещества, сквозь которое в разных направлениях проходят аксоны. Возникает хаотичная смесь серого и белого вещества, которая в свое время была названа ретикулярной формацией. В классическом сером веществе более темные зоны отделены прослойками белого вещества, даже визуальное ядро хорошо отличается от ядра, а в случае ретикулярной формации мы имеем дело с морфологически довольно однородной массой, ядра необходимо отличать прежде всего по функциям, что является непростым делом.

Ядра ретикулярной формации - жизненно важные центры:

- **сосудодвигательный центр** - через симпатическую и парасимпатическую систему регулирует частоту и силу сердечных сокращений, воздействует на диаметр кровеносных сосудов;
- **пейсмекерный дыхательный центр** - каждый вдох и выдох человека запускается из продолговатого мозга и моста, здесь расположены нейроны-водители дыхательного ритма, находятся нейросети, которые реагируют на концентрацию кислорода и углекислого газа в крови, уровень стресса и температуру тела;
- **центры врожденного пищевого поведения**, простых пищевых рефлексов - от вкусовой чувствительности до сосания, глотания, отделения пищеварительного сока), перистальтика ЖКТ;
- **центры защитных рефлексов** - кашель, чихание, рвота, слезоотделение, мигание;
- **вестибулярные центры** - установочные позы рефлексы, мышечный тонус, окуломоторные
- **центры регуляции цикла "сон-бодрствование"**: ретикулярная формация обеспечивает процессы внимания и пробуждения (arousal), оказывая активирующее влияние на кору больших полушарий.

Проекционные ядра связывают продолговатый мозг и мост с другими отделами мозга и выполняют локальные функции в рамках стволовых структур:

- **ядра бугорков тонкого и клиновидного пучков** - переключение кожной и мышечной чувствительности, **ядра олив** - связаны с мозжечком
- **голубое пятно** - вырабатывает нейрон норадреналин, связь со стрессом, **собственные ядра моста** - связывают ствол и мозжечок, **ядра шва** - идут по центру продолговатому мозгу и мосту, вырабатывают серотонин и участвуют в контроле разных функций, начиная от болевой чувствительности, заканчивая работой коры больших полушарий и сдерживания избыточного "шума" в нейросетях новой коры.

Если провести поперечный срез через мост, то чуть выше границы между продолговатым мозгом и мостом можно увидеть полость IV желудочка и детали внутри мостовых структур: в области основания находится много белого вещества, здесь же

располагаются собственные ядра моста, на переходе к покрывке - слуховые центры, в середине покрывки находятся серотониновые ядра шва, приближаясь к дорзальной поверхности - вестибулярные ядра, в середине, под лицевыми холмиками - ядра отводящего нерва.

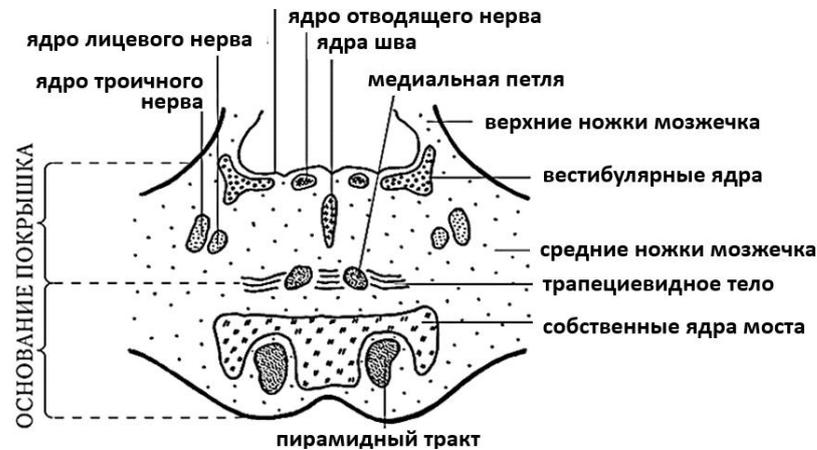


Рис. 3.6. Поперечный срез через мост

Проходящие через мост пути:

- **восходящий поток проведения информации** - пирамидный тракт, трапециевидное тело - медиальная петля (переключение кожной и мышечной чувствительности), латеральная петля, латеральный лемниск (переключение слуховой информации, которая далее направляется в четверохолмие, таламус) - пример;
- **нисходящий поток** - идет от коры больших полушарий к собственным ядрам моста и переключается на мозжечок. С помощью данного потока кора больших полушарий сбрасывает на мозжечок копию двигательных программ, которые запоминаются его нейросетями.

Развитие моста - во многом результат возникновения данной группы структур, потому что у других позвоночных, например, на уровне рептилий, мост не выделяется и не обособляется. В тот момент, когда начинают активно работать конечности (в особенности кисти и пальцы) - появляются дополнительные переключательные структуры, выделяется мост, а собственные ядра моста во многом обуславливают объем мостовых структур.

Средний мозг

Средний мозг (mesencephalon) - это достаточно небольшой по объему, но очень важный блок мозга человека (рис. 3.1.):

- **вентральная поверхность** - ножки мозга, полосы на нем возникают по причине скопления белого вещества, прежде всего это нисходящие кортикоспинальные и восходящие тракты; межножковая ямка и заднее

продырявленное вещество; волокна глазодвигательного нерва, выходящие из борозды глазодвигательного нерва - нижней задней границы среднего мозга;

- **дорзальная поверхность** - пластинка крыши среднего мозга, которая образованна четверохолмием: два верхних/передних холмика (зрительные), два нижних/задних холмика (слуховые), от которых идут ручки верхних и нижних холмиков (волокна белого вещества) к зрительным и слуховым зонам таламуса, где продолжается обработка сенсорной информации.

В области крыши или четверохолмия находится мозговой водопровод, окруженный скоплением центрального серого вещества среднего мозга, в области покрывки - зоны ретикулярной формации, в основании - красное ядро и черная субстанция среднего мозга, в центре находятся глазодвигательные структуры, в частности, ядра III, IV нерва, на рис. 3.7. можно увидеть выход III глазодвигательного нерва, выход IV нерва находится на дорзальной поверхности, он выходит из нижних холмиков четверохолмия и постепенно спускается на вентральную поверхность.

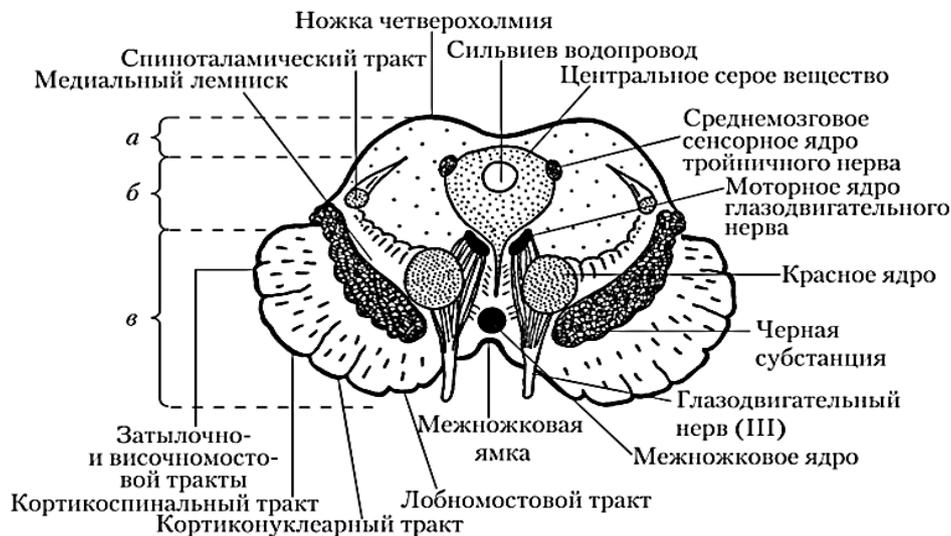


Рис. 3.7. Поперечный срез среднего мозга: а. крыша, б. покрывка, в. Основание

Четверохолмие (крыша, tectum). В верхние холмики идет информация от сетчатки глаз, в нижние - информация от ядер VIII нерва и от трапециевидного комплекса, от латеральной петли. Четверохолмие у рыб - главнейший интегративный центр мозга, у человека - гораздо более скромная по функциям зона, которая занимается выделением новых сигналов. Здесь находятся нейроны, которые постоянно сравнивают ту информацию, которая шла по зрительной и слуховой системе (0,3 сек назад), с появившейся информацией. Нейроны-детекторы новизны реагируют на заметные изменения, прежде всего на движения в поле зрения, на появление нового звука, изменение локализации источника звука. После того, как новизна детектирована, сигнал уходит на глазодвигательные центры, а также на другие моторные области, которые могут обеспечить не только поворот глаз и аккомодацию (наведение на резкость), но и поворот головы или тела, настораживание ушей у животных. Таким

образом данная область запускает ориентировочный рефлекс, который И.П. Павлов называл "рефлекс что такое". По сути - это любопытство на самом древнем уровне, которое позволяет на уровне врожденных рефлекторных механизмов очень быстро настроиться на источник новых сигналов. В четверохолмие приходят и другие сигналы, например, кожной чувствительности. Спинотектальный тракт снизу проводит информацию о прикосновениях, если кто-то прикоснется к плечу человека, то будет запущен ориентировочный рефлекс. От четверохолмия отходят **текто-спинальный и текто-бульбарный тракты** - пути которые проводят от него сигналы на мотонейроны спинного мозга и черепных нервов, что обеспечивает поворот головы и всего тела в сторону нового сигнала. В итоге в данной области происходит серьезная интеграция различных сенсорных сигналов, а также интеграция информации из окружающей среды и последующих двигательных, а также вегетативных реакций. Сторожевой рефлекс у собаки развивается по очень древним, врожденно заданным механизмам, поэтому он так быстр и точен, позволяет обеспечить оперативное реагирование на изменения в окружающей среде.

Покрышка (tegmentum). Серое вещество покрышки включает в себя:

1. **Красное ядро** - двигательный центр овальной формы, на нейронах которого заканчиваются волокна от зубчатого ядра и стриатума. Оно содержит много капилляров, как в свое время писали нейроанатомы, на свежем срезе ядро несколько розоватое, что отразилось на его названии. Внутри красного ядра выделяются:
 - **задняя крупноклеточная часть** - более известна, от нее начинается руброспинальный тракт, который относится к экстрапирамидной системе и связан со сгибанием конечностей и пальцев во время локомоции;
 - **передняя мелкоклеточная часть** - эволюционно более новая, участвует в формировании двигательных программ, работая вместе с базальными ганглиями и мозжечком, проводит сигналы от коры на нижнюю оливу. Это интегративный двигательный центр, прежде всего рассчитанный на оперативное формирование моторных навыков и на их дальнейший запуск, когда та или иная поведенческая программа оказывается актуальной.
2. **Центральное серое вещество** - окружает мозговой водопровод и содержит зоны, связанные с ретикулярной формацией, а также среднемозговое ядро V нерва, ядра III и IV черепных нервов. Оно является структурой, отдающей команды ядрам шва, в частности, на выделение серотонина и на изменение общего уровня болевой чувствительности. Центральное серое вещество входит в комплекс структур, которые регулируют сон и бодрствование человека.
3. **Черная субстанция** - расположена на границе покрышки и основания, она состоит из двух частей, но в отличие от красного ядра не в росто-каудальном направлении (спереди назад), а в латеро-медиальном направлении (изнутри наружу):

- **медиальная или компактная часть** - наиболее известна, именно эти области черной субстанции содержат нейроны, которые вырабатывают дофамин, аксоны дофаминовых клеток направляются в полосатое тело конечного мозга. Самое известное и связанное с черной субстанцией заболевание - болезнь Паркинсона, развивающаяся, когда черная субстанция дегенерирует. Эта зона имеет темный цвет из-за меланина, в случае болезни Паркинсона нейроны разрушаются и на уровне стриатума возникают серьезные нарушения, которые заключаются в возникновении тремора, ригидности, акинезии.
- **латеральная или ретикулярная часть** - по структуре немного напоминает ретикулярную формацию и содержит ГАМК-ергические тормозные нейроны, которые работают в двигательной системе, прежде всего в области контроля движения глаз. Тормозное влияние клеток ретикулярной части черной субстанции позволяет сдерживать чрезмерно сильные движения глаз. Наличие такого тормозного контроля очень характерно для двигательных систем мозга.

Вентральная тегментальная область (VTA): ядра системы вознаграждения расположены в медиальной зоне на границе покрышки и основания. Здесь тоже находятся дофаминовые нейроны, но с существенно другими функциями и направлением проекции. Черная субстанция образует нигростриатную систему мозга, аксоны из её компактной части идут в базальные ганглии. Из вентральной тегментальной области аксоны направляются либо в кору больших полушарий - мезо-кортикальная система, либо к структурам, которые занимаются потребностями, мотивациями и эмоциями - прилежащему ядру и миндалине - мезо-лимбическая система. В целом VTA работает в рамках важнейшей системы подкрепления, вознаграждения, генерации положительных эмоций. Удовлетворяя те или иные потребности, по крайней мере, приближаясь к их удовлетворению, человек активирует именно эту зону мозга, тогда в коре больших полушарий и, например, в базальных ганглиях более мощно выделяется дофамин.

Основание ножек среднего мозга (pars basillaris) содержит большое количество белого вещества и следующие эфферентные проводящие пути: лобно-мостовой, корково-ядерный путь направляется к двигательным ядрам черепных нервов - часть экстрапирамидной системы, самый заметный - кортико-спинальный или пирамидный путь, затылочно-височно-мостовой путь - связь с ядрами моста.

Промежуточный мозг

Онтогенез промежуточного мозга: из переднего мозгового пузыря развивается не только промежуточный мозг, от него отделяются большие полушария конечного мозга, которые в итоге начинают доминировать и накрывают сверху не только промежуточный, но и средний мозг, и мозжечок. В ходе развития переднего мозгового пузыря происходит следующее распределение нервной ткани:

- нижняя стенка → **гипоталамус** - филогенетически наиболее древняя часть

- боковые стенки → **таламус** - парная структура, разделенная III желудочком
- верхняя стенка → **эпиталамус**, эпифез
- задняя стенка → **метаталамус**

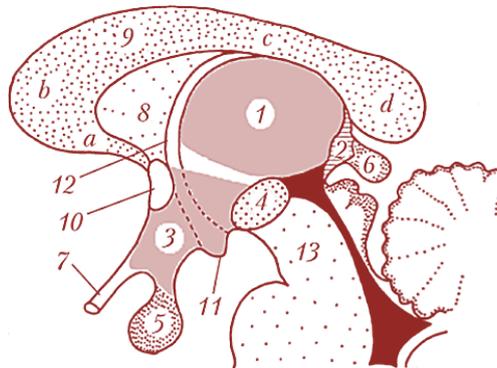


Рис. 3.8. Структуры промежуточного мозга

Ключевыми из образованных структур являются: таламус (выделяют более 40 ядер) и гипоталамус (более 30 ядер). Все структуры промежуточного мозга образуются из дорзальной пластинки нервной трубки, поэтому это сплошные переключательные нейроны и интернейроны, двигательных и вегетативных ядер нет, то есть нет мотонейронов и преганглионарных нейронов симпатической либо парасимпатической системы. На рис. 3.8. показаны: 1. таламус (зрительный бугор), белая зона - межталамическое сращение, пучок белого вещества, соединяющий правый и левый таламусы; 2. эпиталамус; 3. гипоталамус (подбугорье); 4. субталамус - зона, находящаяся на переходе от промежуточного к среднему мозгу; 5. гипофиз; 6. эпифиз, вместе с эпиталамусом формирует единую функциональную зону; 7. II зрительный нерв, входящий в промежуточный мозг, а также структуры конечного мозга: 8. прозрачная перегородка, 9. мозолистое тело, 11. передняя комиссура, 12. свод; нижележащие структуры: 11. мост, 12. ножки среднего мозга.

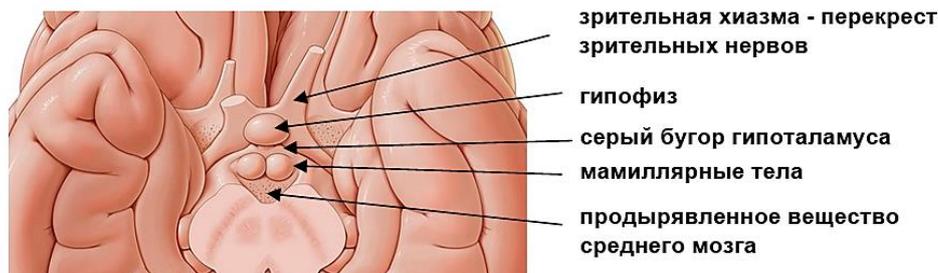


Рис. 3.9. Промежуточный мозг - вид снизу, границы

Таламическая область. Таламус переводится как зрительный бугор, это название используется до сих пор, хотя таламус занимается значительным количеством функций. Вокруг парных таламусов "накручиваются" структуры конечного мозга, для которых характерна округлость (С-образная форма). Таламическая область показана на рис. 3.10., она включает в себя:

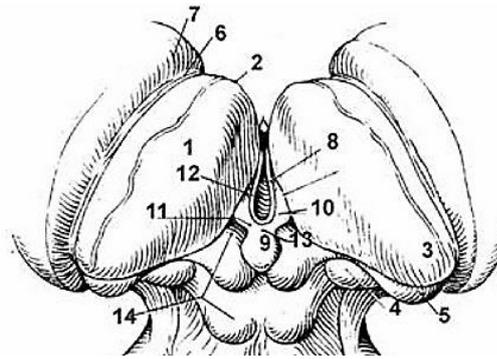


Рис. 3.10. Таламическая область

- **Дорзальный таламус** - основная часть таламуса: 1. зрительный бугор, таламусы соединены межталамическим сращением; 2. передний бугорок; 3. мощная зона подушки;
- **Метаталамус** возникает как задняя часть промежуточного мозга, его выделение связано с эмбриологией: 4. медиальное коленчатое тело; 5. латеральное коленчатое тело - зрительные и слуховые центры таламуса;
- **Эпиталамус**: 9. эпифиз; 10. поводок; 13. спайка поводков, соединяющая правый и левый поводок.

Таламус - информационный фильтр на входе в кору больших полушарий, через него проходит огромное количество информационных потоков. Исключением является обонятельная система, которая имеет собственный древний вход в кору больших полушарий через обонятельные луковицы, являющиеся в некотором смысле аналогом таламуса, специализированном на обонянии. Через таламус проходят:

- **восходящие сенсорный тракты** - зрение, слух, кожная, болевая, вкусовая чувствительность;
- **моторные программы** - двигательные сигналы, например, идущие от базальных ганглиев и от мозжечка;
- **сигналы лимбической системы**, связанные с потребностями, мотивацией, эмоциями, памятью;
- **таламические ядра** непосредственно взаимодействуют с корой и участвуют в опознавании сложных зрительных образов.

Таламус пропускает в кору больших полушарий значимые (сильные, новые) сигналы, его важнейшей задачей является блокада неактуальных информационных потоков и обеспечение "зеленого коридора" для актуальных. В этом смысле можно сказать, что через таламус реализуется функция внимания, как произвольного, так и непроизвольного. В случае произвольного внимания кора больших полушарий "сообщает" таламусу, что в настоящий момент для неё актуальна зрительная информация, которую необходимо пропускать в первую очередь (рассмотрим этот объект), или слуховая (прислушаемся к этому звуку). В случае непроизвольного внимания четверохолмие "сообщает" таламусу о том, что на крае поля зрения некий

объект внезапно пришел в движение, таламус посылает мощное сообщение в кору больших полушарий и она может переключиться на другой тип деятельности. Таким образом, внутри таламуса есть нейросети, которые реализуют функции произвольного и непроизвольного внимания. Несмотря на небольшой размер в 4 см, в таламусе присутствуют все центры, которые отражают корковые зоны: зрение, слух, движение, мышление. Нейроанатомы выделяют в таламусе около 40 ядер, нейрохирурги - порядка 80. При диагнозе "хроническая боль" в ходе операции таламическая точка разрушается некоторые нейросети таламуса, поскольку необходимо разорвать патологический восходящий поток информации.

Классификация ядер таламуса по связям и функциям:

- **проекционные ядра** - передают информацию в кору больших полушарий, образуя связи только с клетками определенных корковых полей, фильтруют информацию для этих зон. Для данных ядер характерна топическая организация, например, в случае передачи кожной чувствительности там будет карта тела, зрительной информации - карта сетчатки, слуховой информации - карта базилярной мембраны улитки.
- **неспецифические ядра** - диффузные проекции на обширные области коры и собственно таламуса, работают в рамках системы "сон - бодрствование", связаны с ретикулярной формацией.
- **ассоциативные** - внутренние ядра таламуса, не имеющие афферентов с периферии, получают сигналы, обработанные в других ядрах таламуса, проекции идут в ассоциативные зоны коры - лобную и теменные доли.

Классификация ядер таламуса по локализации:

- передние ядра: вентральное, дорзальное и медиальное, работают в основном с лимбической системой
- вентро-латеральные ядра (VLa): вентральное переднее (двигательное), заднее латеральное (кожная, мышечная чувствительность)
- вентробазальные ядра (VPI): вентральное заднемедиальное и заднелатеральное
- подушка
- медиальное коленчатое тело; латеральное коленчатое тело
- медиальные ядра; дорзальные ядра

Специфические (проекционные, релейные) ядра таламуса:

Сенсорные	Моторные	Лимбические и ассоциативные
Фильтруют информацию от органов чувств: <ul style="list-style-type: none"> • вентробазальный комплекс - кожная и мышечная 	Обеспечивают взаимодействие стволовых и корковых структур, связанных с организацией движения:	Участвуют в формировании памяти, переходе её в долговременную, связаны с лобной и поясной корой, поясной извилиной,

<p>чувствительность</p> <ul style="list-style-type: none"> • латеральное коленчатое тело - зрение • медиальное коленчатое тело - слух • медиальные ядра - боль, вкус, равновесие 	<ul style="list-style-type: none"> • VL_a фильтрует сигналы от базальных ганглиев в премоторную кору - запуск программы • VP₁ - сигналы от мозжечка в моторную кору - запуск конкретных двигательных реакций 	<p>участвуют в процессах: мышление, принятие решений, эмоции</p> <ul style="list-style-type: none"> • фильтруют сенсорные сигналы, в том числе от интероцепторов, в лимбическую систему • проводят сигналы круга Пейпеза и др.
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------

В вентробазальном таламусе формируется кожная и мышечная карта всего тела человека, спинной мозг поставляет информацию только от туловища и конечностей, поэтому в вентробазальный комплекс приходит информация и от тройничного нерва. Полная карта тела далее переключается в переднюю часть теменной доли, в постцентральную извилину в первичной соматосенсорной коре (зоны 1,2,3 по Бродману). В данной зоне и зоне центральной борозды находятся кожно-мышечные карты тела: сверху - зона ноги, далее - зоны туловища, руки, головы. Работа со зрением: зрительный нерв → после зрительной хиазмы - зрительный тракт → часть информации направляется в четверохолмие, но основной поток идет в латеральные коленчатые тела → первичная зрительная кора, поле 17 по Бродману, где находятся колонки ориентационной чувствительности → часть информации идет в подушку, которая работает с более продвинутыми зонами зрительной коры - вторичной и третичной зрительной корой. Медиальное коленчатое тело работает со слухом: информация приходит через латеральную петлю от трапецевидного тела и от ядер VIII нерва → медиальное коленчатое тело → первичная слуховая кора в верхней части височной доли (поля 41 и 42 по Бродману). Подобного рода очень точечные проекции, например, для слуховой системы, несут информацию о тоне звука: какие-то аксоны говорят о том, что идет сигнал с частотой 100 Гц, другие – о частоте 500 или 3000 Гц. Подобное тончайшее разделение функций характерно именно для проекционных таламических областей.

Неспецифические ядра таламуса - наиболее древняя часть таламуса, они находятся в медиальной части и граничат с III желудочком: **медиальные и медианные ядра, ретикулярное ядро таламуса**. Данные ядра не заняты проведением определенного типа информации, их значительная часть связана с центрами сна и бодрствования, они влияют на различные ядра таламуса и коры больших полушарий, определяя их тонус. Неспецифические ядра содержат большое количество ГАМК-ергических клеток, которые контролируют состояние нейросетей таламуса. Ретикулярное ядро таламуса является его "скорлупой", представляя собой тонкую прослойку в основном ГАМК-нейронов, сдерживающих избыточную активацию, например, нейронных центров.

Ассоциативные ядра таламуса - эволюционно наиболее молодые отделы, характерные для млекопитающих: **дорзальные, латеральные, подушка**. Функции данных структур менее всего изучены, потому что серьезного развития они достигают

у высших млекопитающих, что затрудняет их изучение. Те структуры, которые расположены более роstralно, преимущественно взаимодействуют с ассоциативной лобной корой, более каудально расположенные ядра - с ассоциативной теменной корой. Зачастую они участвуют в распознавании сложных сенсорных образов, например, подушка - в зрительных, поэтому она одновременно попадает и в ассоциативные и в зрительные сенсорные ядра. Данная дорзальная латеральная группа - наиболее сложно функционирующие и зачастую полимодальные нейроны.

К **эпиталамусу** относятся: эпифиз - шишковидное тело, комиссура (спайка) поводков, поводок, треугольник поводка, мозговая полоска (рис. 3.10.). **Эпифиз** - эндокринная железа, вырабатывающая мелатонин - гормон успокаивающего действия, снижающий активность многих систем в организме человека. Структуры поводка содержат нейросети, которые участвуют в работе лимбической системы. Существуют публикации, показывающие, что активность нейронов связана с воздействием обонятельных сигналов (например, феромональных), половым поведением, детско-родительским взаимодействием, то есть системами, которые работают вместе с гипоталамусом или миндалиной.

Субталамус - часть экстрапирамидной системы мозга, которая находится между таламусом, гипоталамусом и средним мозгом (рис. 3.8.). Если обратиться к происхождению и свойствам нервных клеток, которые в ней расположены, то субталамическое ядро или тело Льюиса - это продолжение черной субстанции в промежуточном мозге. Но в субталамусе находятся не дофаминовые и не ГАМК-нейроны, а возбуждающие глутаматные нейроны, функция которых связана прежде всего с запуском и ускорением локомоции - сгибанием и разгибанием конечностей, обеспечивающим перемещение в пространстве. При достаточной активации субталамуса лежащее экспериментальное животное встает и начинает идти, если субталамус активировать сильнее, то происходит переход животного к бегу, далее - к ускорению бега. Кроме данной древней функции у субталамуса обнаружена новая функция, связанная с взаимодействием с базальными ганглиями, где кроме стриатума в находится бледный шар, который реализует тормозный контроль и сдерживает запуск ненужных двигательных программ. Для сдерживания нейроны бледного шара должны обладать высокой фоновой активностью, которую обеспечивает субталамическое ядро, поэтому данная структура функционирует и в рамках взаимодействия: базальные ганглии - мозжечок - моторная кора.

Гипоталамус - вентральная часть промежуточного мозга, внутри которой выделяется более 30 пар ядер. Они плохо отделены друг от друга, поскольку прослойки белого вещества не очень ярко выражены. Отметим связь гипоталамуса с гипофизом и единство гипоталамо-гипофизарной системы - важнейшей системы эндокринной регуляции.

Границы гипоталамуса:

- верхняя - гипоталамическая борозда, отделяющая гипоталамус от таламуса

- нижняя - зрительный перекрест, сосцевидные тела и серый бугор гипоталамуса - срединное возвышение над воронкой гипофиза
- передняя - терминальная пластинка
- задняя - крышка заднего мозга
- медиальная - стенки III желудочка, который делит гипоталамус на правую и левую область, но в отличие от таламуса, говорят о едином гипоталамусе
- латеральная - внутренняя капсула (мощные пучки белого вещества), отделяет гипоталамус от базальных ганглиев

Ядра гипоталамуса. Существует несколько подходов к многочисленным гипоталамическим ядрам, на рис. 3.11. показаны основные из ядер.

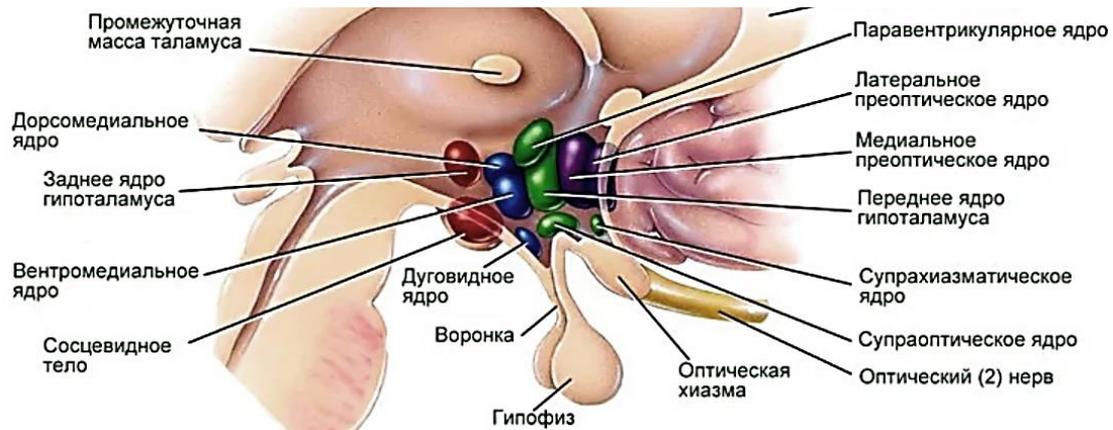


Рис. 3.11. Основные ядра гипоталамуса

1. Локализация ядер гипоталамуса связана с перекрестом зрительных нервов и хиазмой - **супраоптическая зона**:
 - преоптическая группа: паравентрикулярное, медиальное, латеральное ядро
 - передняя группа: супраоптическое, супрахиазменное, переднее, паравентрикулярное ядро
2. **Зона серого бугра**:
 - средняя группа: вентромедиальное, дорзамедиальное, дугообразное ядро
3. **Зона сосцевидных тел**:
 - задняя группа: медиальное и латеральное ядро сосцевидных тел, заднее гипоталамическое ядро
 - наружная группа: латеральное гипоталамическое ядро, ядра серого бугра

Гипофиз - важная часть гипоталамуса, надежно зафиксированная в углублении клиновидной кости дна черепа - турецком седле. В гипофизе выделяют переднюю (аденогипофиз), заднюю (нейрогипофиз) и промежуточные области:

- **аденогипофиз** - по происхождению растет из дорзальной части ротовой полости по направлению к основанию мозга, в нем вырабатываются в основном тропные гормоны, влияющие на другие эндокринные железы, а также пролактин,

влияющий на работу молочной железы. Выделение гормонов аденогипофизом регулируется гипоталамусом: нейроны дорзо- и вентромедиальных ядер выбрасывают в кровь либерины и статины - гормоны, которые воздействуют на работу передней доли гипофиза.

- **нейрогипофиз** - происходит из ткани нервной трубки, в нем в основном вырабатываются гормоны вазопрессин и окситоцин, которые синтезируются не в гипофизе, а в нейронах гипоталамуса. Аксоны эндокринных клеток паравентрикулярного и супраоптического ядер гипоталамуса идут в заднюю долю гипофиза, где выбрасывают вазопрессин и окситоцин.

Гипоталамус выполняет важнейшие эндокринные и вегетативные функции:

Эндокринные функции гипоталамуса - прежде всего связаны с выделением статинов и либеринов, многие сети гипоталамуса чувствительны к концентрации основных гормонов в крови. Зарегистрировав отклонение от оптимального уровня концентрации, например, тироксинов или половых гормонов, гипоталамус может через статины и либерины передавать сигналы на гипофиз, который через тропные гормоны доводит распоряжения до конкретных эндокринных желез. Эндокринная функция гипоталамуса очень интенсивно изучается, поскольку она колоссально важна.

Вегетативные функции - нейросети гипоталамуса участвуют в поддержании гомеостаза на уровне вегетативной регуляции, гипоталамус способен посылать сигналы к симпатической и парасимпатической системе:

- при раздражении ядер передней группы - возникают эффекты парасимпатической нервной системы: брадикардия, сужение зрачка (миоз), снижение артериального давления, усиление моторики и секреции ЖКТ; выделение гормонов нейрогипофиза (окситоцин, вазопрессин);
- при раздражении ядер средней группы - снижение тонуса симпатической нервной системы; выделяются релизинг-факторы;
- при раздражении ядер задней группы - эффекты симпатической нервной системы: расширение зрачка (мидриаз), увеличение артериального давления, сокращение желчного и мочевого пузыря.

Гипоталамус - важнейший центр **биологических потребностей и эмоций**:

- передние зоны гипоталамуса - **центры полового и родительского поведения**: запуск программ, возникновение половой мотивации; активация заботы. Данные центры реагируют на половые гормоны (пролактин, окситоцин), далее через миндалину посылают сигналы в лобную кору, появляется шанс, что "призывы" гипоталамуса воплотятся в конкретные поведенческие реакции;
- медиальные зоны гипоталамуса - **центры пищевой и питьевой потребности**: анализируя химический состав крови, например, концентрацию глюкозы, данные зоны способны вызывать пищевую и питьевую мотивации. Центр жажды активирует выделение вазопрессина, который увеличивает обратное всасывание

воды в почках, что позволяет человеку экономить воду на уровне выделительной системы и одновременно искать источник воды.

- задние зоны гипоталамуса - **центры стресса, страха и агрессии**: выбор "убегать или драться" осуществляет миндалевидное тело, но за конкретное доведение информации до симпатической нервной системы или дальнейшее выделение кортиколиберина, АКТГ и кортизола отвечают задние зоны гипоталамуса. Здесь есть отдельные нейросети, связанные с реакциями страха, паники и затаивания, и отдельные нейросети, связанные с реакциями агрессии.

Помимо центров потребностей в гипоталамусе находятся:

- нейросети, способные по ходу реализации той или иной потребности участвовать в **генерации эмоций**: отслеживается получен или не получен результат, сам процесс движения к цели. Человек имеет два базовых типа эмоций, обеспечивающих окончательную оценку успеха и неудачи, и текущие, сопровождающие базовые двигательные программы, говорящие о том, что подкрепление становится более вероятным (положительные эмоции) или менее вероятным (отрицательные).
- центры, связанные с **поддержанием гомеостаза** (витальные потребности): нейросети, связанные со сном и бодрствованием; супрахиазмные ядра (биологические часы человека) получают информацию от зрительного нерва об общем уровне освещенности, на её основе они способны отслеживать суточный ритм и вовремя подавать сигналы центрам сна и бодрствования.

Лекция 4. Конечный мозг (большие полушария) и мозжечок

Проводящие пути и базальные ганглии

Данной лекцией мы завершаем разговор о конкретных зонах мозга, далее переходим к его различным функциям, например, к обучению. Цель лекции - разобрать конкретную анатомию больших полушарий мозга и мозжечка. Эти высшие структуры мозга человека связаны с тем, что в мозг записывается информация (запоминается), формируются ассоциации, обобщения, двигательные навыки.

- **Конечный мозг** - самый крупный отдел головного мозга, он покрывает собой все остальные отделы, продольная щель делит его на два полушария;
- **Мозжечок** - часть заднего мозга, которая состоит из двух полушарий и червя, находится под затылочной зоной больших полушарий.

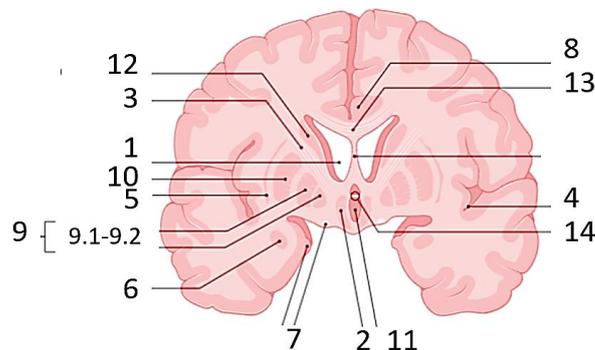


Рис. 4.1. Фронтальный срез головного мозга: 1. боковой желудочек, 2. гипоталамус, 3. внутренняя капсула, 4. кора островка, 5. ограда, 6. миндалевидное тело, 7. зрительный тракт, 8. поясная кора, 9. бледный шар (9.1 и 9.2. внутренняя и внешняя части), 10. скорлупа, 11. III желудочек, 12. хвостатое ядро, 13. мозолистое тело, 14. передняя комиссура

На фронтальном срезе головного мозга можно увидеть большое количество борозд, между которыми находятся извилины. Их наличие позволяет увеличить площадь поверхности больших полушарий, то есть площадь того серого вещества, которое называется корой. На рис. 4.1. прежде всего показана новая кора - неокортекс и некоторые крупные борозды. Особенно заметной является боковая борозда, дно которой расширяется, и островковая кора или кора островка. Под корой находится белое вещество, к нему относятся очень заметные конструкции, в том числе и мозолистое тело - пучки аксонов, соединяющие правое и левое полушарие мозга. Между корой и промежуточным мозгом расположены базальные ганглии, это большое количество структур: ограда, бледный шар, скорлупа, хвостатое ядро, миндалевидное тело. Большая их часть находится рядом с таламусом, но миндалина располагается внутри височной доли.

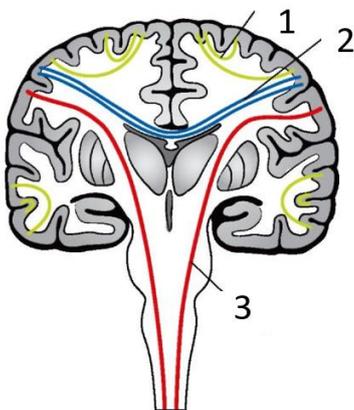
Проекционные волокна - связь коры больших полушарий с нижележащими отделами центральной нервной системы. Белое вещество в головном мозге играет большую роль

и представлено самыми разными вариантами. Все тракты совершают перекрест, проходят через внутреннюю капсулу полосатого тела:

- **афферентные тракты (восходящие)** - имеют переключение в таламусе
- **эфферентные тракты (нисходящие)** - связаны с пирамидной и экстрапирамидной системами

Комиссуральные волокна находятся внутри больших полушарий, это мощные скопления белого вещества, соединяющие полушария мозга:

- **передняя комиссура ("древняя")** - соединяет обонятельные области, у человека приблизительно 3 млн нервных волокон;
- **комиссура гиппокампа ("старая")** - пучки вещества, соединяющие правый и левый гиппокампы (центры кратковременной памяти);
- **мозолистое тело ("новая")** - основная комиссура новой части конечного мозга.



1. Ассоциативные (зеленый цвет)
2. Комиссуральные (синий)
3. Проекционные (красный)

Ассоциативные пути соединяют различные зоны коры внутри одного полушария, в том числе: верхний продольный пучок соединяет лобную кору с теменной, височной и затылочной; нижний продольный пучок - височную с затылочной корой.

Рис. 4.2. Проводящие пути конечного мозга человека

Базальные ганглии или подкорковые ядра - скопление серого вещества в глубине больших полушарий конечного мозга. Наиболее заметные области ганглиев:

- **Хвостатое ядро** расположено латеральнее и выше таламуса, имеет С-образную форму. Удивляться, что внутри больших полушарий находятся С-образные структуры, не приходится, поскольку нейроанатомия следует за общей конфигурацией головы. Глубинные структуры такой конструкции не имеют, большие полушария вынуждены приспособляться к черепной коробке. Голова человека имеет округлую форму и для того, что бы было удобно рожать. Хвостатое ядро, состоит из головы, тела и хвоста, который заходит в глубину височных долей, с ним контактирует миндалина. Также хвостатое ядро контактирует с желудочками мозга: голова ядра выступает в передний рог боковых желудочков, тело ядра находится в стенке центральной части боковых желудочков, хвост ядра - крыша нижнего рога бокового желудочка.
- **Скорлупа** и хвостатое ядро образуют единую функциональную конструкцию, которая вовлечена прежде всего в управление движением.



Рис. 4.3. Базальные ганглии - вид снаружи

- Внутри бледного шара выделяют **наружную и внутреннюю части**.
- Существует более интегративная нейроанатомия: скорлупа + бледный шар называется **чечевицеобразным ядром**, хвостатое ядро + чечевицеобразное ядро - **полосатое тело (стриатум)**, которое на срезах мозга имеет вид чередующихся полос серого и белого вещества.
- **Ограда** - тонкий слой серого вещества между скорлупой и островковой корой.
- **Миндалевидный комплекс** находится в глубине височных долей, он относится к связанной с психоэмоциональной сферой части базальных ганглиев.

Топографически стриатум разделяют на две части: **дорзальный стриатум** - хвостатое и чечевицеобразное тело; **вентральный стриатум** - прилежащее ядро (nucleus accumbens).

- **Около 80%** нейронов базальных ганглиев - основная часть хвостатого ядра, скорлупа и бледный шар вместе с мозжечком, премоторной корой, субталамусом, черной субстанцией **управляют движениями** (моторное обучение и память, формирование двигательных навыков).
- **Около 20%** - прилежащее ядро прозрачной перегородки и миндалина являются ключевыми конструкциями, которые вместе с вентральной покрывкой среднего мозга и гипоталамусом входят в комплекс структур - лимбическую систему/систему потребностей, мотиваций и эмоций.

Кора больших полушарий

Слой серого вещества на поверхности больших полушарий имеет толщину порядка 3 мм. Наличие борозд позволяет увеличить площадь коры, усилить вычислительные возможности мозга. В ходе эволюции борозд становится больше: у низших млекопитающих (грызуны, насекомоядные) - гладкая кора с небольшой площадью, низкие вычислительные ресурсы мозга; у высших млекопитающих - чем более "продвинута" группа, тем больше борозд и извилин. У человека:

- **первичные борозды** - появляются на 5 - 6 мес. внутриутробного развития, самые глубокие делят полушария на доли;
- **вторичные борозды** - появляются к середине 6 мес. внутриутробного развития, делят доли на крупные извилины;

- **третичные борозды** - появляются к концу 7 мес., дают мелкую исчерченность, рисунок данных борозд индивидуален (как и отпечатки пальцев).

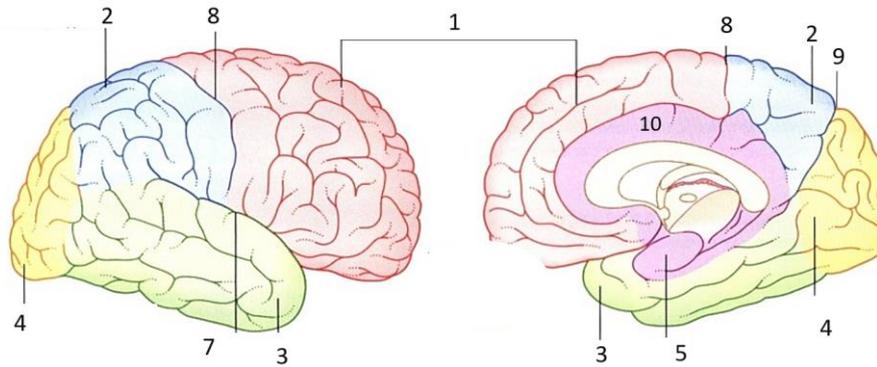


Рис. 4.4. Латеральная (слева) и медиальная (справа) поверхности правого полушария мозга: 1. лобная доля (красный цвет), 2. теменная доля (синий), 3. височная доля (зеленый), 4. затылочная доля (желтый), 5. лимбическая доля (розовый)

Лимбическая доля видна на медиальной поверхности мозга, к ней относятся обонятельная кора, гиппокамп, поясная извилина. Эта зона коры окружает место отхода полушария от промежуточного мозга. Самая небольшая **островковая доля** находится на дне боковой борозды. Лобную и теменную доли мозга разделяет центральная или Роландова борозда (8), височную долю отделяет боковая или Сильвиева борозда (7), теменную долю от затылочной отделяет теменно-затылочная борозда (9). Вторичные структуры - это верхняя и нижняя лобные борозды, верхняя средняя и нижняя височные извилины, между которыми находятся верхняя и нижняя височные борозды и др. Такое разделение возникает позже и встречается у всех людей. Каждая из этих зон содержит нейросети, которые занимаются достаточно специфическими функциями.

Нижняя поверхность коры больших полушарий содержит:

- борозды: обонятельные (в них лежат обонятельные луковицы и обонятельный тракт), орбитальные, нижняя височная, коллатеральная, гиппокампальная (внутри находится часть старой коры - гиппокамп);
- извилины: прямая (продолжение верхней лобной извилины), орбитальные (продолжение средней и нижней лобных извилин), затылочно-височная латеральная или веретенообразная, височная нижняя, парагиппокампальная.

Медиальная поверхность коры больших полушарий содержит:

- борозды: большого мозолистого тела, гиппокампальная, поясная, теменно-затылочная, подтеменная, шпорная, коллатеральная, носовая, затылочно-височная;
- извилины: парацентральная долька, предклинье (теменная доля), клин и язычная (затылочная доля), веретенообразная (височная доля), сводчатая - описывает почти полный круг - поясная, парагиппокампальная извилины, крючок.

Функции различных зон новой коры больших полушарий:

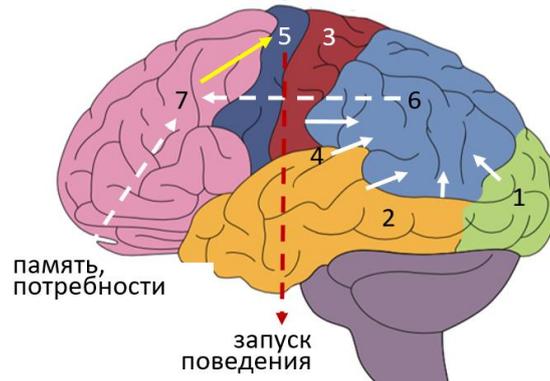


Рис. 4.5. Зоны новой коры больших полушарий и их функции

1. **затылочная доля** - зрительная кора;
2. **височная доля** - слуховая кора;
3. **передняя часть теменной доли** - болевая, кожная и мышечная чувствительность;
4. **островковая доля** - вестибулярная чувствительность и вкус;
5. **задняя часть лобной коры** - двигательная кора;
6. **задняя часть теменной и височной долей** - ассоциативная теменная кора: объединяет потоки сигналов от разных сенсорных систем, речевые центры, центры мышления. В данной зоне находятся височная и затылочная кора, поэтому более точно говорить о темпорально (височной)/париетально (теменной)/окципитальной (затылочной) зоне.
7. **передняя часть лобной доли** - ассоциативная лобная или префронтальная кора (центр воли и инициативы): с учетом сенсорных сигналов, сигналов от центров потребностей, памяти и мышления принимает решения о запуске поведенческих программ. Ассоциативные зоны также называют третичными, они отличаются тем, что объединяют многие потоки информации, в том числе из центров памяти и потребностей. Они имеют мощные связи с гиппокампом, гипоталамусом и миндалиной, к ним поступают: обработанная сенсорная информация, результаты мышления из ассоциативной теменной коры. Именно префронтальная кора является главным центром управления поведением человека, ключевой зоной для выбора и запуска поведенческих программ.

После выбора программы сигнал передается **в заднюю часть лобной доли**, где находится премоторная и моторная кора, в данной области находятся нервные клетки, способные управлять мышцами через прямые сигналы к спинному мозгу или через сигналы к мозжечку, который далее запустит двигательные автоматизмы.

Поясная извилина - ещё одна ассоциативная зона коры полушарий мозга (10 на рис. 4.4.), которая опоясывает его, идет вокруг мозолистого тела. Она находится в составе круга Пейпеза, отвечающего за кратковременную память, работает в единой сцепке с гиппокампом, мощно взаимодействует с другими ассоциативными зонами, когда

человек реализует длинные, многоэтапные поведенческие программы. Функции поясной извилины определяют как сравнение реальных и ожидаемых результатов поведения. Если они совпадают, то поясная извилина генерирует положительные эмоции, а остальные зоны получают сигнал о том, что можно продолжать реализовывать программу. Если не совпадает, то генерируются негативные эмоции, а остальные высшие зоны коры больших полушарий получают сигнал о необходимости корректировки, изменении или отмене поведенческой программы.

Филогенетические особенности коры больших полушарий

Эволюционное развитие коры больших полушарий демонстрирует цепочку превращений и развития различных зон. Наиболее крупные отделы коры мозга:

- **древняя кора (палеокортекс)** - появляется в первую очередь как обонятельные центры (за зрение отвечает средний мозг, за слух и вестибулярную систему - задний мозг). Палеокортекс - одна из базовых систем, Он хорошо развит уже у рыб и у птиц, которые долгое время рассматривались почти как аносматики. Состоит из одного слоя клеток, нечетко отделенного от нижележащих подкорковых ядер.
- **старая кора (архиокортекс)** - гиппокамп, зубчатая и поясная извилины, занимается в первую очередь кратковременной памятью о перемещении по определенной территории. Архиокортекс полностью отделен от подкорковых ядер и представлен 2 - 3 слоями клеток, переходные структуры между полями старой и новой коры - 4 - 5 слоев, характерная для млекопитающих новая кора (неокортекс) стандартно состоит из 6 слоев.

Термин "кора" в нейроанатомии исходно возник для описания больших скоплений серого вещества, в которых нейроны расположены слоями. Данный термин применяется в анатомии мозга к коре конечного мозга и к коре мозжечка. У рыб - преимущественно древняя кора, хотя уже возникают намеки на старую и новую. Эта схема практически не меняется у амфибий, поскольку выход на сушу является серьезной задачей, при решении которой во многом было не до мозга. Рыбы существуют в 3D мире, перемещаясь в объеме водоема, а амфибии в основном существуют в плоском мире, решая более простые задачи. При переходе к рептилиям явно развивается старая кора, далее дивергенция рептилий дает две линии эволюции: 200 млн лет назад возникают млекопитающие, 150 млн лет назад - птицы. Идет развитие новой коры, в случае птиц сложилась непростая ситуация, потому что долгое время считалось, что находящееся на поверхности мозга птиц серое вещество - это гиперстриатум, то есть очень развитые базальные ганглии, но по более современным данным, полученным в ходе детального анализа эмбриогенеза и различных генетических факторов, стало понятно, что данная зона аналогична неокортексу у млекопитающих. У человека новая кора составляет почти 96% коры больших полушарий и выполняет высшие сенсорные, двигательные и интегративные функции.

Палеокортекс (древняя кора), обонятельный мозг содержит следующие структуры:

- обонятельные луковицы, в которые входят волокна обонятельных нервов;
- обонятельные тракты;
- обонятельные треугольники, откуда обонятельная информация расходуется к разным зонам анализирующей её древней коры: прозрачной перегородке (тонкому слою серого вещества, разделяющему передние рога I и II желудочков), зоне подмозолистой извилины, крючку парагиппокампальной извилины, передней комиссуры. Данные зоны следующим образом формируют обонятельные образы: обонятельная система на уровне рецепторов считывает информацию о конкретных одорантах (молекулах), из этих квантов информации и собираются целостные и сложные образы. Реальные запахи - это десятки и сотни обонятельных компонентов, поэтому имеется значительное многообразие запахов.
- обонятельные бугорки, латеральная обонятельная извилина (препириформная область), периамигдаларная область.

Архикортекс (старая кора):

- гиппокамп (лат. - морской конек) - является ключевой структурой старой коры, описан в XVI веке итальянским анатомом Джузеппе Аранци;
- зубчатая извилина - плотно контактирует с гиппокампом и очень интенсивно осуществляет с ним обмен информацией, субикулум;
- нижняя часть поясной извилины и парагиппокампальная извилина (энторинальная кора);
- хвостатое ядро идет спереди - назад и вниз, навстречу ему идут структуры гиппокампа и пучка белого вещества, выходящего из гиппокампа - это свод. Он прокручивается вокруг таламуса, через гипоталамус идет по стенке III желудочка и заканчивается в мамиллярных телах в выступах на нижней поверхности гиппокампа.
- от мамиллярных тел мамиллоталамический тракт идет в передние ядра таламуса, далее в поясную извилину и возвращается в старую кору. В итоге возникает замкнутая анатомическая конструкция, которая на функциональном уровне позволяет структурировать информацию, является основой кратковременной памяти и перезаписи её в долговременную (работа NMDA-рецепторов).

Гиппокамп. Ученые много работают с гиппокампом, потому что с этой важной и сложной структурой проще взаимодействовать, чем с высшими зонами коры больших полушарий. В исследованиях с экспериментальными животными (мыши, крысы) четко видно, что гиппокамп отвечает за пространственное обучение. Когда животное осваивает движение по лабиринту, то его структура буквально "прописывается" в гиппокампе. Комплекс связанных с гиппокампом структур называется комплексом Пейпеза.

Пространственная память: благодаря гиппокампу человек способен ориентироваться в пространстве, даже в незнакомой обстановке, соотносить между собой размеры объектов, их сущность и расстояние до них. "Мы понимаем, что яма на дороге опасна и её надо обойти, даже если мы в первый раз идем по этой дороге и никогда не видели эту яму". Таким образом, по ходу движения человека в пространстве гиппокамп работает с центрами долговременной памяти, оперативно извлекает информацию, позволяет скорректировать траекторию перемещения в пространстве. Когда исследователи работают на уровне экспериментальных животных, то используют различные лабиринты и отслеживают, как в различных зонах гиппокампа формируются новые каналы для передачи информации.

Гиппокамп является зоной, способной сохранять способность к нейрогенезу. Если его тренировать - постоянно загружать информацию в кратковременную память и активно её использовать, то гиппокамп может вырасти даже физически. В гиппокампе формируются нейронные карты (когнитивные) знакомых мест, он увеличен у людей, чьи профессии связаны с необходимостью иметь хорошую пространственную память (таксисты) или большими объемами одновременно запоминаемой информации (официанты).

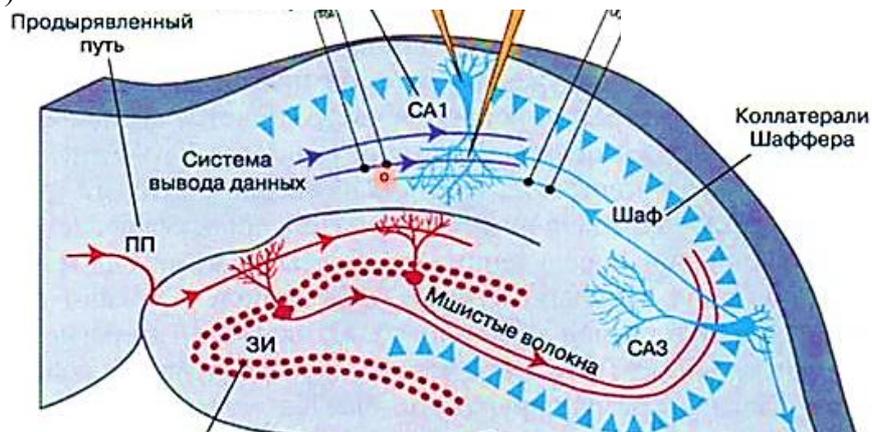


Рис. 4.6. Поперечный срез через гиппокамп

В ходе реализации своих функций гиппокамп и его пирамидные клетки (синие треугольники на рис. 4.6.) тесно взаимодействуют с близлежащими зонами, прежде всего получая возбуждающие входы от зернистых клеток зубчатой извилины (ЗИ, красные точки). Информация, идущая от поясной извилины, через перфорантный (продырявленный) путь сначала поступает на зернистые клетки зубчатой извилины, которые направляют аксоны в зону гиппокампа CA3, где находятся пирамидные нейроны, с которыми контактируют мшистые волокна зерен зубчатой извилины. Данные нейроны формируют коллатерали Шаффера, которые идут к пирамидным нейронам основного поля гиппокампа CA1, откуда информация уходит в пресубикулум и энторинальную кору, замыкая круг Пейпеза. Данная структура позволяет зациклить информацию, удерживать её достаточно долгое время, которое необходимо для того, что бы ею воспользоваться, перезаписать кратковременную память в долговременную. Гиппокамп - это память текущего дня, память на несколько часов.

Через поясную извилину гиппокамп связан со множеством отделов коры больших полушарий мозга, кроме того, он имеет собственные, эволюционно более старые связи. Гиппокамп является "каталогом" для организации долговременной декларативной памяти (сенсорно-эмоциональной), которая хранится в многочисленных нейросетях неокортекса. Также он задействован в извлечении долговременной памяти. Эти процессы оперативно работают по ходу реального поведения человека. Двухстороннее повреждение гиппокампа приводит к тому, что новая информация в долговременную память записывается с большим трудом.

Неокортекс (новая кора):

В шестислойной новой коре особенно заметны нейроны V слоя - пирамидные клетки, включая гигантские пирамиды Беца в прецентральной извилине (моторной зоне). Это самые крупные нейроны мозга человека, которые были названы в честь **В.А. Беца** (1874), первым исследовавшим кору в России. Аксоны пирамид Беца являются важнейшим компонентом пирамидного (кортикоспинального) тракта, часть пирамид образует прямые синапсы с мотонейронами спинного мозга.

Нейроны новой коры очень разнообразны:

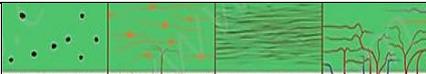
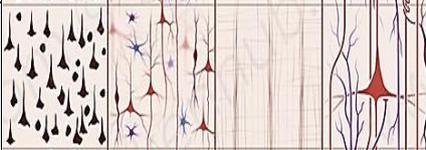
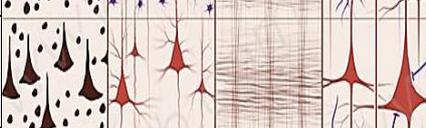
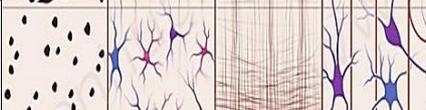
- **по форме тела выделяют:** пирамидные нейроны (3/4 нейронов коры), пирамиды, веретеновидные, звездчатые, зернистые;
- **по длине аксона:** длинноаксонные клетки Гольджи I, в основном пирамиды и веретеновидные, их аксоны могут выходить из коры; короткоаксонные клетки Гольджи II - остальные клетки, образующие локальные связи в небольших корковых зонах в рамках конкретных нейросетей.

Для нейронов коры больших полушарий, особенно для пирамидных, характерно большое количество дендритных шипиков (до 3 мкм) с множественными синапсами. Это всегда является признаком того, что обмен информацией идет очень активно, кроме того, что данные нейроны с большой вероятностью задействованы в процессах обучения, синаптической пластичности.

Веретенообразные нейроны или нейроны фон Экономо. Некоторые нейроны уникальны для мозга высших млекопитающих и человека. Если смотреть на нейросеть коры под микроскопом, то не всегда легко понять, кому она принадлежит - человеку или крысе. В некоторых случаях на клеточном уровне отличия заметны - веретенообразные нейроны описаны в XX веке **Константином фон Экономо**. Они представляют собой крупные биполярные нервные клетки, находящиеся в V корковом слое и содержащие один дендрит и один аксон, уходящий за пределы слоя. Нейроны фон Экономо находятся лишь в двух небольших участках мозга, их появление у человека, человекообразных обезьян и независимое появление у слонов и китообразных является отдельной эволюционной адаптацией, позволяющей осуществлять быструю передачу информации между высшими центрами коры (ассоциативной теменной и лобной корой и поясной извилиной). Они обеспечивают

анатомический базис для сложного социального поведения, обеспечивают высокоскоростную передачу сигналов, необходимую для быстрого эмоционального и интуитивного суждения. Веретенообразные нейроны в серьезной степени способствуют коммуникации и синхронизации работы разных высших отделов мозга.

Слои клеток новой коры

1. Молекулярный слой	Волокна нейронов нижележащих слоев	
2. Наружный зернистый	Мелкие звездчатые клетки	
3. Наружный пирамидный	Малые и средние пирамидные нейроны	
4. Внутренний зернистый	Малые нейроны всех форм	
5. Внутренний пирамидный	Гигантские пирамиды Беца, их апикальные дендриты достигают 1 слоя	
6. Полиморфный слой	Преимущественно веретенообразные нейроны	

Связи слоев коры:

- полиморфный и молекулярный слои (1 и 6) - интегративные зоны, куда проецируются неспецифические ядра таламуса, например, медиальные ядра, задающие общий уровень активности коры больших полушарий;
- пирамидные зоны (3 и 5) - эфферентные зоны, откуда выходят аксоны, которые идут либо в другие зоны коры, либо в другие зоны мозга (стволовые структуры, спинной мозг). 3 слой - комиссуральные ассоциативные волокна (мозолистое тело).
- зернистые слои (2 и 4) - слои входа, куда приходят волокна от других зон коры (2) и от таламуса (4);
- в 5 слое находятся самые крупные пирамидные клетки, прежде всего формирующие нисходящие проекционные волокна, которые идут к стриатуму, стволу мозга, спинному мозгу, красному ядру.

Внутри новой коры порой удастся обнаружить локальные функциональные блоки - **микро и макроколонки больших полушарий**, возникающие, когда несколько десятков нейронов с разными свойствами объединяют свои усилия для решения задач. Подобная микросистема захватывает все шесть слоев новой коры, являясь вертикальной конструкцией. Пионером исследований в данной области был **Вернон Маунткэсл**, описавший колонки в соматосенсорной коре кошки, когда анализировалась реакция на прикосновение или на движение в суставе. При

вертикальном погружении измеряющего электрическую активность нервных клеток электрода все встречаемые им на пути клетки работали с одним и тем же стимулом. Если электрод погружать под углом, то по мере горизонтального смещения возникает реакция клеток на другие стимулы: на прикосновение к другой точке тела или на мышечную чувствительность от сустава, находящегося под данной зоной кожи. Позже сходный принцип у нейронов, организуемых по вертикали для выполнения общей задачи, был обнаружен и описан в первичной зрительной коре. Микроколонки зрительных нейронов в пределах зрительной системы организуют реакцию на линии определенной ориентации. Идея колончатой организации нервных клеток очень популярна, хотя изучать данные нейросети довольно сложно. Каждая функциональная колонка коры состоит из нескольких микромодулей, объединяющих 5-6 гнездобразных нейронов, она работает как отдельный, достаточно изолированный процессор, который обменивается информацией с другими процессорами. Например, в первичной зрительной коре соседние микроколонки реагируют на линии с разной ориентацией по отношению к горизонту, далее информация поступает во вторичную зрительную кору, где из линий собирается геометрический образ.

Цитоархитектонические поля Бродмана

Чем занимается конкретная зона коры? - очень интересный вопрос. С развитием неврологии и нейропсихологии различные зоны коры характеризуются все более и более тонко. Конечно, они привязываются к анатомии. Первая детальная классификация, которая до настоящего времени остается актуальной, была предложена немецким неврологом **Корбинианом Бродманом**. В 1909 году ученый опубликовал карты 52 цитоархитектонических полей коры больших полушарий конечного мозга, созданных на основе анализа клеточной структуры - окрашивания по методу Ниссля. Зоны, где нейроны отличались по величине, форме, расположению нервных клеток, разной выраженности слоев и по функциям, были обозначены цифрами.

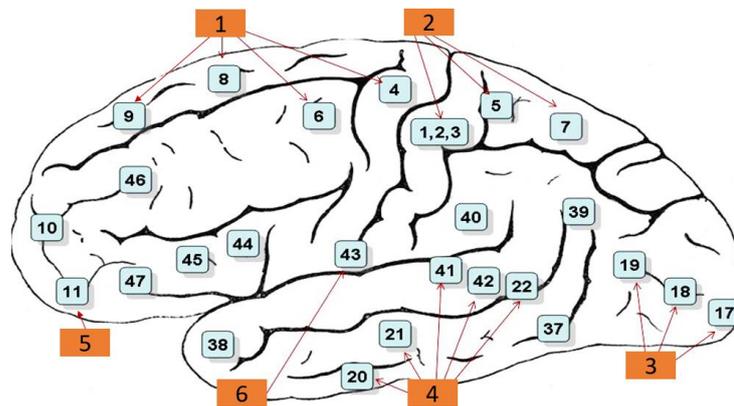


Рис. 4.7. Локализация функций в коре конечного мозга по Бродману

1. **Моторная зона:** находится в задней части лобной доли, 4 и 6 - прецентральная и средняя лобные извилины (мышцы лица и туловища), 8 - верхняя лобная извилина (мышцы глаз), 9 - префронтальная область.

2. **Афферентная зона:** 1, 2, 3 - тактильные ощущения (кожные, мышечные, болевые), первичные поля; 5 и 7 - вторичные поля.
3. **Зрительная зона:** 17 – первичное поле (зрительное восприятие), 18 и 19 – вторичные (письменная речь и запоминание образов соответственно).
4. **Слуховая зона:** 22 - ориентирование на звук, музыкальный слух, 42 - звукоузнавание, 41 - слуховое восприятие, 52 - пространственное восприятие звуков и речи.
5. **Обонятельная зона:** лимбическая кора на медиальной поверхности, 11 и 29.
6. **Вкусовая зона:** относится к островковой коре, 43
7. **Речевая зона:** 22 - сенсорный центр Вернике, 37 - произвольная речь, 47 - пение, 44 и 45 - моторные центры Брока.
8. Поля 24, 25 и 26 - распознавание несовпадений и ошибок, в значительной степени структуры поясной извилины.

Зона Брока, находящаяся в нижней лобной извилине, и зона Вернике, находящаяся в верхней височной извилине теменной доли, обеспечивают речедвигательные реакции и слухоречевые образы слов соответственно. У правшей данные зоны локализируются в левом полушарии, в правом находится распознавание музыки. Зона в теменно-затылочной области - угловая (ангулярная) извилина, а также верхнетеменная и надкраевая извилины - отвечают за зрительные образы слов.

Корковые поля неравноценны в функциональном отношении:

- **Проекционные или первичные поля:** 3 (общая чувствительность), 4 (двигательное), 17 (зрительное), 41 (слух), представляют собой четко отграниченные участки, соответствующие центральным частям анализаторов. Обязательным является наличие прямого таламического входа от проекционных ядер таламуса. Характеризуются тем, что получают практически необработанную сенсорную информацию, либо это афферентные зоны, которые далее проецируются, например, на спинной мозг. Имеют четкую топическую организацию: определенные нейроны занимают определенные мышцы, участками кожи или сетчатки. Повреждение данных полей сопровождается нарушением непосредственного восприятия и тонкой дифференцировкой раздражения.
- **Вторичные поля:** 1, 2, 43 постцентральной извилины, 6 - премоторная область, 18 и 19 – затылочная, расположены вблизи проекционных и являются их периферическими отделами, связаны с ассоциативными ядрами таламуса, не имеют четких границ и топических проекций. В данных полях отдельные сенсорные признаки начинают объединяться в сенсорные образы. В двигательных системах мозга занимают двигательными программами. При поражении вторичных полей сохраняются элементарные нарушения, но нарушается способность к более сложному восприятию.
- **Третичные или ассоциативные поля:** преобладают ассоциативные элементы - нижняя теменная доля, часть верхней теменной доли, затылочно-височно-

теменная область, связаны с задними ядрами таламуса. В данных полях собираются различные информационные потоки, при их поражении нарушаются сложные формы восприятия, распознавания и оценки различных видов раздражителей.

Существует определенный параллелизм в строении и функциях сенсорных и двигательных систем. Опознавание сложных зрительных или слуховых образов начинается с анализа, выделения определенных сенсорных элементов (точек на видимой плоскости или звуков определенного тона), из которых постепенно собирается сложный сенсорный образ, то есть идет объединение многих информационных потоков. В двигательных системах также находятся зоны, занимающиеся либо чем-то общим, либо конкретным, но здесь поток информации движется в противоположном направлении: сначала - общая двигательная программа (префронтальная кора), которая разделяется на конкретные движения (вторичные двигательные поля 6 и 8), далее каждое движение превращается в конкретные сигналы конкретным мышцам (первичная двигательная кора в прецентральной извилине).

Латерализация функций полушарий мозга

О том, как различаются задачи, решаемые правым и левым полушарием, хорошо пишет в книге "**Кто за главного**" американский нейрофизиолог и нейробиолог **Майкл Газзанига**. Ученый в 70-е годы XX века стоял у истоков исследований, в ходе которых с целью снизить вероятность тяжелых эпилептических припадков разрезалось мозолистое тело. Было обнаружено, что в результате происходит тяжелое расщепление личности, а полушария мозга пациента начинают работать в достаточной степени независимо. Исследователи сочли, что разделение функций полушарий является очень ярким и жестким.

- **функции левого полушария:** анализ правого зрительного поля, стереогнозис (правая рука), лексика и семантика речи, письмо, полноценная речь.
- **функции правого полушария:** анализ левого зрительного поля, стереогнозис (левая рука), эмоциональная окраска речи, пространственное воображение, зачаточная речь.

Впоследствии данная идея постепенно смягчалась, о том, почему ученые не столь резко настаивают на латерализации полушарий, написано в книге М. Газзанига. Идея разделения функций между правым и левым полушариями является физиологически понятной: если часть нейросетей находится в обоих полушариях, то для обработки информации необходимо непрерывно передавать сигналы через мозолистое тело, что приводит к существенной потере времени, поэтому вполне логично и функционально эффективно целиком сконцентрировать одну функцию в правом полушарии, другую - в левом. Как это конкретно происходит исследователи пока не очень хорошо представляют, но генетический компонент явно присутствует. Он выражен у разных биологических видов в разной степени: все белые медведи - левши, люди - в основном правши, у белых крыс соотношение - 50/50, доминирование

полушарий у этих животных, по крайней мере, в отношении ведущей лапы формируется по ходу индивидуальной адаптации и индивидуального обучения. Тема латерализации больших полушарий продолжает изучаться, она существует и на уровне базальных ганглиев и миндалина.

Мозжечок

Мозжечок (cerebellum - "малый мозг") отделен от большого мозга щелью, в которую вдается вырост твердой мозговой оболочки - намет мозжечка. Мозжечок имеет два полушария, между которыми располагается непарная часть, называемая червь. Поперечник мозжечка (9 - 10 см) значительно больше его переднезаднего размера (3 - 4 см), масса 120 - 160 г, объем составляет 10% объема мозга, но в нем содержится более половины всех нейронов. В данной "густонаселенной" зоне мозга есть зернистый слой (3 слой коры мозжечка), где плотность нейронов потрясающая. Мозжечок является главным центром выработки двигательных навыков, на дендритах главных клеток мозжечка - клеток Пуркинье формируется двигательная память человека. Мозжечок обладает большим количеством борозд, которые позволяют увеличить поверхность, а значит и общую площадь серого вещества. В первые годы жизни человека происходит интенсивное развитие мозжечка: на первом году он развивается быстрее других отделов мозга (3 мес. - 40 г, 5 мес. - 60 г, 9 мес. - 80 г), к шести годам мозжечок ребенка достигает нижней границы нормы взрослого человека. Ребенку необходимо научиться сидеть, ходить, бегать, освоить тонкую моторику конечностей, речедвигательные реакции - процессы, в которых участвует мозжечок.

Горизонтальный срез через мозжечок демонстрирует структуру, которая напоминает логику организации больших полушарий: снаружи - кора (3 слоя серого вещества), проводящие пути (белое вещество, образует ножки мозжечка), внутри - ядра мозжечка (серое вещество). В каждую извилину мозжечка обязательно заходит кора.

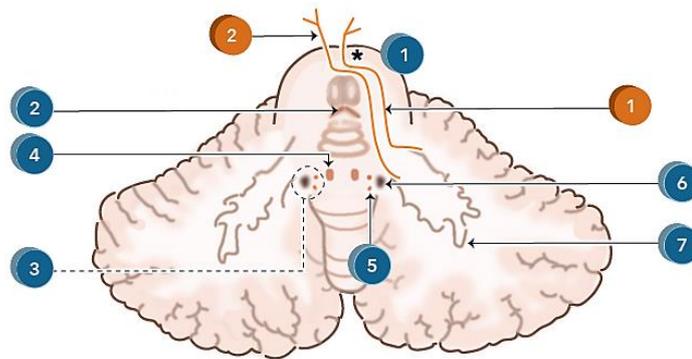


Рис. 4.8. Ядра мозжечка на горизонтальном срезе: ядро шатра (4), шаровидные ядра (5), пробковидное ядро (6), зубчатое ядро (7)

Как и кора больших полушарий мозжечок делится на части, отвечающие за формирование двигательных навыков:

- **древняя часть/древний мозжечок:** клочок и узелок + ядра шатра - автоматизируют рефлекторные движения, обеспечивающие поддержание равновесия (с учетом вестибулярной чувствительности) и движения глаз. Человек рождается с некоторыми двигательными рефлексам, которые установлены практически идеально, например, коленный рефлекс, но целый ряд рефлекторных программ работает не очень надежно и нуждается в дополнительной настройке, обучении, что обеспечивает данная часть мозжечка.
- **старая часть/старый мозжечок:** кора червя и медиальная область коры полушарий + промежуточные ядра, работает вместе с шаровидными и пробковидными ядрами, которые объединяют и называют промежуточным ядром мозжечка, поскольку в такой форме они характерны именно для человека, даже в мозге шимпанзе находится единое промежуточное ядро; автоматизирует локомоторные движения (перемещение в пространстве). Мозжечок, чтобы хорошо управлять локомоцией, получает информацию по спинно-мозжечковым трактам и через промежуточные ядра реализует управление экстрапирамидной системой. Ключевой сенсорный поток для старой части - мышечная чувствительность, поступающая через спинно-мозжечковые тракты, кожная чувствительность, например, от бугорков тонкого и клиновидного пучков.
- **новая часть/новый мозжечок:** латеральная область полушарий + зубчатые ядра, отвечает за автоматизированные программы, которые исходно возникают в премоторной и моторной коре больших полушарий (поля 4, 6, 8 по Бродману) и постепенно перезаписываются в коре мозжечка, в том числе тонкие движения пальцев, речедвигательные реакции, мимика. Для того, чтобы "подсказать" коре больших полушарий как точно и быстро выполнять движения, мозжечок работает с вентральным латеральным ядром таламуса, далее сигнал уходит на 4 поле по Бродману и по пирамидному тракту распространяется на спинной мозг.

Борозды и извилины мозжечка структурированы более тонко, чем в коре больших полушарий. Наиболее глубокие борозды делят мозжечок на доли, которые объединены в доли: переднюю, заднюю, клочково-узелковую. Выделяют следующие доли: 1 и 9 - доли червя, 1 - язычок мозжечка, 2 - центральная доля, 3 - верхушка, 4 - скат, 5 - листок, 6 - бугор, 7 - пирамида, 8 - язычок червя, 9 - узелок, 10 и 17 - доли полушарий, 10 - крыло вентральной доли, 11 - передняя и 12 - задняя части четырехугольной доли, 13 - верхняя и 14 - нижняя полулунные доли, 15 - двубрюшная доля, 16 - миндалина, 17 - клочок.

Кора мозжечка имеет три слоя: **зернистый, ганглионарный**, в котором находятся тела клеток Пуркинье, и **молекулярный** слой, содержащий основное клеточное "население" мозжечка - очень мелкие клетки-зерна. Слои сложно, вместе с тем, стереотипно устроены. Задача коры мозжечка - запоминание двигательных программ, автоматизация движения. Для того, чтобы реализовать эти задачи, формируются сложнейшие нейросети: входы к коре мозжечка идут на зернистые клетки, их аксоны поднимаются в верхний слой коры и Т-образно ветвятся, формируя

параллельные волокна, которые идут поперек мозжечка, дендриты клеток Пуркинье идут ростокаудально (в одной плоскости).

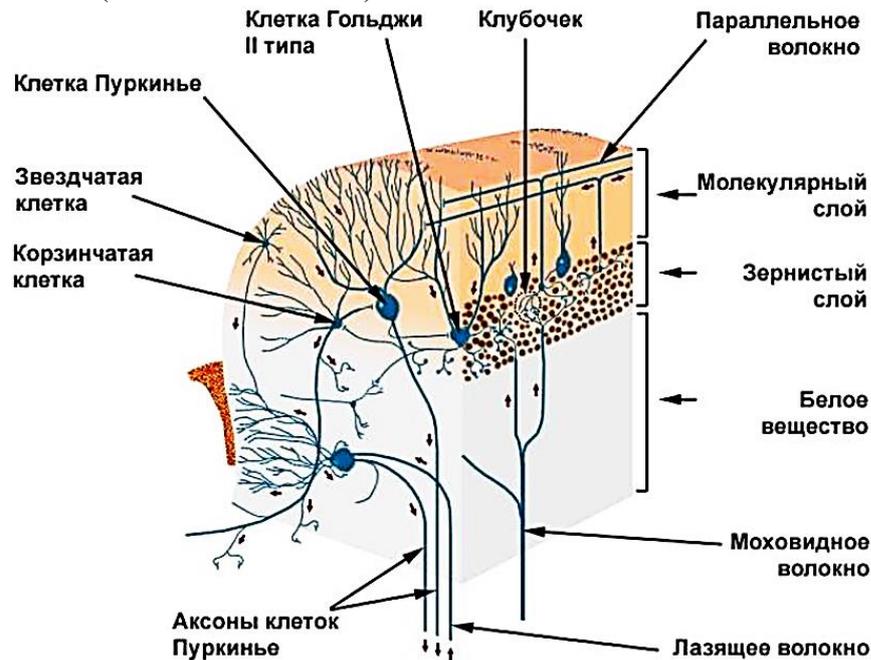


Рис. 4.9. Работа нейросетей в слоях коры мозжечка

В итоге возникает ортогональная конструкция, в которой множество параллельных волокон пронизывает дендритное дерево клеток Пуркинье, формирует синапсы, которые служат основой для формирования двигательной памяти, именно там происходят ключевые пластические изменения. При этом сами клетки Пуркинье являются тормозными: для запуска некоей поведенческой программы необходимо, чтобы активационный поток прошел через ядра мозжечка. Чтобы не было лишних движений, а реализовались именно те движения, которые необходимы и актуальны, ядра мозжечка сдерживают активность ядер мозжечка. Для того, чтобы запустить движение, необходимо затормозить клетки Пуркинье, это реализуется через **параллельные волокна**, которые возбуждают клетки и формируют тормозную завесу, с другой стороны - возбуждают дополнительные тормозные нейроны молекулярного слоя коры мозжечка, прежде всего **звездчатые клетки**. К молекулярному слою также относятся **корзинчатые клетки** - ГАМК-клетки, использующие в качестве тормозного медиатора гамма-аминомасляную кислоту. Звездчатые и корзинчатые клетки могут локально тормозить клетки Пуркинье, формируя "дыру" в тормозной завесе, через которую далее способно запускаться движение. Кроме того, клетки Пуркинье способны затормозить **лазящие волокна**, поступающие из оливы, которая находится на нижней поверхности продолговатого мозга. Различные афференты, поступающие в кору мозжечка, идут к клеткам-зернам и формируют моховидные волокна, вокруг которых масса клеток-зерен, происходит возбуждение, Т-образное ветвление, активация клеток Пуркинье.

Основные информационные потоки, поступающие в мозжечок: вестибулярная информация от ядер VIII нерва ромбовидной ямки, спинномозжечковые тракты, собственные ядра моста, через которые переключаются сигналы из лобной коры.

Для того, чтобы общаться с другими зонами мозга мозжечок формирует пучки белого вещества:

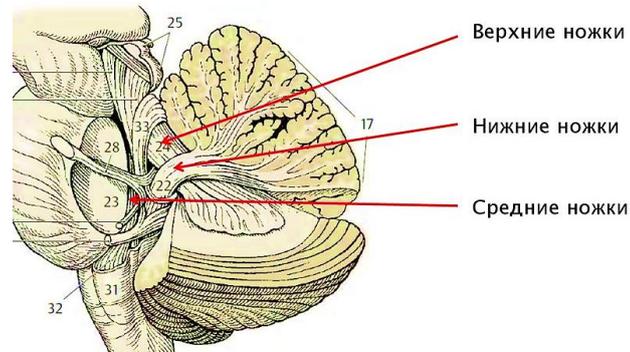


Рис. 4.10. Ножки мозжечка

- **Верхние ножки** - афференты: передний спинно-мозжечковый тракт (проприоцептивная и тактильная информация); эфференты: от ядер мозжечка (кроме ядра шара) к красному ядру среднего мозга (основной путь влияния на экстрапирамидную систему) и к таламусу, далее в кору больших полушарий (коррекция работы нейронов моторной коры).
- **Нижние ножки** - афференты: от нижних олив (коррекция движений), проприоцептивные пути из спинного мозга и от бугорков тонкого и клиновидного пучков продолговатого мозга, от ядер ретикулярной формации, от вестибулярных ядер; эфференты: от ядер шатра к вестибулярным ядрам и ядрам ретикулярной формации.
- **Средние ножки**: прежде всего, кортико-мосто-мозжечковый путь (контроль со стороны больших полушарий; передача "копий" двигательных программ).

В данной лекции мы коснулись двух важных центров, связанных с двигательным обучением и памятью, это базальные ганглии (хвостатое ядро, скорлупа, бледный шар) и мозжечок. Данные зоны четко разделяют функции между собой:

- **мозжечковая память** - когда речь идет о конкретных параметрах конкретных движений, то мозжечок запоминает как быстро, точно и эффективно их реализовать (отдельные движения в танце);
- **базальные ганглии** - когда речь идет о сборке отдельных движений в двигательную программу (длительный танец с переходом фигур).

В обоих случаях существует адаптация, двигательная память и пластичность синаптических контактов.

Лекция 5. Обучение и память

Формирование условной приобретенной реакции

Предыдущие лекции курса "Мозг: как он устроен и работает" были посвящены обзору строения и функций головного и спинного мозга, мы говорили об отдельных видах нейронов и различных структурах. Пятая и шестая лекции курса будут посвящены механизмам и принципам обучения и формирования памяти. Познакомившись с глобальной архитектурой нервной системы и кратко рассмотрев принципы организации нейросетей, мы двигаемся к более специфической области - синапсам, то есть к контактам между нервными клетками. Именно синаптические процессы лежат в основе формирования памяти и обучения, поэтому периодически мы будем говорить не только о разных структурах, например, о коре больших полушарий или о гипоталамусе, но и о молекулах, которые принимают участие в пластических изменениях контактов между нейронами. Именно эти изменения помогают мозгу запомнить ту или иную информацию. Сегодня мы познакомимся с различными функциями мозга: обучением, памятью и образованием того, что называется приобретенными формами поведения.

Многое в функционировании мозга человека базируется на рефлексах и биологических потребностях. Оба эти проявления психической деятельности в своей основе врожденные. Сегодня мы рассмотрим, как на их базе возникают приобретенные составляющие поведения, которые делают реакции нервной системы более разнообразными, сложными и тонко адаптированными к условиям жизни. То, что **поведение человека и животных складывается из врожденных и приобретенных компонентов**, известно испокон веков. Наблюдая за тем, как ласточки лепят гнезда, философы в Древней Греции отмечали, что молодые ласточки умеют это делать, но не очень хорошо. У более зрелых птиц акт изготовления жилища проистекает более гармонично, а гнезда получаются более красивыми, то есть кусочки грязи соединяются ласточками в структуру, в которой можно выращивать птенцов. Таким образом, **существует врожденная основа, над которой далее надстраивается опыт - обучение**. Возникает вопрос: как это возможно исследовать научными методами? Необходимо отметить, что в становлении такой науки, как физиология обучения и физиология формирования памяти очень большую роль сыграли отечественные российские ученые, прежде всего - Иван Михайлович Сеченов и Иван Петрович Павлов.

- Основные работы **И.М. Сеченова** выполнены в конце XIX века, книга ученого "**Физиология нервных центров**" стала очень значимым событием, в частности, в ней рассматриваются различные рефлекторные реакции, взаимодействие процессов возбуждения и торможения, при этом акцент делается именно на процессах торможения. Со времен И.М. Сеченова физиологи стали очень четко понимать, что **торможение** - это не просто отсутствие возбуждения, а активная

функция мозга, которой занимаются вполне определенные нервные центры (в настоящее время известно, что и определенные нейроны и нейромедиаторы).

- **И.П. Павлов** - ученый, имя которого имеет огромное значение в становлении физиологии и физиологии мозга на мировом уровне. В 1904 году И.П. Павлов за изучение врожденных компонентов деятельности нервной системы получил одну из первых Нобелевских премий по физиологии и медицине. Первую часть своей научной карьеры ученый и его сотрудники занимались исследованием того, как нервная система (прежде всего вегетативная) управляет желудочно-кишечным трактом: слюноотделением, выделением желудочного сока, актом глотания и т.д. На тот момент это были пионерские работы, которые позволяли получать множество не только фундаментальных, но и приложимых к медицинской практике новых данных.

Когда Нобелевский лауреат получает премию в Королевском дворце Стокгольма, то он говорит речь, в которой благодарит своих учителей и родителей, а также рассказывает о планах на будущее. Когда И.П. Павлов в своей речи говорил о планах, то сказал примерно следующее: врожденные компоненты деятельности нервной системы, позволяющие управлять деятельностью желудочно-кишечного тракта, очень важны, но нами был обнаружен ещё один интересный эффект, который мы назвали "**психическое слюноотделение**". Он кажется настолько любопытным, что дальнейший акцент исследований будет сделан именно на нем, потому что это явление является очень перспективным и важным для понимания принципов работы мозга. В дальнейшем, уйдя от изучения врожденных программ нервной системы, И.П. Павлов и его сотрудники переключились на изучение процессов обучения, после чего ими были открыты: условные рефлексы, условное торможение, типы высшей нервной деятельности и т.д. То, что ученый сделал после 1904 года, с современной точки зрения является гораздо более значимым, чем то, что было им открыто в области физиологии пищеварения. Правда, вторую Нобелевскую премию Иван Петрович не получил, потому что в истории науки подобное происходило крайне редко, вместе с тем, имя отечественного ученого и его труды лежат в основе современной нейробиологии.

С точки зрения логики научного знания вопрос ставится следующим образом: является очевидным, что обучение существует, но его необходимо каким-то образом исследовать; для этого применяется глобальный методологический подход, который можно использовать при исследовании самых разных событий, существующих в природе - попытаться максимально упростить наличествующее очень сложное явление. Сразу изучить явление во всей его сложности очень тяжело, поэтому с ним можно попытаться разобраться в редуцированном виде, а если получится открыть общие правила и законы, то исследователи от простого двинутся к сложному, изучая все более причудливые и затейливые его проявления. Поведение человека и животных - очень сложный феномен, но его возможно упростить до капания слюны из слюнной железы и разобраться на этом уровне. И.П. Павлов сделал примерно то же, что за полтора века до него осуществил **Грегор Мендель** - чешский моравский ученый, основатель

современной генетики. Мендель подошел к проблеме, которая была известна испокон веков - дети похожи на родителей. Но как это явление изучать? Ученый редуцировал эту ситуацию до очень простой задачи и предложил рассмотреть, как наследуется цвет семян у гороха, а в случае успеха применить данную логику к более сложным явлениям. Те законы, которые открыл Мендель, оказались потрясающе универсальными и работающими для всех (от микроба до человека), именно с этого и началась генетика. Павлов поступил похожим образом, то есть поведение животного было им упрощено до реакции слюной железы. Обнаружилось, что именно при таком упрощении общая логика обучения и формирования памяти стала более доступна для объективного исследования. В ходе эксперимента И.П. Павлова использовались: собака, условно незначимый стимул (по И.П. Павлову) в виде звонка колокольчика и еда (мясо-сахарный порошок). На рис 1.1. показан график, где по горизонтали находится шкала времени, на которой отложены те события, которые происходят с собакой в ходе эксперимента.

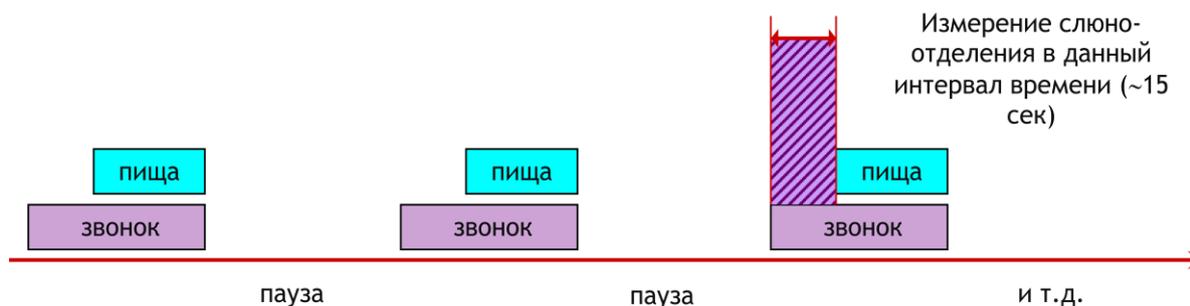


Рис. 5.1. Алгоритм проведения эксперимента по формированию обучения И.П. Павлова

Эксперименты И.П. Павлова проводились в особых экспериментальных камерах, то есть животное находилось в небольшом экспериментальном помещении. Человек с животным непосредственно не взаимодействовал, чтобы не вносить лишние шумовые факторы. На собаку была надета просторная шлейка, она не была жестко привязана, но не могла при этом уйти в угол камеры и лечь спать. Животному приходилось смотреть во вполне определенную сторону, а миска с едой подавалась с помощью специальных рычагов и веревок, то есть человек не попадал в поле зрения. Все это позволяло минимизировать влияние дополнительных факторов, поэтому нервная система животного была сосредоточена на происходящих событиях:

- Первая фаза: звонок звенит 15 сек., после чего появляется тарелка с пищей, собака ест, после того, как собака съедает первую порцию еды, звонок выключают, на несколько минут наступает пауза.
- Вторая, третья фаза и последующие фазы: звонок и еда, выключение звонка, пауза.

Подобным образом реакция слюноотделения измеряется только в интервале от включения звонка и до появления пищи, потому что при появлении пищи возникает

врожденный рефлекс, а исследователей интересует реакция на исходно незначимый сигнал, который никак не связан и не ассоциирован с пищей. Эксперимент И.П. Павлова был проведен более 100 лет назад, когда не существовало электроники, но было очень важно найти количественный критерий для оценки поведенческой реакции. В этом смысле число капелек слюны - правильный выбор, потому что этот критерий показывал не только сам факт появления реакции, но и то, насколько она интенсивна. Здесь можно опять провести параллель с Грегором Менделем, который считал сотни и тысячи семян гороха, разделяя их по цвету и по поверхности. То есть количественные подходы уже "прорастали" в науке ещё до появления статистики в её современном виде, их использовал в своих экспериментах и И.П. Павлов, в том числе считая капли слюны. До того, как собака начинала свое участие в эксперименте, ей делали небольшую операцию, выводя один из шести протоков слюнных желез на поверхность кожи. Это позволяло собирать выделившуюся слюну и количественно оценивать реакцию животного.

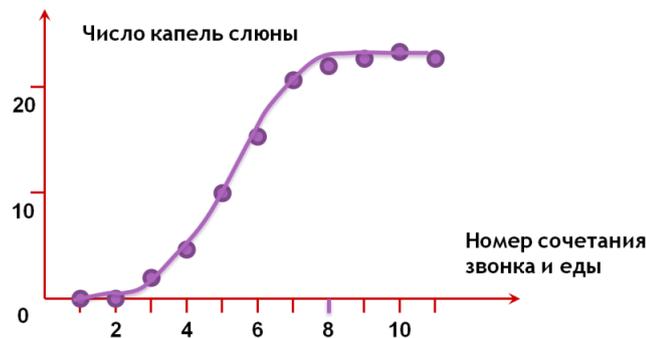


Рис. 5.2. График соотношения сочетания звонка и еды с выделением слюны у собаки

На графике по горизонтали отмечен номер сочетания звонка и еды, по вертикали - количество капелек слюны, выделившейся у животного. Первые две точки на графике лежат на нулевом уровне, то есть первое и второе сочетание не вызывают у собаки реакции на звонок. Эти показания очень важны, так как говорят о том, что исследователи имеют дело с исходно незначимым стимулом, на который реакции нет, но с третьего и четвертого раза она появляется, то есть количество слюны за 15 секунд быстро нарастает, на 8 - 10 раз оно выходит на плато, составляя 20 - 25 капелек, так как число слюны у животного все же ограничено. Полученные И.П. Павловым результаты - это **первая в мире экспериментальная кривая анализа процесса обучения**, которая потом была названа **S - образной кривой обучения**, так как при проведении линии по точкам графика получается лежащая на боку латинская буква S. Если говорить современным языком, то в ходе эксперимента наблюдается появление нового канала для передачи информации, то есть ранее в мозге собаки существовал только врожденный канал, а реакцию слюноотделения запускала пища. Данная рефлекторная дуга пролегает через продолговатый мозг и мост, то есть пищевой стимул действует на пищевые рецепторы языка, это передается через 7, 9 и 10 нервы продолговатого мозга и моста на ядро одиночного пучка, а далее по парасимпатическим волокнам 7 и 9

лицевого и языкоглоточного нервов на слюнную железу. Это дуга врожденного рефлекса, то есть то, с чего И.П. Павлов начинал свою работу, за которую получил Нобелевскую премию. Но нас интересуют более сложные события, которые связаны с формированием нового канала для передачи информации, то есть того, что И.П. Павлов называл условная или временная связь, которая возникает и исчезает при определенных условиях. Когда эмбрион развивается, то все нервные клетки, которые входят в состав врожденной рефлекторной дуги, в нужный момент времени выпускают аксоны и устанавливают синапсы. Когда человеческий детеныш или щенок появляется на свет, то все это сразу работает, потому что является базовой витальной реакцией, ведь без слюноотделения детеныш просто не сможет нормально питаться. Кроме той рефлекторной дуги, которая пролегает через продолговатый мозг и мост, вкусовая информация передается через медиальные ядра таламуса в островковую долю коры больших полушарий, которая находится на дне боковой борозды головного мозга. Функциональная анатомия головного мозга такова, что от продолговатого мозга и моста в таламус, а потом из таламуса в островковую кору идут обратные связи, то есть существуют восходящие и нисходящие нервные волокна. Когда мы подаем вкусовой сигнал, то он доходит до островковой коры, а далее возникает вкусовое ощущение (более подробно о вкусовой чувствительности и соответствующих рецепторах рассказывается в курсе лекций "Мозг и сенсорные двигательные системы"). Навстречу восходящему потоку сигналов можно передавать нисходящий поток сигналов, если островковую кору стимулировать, например, электрически, то реакцию нейронов можно будет увидеть и в таламусе, и в продолговатом мозге, и в мосту, как и реакцию слюнных желез.

Часть врожденно заданных связей обеспечивает рефлекторную реакцию, часть - возникновение вкусовых ощущений. Если к вышеописанной схеме добавить звонок, который является звуковым стимулом и влияет на височную кору, то в ней происходит анализ уже слуховых параметров, прежде всего возбуждается верхняя часть височной доли, что тоже является врожденно заданной реакцией. И.П. Павлов подозревал, а сегодня ученые знают точно, что **новый канал для передачи информации возникает именно в коре больших полушарий головного мозга - неокортексе**. Таким образом, существовал исходно незначимый стимул, который по ходу эксперимента стал очень важным и к концу процесса обучения начал запускать процесс слюноотделения не хуже, чем сама еда, то есть произошло формирование того, что И.П. Павлов называл **"условный рефлекс"** или **"условная связь"**. За возникновением данного рефлекса, надстраивающегося над врожденным рефлексом, стоит изменение свойств синапсов между нервными клетками в коре больших полушарий. Поскольку адаптации подобного рода возникают при определенных условиях, то И.П. Павлов назвал рефлекс условным, в противовес ему **врожденный рефлекс был наименован ученым безусловным, то есть независимыми от неких дополнительных условий**. Программы, идущие по врожденно заданному принципу, очень видоспецифичны, они часто являются жизненно необходимыми.

Эволюция нервной системы начинается с того, что животные обладают врожденными рефлексам. Это более простой вариант приспособления к окружающей среде, но далее **нейросети в какой-то момент приобретают способность изменять проводимость между отдельными нейронами и направлять нервные сигналы по неким новым траекториям.** Подобная пластичность синапсов и возможность возникновения реакции на те стимулы, которые ранее были незначимыми, чрезвычайно расширяет поведенческий арсенал организма. На врожденном уровне все стимулы и разнообразие событий предсказать невозможно, поэтому очень важно и полезно учиться, но для этого необходимо иметь нервную систему, которая способна к соответствующим адаптациям и изменениям. Необходимо отметить, что по методу И.П. Павлова сейчас уже практически не работают, но работы ученого позволили увидеть логику возникновения науки о формировании обучения и памяти. Сейчас основным объектом, на котором происходит изучение этих явлений, являются лабораторные грызуны.

Рассмотрим вариант образования приобретенной условной реакции у белой крысы, которая находится в экспериментальной камере. Эксперимент выглядит следующим образом: исследователь включает лампочку и через 15 секунд присоединяет электростимуляцию, которая подается на пол экспериментальной камеры. Сила тока небольшая, она вызывает неприятное покалывание в лапках животного, которое достаточно неприятно, чтобы у крысы возникла мотивация избавиться от этого стимула. Она начинает перемещаться по камере, видит специально установленную в ней полку и достаточно быстро оказывается на ней. В этот момент ток перестает действовать на животное - это первое сочетание исходно незначимого сигнала лампочки и сигнала значимого - электрического тока. Если эту ситуацию повторить несколько раз, то крыса начинает забираться на полку, как только включается лампочка. Обученное животное не отходит далеко от полки и готово реализовать эту реакцию, но сначала для крысы данная ситуация является неизвестной, видно, что она находится в состоянии стресса. Когда обучение более-менее завершено, то крыса ведет себя вполне спокойно и уверенно. Мозг этого животного состоит из мозжечка, больших полушарий и огромной обонятельной луковицы, а зрительный сигнал, поступающий от лампочки, действует на затылочную кору больших полушарий мозга. Прыжок крысы на полку - это активация моторной коры мозга животного, поскольку прыжок - это прежде всего разгибание задних лапок, то активизируется верхняя область моторной коры, таким образом, зона, запускающая реакцию, находится в самой верхней задней части лобной доли. Исходно лампочка не запускает прыжок крысы на полку, но по ходу обучения можно отметить, что она начинает играть роль стартового стимула, что означает, что каким-то образом нервные импульсы из затылочной коры попадают в лобную, возникает моторная реакция. Из затылочной коры сигнал приходит в двигательную (из зрительной коры в моторную), но для того, чтобы импульсы туда распространились, необходима цепочка промежуточных нервных клеток, формирующих новый канал для передачи информации. Для его формирования важно, чтобы помимо сенсорного стимула поведение животного развивалось на фоне

некой врожденно значимой ситуации, биологически полезного результата - **положительного подкрепления**. В случае собаки из эксперимента И.П. Павлова таким подкреплением является еда - активация центров пищевого поведения гипоталамических центров, то есть исследователи обучали собаку на основе того, что называется пищевое подкрепление. В случае крысы речь идет о безопасности, прыжок на полку увеличивает её уровень. Это тоже положительное эмоциональное состояние, с которым прежде всего связана структура, называемая "голубое пятно". Данная область находится в передней верхней части моста и использует в качестве нейромедиатора молекулу норадреналина. Из голубого пятна через, например, nucleus accumbens - прилежащее ядро прозрачной перегородки норадреналиновые аксоны напрямую распространяются в новую кору больших полушарий и доносят положительное эмоциональное состояние до тех нервных клеток, которые обучаются и формируют новый канал для передачи информации. Таким образом, **необходимым условием для процесса обучения является совпадение на одном нейроне сенсорного потока и потока сигнала от центров положительных эмоций**. В итоге в формировании нового канала для передачи информации участвуют:

- сенсорный центр
- центр, запускающий реакцию
- промежуточные нейроны коры
- положительные подкрепления

Рассмотренные эксперименты демонстрируют глобальные принципы работы мозга, где вместо лампочки или звонка может присутствовать любой другой сенсорный стимул, который может исходить от иной системы, быть иным по своим характеристикам. Например, это может быть прикосновение или запах, а вместо реакции слюноотделения любая иная реакция, в том числе вегетативная или двигательная. Важны не столько частные компоненты событий, а **общий принцип, который по мнению И.П. Павлова происходит фатальным образом**, то есть такова логика работы нейросетей. Можно сказать, что в случае человека подобное происходит помимо его воли, например, при желании что-то запомнить это может не получиться, а бывает обратная ситуация - человек хотел бы забыть какие-то события, положим, психотравму, но она уже глубоко вписана в мозг и влияет на его поведенческие реакции. В этом процессе большое значение имеют повторы, то есть каждый раз, когда сигнал распространяется, то возникает что-то типа колеи, и чем большее количество раз это происходит, тем серьезнее модификация синапсов, а сигнал легче попадает, например, из зрительной в двигательную кору. Важно понять, что конкретная траектория распространения сигнала очень индивидуальна и зависит от значительного количества факторов, в том числе и от текущего состояния нейросети. Хорошей аналогией происходящего является работа Интернета, при помощи которого компьютеры способны обмениваться информацией. В мозге сигнал посылается от одной группы нейронов в другую, при помощи Интернета мы можем послать письмо из Москвы на Камчатку, и оно дойдет до адресата. Но каким образом оно это делает, по

какой траектории и через какие серверы - зависит от текущего состояния Всемирной паутины. Примерно то же самое происходит и при формировании условного рефлекса/нового канала для передачи информации: известен исходный и конечный пункт, но через какие конкретные нейроны он пройдет, особенно при первых повторях - неизвестно, скорее всего, это будут те нейроны, которые оказались наиболее готовыми. При повторях именно эта траектория будет становиться все более надежной, соответственно, исходно незначимый стимул все более уверенно будет запускать реакцию. Значительную роль при этом играют подкрепляющие сигналы, то есть информация о том, что некая биологически значимая программа успешно завершена: удалось поесть или размножиться, повысился уровень безопасности, хорошо протекает забота о потомстве, собирается новая информация и т.д. То есть работают центры положительного подкрепления, которые на анатомическом уровне соответствуют гипоталамусу, структурам базальных ганглий (например, прилежащему ядру прозрачной перегородки), голубому пятну, структурам среднего мозга (черная субстанция, вентральная область покрышки). Если опуститься глубже, то это будут конкретные нейромедиаторы: дофамин, норадреналин, ацетилхолин, эндорфины и т.д. На примере процессов обучения и формирования памяти можно увидеть очень сложное взаимодействие на разных уровнях нервной системы: на структурном уровне, на клеточном, на уровне молекул (нейрохимия и биохимия мозга).

Ассоциативное обучение

Ключевую роль в процессах обучения и формирования памяти играет нейромедиатор **глутаминовая кислота (глутамат)** - главный возбуждающий нейромедиатор нервной системы человека, с помощью которого в мозге передается львиная доля информации. Сегодня мы будем много говорить о работе глутаматергических синапсов, когда сигнал повторно проходит по траектории, то эффективность синаптической передачи повышается либо за счет выделения большего количества глутамата, либо за счет роста чувствительности к нему следующей клетки. Например, меняется количество белков-рецепторов и возникают синаптические модификации, которые могут в каких-то случаях сохраняться всего несколько минут или часов, тогда говорят о кратковременной памяти, а могут - дни, недели или месяцы, а в каких-то случаях даже пожизненно, тогда говорят о долговременной памяти. **Обучение в понимании И.П. Павлова - это формирование связи, ассоциации между исходно незначимым сенсорным стимулом и некой реакцией**, поэтому обучение по принципам ученого называется "ассоциативным обучением". Ему несколько противопоставляются те виды обучения, которые идут по иным принципам, например, без использования подкрепления, они называются "неассоциативным обучением". То, что было рассмотрено выше - часть истории про память вообще, потому что разные виды памяти можно проклассифицировать:

- по временным параметрам - **кратковременная и долговременная**;
- по логике формирования пластических модификаций - **ассоциативная и неассоциативная**.

Ассоциативная память И.П. Павлова - это самый сложный и универсальный вид памяти, лежащий в основе долговременного обучения. По ходу курса мы постепенно приблизимся к тому, чтобы понять, каковы её механизмы, но сначала разберемся с более простыми видами памяти - кратковременной и неассоциативной.

Важно ещё раз подчеркнуть, насколько процесс обучения значим вообще. Когда в ходе эволюции появляется нервная система, то её способность к пластическим модификациям не очень велика. В первом приближении можно принять, что поведение базируется на неких врожденных принципах, то есть врожденно существующих нервных цепочках. Этого в целом вполне достаточно для организма, особенно если среда не очень сложна, а конкуренты не очень злобные и многочисленные. На уровне брюхоногих моллюсков можно увидеть, что поведенческие процессы могут обеспечиваться только заданными программами. Что умеет такой моллюск, если его нервная система владеет только безусловными рефлексам? Например, он может прятаться в раковину, если стало больно, а также есть, если его вкусовая система детектирует пищу. Когда моллюска кусает рыба, то происходит повреждение клеток тканей, моллюск ощущает некий аналог боли и прячется, то есть избегает полного разрушения организма, но с другой стороны - он каждый раз теряет часть своего тела. Подобная цепочка событий происходила бы по-иному, если бы нервная система моллюска была способна к обучению. В этом случае ситуация воспринималась бы им несколько сложнее.

- **исходная ситуация нервной системы моллюска:** приближающаяся рыба → возникновение боли → моллюск прячется;
- **способная к ассоциативному обучению и формированию рефлексов нервная система моллюска:** несколько сочетаний события → приближающаяся рыба → моллюск прячется.

Во втором случае происходит очень важное явление - не дожидаясь реального болевого воздействия нервная система моллюска отреагировала, то есть по сути произошло **прогнозирование или предсказание некоего значимого события**. Таким образом, условный рефлекс - это небольшая "машина времени", которая перенесла моллюска вперед, просчитала вероятность возникновения боли и заранее запустила его реакцию. В итоге моллюск сохранил свою целостность, поэтому возможность реагировать заранее оказывается очень значимой, то есть особь, обладающая подобной способностью, существует более успешно и безопасно. Если программы мозга моллюска только врожденные, то он находит пищу, пробуя все, что попадает ему на пути. Его вкусовая система оценивает пригодность находок, если вкус ощущается как "хороший", то запускается пищевая реакция (примерно также ведет себя маленький ребенок, который ползает по полу и тянет в рот любой предмет). Если еды достаточно много, то на подобных программах можно существовать, но и в этом случае возможность формировать ассоциации совсем не лишняя. Например, полезны ассоциации с запахом, который возникает в связи с существованием у любой пищи запахового поля. С точки зрения нервной системы моллюска, способной к

ассоциациям, цепочка событий будет сложнее: запах → "хороший" вкус → насыщение. Запах включается в жизненный опыт, связанный с едой, и оказывается полезен, так как моллюск может проползти мимо еды, а со сформированной реакцией между едой и запахом он с большей вероятностью найдет пищу. То есть **способность к ассоциациям означает успех**: лучше избегается опасность, лучше находится еда, лучше происходит размножение и забота о потомстве. **С точки зрения адаптации и выживания учиться очень выгодно**, в тот момент, когда в эволюции возникают способные к обучению нервные системы, происходит очередной и очень значимый эволюционный скачок. Таким образом, кроме врожденно заданных программ, которые передаются на генетическом уровне и очень медленно эволюционируют, потому что должна произойти соответствующая мутация и сработать естественный отбор - появляются индивидуальные программы, которые очень тонко адаптируют организм и его нервную систему к уникальным условиям существования.

В тот момент, когда появляются нервные системы, способные реализовать процесс ассоциативного обучения, появляется и гонка "интеллектуальных вооружений", потому что учиться оказывается очень выгодно. **Процесс "поумнения" на уровне популяции живых организмов мощно подталкивается взаимодействием хищник - жертва**. Многие животные встроены в пищевые цепочки таким образом, что сами кого-то едят или их кто-то ест, иногда происходит и то, и другое. В качестве примера можно привести лис и зайцев: лисы едят зайцев и, сами того не ведая, ведут отбор на "поумнение" зайцев, потому что первым удается поймать "глупую" особь, которая не смогла сформировать ассоциацию лисы и опасности. То есть лисы отлавливают менее интеллектуальных особей, от чего зайцы в целом умнеют, а их способность к обучению возрастает. Далее начинает работать обратная связь, так как зайцы становятся настолько сообразительными, что не всякая лиса их может поймать, поэтому она перестает быть успешной: плохо питается, плохо размножается и сходит с эволюционной арены. В итоге успеха добиваются только умные лисы, которые ловят умных зайцев, то есть зайцы также работают на "поумнение" лис. Далее умные лисы продолжают влиять на популяцию зайцев, формируя "гениальных" зайцев, способствующих дальнейшему "поумнению" лис. Эта положительная обратная связь очень мощно работает и в конце концов приводит к тому, что на планете Земля появляется суперхищник, который не принадлежит к числу самых сильных, опасных или быстрых, а является самым умным, то есть обучающимся верно реагировать на меняющиеся условия среды. Таким образом, свойства суперхищника приобретает существо, которое оказалось способным учиться лучше всех - представитель вида *homo sapiens*. Можно сказать, что не очень сильная, но мозговитая обезьяна, взяв в руку орудие труда и сбившись в стаю, победила саблезубых тигров и пещерных медведей. Маловероятно, что на Земле могут возникнуть другие настолько же разумные виды, потому что этот процесс занимает длительное время, а люди привели земной шар за последние сотни лет в такое состояние, что неизвестно, что с ним будет дальше. Необходимо зафиксировать, что учиться очень важно:

- **обучение повышает адаптивность** само по себе и присуще нейросетям, для которых характерны изменяющиеся пластичные синапсы;
- если обратиться к аналогии с Интернетом, то существует возможность передавать новый сигнал из одной точки новой коры в другую;
- процесс обучения сводится прежде всего к **формированию новых каналов информации** за счет модификации синапсов и неких рефлекторных дуг в целом. Варианты модификации можно разделить:
 - на **кратковременные** и **долговременные** - на кратковременную и долговременную память.
 - идущие с положительным подкреплением и без положительного подкрепления - на **ассоциативное обучение** (И.П. Павлов) и **неассоциативное обучение**.

Типы неассоциативного обучения: суммация и долговременная потенция

В этой и следующей лекции мы познакомимся с тремя типами неассоциативного обучения: **суммация, долговременная потенция и импринтинг**, после чего опять вернемся к обучению П.И. Павлова и рассмотрим его синаптические механизмы. Для этого нам понадобится ближе познакомиться с той универсальной структурой, которая обеспечивает формирование новых каналов для передачи информации. В структуре синапса необходимо отметить окончание аксона нейрона, передающего информацию, которая идет за счет распространения электрических импульсов (потенциалов действия) по мембране аксона. Потенциал действия по сути является двоичным кодом мозга человека, он имеет вполне конкретные параметры: длительность около 1 мс и амплитуду примерно 100 мВ. Каждый раз, когда импульс доходит до окончания аксона, он запускает выделение веществ-нейромедиаторов, действующих на чувствительные белки-рецепторы, в синаптическую щель (узкое межклеточное пространство). Пресинаптическая часть синапса взаимодействует с постсинаптической, то есть с телом следующего нейрона - дендритом. В каких-то случаях это может быть мышечная клетка или клетка внутреннего органа, но сегодня речь идет о центральных синапсах, то есть о синапсах между нейронами. Через белки-рецепторы медиатор может вызвать возбуждение или торможение следующей клетки, в каждом конкретном синапсе можно наблюдать или торможение, или возбуждение. При достижении критического уровня возбуждения на мембране следующей клетки может возникнуть потенциал действия, который будет распространяться по нейросети дальше и, возможно, запустит реакцию, его запомнят. Элементарный акт срабатывания синаптического контакта состоит в том, что потенциал действия превращается в выделение медиатора, которое опять превращается в потенциал действия, но уже на следующей клетке. Именно механизмы работы синапса и их понимание оказались очень важными для того, чтобы говорить о механизмах формирования памяти и пластичности.

Рассмотрим чуть подробнее схему работы синапса и каким образом потенциал действия может превратиться в выделение нейромедиатора в синапсе (рис. 5.3.).

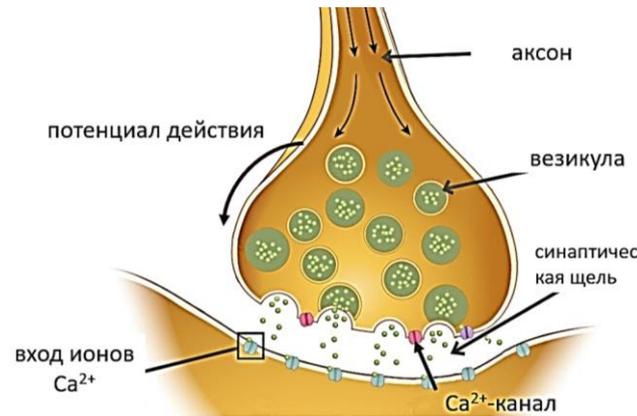


Рис. 5.3. Строение и принцип работы синапса

Нейромедиатор в пресинаптическом окончании находится в специальных мембранных пузырьках, которые называются везикулы, в каждой из них содержится несколько тысяч молекул нейромедиаторов. Для того, чтобы медиатор выделился в синаптическую щель, необходимо чтобы везикула подошла к мембране аксона, которая называется пресинаптическая мембрана, и лопнула. Это можно сравнить с ситуацией, когда пузыри с воздухом всплывают на поверхность воды и лопаются. Чтобы пузырек с медиатором (везикула) пришел в движение, необходимо чтобы к нему присоединились ионы Ca^{2+} , которые входят в аксон из межклеточной среды. Последовательность событий следующая:

- Приход потенциала действия открывает на мембране пресинаптического окончания особые белковые каналы - цилиндры с проходом, настроенные на движение именно ионов Ca^{2+} . У электрочувствительного кальциевого канала существует створка, которая при появлении потенциала действия открывается примерно на 2 - 3 мс.
- За это время несколько сотен ионов Ca^{2+} успевают войти внутрь аксона, так как в межклеточной среде кальция в сотни раз больше, чем внутри нейрона, а внутренняя среда нервных клеток отрицательно заряжена, то есть обладает негативным потенциалом покоя.
- Вошедший Ca^{2+} присоединяется к особым двигательным белкам на поверхности везикулы. Если она набирает 5 ионов Ca^{2+} , то приходит в движение и лопается. В среднем на один потенциал действия лопается, выбрасывая свое содержимое, примерно 50 везикул.
- На следующем шаге ионы Ca^{2+} уходят в межклеточную среду или в каналы эндоплазматической сети. Кальций важно убрать, потому что если этого не произойдет, то он будет продолжать переходить с везикулы на везикулу (даже с лопнувшей на ещё не лопнувшую) и запускать дополнительное выделение медиатора.

- Процесс передачи сигнала должен быть очень четким, квантованным, то есть важно его вовремя начать и закончить, поэтому работают специальные белки-насосы, которые очень оперативно выкачивают Ca^{2+} , но это происходит все-таки не так быстро, как он входит.

Суммация

Если на процессы обучения и формирования памяти смотреть глобально, то их суть состоит в том, что в нейросети появляются новые каналы для передачи информации, то есть сигнал теперь проходит там, где он раньше не проходил. **Первый вид обучения - суммация является очень лабильным, коротким по времени и связан с пресинаптическим накоплением Ca^{2+} .** Если потенциалы действия будут следовать достаточно часто, то насосы не будут успевать откачивать Ca^{2+} , он будет накапливаться, а количество лопнувших везикул будет увеличиваться с каждым новым потенциалом действия. Для того, чтобы больше узнать о работе синапса, можно обратиться к курсу "Химия мозга", а также на сайт biomolecula.ru, где можно познакомиться с описанием данного процесса, за которое немецкий физиолог **Томас Зюдхоф** в 2013 году получил Нобелевскую премию. Ученый поясняет, почему важен "принцип 3 + 2", то есть почему везикула должна набрать 5 ионов Ca^{2+} для запуска всех механизмов, обеспечивающих её приближение к пресинаптической мембране и дальнейшее раскрытие, которое сопровождается выбросом нейромедиатора в синаптическую щель.

Когда описывается тот или иной процесс, связанный с обучением и формированием памяти, то на первом этапе очень важно понять, что происходит на уровне поведения. **Суммация на поведенческом уровне** может быть охарактеризована следующим образом: животное - это организм, обладающий нервной системой, при оказании на эту нейросеть некоего слабого воздействия, то есть при подаче слабого стимула, можно увидеть, что реакции нет. Тогда становится понятно, что стимул является подпороговым по отношению к запуску реакции, но если правильно подобрать силу стимула, то можно получить следующий эффект: при первой подаче стимула реакции нет, при второй (после короткого интервала) - реакции нет, но на пятый или десятый раз реакция может возникнуть. Таким образом, **суммация - это реакция, когда реакция появляется при повторном предъявлении слабого стимула с коротким интервалом.** Можно сказать, что нервная система обращает внимание на повторно действующий сигнал, если он возникает слишком назойливо, демонстрируя свою значимость и необходимость запустить поведенческую реакцию. Подобного рода ситуаций в жизни человека очень много, например, он может заметить, что из крана капает вода, возможно, она делает это уже 2 недели, но здесь и сейчас повторное капание воды каким-то образом накопилось в мозге человека и он отреагировал на стимул, обратив на это внимание.

Суммация возникает на самых разных синапсах, в никаких дополнительных ухищрениях в виде особых нейромедиаторов или рецепторов необходимости нет. Этот

процесс можно изучать на разных нервных системах, в том числе на простых. Именно на примере суммации ещё в начале XX века исследователям стали понятны первые синаптические механизмы обучения и формирования памяти. В итоге за работу в данной области американский нейрофизиолог **Эрик Кандел** в 2000 году получил Нобелевскую премию. Ученый работал с не с крысой, а на ещё более простом объекте - крупным голожаберным моллюске аплизии, живущим на водорослях и их же употребляющем в пищу. Сам он невкусный, поэтому у него нет раковины, но сохранился специфический для моллюсков карман, который называется мантийная полость. В неё аплизия, если на неё оказывается какое-то воздействие, прячет свою нежную жабру, которую легко повредить, то есть у моллюска есть врожденный рефлекс втягивания жабры, а в критической ситуации он, как и морская каракатица, использует механизм выделения защитных чернил. В нервной системе аплизии насчитывается около 20 тысяч нейронов, на моллюсках очень удобно работать, так как у них крупные нейроны, расположенные в отдельно стоящих ганглиях (это не отдельная большая система, как головной мозг). Э. Кандел и его сотрудники продолжают работать с аплизией, которая демонстрирует не только суммацию, но и другие виды обучения, даже аналог ассоциативного обучения.

Основной механизм суммации - это пресинаптическое накопление кальция, связанное с тем, что при достаточно частой стимуляции белки насосы не успевают откачивать кальций из окончаний аксонов. Э. Кандел показывает в Нобелевской лекции разные механизмы синаптической пластичности, включая разрастание синапса и воздействие подкрепляющих систем, которые относятся скорее к возникновению долговременной памяти. В простой рефлекторной дуге суммации (рис.5.4., слева), которую Кандел изучал у аплизии, всего два нейрона, она чем-то похожа на рефлекторную дугу коленного рефлекса человека и состоит из:

- 1 - мышца, втягивающая жабру;
- 2 - для втягивания жабры должен сработать мотонейрон;
- 3 - синапс, который стоит у окончания аксона, возбуждающего двигательную нервную клетку, в нем происходит суммация;
- 4 - сенсорный нейрон, который посылает чувствительный отросток дендрит к поверхности жабры и сигнал на мотонейрон;
- 5 - жабра.

Когда на жабру аплизии действует стимул, то возникает потенциал действия (импульсы), в точке 3 выделяется глутамат и активируется мотонейрон, при сильном стимуле жабра втягивается, то есть возникает врожденный рефлекс. Сильный стимул возникает в том случае, когда в ответ на один стимул возникает несколько потенциалов действия. Тогда в синапсе N 3 выделяется так много медиатора, что рефлекс гарантировано запускается, моллюск втягивает жабру на несколько секунд, а потом выставляет её обратно, потому что существует необходимость дышать. Очень важно подобрать правильную интенсивность стимулов, чтобы тот из них, который влияет на

жабру, вызывал одиночный потенциал действия, и в синапсе (точка 3) возникло количество медиатора, недостаточное для запуска импульса в мотонейроне.

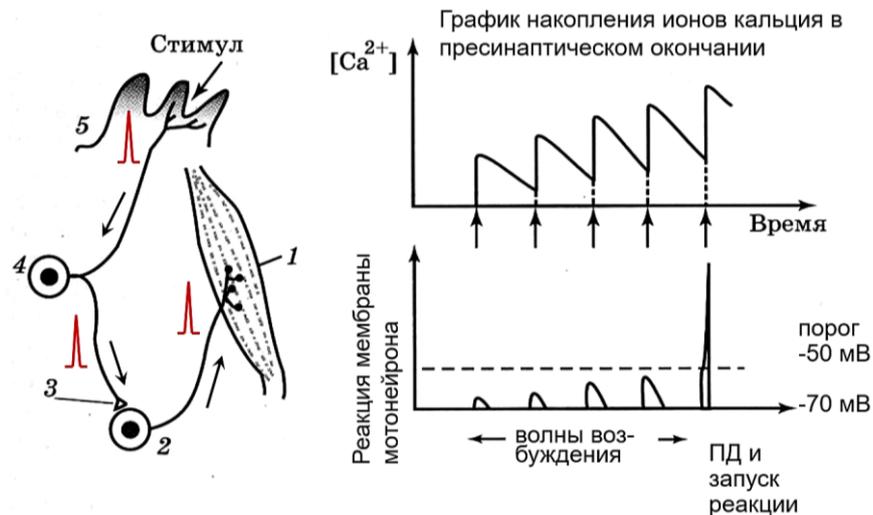


Рис. 5.4. Слева: рефлекторная дуга суммации у аплизии; справа сверху: график изменения концентрации Ca^{2+} в пресинаптическом окончании аксона сенсорного нейрона; справа снизу: график разности потенциалов постсинаптического нейрона

В этом случае реакция не возникнет, то есть стимул будет подпороговым, но будет работать сенсорный нейрон, именно при такой интенсивности появляется возможность при подаче повторного слабого стимула вызвать суммацию, при которой на пятый или десятый раз реакция все-таки возникнет. Э. Кандел для точного подбора интенсивности стимула использовал струйку воды, которая подавалась из трубочки, при этом было необходимо тонко градуировать её ток для возникновения одиночного потенциала действия. Поскольку сам нейрон и даже пресинаптическое окончание у аплизии очень крупные, то и в пресинаптическую, и в постсинаптическую часть можно поместить стеклянные микроэлектроды и проанализировать возникающие там события. Результаты исследования показаны на графиках на рис. 5.4.:

- Нейроны внутри имеют **базовый отрицательный заряд, который называется потенциалом покоя (ПД) и в среднем равен - 70 мВ**. Для того, чтобы возник потенциал действия, заряд внутри нейрона необходимо поднять до уровня примерно - 50 мВ. В рамках эксперимента подается стимул, очень точно попадающий по амплитуде таким образом, чтобы на сенсорном нейроне возник одиночный потенциал действия, который запускает вход ионов Ca^{2+} , вследствие чего лопаются около 50 везикул.
- В мембране постсинаптического нейрона возникает волна деполяризации, то есть заряд в ответ на выделение нейромедиатора растет (довольно незначительно, на 5 - 7 мВ) и не доходит до уровня порога запуска потенциала действия. Это возбуждение подпороговое, поэтому в целом реакции нет.

- Если стимул подавать повторно с небольшим интервалом, то можно вызвать суммацию. В этом процессе ключевую роль играет сам интервал, то есть важно попасть на "хвост" концентрации Ca^{2+} . Когда порция Ca^{2+} входит, то начинают работать белки-насосы, которые выводят его из пресинаптического окончания, важно подать следующий стимул, когда ещё не весь Ca^{2+} откачан из аксона. Далее входит следующая порция Ca^{2+} , в итоге его концентрация оказывается выше, лопаются больше везикул - больше волна возбуждения. Третий, четвёртый и последующие стимулы повышают оба показателя.
- Волны возбуждающего постсинаптического потенциала на пятом стимуле доходят до порога запуска потенциала действия и у аплизии возникает реакция втягивания жабры, то есть накопился пресинаптический Ca^{2+} и заработал канал для передачи информации, который предсуществовал, но сигнал передавался слабо (в данном случае выделялось слишком мало медиатора).

Свойства суммации:

- если реакция появилась, то она будет возникать на каждый очередной стимул;
- чем чаще стимуляция, тем быстрее наступает суммация, потому что быстрее будет происходить накопление Ca^{2+} ;
- суммация может развиваться в любом синапсе;
- если не воздействовать на синапс, то белки-насосы довольно быстро (за несколько минут) уберут Ca^{2+} , следы суммации исчезнут.

Таким образом, изменения, которые характерны для суммации - это **"короткая" кратковременная память на 5 - 10 мин.** Это самый лабильный вариант памяти, который очень легко возникает и также легко исчезает, он не ассоциативен. Рекомендуется к прочтению книга **"В поисках памяти"** выдающегося ученого Э. Кандела, который продолжает работать, в том числе и в области нейрогенетики.

Долговременная потенция

Долговременная потенция - это второй вид памяти, который, несмотря на свое название, вновь является кратковременной, но уже на несколько часов. Поведение нервной системы, которая способна к долговременной потенции, выглядит следующим образом:

1. подается слабый стимул и определяется отсутствие на него реакции;
2. подается настолько сильный стимул, чтобы он смог запустить реакцию;
3. если нервная система способна к долговременной потенции, то даже через несколько часов после сильного стимула слабый раздражитель может запустить её реакцию, но через, например, 20 часов реакции уже нет, то есть **долговременная потенция - это модификация нейросети**, появление нового канала для передачи информации на срок приблизительно до 20 часов, это **вариант длительной кратковременной памяти.**

4. для того, чтобы произошла долговременная потенциация необходимы вполне определенные синапсы, где много NMDA-рецепторов (медиатор - глутаминовая кислота/Glu).

Рецептор - это чувствительный белок, к которому присоединяется глутамат, и рецептор приобретает способность пропускать внутрь клетки ионы Ca^{2+} и Na^+ . Прежде всего Na^+ , вносящего положительный заряд, который в целом возрастает в клетке. NMDA-рецептор обладает уникальной особенностью - он может закрываться ионом Mg^{2+} , что показано слева на рис. 5.5., где ион Mg^{2+} встал в устье NMDA-рецептора и перекрыл вход для ионов Ca^{2+} и Na^+ . Это так называемая **натриевая пробка**, после её возникновения возбуждения не возникает. Если её выбить, то NMDA-рецептор практически мгновенно из выключенного состояния перейдет во включенное, а синапс начнет работать гораздо эффективнее.

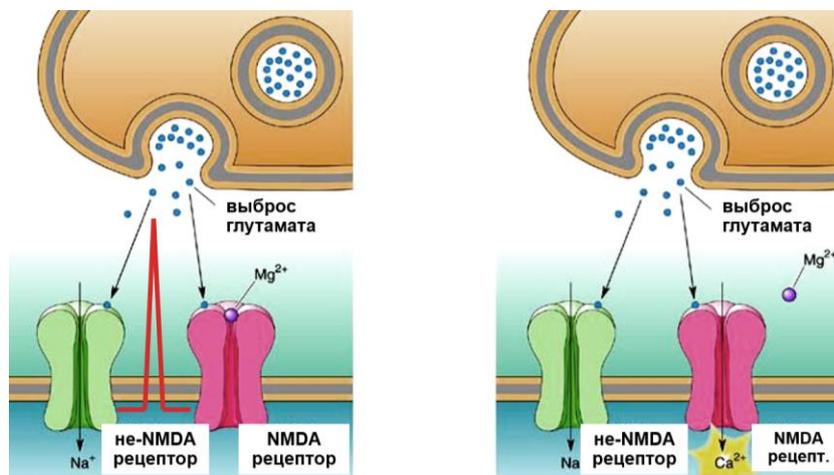


Рис. 5.5. Механизм работы NMDA-рецепторов на постсинаптической мембране

В основе возникновения процесса долговременной потенциации лежит именно выбивание натриевой пробки, для которого необходимо поднять заряд в нейроне выше уровня - 30 мВ. Для этого удобнее всего запустить в нем потенциал действия с помощью других синапсов или рецепторов. Когда потенциал действия возникает, то его вершина находится на уровне примерно + 30 мВ, а для выбивания магниевой пробки достаточно - 30 мВ. Пока пробки не вернуться на свое место, будет функционировать новый канал для передачи информации, то есть закрывание Mg^{2+} - это стирание памяти о событии. Возврат Mg^{2+} требует несколько часов, в реальной нервной системе это, как правило, происходит во время сна.

- На рис. 5.5. слева показана часть пресинаптического окончания, из которого выделяется глутаминовая кислота, а на постсинаптической мембране можно увидеть и NMDA-рецепторы, и некие другие рецепторы к глутаминовой кислоте, которые обобщенно названы не-NMDA-рецепторы.
- В исходном состоянии NMDA-рецепторы выключены с помощью Mg^{2+} (левая часть рис. 5.5.), работают другие рецепторы. При подаче слабого стимула

выделится мало медиатора (глутаминовой кислоты). Учитывая и то, что работают не все рецепторы, в целом на слабый стимул реакции не будет.

- Если в данном случае дать сильный стимул, то от серии импульсов на синоптическом окончании выделится много глутамата, который с помощью только не-NMDA-рецепторов запустит потенциал действия, вершина которого выбьет магниевую пробку.
- На рис. 5.5. справа показано, что после ухода Mg^{2+} работают все рецепторы, и если дать даже слабый стимул, при котором выделится мало глутамата, то теперь он будет воздействовать на все виды рецепторов. Таким образом, система будет реагировать даже на слабый стимул, пока не вернуться магниевые пробки. Соотношение NMDA-рецепторов и не-NMDA-рецепторов к глутамату достигает 10:1, то есть первых может быть на порядок больше вторых. Существуют ионотропные NMDA-рецепторы к глутамату, которые пропускают Mg^{2+} через себя, и метаботропные рецепторы, которые передают сигнал на ионный канал с помощью вторичного посредника. Таким образом, выбивание магниевых пробок делает синапс в несколько раз более эффективным и чувствительным, что приводит к возникновению нового канала для информации.

Гиппокамп

Основное скопление синапсов работает прежде всего на входе в гиппокамп (морской конек). Это структура мозга, которая относится к старой коре, она находится в глубине височных долей и специфично занимается кратковременной памятью. Гиппокамп собирает аксоны в очень характерный пучок белого вещества, который называется свод и прокручивается вокруг таламуса, идет по стенке третьего желудочка вокруг гипоталамуса и заканчивается в мамиллярных телах - особых выступах нижней задней части гиппокампа. Дальше через таламус сигнал передается на поясную извилину, которая опоясывает большие полушария, а затем аксоны направляются в зубчатую извилину, непосредственно соседствующую с гиппокампом, и из нее сигнал возвращается обратно в гиппокамп (круг Пейпеза). Даже на уровне анатомии виден явный намек на циркуляцию информации в этой системе: гиппокамп по миллионам каналов (аксонов) передает сигналы в поясную извилину, которая возвращает их обратно в гиппокамп. Важно помнить, что поясная извилина находится на медиальной поверхности больших полушарий над мозолистым телом - это очень крупная извилина. Гиппокамп у человека выглядит не очень значимо, так как большие полушария головного мозга очень велики. Американский нейроанатом **Джеймс Пейпез** открыл описанный контур в 40-е годы XX века, его возможно упростить до двух ключевых структур - гиппокампа и поясной извилины, которая контактирует со множеством отделов больших полушарий: лобной, теменной, затылочной и височной корой (рис.5.6.).

Гиппокамп получает множество сигналов от центров, связанных с подкреплением, с положительными и отрицательными эмоциями. Связи круга Пейпеза позволяют записывать и воспроизводить информацию. Запись в основном происходит

за счет того, что некие сенсорные сигналы через различные отделы новой коры поступают в поясную извилину и на входе в гиппокамп выбивают магниевые пробки, что означает формирование информационного канала.

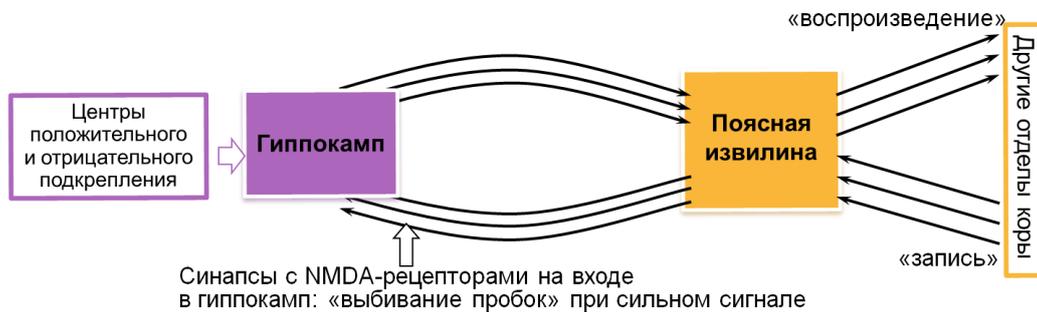


Рис. 5.6. Схема работы "Круга Пейпеза"

Прекрасно выспавшийся человек имеет вставшие на свои места магниевые пробки, его мозг готов к записи новой информации. Если при реализации традиционного утреннего ритуала не происходит ничего заметного, например, разбившейся чашки, то те сигналы, которые поступают в круг Пейпеза, не выбивают магниевые пробки, и человек не запоминает происходящее утром. Но разбитая чашка приводит к возникновению мощных сенсорных потоков, некоего эмоционального фона, приводящего к выбиванию пробок в соответствующем канале и циркуляции информации в круге Пейпеза. Информация способна периодически сбрасываться в новую кору и человек вспоминает, что утром произошло некое событие. По ходу текущего дня заполняются новые каналы, записывается информация, которая дальше может быть перезаписана в систему долговременной памяти или сотрется. Перезапись и стирание информации в значительной степени происходит во время медленного волнового сна.

Когда Д. Пейпез сформулировал данный алгоритм, то предположил, что данная система работает с памятью, так как в середине XX века уже было понятно, что повреждение гиппокампа нарушает память. Относительная ясность наступила тогда, когда происходящее связали с выбиванием магневых пробок, хотя ученые до сих пор не очень понимают, как конкретно информационные каналы делят разные типы сигналов внутри гиппокампа. Понятно, что какие-то из каналов задействованы на зрительную информацию, другие - на слуховую, но детали пока остаются неясными. Сходство гиппокампа с морским коньком довольно отдаленное, он появляется в эволюции как **структура, которая прежде всего связана с пространственной памятью**. Уже у рыб существует намек на данную структуру, которая появляется для того, чтобы животное могло запомнить, куда оно переместилось в пространстве, а в случае опасности - быстро вернуться в убежище. Исходная задача гиппокампа - это кратковременная память о перемещении в пространстве, формирование пространственных карт, но в ходе эволюции его **функции расширились**, и он стал

заниматься различными потоками сигналов: **зрительными, слуховыми, тактильными и эмоционально значимыми.**

Ограничения гиппокампа:

- Гиппокамп имеет небольшой размер (в сравнении с другими структурами мозга человека) и ограниченный объем памяти, поэтому он легко переполняется, что называется "эффект музея". Возникает состояние, когда новая информация вообще не записывается или записывается неэффективно, как при посещении музея более 3 часов. С этим можно бороться, меняя информационные потоки, чередуя их.
- Поскольку выбивание магниевых пробок происходит за счет потенциала действия, то электрошок (электросудорожная терапия) вызывает тотальное стирание существующей в гиппокампе на данный момент информации. Данная процедура используется в клинике под общим наркозом и, естественно, при согласии пациента. В её ходе возникает ретроградная амнезия, пациент не помнит сам момент электрошока и несколько часов до него. Около 1 млн больных в год практикует электрошок, прежде всего при тяжелых депрессиях, если отсутствует эффект от антидепрессантов. В ходе процедуры информация, которая в застойной форме хранится в круге Пейпеза, имеет шанс быть убранной, сходный эффект имеют эпилептические припадки.
- Кроме медленноволнового сна (отдыха) существует фаза парадоксального сна, именно в эту фазу накопленная на круге Пейпеза информация интенсивно перезаписывается на долговременное хранение. Кроме того, парадоксальный сон позволяет сохранить информацию на круге Пейпеза и пронести её через сонное состояние, то есть для сохранения важной информации каждые полтора часа внутри сна происходит фаза активации, в ходе которой обновляются актуальные каналы информации. Таким образом, одна из задач парадоксального сна - не дать стереть информацию, пронести её в следующий круг бодрствования и проснуться со вчерашними проблемами, что поможет их более эффективно решить.

В ходе лекции мы познакомились с двумя первыми видами памяти - суммацией и долговременной потенциацией, а также рассмотрели пластичность синапсов.

Лекция 6. Обучение и память. Часть 2

Механизмы работы гиппокампа

Данная лекция посвящена рассказу о механизмах обучения и памяти, на предыдущих лекциях мы познакомились с синаптической пластичностью, которая характерна для таких процессов, как суммация и долговременная потенциация. Далее будут рассмотрены механизмы долговременной памяти, так как **суммация и потенциация**, несмотря на свои названия - это **варианты кратковременной памяти**. До того, как двигаться в сторону таких явлений, как импринтинг и ассоциативное обучение, некоторое время необходимо посвятить гиппокампу - очень важной структуре, с которой во многом началось серьезная память, по крайней мере, в линии позвоночных. Намеки на круг Пейпеца можно обнаружить уже в мозге амфибий, у рептилий эта система достигает мощного развития, а у птиц и млекопитающих она начинает работать идеально. При сравнении мозга человека и белой крысы можно увидеть, что у крысы гиппокамп выглядит как более крупная структура, поскольку у грызуна менее развита новая кора. У человека тоже достаточно большой гиппокамп, который обеспечивает память текущего дня следующим образом: когда происходит некое значимое событие, то магниевые пробки прежде всего выбиваются в тех контурах и синапсах, которые расположены на входе гиппокампа, возникает возможность для циркуляции сигналов и их сохранения на круге Пейпеца.

Если рассматривать **происхождение и первичные функции гиппокампа эволюционно**, то речь во многом пойдет о поведении на некоей местности, то есть о построении карты перемещения позвоночного животного по территории. При этом сначала учитываются визуальные и обонятельные ориентиры, а также особенности передвижений и, например, сигналы мышечной чувствительности или органов равновесия, которые говорят, в каком направлении движется животное и насколько далеко оно ушло. Освоение новой территории и существование на некоей определенной территории - это очень важные компоненты жизни и поведения любого животного. Довольно часто существует убежище, из которого рыба, ящерица или полевка выходят в окружающий мир. В тот момент, когда идет освоение территории - появляется очень большой поток информации, поэтому важно, чтобы она поступала дозированно. Если её поток успеет перерабатываться мозгом, то тогда можно говорить об исследовательском поведении, о том, что животное собирает сведения об окружающей территории для учета их в своих реакциях. Если поток новизны слишком велик, то это может включить центры оборонительного поведения, так как повышается тревожность. **Конкуренция исследовательского и оборонительного поведения** очень характерна для ситуаций изучения новых территорий. Для анализа механизмов работы гиппокампа, в том числе запоминания карты местности, в экспериментах на животных сейчас очень активно используются различные лабиринтные методики, когда белая мышь помещается в ситуацию Y - образного или радиального лабиринта. В гиппокамп экспериментального животного можно вживить электроды и наблюдать, как реагируют нейроны разных зон гиппокампа на его передвижение по местности и постепенное

запоминание, например, ориентиров. Исследователи изучают построение карты местности с опорой на какие-то крупные объекты: камни и деревья в природе; углы, повороты или специально расположенные экспериментаторами опорные объекты в лабиринте. Если посреди лабиринта поставить кубик, то крыса может учитывать его как ориентир по ходу своего перемещения. **Построение карт местности позволяет** не только не заблудиться, но и **осуществить интеграцию пути**, при которой **в нервной системе возникает отражение (слепок) окружающей местности**. Используя полученную карту, можно спрямлять путь, что важно, так как позволяет экономить время.

Данная программа решается не только мозгом позвоночных, но и мозгом беспозвоночных. Особенно ярко это проявляется у таких быстро перемещающихся существ, как насекомые. При попытке прогнать муху можно заметить, что она делает круг по местности и спокойно садится в ту же самую точку, то есть в её нервной системе работает некий автопилот, который позволяет мухе, ориентируясь на окружающие объекты очень четко замыкать свой путь и возвращаться к актуальной точке. Это характерно и для стрекоз, у которых ярко выражено территориальное поведение. Излюбленным объектом нейрофизиологов, изучающих нервную систему и память насекомых, являются крупные пустынные муравьи катаглифисы, которые, выходя из своего жилища, очень быстро исследуют окружающую территорию, например, в поисках мертвых насекомых, которых в пустыне попадается немало. Солнце там очень активно, вследствие чего происходит тепловой удар, поэтому обнаружить добычу вполне реально, но при этом сам катаглифис для того, чтобы уцелеть и вернуться в гнездо с пищей, должен двигаться максимально быстро. Поэтому эти муравьи, во-первых, прекрасно отражают солнечный свет, во-вторых, имеют длинные лапки, чтобы меньше контактировать с песком, кроме того, у них прекрасно работает механизм построения карт местности. После того, как муравей нашел еду, он способен по кратчайшей дороге вернуться домой, при этом им учитываются не только ориентиры для перемещения в пространстве, но и идет учет положения солнца на небосклоне, причем с поправкой на изменение времени. Если муравей 30 или 60 минут пробыл вне гнезда, то солнце немного смещается, но нервная система насекомого вполне способна это учесть, представляя по сути GPS - навигатор, который помещен в не очень сложную нейросеть.

О том, что **мозг строит некие когнитивные карты** (местности), ученые начали много говорить ещё в середине XX века. Классиком исследований в данной области является американский психолог и основатель бихевиоризма **Эдвард Чейз Толмен** (1886 - 1959), который ввел в 1948 году понятие когнитивных карт в работе **"Когнитивные карты у крыс и человека"** и выделил два их типа:

- **карта-путь** - это путь от одного ориентира к другому, то есть последовательная цепочка действий по определенному маршруту, карта-путь является более легким вариантом действий.

- **карта-обозрение** - это ситуация возникновения в мозге более-менее целостного слепок информационного отражения окружающей территории со всеми важными ориентирами. Именно карта-обозрение позволяет спрямлять путь, и не только по пути обратно, но и по дороге к цели.

В своих исследованиях на экспериментальных животных Э.Ч. Толмен использовал такие подходы, как **латентное обучение**. Крыса помещалась в не очень сложный лабиринт, где ничего не происходило, тем не менее, попав в незнакомые условия, животное изучает лабиринт. В том, что она запоминает траектории движения, повороты и ориентиры, можно убедиться следующим образом: после того, как крыса несколько раз помещалась в лабиринт без подкрепления, его помещают на выходе из лабиринта. Движение животного к пище - это двигательный пищевой рефлекс, который можно блокировать, для чего устанавливается преграда на оптимальном пути к пище. В этом случае животное без дополнительного обучения и поиска выбирает путь 2, если заблокировать и его, то крыса очень легко и быстро переключится на путь 3. Скорость переключения говорит о том, что по ходу предварительного исследования лабиринта в нервной системе крысы уже сформировалась карта местности, которая активировалась при появлении препятствий. Подобного рода эксперименты Э. Ч. Толмена подвели к пониманию того, что **прежде всего гиппокамп запоминает траекторию движений и базовый набор ориентиров**. В тот момент, когда появились технологии, способные помочь исследователям зарегистрировать активность отдельных нейронов, это стало эффективно и интенсивно использоваться. Выдающиеся работы в этом направлении принадлежат **Джону О'Кифу** (род. 1939), который ещё в 70-е годы XX века показал наличие в гиппокампе нервных клеток, которые реагируют на различные ориентиры, также ученым были выявлены **нейроны местности**, которые возбуждались, когда крыса даже без ориентиров двигалась по определенному участку лабиринта. Нейроны местности сохраняли специфичность своей реакции даже при смене ориентиров, тогда стало понятно, что карта окружающей среды в значительной степени строится именно в нейросетях гиппокампа. Джон О'Киф продолжает активно работать в данной области, в 2014 году ученый вместе с супругами Мозер получил Нобелевскую премию за изучения гиппокампа. В обзорной Нобелевской статье О'Киф выделяет 4 типа "клеток пространства" гиппокампа:

- **клетки места** - реагирующие на определенную точку лабиринта;
- **клетки положения головы** - нейроны, которые сильно завязаны, например, с вестибулярной системой;
- **клетки координатной сетки** - это отдельное представление, которое возникло по ходу изучения гиппокампа, когда стало понятно, что он и связанные с ним центры (энторинальная кора и субикулум) создают нечто вроде масштабированной системы координат, на которую наносятся не только ориентиры и схема лабиринта, но и текущее движение животного с учетом положения головы, то есть направления движения, а также информация от

системы мышечной чувствительности, которая говорит о том, сколько сантиметров было пройдено в том или ином направлении.

- **клетки границы** - границ лабиринта.

В итоге, когда исследователи сейчас говорят о возникновении карт в гиппокампе и в связанных с ним структурах, то учитывается не только функционирование круга Пейпеца, но и **работа малых кругов для циркуляции информации**, которые по своей логике похожи. В малом круге также идет выбивание магниевых пробок и закливание информационных потоков, но они проходят и через энториальную кору, и через субикулум, входящих в гиппокампаальную формацию, как и зубчатая извилина (энториальная кора является отчасти переходом к неокортексу). На рис.6.1. показана деятельность пирамидных нейронов гиппокампа, которые во всех контурах являются ключевыми передатчиками сигналов, а также связь различных участков гиппокампа, она обозначается - СА, так как одно из названий гиппокампа - аммонов рог, *Cornu Ammonis* (СА).

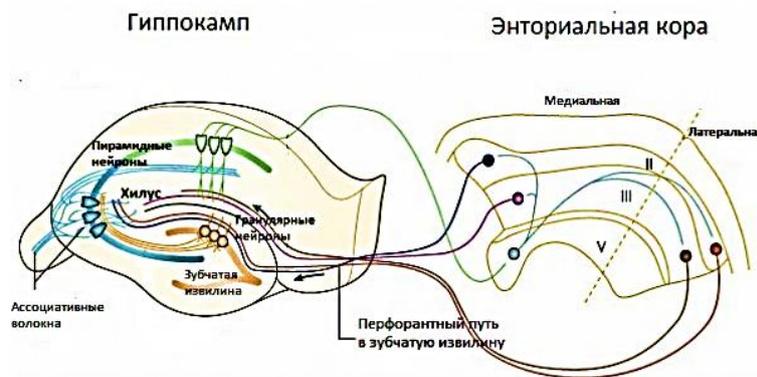


Рис. 6.1. Связь различных участков гиппокампа

- когда речь идет о нейронах места и границ лабиринта, то исследователи имеют дело с кругом Пейпеца и циркуляцией сигнала непосредственно через гиппокамп, свод и поясную извилину.
- нейроны координатной сетки обнаруживаются в энториальной коре, они создают систему координат, на которую может накладываться траектория движения животного.
- нейроны направления - прежде всего, субикулум.
- циркуляция сигнала между энториальной корой, зубчатой извилиной и гиппокампом - это наложение движения животного на координатную сетку, плюс в энториальную кору от субикулула добавляется информация о том, в каком направлении происходит движение.

В итоге данная система может записывать перемещение животного даже в достаточно обширной однородной среде при отсутствии опорных ориентиров, так как наличие координатной сетки и понимание, в какую сторону повернута голова, позволяет сохранять ориентацию в пространстве. Таким образом, такие механизмы, как ориентиры, учет движения и наличие координатной сетки, вместе позволяют помочь

животному при перемещении в пространстве, в исследовании местности и возвращении к убежищу. В данном направлении проводится множество работ, например, исследования Джона О'Кифа показали, что при введении в гиппокамп достаточно большого количества электродов (до 40) и одновременной регистрации активности многих нейронов, прямо на его нейросети можно увидеть отражение последовательного прохождения крысой лабиринта. По мере того, как животное, поворачивая в нужных местах, движется с учетом ориентиров - последовательно реагируют соответствующие нейроны гиппокампа, то есть структура лабиринта может отражаться на последовательной активации разных элементов нейросети, демонстрируя пространственное соответствие. Также это показывает, как быстро происходит переключение информационных каналов внутри гиппокампа. Когда животное уже хорошо освоило конкретную территорию и траекторию движения, то можно наблюдать, например, активацию всей совокупности нейронов, происходящей в тот момент, когда мышь помещена в начало лабиринта. Можно достаточно уверенно сказать, что в начале лабиринта гиппокамп мыши активировал следы памяти, поэтому перед мысленным взором экспериментального животного возникает весь путь. Активацию можно наблюдать и в домашней клетке, то есть мышь порой вспоминает, что есть такое замечательное место, как лабиринт, пройдя который, можно получить вознаграждение.

В данной области помимо Джона О'Кифа выдающиеся работы проводили **Мэй-Бритт Мозер** и **Эдвард Мозер**, которые особое внимание уделили параметрам координатной сетки, то есть энториальной коре. Исследователями было обнаружено, что координатная сетка не является аналогом географических карт человека, она не прямоугольная, а скорее шестиугольная. Нейроны образуют шестиугольники и заключенные в них треугольники, а расстояние между разными точками пространства является масштабом, прохождение единицы которого перебрасывает активацию с одного нейрона координатной сетки на другой нейрон с учетом направления движения и положения головы. На рис. 6.2. показано, как три упомянутые структуры взаимодействуют друг с другом:

- а) клетки места в гиппокампе,
- б) клетки направления в субикулуме
- в) клетки координатной сетки в энториальной коре

Двигаясь по координатной сетке, возможно очень четко привязать ту информацию, которая идет от системы мышечной чувствительности, к положению в пространстве, а также сокращать дорогу назад и к цели, что требует особенно мощной работы нейросети с картой местности. В 2014 году Мэй-Бритт и Эдварда Мозер за исследования по ориентации в пространстве получили Нобелевскую премию по физиологии и медицине. Ученые продолжают активно работать в этой области, их дальнейшие исследования показали, что энториальная кора содержит не одну систему координат, а как минимум три шестиугольных сетки, каждая из которых имеет разный масштаб.

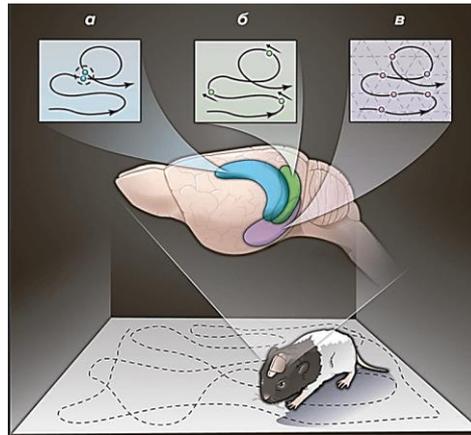


Рис. 6.2. Клетки системы навигации в различных структурах гиппокампа

На одной сетке записываются относительно небольшие перемещения (в пределах десятков сантиметров), то есть животному необходимо пройти около 30 - 35 см. до соседней вершины шестиугольной сетки. На другой грызуну уже нужно пройти несколько метров, чтобы заработал следующий нейрон, что показывает, как компьютерообразно порой работает мозг.

Механизмы функционирования кратковременной и долговременной памяти

Рассмотрим механизмы, связанные с функционированием **кратковременной памяти** и увеличивающие эффективность передачи сигнала (рис. 6.3.):

1. **Накопление ионов Ca^{2+}** в пресинаптическом окончании, которое обсуждалось при рассмотрении суммации. При достаточно частой стимуляции в пресинапсе становится всё больше Ca^{2+} , это увеличивает экзоцитоз медиатора, в какой-то момент клетка начинает реагировать на очередной, пусть слабый, но повторно появляющийся стимул - это механизм суммации.
2. **Выбивание магниевой пробки из каналов NMDA-рецептора** - это базовой механизм, который характерен для срабатывания системы долговременной потенциации. До тех пор, пока магниева пробка не вернулась обратно, канал активно работает. Если при суммации изменение происходит на несколько минут, то в случае долговременной потенциации - на несколько часов.
3. Выделено ещё несколько механизмов, из которых основными являются:
 - **фосфорилирование NMDA и AMPA рецепторов к глутаминовой кислоте**, которое особенно значимо для AMPA-рецепторов. Если к рецептору глутамата дополнительно пристраивается фосфорная кислота (что делает, например, особый фермент протеинкиназа (PKA)), то такой рецептор начинает работать активней. Самые распространенные - AMPA-рецепторы, они ионоропные, то есть одновременно являются каналами для входа ионов Na^+ . Образование дополнительных AMPA-рецепторов - это основной способ формирования

долговременной памяти. В данном случае AMPA-рецептор уже стоит на постсинаптической мембране и работает, но при присоединении к нему фосфорной кислоты проход для ионов Na^+ будет открываться на более длительное время.

- **формирование и встраивание в мембрану дополнительных AMPA-рецепторов.** Формирование происходит из тех субъединиц, которые уже существуют в цитоплазме постсинаптической клетки, так как NMDA и AMPA рецепторы собираются из четырех белковых молекул, то их остается только соединить и поднять на постсинаптическую мембрану.

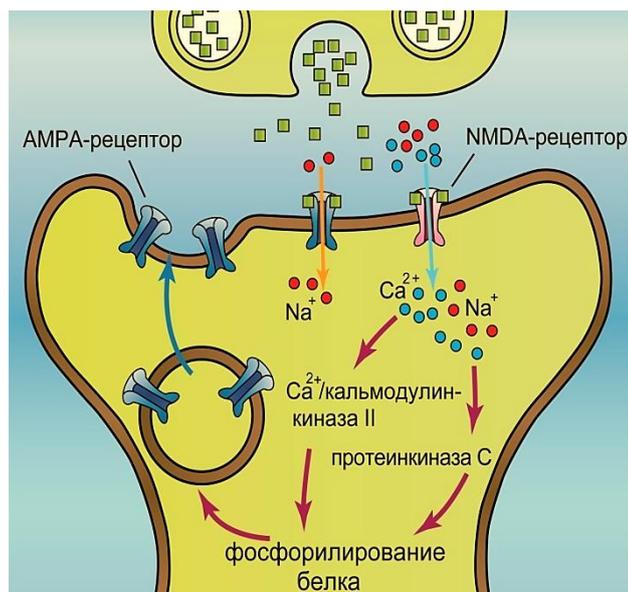


Рис. 6.3. Механизмы, увеличивающие эффективность передачи сигнала и связанные с функционированием кратковременной памяти

Фосфорилирование NMDA и AMPA рецепторов к глутаминовой кислоте и формирование дополнительных AMPA-рецепторов - это варианты относительно кратковременной модификации, которая сохраняется несколько часов, то есть речь идет о механизмах длительной кратковременной памяти - памяти текущего дня.

Рассмотрим дополнительные события, которые связаны с системами вторичных посредников, через идею которых мы переходим к формированию **долговременной памяти**.

- **Первичные посредники** - это молекулы, которые передают сигнал между клетками, например, нейромедиатор глутамат, действующий на рецептор.
- **Вторичные посредники** - это вещества, которые возникают в цитоплазме клетки-мишени, в данном случае они продолжают передачу сигнала в цитоплазме постсинаптической клетки. Помимо запуска электрических событий рецептор способен произвести и биохимические события, оказав влияние на

некоторые ферменты. Наиболее известный из них - это аденилатциклаза, которая может взять молекулу АТФ и создать циклическую аденозинмонофосфорную кислоту, способную управлять фосфорилированием рецепторов к глутамату. Её эффекты могут распространяться и гораздо глубже, доходя до ядерной ДНК и включая гены, которые способны привести к синтезу дополнительных рецепторов глутамата.

Важно осознать работу вторичного посредника, при которой сигнал продолжает передаваться внутри цитоплазмы. После присоединения медиатора к рецептору на мембране постсинаптической клетки активируется белок-посредник (G-белок), идет активация фермента, синтезирующего вторичный посредник, и в простом варианте происходит влияние на хемочувствительный ионный канал. Когда к ионному каналу присоединится вторичный посредник, то в нем открывается створка, входят, например, ионы Na^+ и возникает возбуждение постсинаптической клетки. Если оно достаточно велико, то возникает потенциал действия, а информация передается дальше. Эффекты вторичного посредника могут уходить и в глубину цитоплазмы, дотягиваясь до различных ферментов и структур - митохондрий или комплекса Гольджи, но что особенно важно - и до ядерной ДНК, в итоге меняя активность тех или иных генов. **Именно подобные эффекты лежат в основе долговременной памяти, поэтому вторичные посредники - это важная группа регуляторных соединений.** Очень значима универсальность данных веществ, которая позволяет одним и тем же вторичным посредникам работать в самых разных ситуациях внутриклеточной передачи сигнала. Между клетками, если речь идет о нервной системе, может находиться нейромедиатор, в случае эндокринной системы - гормон, в случае иммунной системы - цитокин. Но после того, как нейромедиатор, гормон или цитокин повлияли на специфический рецептор, дальше внутри клетки сигнал может передавать один и тот же вторичный посредник. Эта система является более древней, чем система межклеточной передачи сигналов.

Импринтинг

Третий тип обучения имеет отношение к долговременной памяти и называется импринтинг или запечатление. "Впечатывание в мозг" определенной ключевой информации происходит на длительное время (месяцы, годы или пожизненно), при этом происходит серьезная модификация синапсов. На поведенческом уровне импринтинг открыл выдающийся австрийский зоопсихолог **Конрад Лоренц**. Ученый является лауреатом Нобелевской премии по физиологии и медицине, которую он получил за открытие и описание импринтинга в 1973 году совместно с **Карлом фон Фришем** и **Николасом Тинбергеном**. Это единственная Нобелевская премия, которая была присуждена за исследования поведения животных. Н. Тинберген прежде всего работал с врожденными поведенческими реакциями, а также изучал, как насекомые ориентируются на местности, Карл фон Фриш изучал язык пчел, где тоже присутствует интересный компонент ориентации и обучения. **Импринтинг - очень необычный тип обучения, уникальность которого связана с тем, что он случается только в**

определенный период онтогенеза. Все остальные виды обучения по мере необходимости проходят в любое время, но импринтинг приурочен к строго определенному моменту жизни животного. В яркой форме это явление проявляется у птиц и млекопитающих.

- **детско-родительские отношения** - К. Лоренц сделал свое открытие на примере запоминания птенцом внешнего облика родителей. Момент появления детеныша на свет является очень важным для формирования импринтинга, в это время его маме необходимо запомнить ключевые сенсорные характеристики детеныша, а детенышу - ключевые характеристики мамы. У млекопитающих этот процесс в значительной степени происходит за счет запаха, благодаря белкам МНС главного комплекса гистосовместимости им присущ индивидуальный запах. Импринтинг цементирует детско-родительские отношения, помогая родителям эффективно заботиться о потомстве, а детенышам не потеряться, например, в большом стаде и уверенно находить источник безопасности и заботы - свою маму.
- **импринтинг места появления на свет** - лососи запоминают вкус воды того ручья, где они вылупились из икринки. Через несколько лет рыбы способны вернуться из океана в этот же ручей, чтобы продолжить род.
- **половой импринтинг** - возникает после первого спаривания и лежит в основе моногамных отношений. В этом случае в нервную систему объекта записываются ключевые сенсорные характеристики полового партнера. Это явление очень характерно для птиц, у которых импринтинг в целом проявляется в более яркой форме, вероятно, это связано с тем, что у них по сравнению с млекопитающими многие поведенческие события протекают на более коротких интервалах времени. Выращивание потомства у высокоорганизованных млекопитающих занимает до 5 лет, то есть до достижения самостоятельности и половой зрелости, а птенец должен встать на крыло через 1,5 - 2 месяца, поэтому его обучение идет крайне интенсивно. Как более жесткий, но зато более надежный вариант обучения чаще используется импринтинг.

К. Лоренц работал с гусятами и цыплятами, в ходе исследований ученым было показано, что в тот момент, когда птенец вылупляется из гнезда, в его мозге формируется сенсорная картина родителя. Цыпленок обладает поведенческими центрами (нейросетями), которые способны реализовать детское поведение, то есть поведение, ориентированное на родителя: подражание, следование за родителем, крик в случае опасности. Проблема заключается в том, что цыпленок не знает, как выглядит его мама, поэтому первые часы его жизни её образ должен быть "впечатан" в мозг птенца, потому что именно этот сенсорный поток запускает детское поведение. Нельзя сказать, что цыпленок совсем не в курсе, какими параметрами должен обладать родитель, то есть некие врожденные знания все-таки существуют. Мама-курица должна быть не слишком большой или маленькой, желательно, чтобы она двигалась и издавала звуки, похожие на кудахтанье. В реальной жизни другого подходящего объекта кроме

мамы-курицы, скорее всего, не будет, потому что она прогоняет всех от гнезда, демонстрируя материнскую агрессию. Но в эксперименте курицу можно подменить, тогда цыпленок запомнит другой объект и будет адресовать детское поведение ему. К. Лоренц отмечает, что для возникновения импринтинга у гусят человек должен сидеть рядом с ними на корточках, потому что стоящий человек является слишком большим объектом, который мозг гусенка не сможет воспринять как потенциального родителя. Вылупившийся цыпленок смотрит вокруг и видит некий объект, который по параметрам подходит под маму-курицу, при этом в его больших полушариях можно обнаружить не только нейросеть, запускающую детское поведение, но и ту, которая анализирует сенсорные сигналы.

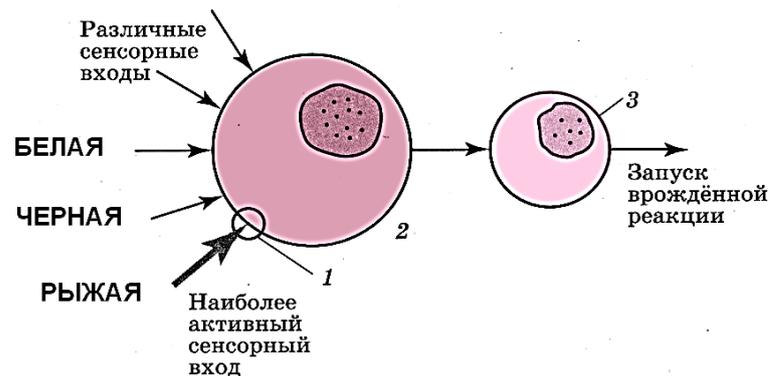


Рис. 6.4. Отдельные нейроны больших полушарий цыпленка: 1 - обучающийся синапс, 2 - обучающийся нейрон, 3 - нейрон, запускающий реакцию

На нервную клетку цыпленка поступает масса сенсорных входов, по которым может прийти сигнал о параметрах мамы-курицы, например, её цвет. Исходно эти синапсы являются слабыми, то есть не могут запустить потенциал действия и активировать детское поведения, но они способны учиться. Через несколько часов сигнал в обучающемся синапсе передается все активнее, так как происходит мощное возбуждение постсинаптической клетки, в какой-то момент синапс срабатывает, то есть происходит его постепенная пластическая модификация. Важно подчеркнуть, что импринтинг отличается от остальных видов обучения тем, что идет в строго определенный период времени. Цыпленку на это отводится не больше 2-3 дней, если ничего подходящего под образ мамы-курицы не появилось, то запись закрывается, а детское поведение цыпленка оказывается серьезно нарушено. Если запись произведена, то дальше новый канал для передачи информации работает очень надежно, практически так же, как и врожденные программы. Про импринтинг говорят, что он является результатом обучения, но будучи сформированным он уже работает как безусловный рефлекс, то есть гораздо надежней, чем условный, который способен угасать и подвержен процедуре условного торможения. Образ мамы-курицы должен иметь абсолютную ценность, так как она может обидеть цыпленка (наступить или клюнуть за плохое поведение). Получив несколько негативных стимулов, в случае условного рефлекса цыпленок мог бы уйти от курицы и погибнуть в окружающей среде. **Образ матери может в дальнейшем распространяться на другие варианты**

зоосоциального взаимодействия: влиять на выбор полового партнера или установление социальных отношений.

На синаптическом и клеточном уровне импринтинг происходит следующим образом: по самому активному информационному каналу поступает сенсорный стимул (на рис. 6.4. о рыжем объекте), в синапсе в качестве нейромедиатора выделяется глутаминовая кислота, воздействующая на рецепторы, которых пока мало, соответственно, они не могут запустить потенциал действия в обучающемся нейроне, то есть цыпленок смотрит на объект, но ещё не реагирует. Срабатывание рецепторов под влиянием нейромедиатора приводит к появлению в цитоплазме обучающегося нейрона вторичного посредника, который, дотягиваясь до ядерной ДНК, через ряд промежуточных реакций (например, включения генов раннего реагирования) активирует глутаматом гены рецептора. На данных рецепторах синтезируется информационная РНК, которая дальше поступает в рибосомы, синтезирующие дополнительные рецепторы к глутамату, которые встраиваются в постсинаптическую мембрану самого активного синапса. То есть на его входе (куда поступает информация о рыжем объекте) становится больше рецепторов, а возбуждение постсинаптической клетки становится более явным. В итоге возникает потенциал действия, который запускает поведенческую реакцию. В отличие от ситуации долговременной потенциации, когда рецепторы уже имеются, в данном случае их необходимо синтезировать, дотянувшись до ядерной ДНК. Это долгий процесс - для запуска системы необходимо несколько часов, а для достижения её абсолютной надежности понадобится несколько суток. Анализируя разные варианты импринтинга, нейрофизиологи отмечают, что для окончательного завершения синаптической модификации может понадобиться до 7 дней. Далее специальные механизмы могут пожизненно поддерживать высокую концентрацию рецепторов на постсинаптической мембране, что приводит к долговременной памяти. **Импринтинг** - это неассоциативное обучение, поскольку проходит без явного подкрепления, но он уже является **моделью долговременной памяти**. Импринтинг присутствует и в жизни человека, хотя не в такой явной форме. Психологи считают, что в случае человека использовать этот термин не очень корректно, лучше применять понятие "импрессинг", то есть некое сенсорное впечатление, которое определяет предпочтения при выборе определенного полового партнера или предпочтения при выборе пищи. Для получения большего количества информации об импринтинге рекомендуется обратиться к книгам К. Лоренца.

Механизмы ассоциативного обучения

Рассмотрим механизм образования ассоциативного обучения:

- при выработке условного рефлекса прежде всего растёт количество рецепторов, обучающихся в синапсе, вначале находится сенсорный нейрон (например, слуховой, воспринимающий звонок, или зрительный, воспринимающий включение лампочки);

- на выходе находится двигательный или вегетативный нейрон;
- между ними - цепочка обучающихся нейронов (на рис. 6.5. вместо цепочки показан один нейрон);
- центры положительного подкрепления - это нейросети, которые передают на обучающийся нейрон информацию о том, что получен некий врожденно значимый биологически полезный результат (наступило насыщение, удалось избежать опасности). Модификация синапса происходит при сенсорном воздействии и одновременном срабатывании центра положительного подкрепления, то есть вначале обучения животное не реагирует на сигнал электрической лампочки, в конце обучения реакция появляется.

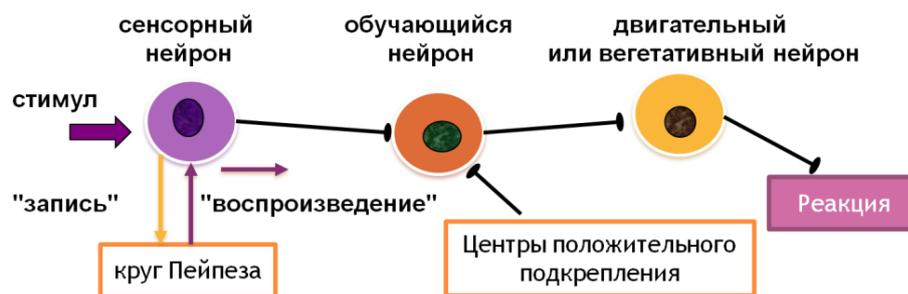


Рис. 6.5. Схема механизма ассоциативного обучения

На клеточном уровне в эксперименте с крысой, которая убегая от опасности запрыгивает на полку, происходит следующее:

- по самому активному информационному каналу поступает сенсорный стимул (медиатор глутамат);
- вход положительного подкрепления от центра (медиатор норадреналин, который влияет на $\beta 1$ -адренорецепторы);
- более 100 лет назад И.П. Павлов открыл, что для протекания процесса обучения необходимо, чтобы сенсорный стимул совпадал с биологически полезным результатом, то есть исходно незначимый сигнал подкреплялся некой положительной эмоцией. Сейчас исследователи знают, что для ассоциативного обучения необходимо, чтобы в итоге одновременного срабатывания синапса возникли два вторичных посредника: первый - ионы Ca^{2+} , второй - цАМФ или ИТФ.
- если два вторичных посредника одновременно подействуют на ядерную ДНК, то в случае способного к ассоциативному обучению нейрона запустится каскад реакции, который в конце концов приведет к активации генов рецепторов к глутаминовой кислоте, возникнет информационная (матричная) РНК, которая пойдет к рибосомам, они произведут дополнительные рецепторы к глутамату, которые встроятся в постсинаптическую мембрану.

Импринтинг - это частная ситуация, **ассоциативное обучение** - часто встречающаяся ситуация, но их механизмы очень похожи. Изучать механизмы

импринтинга гораздо проще, потому что в случае ассоциативного обучения траектория движения сигнала по новой коре весьма случайна. В нее входят те нейроны, которые в данный момент оказались готовы к обучению, в случае импринтинга местоположение обучающихся нейронов является врожденно заданным, поэтому работы с импринтингом позволяют открывать все больше новых механизмов, касающихся формирования долговременной памяти. Вышеописанная схема пока содержит серьезную логическую дыру, которая состоит в том, что в случае с импринтингом события на клеточном уровне протекают не быстро (от нескольких часов до нескольких дней), обеспечивая постепенную модификацию. Но в случае ассоциативного обучения длительного воздействия нет, потому что сенсорные стимулы поступают на очень короткое время. Как же при таком коротком воздействии раскатать ядерную ДНК? Для этого на схеме ассоциативного обучения (рис. 6.5.) обозначен круг Пейпеца, потому что когда происходят значимые события (сильные сенсорные сигналы на фоне эмоций), то на входе в гиппокамп выбиваются магниево-пробки, а по кругу Пейпеца начинает циркулировать информация. Далее, хотя сильного сенсорного стимула уже нет, сигналы оттуда могут сбрасываться на сенсорную кору и от нее поступать на обучающиеся нервные клетки. То есть реального сигнала уже нет, но о нем осталась память на круге Пейпеца, которая для создания дополнительных рецепторов к глутаминовой кислоте работает как фактор, активирующий ДНК обучающегося нейрона. Таким образом происходит не только запись, но и воспроизведение, то есть круг Пейпеца имитирует реальные сигналы, как бы подменяя их. **Дополнительное активирующее воздействие** - это важнейшее необходимое условие для формирования типичной долговременной памяти. В этом месте **системы кратковременной и долговременной памяти собираются в единый комплекс**. Конкретные синаптические механизмы и первой, и второй памяти - разные, но для формирования серьезной долговременной памяти необходимо, чтобы блоки долговременной и кратковременной памяти функционировали совместно.

Круг Пейпеца очень важен для "перезаписи" кратковременной памяти в долговременную, о чем хорошо знают клиницисты, потому что ещё до середины XX века появились данные о том, что двустороннее повреждение гиппокампа ведет к очень характерным изменениям в системах памяти - человек теряет способность к записи новой долговременной информации. Наиболее явные данные были получены тогда, когда в связи с тяжелой эпилепсией у пациента были удалены правый и левый гиппокампы. При этом у него более-менее сохранялась та долговременная память, которая уже была записана, но пострадала способность записывать новую. В книге выдающегося американского невролога **Оливера Сакса "Антрополог на Марсе"** есть новелла, которая называется "Последний хиппи", где человек "застревает" в 60-х годах XX века. Перезапись кратковременной памяти в долговременную происходит по ходу текущего дня, вероятно, в очень серьезной степени во время парадоксального сна. Часть информации в этот период стирается, так как магниево-пробки возвращаются на свои места, а часть - перезаписывается в долговременную память, поэтому существует множество и психологических, и физиологических работ, которые с использованием

ФМРТ показывают, что один и тот же объем информации лучше запоминается, если его заучивать в течение не одного, а хотя бы двух дней. Нет гарантий, что попавшее в круг Пейпеза будет "перезаписано" в долговременную память. Это отдельная проблема, потому что люди думают с помощью информации, которая находится именно там. Важно четко понимать, что кратковременная и долговременная память - разные системы, и доказать мозгу, что некая информация достойна перезаписи в долговременную память - отдельная задача, поскольку при этом необходимо преодолеть стоящую на входе "анти-спам" систему. Чтение смешных новостей или историй в Интернете приводит за счет новизны к получению положительных эмоций, но не способствует запоминанию, в этом заключается проблема современного мира, поскольку у человека возникает иллюзия того, что он работает с информацией, при этом она не сохраняется в его мозге. Существует прямо противоположная проблема - сверхпамять, иногда наблюдающаяся у людей с аутизмом и повреждениями центральной нервной системы. В этом случае пока малопонятным образом практически вся информация с круга Пейпеза переходит в долговременное хранение. Ким Пик - пациент, который стал прообразом героя фильма "Человек дождя", несмотря на серьезные проблемы с IQ был способен, например, прочитать телефонный справочник и очень долго сохранять его в долговременной памяти. Подобная судьба не очень приятна, потому что нервная система и нейросети человека должны иметь способность выделения главного и второстепенного, как запоминать, так и забывать, потому что активно работать со всей накопленной в течение жизни информацией невозможно.

Память - это сетевое свойство нейронов коры больших полушарий, которое связано с кратковременной и долговременной модификацией конкретных синапсов. В итоге при запоминании меняются не отдельные нейроны, а вся нейросеть, а сигнал начинает более уверенно попадать из пункта А в пункт Б. Важная ремарка: все, о чем шла речь на прошлой и данной лекции, касается сенсорно-эмоциональной памяти, связанной прежде всего с механизмами обучения И.П. Павлова, и не касается моторной памяти и формирования двигательных навыков, за которые отвечают другие отделы мозга - базальные ганглии и кора мозжечка. Более подробно с этими процессами можно познакомиться в курсе лекций "Сенсорные и двигательные системы мозга". То, что во время формирования памяти синтезируются дополнительные белковые молекулы и информационная РНК, было замечено ещё в 60-е годы прошлого века. Тогда возникла "романтическая" гипотеза о молекулах памяти: раз происходит синтез белка и РНК, возможно, именно эти вещества и хранят личную память человека? Логика была следующая: генетическая память хранится на молекулах ДНК, значит на белках и информационной РНК хранятся индивидуальные воспоминания. Если бы это соответствовало действительности, то стало бы возможным создать "таблетку памяти", выделив некий белок, отвечающий, например, за знания по алгебре или испанский язык. После потребления таблетки памяти знания инсталлировались бы в память, но это невозможно, потому что при запоминании любой информации синтезируются одни и те же белковые молекулы рецепторов к глутаминовой кислоте.

Важны не сами молекулы, а то, в какую точку в нейросети они встраиваются, то есть сетевые свойства нервной системы.

Важнейший вопрос о памяти - это вопрос её улучшения, то есть вопрос совершенствования перехода кратковременной памяти в долговременную и формирования устойчивого запоминания. И.П. Павлов выделил основные четыре условия обучения:

1. Самое важное условие обозначает, что **долговременное запоминание идет на фоне серьезного подкрепления** - значимых эмоциональных событий и биологически полезного результата. Чем значимее подкрепление, тем быстрее идет обучение. Можно учиться, достигая приятного ("пряник"), но часто значимее оказывается избегание неприятного ("кнут"). Различные методы для улучшения памяти, предлагаемые психологами, прежде всего связаны с созданием некоего эмоционального фона, на базе которого идет обучение.
2. Второе по значимости - **повторное сочетание исходно незначимого стимула и положительного подкрепления** ("повторение - мать учения"), так как с одного раза мало что запоминается, особенно сложные вещи (в отличие от простых ассоциаций). Повторная загрузка информации в гиппокамп помогает продлить модификации на уровне долговременной памяти.
3. Не должно быть сильных отвлекающих факторов, то есть должна присутствовать "**явная учебная доминанта**".
4. **Мозг должен находиться в хорошем функциональном состоянии** (не быть, слишком сытым или голодным, возбужденным или сонным). В этом смысле у каждого человека в течение суток обычно бывает более подходящее время для процессов обучения (чаще всего ранее утро).

Рассмотрим эксперимент, в ходе которого белой крысе вживлено 3 электрода: два - в сенсомоторную кору в районе центральной борозды, один - в центр подкрепления. Если сочетать слабое раздражение сенсомоторной коры с подкреплением, то можно добиться того, что крыса, реагируя на стимулы, при движении будет поворачивать в необходимую экспериментатору сторону. Вначале это действие в эксперименте запускалось и подкреплялось сильным стимулом, но в конце обучения эта зона стимулировалась слабо, а крыса уже по своей воле поворачивала направо или налево.

Оптогенетика

Пластические перестройки, которые происходят по ходу формирования долговременной памяти (условная связь, о которой писал И.П. Павлов), можно визуализировать, если использовать методы оптогенетики. В ходе модификации синапсов идет активация ядерной ДНК, там начинается непростая цепочка реакций, которая захватывает гены раннего реагирования (например, c-fos). Нервные клетки

больших полушарий можно пометить по генам раннего реагирования, после чего тонко нарезать крысиный мозг, чтобы увидеть, где легла новая условная связь. Технологии подобного рода используются ещё с конца XX века, но последние два десятилетия все более активно развиваются методы оптогенетики. Для их применения используется специальный светочувствительный ионный канал, который можно взять у водорослей (например, у хламидомонады), далее ген канала вставляется внутрь вирусного вектора (примерно также, как при конструировании вакцин). Вирусный вектор вводится в мозг экспериментального животного, оказавшись внутри нейронов он может быть активирован таким образом, чтобы срабатывать только в тех клетках, где активированы белки раннего реагирования, которые участвуют в формировании новой ассоциации по ходу образования долговременной памяти. То есть в нейронах, участвующих в формировании траектории для движения нервного сигнала, активируется ген светочувствительного канала, вследствие чего на поверхности клеток появляются светочувствительные ионные каналы. По сути исследователи ставят на обучившиеся нейроны метку белком, характерным для зеленой водоросли. После этого, во-первых, нервные клетки можно увидеть, самое главное - возможно осветить мозг экспериментального животного, например, синим светом и активировать только помеченные клетки. Таким образом, **становится возможно без сенсорного стимула запустить некую поведенческую реакцию, напрямую активировав те нейроны, которые обучились.** Благодаря методам оптогенетики можно не только увидеть, но дотянуться до условного рефлекса, который возник в мозге по ходу обучения. Обладая этой технологией, можно влиять на самые различные процессы. Рассмотрим эксперимент с мышью, у которой моделируется болезнь Альцгеймера: попав в ситуацию, когда мышь получает удар электрическим током, она её запоминает, но если грызуна не трогать неделю, то он забывает о происшедшем, так как при болезни Альцгеймера многие функции больших полушарий нарушены, в том числе функция долговременной памяти. Если у мыши с помощью светочувствительного ионного канала пометить обучившиеся нейроны и периодически обновлять условную связь синим светом лазера, то потерю памяти возможно предотвратить. В результате возникает множество вариантов практического применения результатов данного эксперимента. До того, чтобы вводить данные гены людям, ещё далеко, наука всегда начинает с более сложных и дорогостоящих вариантов, которые потом совершенствуются и упрощаются, входя и итоге в практику.

Условное торможение

Ещё одна важная ремарка заключается в том, что помимо положительных эмоций в мозге возникают и отрицательные. Это происходит тогда, когда некая деятельность оказалась неудачной. **За генерацию отрицательных эмоций отвечают свои зоны мозга: задняя часть гипоталамуса, миндалина и островковая кора.** В тот момент, когда генерируются негативные эмоции, подтормаживаются те программы и те нейронные сети, которые не привели к успеху, то есть в дальнейшем соответствующая программа выбирается с меньшей вероятностью, что очень значимо.

Это явление отметил ещё И.П. Павлов, который писал о процессах условного торможения. Таким образом, существует не только обучение, которое заключается в формировании новых каналов для проведения информации, но и **обучение, которое ведет к торможению неэффективных каналов**, и это происходит на базе негативных эмоций. На нейрофизиологическом уровне до центров негативных эмоций в 60-е годы XX века смог дотянуться выдающийся испанский нейрофизиолог **Хосе Дельгадо**. Ученый вживлял электроды в задний гипоталамус быка, а дальше в испанской манере демонстрировал эффективность своих воздействий, выступая на арене в качестве матадора, который машет перед быком красным плащом. В руках у Х. Дельгадо был передатчик, при нажатии на кнопку которого бык останавливался, потому что стимуляция в заднем гипоталамусе формирует тотальную негативную эмоцию, при которой прекращается любое текущее поведение. Ученый стал одним из пионеров разработки технологии точечного электрического воздействия на мозг животных, а потом и на мозг человека. Данные технологии с 80-х годов постепенно проникают в клиническую практику с целью подавления фармакорезистентного эпилептического очага или очага тяжелой депрессии, которые не поддаются влиянию стандартных психотропных препаратов. В ходе одного из экспериментов Х. Дельгадо агрессивному самцу макаки вживили электроды, после чего находящиеся с ним в одной клетке самки поняли, что если он начинает проявлять агрессию, то необходимо нажать на рычаг, что приводит к стимуляции мозга самца и выключению агрессивных проявлений.

Центром положительных эмоций является "нуклеус аккубенс", островковая кора - центром негативных эмоций. Таким же образом, как мы говорим о нейромедиаторах положительных эмоций, можно говорить и о нейромедиаторах отрицательных, к которым относятся: фрагмент холицистокинина терапептид, РР1 (стресс: Pro-Pro-Ile), субстанция Р, ноцицептин, эндозепины. То есть существует обширная категория молекул, которые формируют поток негативных эмоций, что порой связано со стрессом, например, с активацией НРА - гипоталамо-гипофизарной-надпочечниковой системы. По сравнению с системой положительных эмоций данный блок мозга пока менее изучен, это связано с тем, что центры положительных эмоций и те нейромедиаторы, которые там функционируют, являются очень значимыми с точки зрения наркологии, потому что все основные наркотики так или иначе воздействуют на центр положительных эмоций. И.П. Павлов уделял этому большое внимание, он писал, что наряду с позитивным обучением, когда формируются позитивные рефлексы, существует негативное, когда уже имеющиеся условные рефлексы подтормаживаются. Анализируя ситуацию торможения, также как за 20 лет до этого в случае с условным и безусловным рефлексам, И.П. Павлов выделял:

- **Условное торможение** как результат отрицательного обучения:
 - **угасательное:** торможение неэффективных программ (в отсутствие подкрепления). Если в эксперименте И.П. Павлова после того, как у собаки сформирован условный рефлекс, при подаче звонка не будет выдаваться порция пищи, то на графике слюноотделения (рис. 5.2.) можно будет увидеть такую же

S-образную кривую, только зеркальную, так как будет происходить выключение условной связи (нового канала для передачи информации) вследствие её неэффективности. Возникает принципиальный вопрос: это разрушение канала для передачи информации или его блокировка? Это проверяется, если один раз покормить собаку, в результате этой процедуры у неё опять выделится слюна. Это означает, что новый канал для передачи информации был не разрушен, а заблокирован, то есть мозг увел его в "архив", поскольку программа неэффективна, а подкрепления нет.

- **условный тормоз:** воспитание, запреты. Сформирован рефлекс: в ответ на звонок с пищевым подкреплением у собаки идет слюноотделение, далее перед подачей звонка экспериментатор включает лампочку, сочетание лампочка + звонок - не подкреплено. В ходе эксперимента далее случайным образом происходит чередование ситуаций: звонок → пища и лампочка + звонок → нет пищи. Мозг собаки делает вывод, что лампочка - это знак неудачи, при котором подкрепления не будет, нервная система животного вполне способна различать эти ситуации, и через некоторое количество сочетаний её реакция на звонок сохраняется, при включении лампочки слюноотделение не происходит. И.П. Павлов назвал лампочку условным тормозом, то есть особым стимулом, который показывает, что поведение будет неэффективным. Установление условного тормоза - это основная цель воспитания.
- **дифференцировочное торможение:** сенсорное различие, генерализация и специализация, происходит различие похожих сигналов. И.П. Павлов открыл этот вид торможения, когда стал работать с метрономами. Если данный прибор настроить на 60 ударов в минуту, включить и дать собаке еду, то у нее сформируется условный рефлекс. Если в условия эксперимента добавить второй метроном, настроенный на 90 ударов в минуту, то реакция у животного возникнет с первого раза. Далее при чередовании метрономов и отсутствии подкрепления при работе второго прибора (90 ударов) исследователи пытаются обучить мозг собаки различать эти ситуации. Это непростая задача, потому что на мозг животного влияет целый комплекс сенсорных стимулов: для звукового сигнала характерна определенная громкость, частотные характеристики, тон, интервал между щелчками метронома. Поэтому внутри слуховой коры мозга собаки активируется несколько нейросетей, которые одновременно устанавливают связь с центром слюноотделения. При использовании такого сложного сигнала возникает не один условный рефлекс, а пучок условных рефлексов. При включении второго метронома (90 ударов) его громкость и тон соответствуют первому, поэтому реакция появляется, но при отсутствии подкрепления тормозятся те условные связи, которые оказались неэффективны. В результате сочетания сенсорно похожих, но разных по физиологическому смыслу стимулов мозг животного становится способен произвести их различие - дифференцировку. При дифференцировочном торможении выделяется некая ключевая характеристика, то есть мозг начинает более

детально анализировать ситуацию сенсорного воздействия. В основном данный вид торможения касается работы высших сенсорных центров: зрительного, слухового и т.д.

- **запаздывательное торможение:** ожидание, переход в сон.
- **Безусловное торможение**, идущее по заданным принципам:
 - **внешнее** - отвлечение, третье условие устойчивого запоминания.
 - **запредельное** - связанное с ситуацией, когда мозг выходит за пределы своей работоспособности, четвертое условие устойчивого запоминания - оптимальное состояние мозга.

На основе работ с условным торможением И.П. Павлов выделил **свойства нервной системы:**

- сила – работоспособность;
- уравновешенность - баланс положительного и отрицательного обучения;
- подвижность - способность к быстрой смене видов деятельности, в том числе обычных условных рефлексов и условного торможения.

Каждое животное, участвующее в экспериментах И.П. Павлова, классифицировалось по данным параметрам. Первое разветвление - сильный и слабый тип, который быстро утомляется, поэтому он дальнейшей классификации не подвергался. Второй критерий применялся только к сильному типу, среди которого выделяли сильный уравновешенный и сильный неуравновешенный. Второй плохо формирует отрицательное обучение, обычные рефлексы возникают легко, но условный тормоз или дифференцировочное торможение - тяжело, то есть данному типу трудно сдерживать сильные эмоции. Третий критерий применялся только к сильному уравновешенному, дальнейшее деление происходило на сильных уравновешенных подвижных (легко меняющих тип деятельности) и уравновешенных малоподвижных (медленно меняющих тип деятельности). Когда И.П. Павлов получил разделение на четыре типа высшей нервной деятельности, то заметил, что оно соответствует античной классификации по Гиппократу: слабый тип был сопоставлен с меланхоликами, сильный неуравновешенный с холериками, сильный уравновешенный и подвижный с сангвиниками, а сильный уравновешенный, но малоподвижный с флегматиками.



Рис. 6.6. Классификация видов высшей нервной деятельности И.П. Павлова

Если смотреть на данные типологии с точки зрения биологических потребностей, то происходит явное обращение к центрам исследовательского поведения, к центрам страха и агрессии. Психологические классификации темперамента, которые появлялись в течение XX века, тоже были очень похожи и на классификацию Гиппократов, и на классификацию И.П. Павлова. **Ганс Айзенк** в 1947 году предложил двухфакторный вариант темперамента, где имелось две оси: экстравертная/интровертная и эмоциональная стабильность/эмоциональная нестабильность (нейротизм). Четыре зоны полученной плоскости соответствуют холерикам, сангвиникам, меланхоликам и флегматикам. Вопрос темперамента будет подробнее представлен в 10 лекции данного курса при рассмотрении вопроса о мозге и одаренности.

Помимо пластических перестроек, связанных с перестройкой белковых молекул, например, рецепторов, в синапсах наблюдаются и структурные морфологические перестройки. Постсинаптическая мембрана может увеличиваться по своей площади, также могут возникнуть дендритные шипики, а чем больше площадь синапса, тем эффективнее передается сигнал. Э. Кандел в своей Нобелевской работе писал об увеличении по ходу обучения размеров синапсов в нервной системе аплизии. Важно еще раз подчеркнуть, что **в основе долговременной памяти лежит воздействие на синтез белков.**

Ноотропы - это лекарственные препараты, которые улучшают общее состояние нервной системы и способны сделать процессы обучения более эффективными. Они очень мягко влияют на состояние нервных клеток, улучшая энерго и аминокислотный обмен, но не действуют на синапс, поэтому ожидать немедленного эффекта от них нецелесообразно (необходим курсовой прием). Проблема с ноотропами заключается в том, что нормальному мозгу эти препараты практически не помогают, зато они проявляют свое действие, если есть какие-то проблемы: травма, старение или инсульт. Больше о ноотропах можно узнать в лекции из курса "Химия мозга", посвященной гамма-аминомасляной кислоте. Путь воздействия на механизмы памяти является очень привлекательным, но путь её улучшения за счет влияния на вторичные посредники проблематичен, потому что система вторичных посредников универсальна, а при влиянии на процессы в нейронах можно получить побочные эффекты в самых разных органах и тканях. Даже в случае с нейродегенерацией, когда накапливаются дефектные белки, например, при болезни Альцгеймера, повлиять на эти процессы за счет воздействия на цАМФ или на кальций получается пока плохо, потому что данные каскады задействованы в слишком большом количестве процессов, протекающих в организме человека.

Лекция 7. Мозг и сон

Роль и показатели сна и бодрствования

Сон и центры бодрствования будут рассмотрены в рамках тех задач, которые данные структуры решают в нервной системе организма человека. Сон - это состояние, когда восстанавливаются силы, существуют парадоксальный сон и фаза сновидений. Мы поговорим об некоторых морфо-анатомических особенностях, о тех структурах, которые отвечают за сон и бодрствование (гипоталамусе, среднем или продолговатом мозге), о тех молекулах, которые связаны со сном, о нейромедиаторах, участвующих в генерации сонного состояния, и о снотворных препаратах.

Центральная нервная система (ЦНС) человека = головной мозг + спинной мозг

Основные блоки ЦНС:

1. мышление воля и принятие решений
2. сенсорные центры
3. потребности и эмоции
4. обучение и память
5. двигательные и вегетативные центры
6. сон и бодрствование

Центральное место в работе мозга человека занимают высшие психические функции, но для принятия адекватных решений, ведущих к достижению целей, мозгу необходимо учитывать большое количество входных информационных потоков: от сенсорных систем, от центра обучения и памяти, от центров потребности (рис. 7.1.)

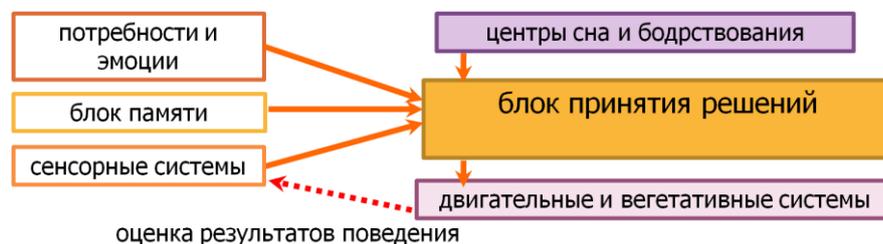


Рис. 7.1. Блок-схема работы мозга

Принятие решений осуществляется на основе желаний, знаний о путях достижения целей и информации об окружающем мире. Далее выбирается поведенческая программа, которая сбрасывается на двигательные системы мозга и вегетативную нервную систему, управляющую поведением. Чтобы данные зоны достаточно активно и эффективно функционировали, к ним необходимо добавить центры сна и бодрствования, которые по сути задают тонус всем нервным процессам, которые происходят и когда человек бодрствует, и когда он переходит в состояние сна для отдыха и подготовки к следующему периоду бодрствования. На блок схеме стрелка от центров сна и бодрствования направлена только к блоку принятия решения, при

более корректной иллюстрации сигналы должны быть направлены ко всем зонам мозга, потому что это общая активность работы тех или иных нейросетей, а влияния от центров сна и бодрствования носят тотальный, то есть генерализованный характер и очень важны для всей работы мозга. Данные нейросети рано появляются в ходе эволюции, потому что восстанавливать силы крайне необходимо.



Рис. 7.2. Иерархия потребностей

В классификации потребностей, которую использовал в своих работах **Абрахам Маслоу**, программа сна находится в самой основе пирамиды и также актуальна, как потребность в пище или воздухе. А. Маслоу выделял следующий ряд потребностей:

- **физиологические потребности:** в пище, питье, воздухе
- **в безопасности:** физической и психологической
- **социальные:** любовь, причастность к группе
- **в уважении:** статус, престиж, признание
- **духовные:** когнитивные (знать, понимать, исследовать),
- **эстетические** (гармония, справедливость, красота), самореализация (реализация способностей, развитие личности)

Павел Васильевич Симонов относил программы сна и бодрствования к витальной группе (витальный - от слова "жизнь", то есть жизненно необходимые программы), помещая их в гомеостатические потребности, которые поддерживают постоянство состава и постоянство многих параметров организма человека. **Витальные потребности** по П.В. Симонову:

- пищевые и питьевые
- пассивно-оборонительные: страх, тревожность
- активно-оборонительные: агрессия
- гомеостатические: дыхание, кровообращение, терморегуляция, сон и бодрствование
- экономия сил: "рефлексы лени"
- груминг: уход за телом

Сон - состояние неоднородное, это хорошо понимали уже в Древней Греции, поэтому в греческом пантеоне богов сосуществовали два бога сна: Гипнос - навевающий сон (спокоен, тих и благосклонен к людям) и его сын Морфей - бог сновидений (крылья на висках, имитатор). Древние греки хорошо понимали, что **состояние сновидений - это особый момент, когда мозг работает с информацией**. Как он работает и что получается в результате? - это непростой вопрос. Поэтому Морфей - бог неоднозначный, он мог навевать и приятные сны, и пророческие, но порой, например, по заказу высокопоставленных олимпийцев - пугать или навевать ложно пророческие сны. Таким образом, уже на уровне древнегреческой философии и отношения к миру выделялись два состояния: **сон-отдых** и **сон-обработка информации**, связанный со сновидениями. Начиная с середины XX века, исследования сна однозначно показывают, что это соответствует действительности, по ходу лекции мы будем отдельно рассматривать события, которые случаются во время медленноволнового и парадоксального сна. Отметим существование патологии сна: трудности с засыпанием, бессонницу, развитие неприятных состояний во время сна (сомнамбулизм), патологический сон, при котором засыпание наступает внезапно. Существуют и представления о том, сколько необходимо спать, и специалисты сомнологи, которые выдают обобщенные рекомендации относительно того, как правильно засыпать и просыпаться, а также о необходимой продолжительности сна. Американское общество сомнологов (National Sleep Foundation) предложило рекомендации по длительности сна для людей разного возраста:

- новорожденные и груднички (0-3 месяца): 14-17 часов, более 50% от продолжительности суток
- младенцы (4-11 месяцев): 12-15 часов
- дети ясельного возраста (1-2 года): 11-14 часов
- дошкольники (3-5 лет): 10-13 часов
- дети младшего и среднего школьного возраста (6-13 лет): 9-11 часов
- подростки (14-17 лет): 8-10 часов
- юноши и девушки (18-25 лет): 7-9 часов
- взрослые (26-64 года): 7-9 часов
- пожилые люди (старше 65 лет): 7-8 часов

Начиная с возраста 20 лет, организм человека восстанавливает силы за 7-8 часов, допустимой является длительность сна в 6 часов, для пожилых людей этот показатель снижается до 5 часов. 6 часов - это 4 цикла сна, если спать меньше, то качество деятельности мозга падает и начинает страдать гомеостаз. Рекомендации Российского общества сомнологов касаются гигиены сна:

- **соблюдение режима дня** с учетом индивидуальной активности мозга, рабочего графика, индивидуальности быта и суточных ритмов, а также примерно одно время перехода ко сну, так как для биологических часов мозга крайне важна стабильность.

- **наличие "ритуала" перехода ко сну**, благодаря которому нервная система получает четкие сигналы при слишком большом уровне возбуждения, рекомендуются небольшие (10 мин.) физические нагрузки, дыхательная гимнастика, медитация (снятие стресса и навязчивых мыслей, классический "счет овец" - не самый эффективный способ).
- **удобная постель**, температура в спальне, проветривание, тишина ("белый шум").
- основной сенсорный канал человека - зрение, поэтому при переходе ко сну необходимо последовательно снижать **освещенность**, включая засветку от телевизора, монитора компьютера и смартфона, а также общую сенсорную нагрузку. Важен учет освещенности во время сна, так как у людей, которые ложатся спать поздно, часть сна проходит утром, что может мешать отдыху, потому что даже через закрытые веки свет доходит до сетчатки глаза, а это снижает выброс мелатонина. В случае сна в светлый период суток рекомендуется использовать плотные шторы или повязку на глаза.
- **ограничение приема пищи**: за 3-4 часа не рекомендуется основательный прием пищи, но небольшой прием легкоусвояемой пищи допустим, так как центры голода создают дополнительную активацию, что мешает войти в сонное состояние. Не рекомендуются напитки, содержащие кофеин (крепкий чай, кофе, какао, шоколад), никотин и алкоголь, небольшие дозы которого обладают активирующим действием, большие дозы - успокаивают, активируя ГАМК-ергическую систему, но вызывают отравление за счет выработки ацетальдегида.
- **ограничение дневного сна до 20 - 30 мин**, если этот период будет дольше, то мозг глубоко уйдет в состояние медленноволнового сна, а после пробуждения ему будет трудно выйти на рабочий режим. Если период дневного сна будет дольше одного цикла (1,5 часа), то проблемы будут с ночным сном.

Супрахиазменные ядра - биологические часы

Планета Земля вращается вокруг своей оси, совершая полный оборот за 24 часа. День и ночь - это фатальные события, благодаря которым существуют **суточные, циркадные или циркадианные ритмы**. Жизнь всех организмов на поверхности планеты ориентирована на 24-часовой ритм, **в супрахиазменных ядрах переднего гипоталамуса мозга человека располагаются биологические часы** - особые нейронные сети, которые с помощью зрительной системы способны настроиться на суточный ритм освещенности и удерживать его относительно стабильно, даже если световой поток заметно меняется. Также они намекают, что пора засыпать и просыпаться. Название супрахиазменных ядер происходит от термина "зрительная хиазма", это 50% перекрест зрительных нервов, идущих от сетчатки глаз, который находится напротив передней части гипоталамуса. Внутри супрахиазменных ядер присутствуют нервные клетки, которые активны днем, и нервные клетки, которые активны ночью. Первые передают сигналы к центрам бодрствования или на симпатическую нервную систему, а далее на надпочечники, что приводит к изменению

количества **кортизола** - одного из важнейших гормонов, который регулирует уровень обмена веществ в организме человека (прежде всего глюкозы и липидов). На рис. 7.3. показаны суточные колебания уровня кортизола и мелатонина, кортизол начинает подниматься примерно с 6 часов, а пик его значения приходится 11-12 часов дня, после чего его уровень падает, достигая минимума к полуночи.

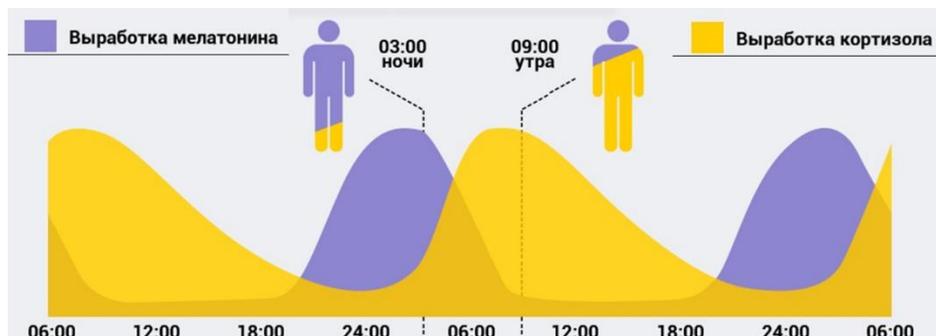


Рис. 7.3. Графики суточных колебаний уровня кортизола и мелатонина

Центры, которые управляют сном, получают сигналы от тех нейронных популяций супрахиазмальных ядер, которые активны ночью. У данных процессов тоже есть гормонально воплощение: сигнал от центра сна и супрахиазмальных ядер передается на шишковидную железу (эпифез), которая выделяет **мелатонин - гормон сна**, эффекты которого во многом противодействуют эффектам тироксина - основного гормона щитовидной железы. Концентрация мелатонина начинает повышаться после 19-20 часов, пик приходится на 2-3 часа ночи. Данные графиков суточных колебаний уровня кортизола и мелатонина важно использовать при формировании режима дня. 10-12 часов считается наиболее подходящим временем дня для активной интеллектуальной деятельности и творческих процессов, далее рекомендуется поставить в план рутинные дела, которыми лучше заниматься в послеобеденное время, а физическую нагрузку запланировать ближе к 17-18 часам, когда кортизол падает, а мелатонин ещё не начал нарастать. Данные рекомендации исходят от врачей и специалистов по здоровому образу жизни, они относятся к людям, которые ложатся спать в 23-24 часа, важно подчеркнуть, что существуют индивидуальные особенности каждого человека. Если человек устойчиво засыпает позже, то сдвигается и его пик кортизола, более того, сдвигается работа биологических часов внутренних органов, потому что те сигналы, которые идут от супрахиазмальных ядер, распространяются не только на работу нервной системы, но и на интенсивность обмена веществ. То есть интенсивность очистки организма подлаживается по ежедневный режим, который важен сам по себе.

Супрахиазмальные ядра являются главным центром, поддерживающим суточный ритм, именно от них поступающая о времени суток информация расходится по всей центральной нервной системе. В самом гипоталамусе находятся дополнительные нейросети, очень серьезно влияющие на общий тонус мозга: недалеко от супрахиазмальных ядер располагается **VLPO** - вентролатеральное преоптическое ядро,

являющееся важнейшим центром сна, от которого расходятся тормозные сигналы по всей центральной нервной системе, латеральное ядро гипоталамуса является важным центром бодрствования. Быстро уснуть в неподходящем месте в живой природе - плохая идея, в норме эффекты супрахиазмальных ядер, переводящих человека в состояние сна, развиваются достаточно аккуратно, поэтому человек почти не замечает их активности. Быстрый переход ко сну, который происходит неожиданно, называется **нарколепсия**, это - патология, для лечения которой существуют фармакологические и поведенческие подходы. Если человек резко меняет часовой пояс при перемещении на самолете, то возникает явление "**джетлаг**", потому что наши биологические часы не могут быстро перевести стрелки, для этого им понадобится до 7 дней. При этом скорость изменения суточного ритма достаточно индивидуальна и зависит от генетических настроек организма, также важным является уровень освещенности, который присутствует в новой местности. Джетлаг - это неестественная ситуация, потому что в прошлом человечества никто не мог за 10 часов оказаться в противоположном месте планеты. Это серьезный стресс для организма, в том числе и для гипоталамуса, который во многом управляет его внутренней средой. Люди, которые профессионально не держат режим (пилоты самолетов, стюардессы, специалисты, работающие посменно), находятся в зоне риска в связи с тем, что раскачиваются нейросети переднего гипоталамуса, что приводит к патологии сна. Супрахиазмальные ядра связаны и с **регуляцией сезонных ритмов**, в очень яркой форме влияя на сезоны размножения, спячки и появления потомства у животных.

Детальные аспекты работы супрахиазмальных ядер показывают наличие нервных клеток, которые активны днем или ночью, ритм этой активности составляет 24 часа. Такой ритм необычен для организма человека, гораздо чаще встречаются более короткие ритмы: событие возникает раз в секунду (сердечно-сосудистые ритмы сокращения сердца), раз в 4-5 сек. (дыхательный ритм). Когда человек дышит, то внутри продолговатого мозга и моста работают особые нервные клетки, которые называются водители дыхательного ритма (нейроны пейсмекеры), при анализе активности которых можно отметить, что проницаемость их мембраны периодически меняется. При достижении критической величины мембраны в отношении Na^+ возникает электрический импульс, который запускает вдох. Ритмы кишечника и лимфатических сосудов также составляют несколько секунд, все озвученные ритмы обеспечиваются мембранными процессами, а ритмы супрахиазмальных ядер - суточными, и такие длинные ритмы мембранные процессы обеспечить не могут. Достаточно давно существует гипотеза, что длительность связана не с событиями на клеточной мембране, а с протекающими в цитоплазме клеток биохимическими каскадами. Изучение каскадов активно началось в конце XX века, сначала данные были получены на мухе дрозофиле. В ходе исследований было показано, что существуют каскады, которые затрагивают не только внутриклеточные белки, но и уровень генов, то есть уровень ядерной ДНК, а также, что они способны удерживать 24 часовой ритм. Соответствующие гены дрозофилы были названы: *perid*, *timless* и *doubletime*, далее аналогичные гены были найдены в мозге млекопитающих и человека. Гены *bmal1*,

per1-3, cry1-2, clock так или иначе участвуют в поддержании суточного ритма. В 2018 году **Джеффри Холл**, **Майкл Росбаш** и **Майкл Янг** получили Нобелевскую премию по физиологии и медицине за открытие молекулярных механизмов, управляющих циркадианными ритмами.

В событиях, происходящих в нейронах супрахиазмальных ядер, которые связаны с перечисленными генами, ключевую роль играют гены: *per1*, *per2*, *per3* и те белки, которые синтезируют эти гены. Для того, чтобы указанные гены производили соответствующие белки, необходимо чтобы к ним присоединился комплекс из нескольких белков, включая белок *clock* и *BMAL1*. Появившиеся белки собираются в собственный комплекс, который выключает комплекс, заставляющий работать гены *per1-3*. Это система с отрицательной обратной связью (рис. 7.4.). Как только белки перестают действовать на гены, они сокращают производство информационной РНК и белков становится всё меньше, что высвобождает комплекс белков и вновь включаются гены *per1-3*. Этот цикл занимает 24 часа, данные события отражаются на уровне мембранного потенциала и активность нервных клеток, входящих в супрахиазмальные ядра, изменяется с ритмом в 24 часа. Плюс для данных ядер характерно образование нейронами замкнутых цепочек, которые способны в определенные периоды суток поддерживать высокий уровень активации и сбрасывать сигналы на другие центры головного мозга, в том числе управлять выделением кортизола, мелатонина, а также другими функциями организма: температурой, активностью сердечно-сосудистой системы, поддержанием кровяного давления и т.д.

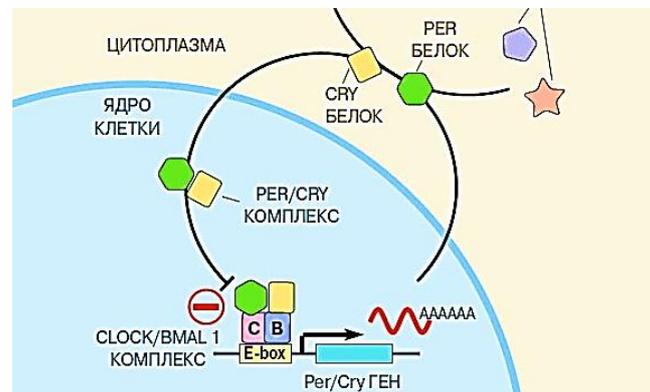


Рис. 7.4. Схема циклической активации часовых генов *per* и *cry* в клетке

То, какие у человека конкретно аллели генов *per* и *cry*, во многом влияет на его хронотип. Это понятие используется наряду с понятиями "генотип" и "фенотип". В физиологии сна **хронотип** - это то, что на бытовом уровне называют "жаворонками и совами", также существуют "голуби" - люди, которые не очень ориентированы на пробуждение рано или поздно. Сейчас ученые хорошо понимают, какие варианты генов *per* присущи "жаворонкам и совам". Таким образом, люди в зависимости от генетической установки склонны вставать с рассветом, более склонны к изменению режима дня, более легко или тяжело переносят однократный серьезный недосып. То

есть индивидуальные особенности хронотипа серьезно завязаны на те гены, которые получены человеком от родителей.

Когда при помощи супраихазменных ядер в базовых центрах сна запускается сонное состояние, то для изучения того, что мозг делает во время сна, используется метод электроэнцефалограммы (ЭЭГ). С его помощью можно регистрировать активность коры больших полушарий, для чего в строго определенные точки на поверхности головы ставятся датчики, которые считывают суммарную электрическую активность миллионов нервных клеток. Датчик находится далеко от коры больших полушарий, так как между ним и мозгом находятся: кожа, череп, мозговые оболочки, ликвор, но активность ядер регистрируется ещё с 20-х годов XX века, при этом выделяется ряд ритмов:

- **альфа-ритм** - базовый и первый описанный, это ритм спокойного бодрствования со средней частотой 10 - 12 Гц;
- **тета-ритм** (частота 4 - 8 Гц) и **дельта-ритм** (частота < 4 Гц) - возникают, когда человек погружается в подторможенное и сонное состояние;
- **бета-ритм** - отражает активную работу мозга, частота от 15 - 30 Гц;

Чем чаще волны, тем ниже их амплитуда и меньше уровень синхронизации конкретных нервных клеток, чем реже волны - тем выше их амплитуда и уровень синхронизации. Синхронизация означает одинаковую работу множества нейронов, что в свою очередь означает, что они в данный момент ничем не занимаются, то есть для того, чтобы возникла синхронная активность нейроны должны находиться в состоянии ожидания поступления информации. Если каждый нейрон работает со своим информационным потоком, то синхронность не наблюдается, а на ЭЭГ будет показана практически плоская линия с низкоамплитудными и короткими волнами. Чем красивей ритм на энцефалограмме, тем меньше в нем содержится информации о конкретных ментальных процессах.

На основе анализа данных ЭЭГ во время сна выделяют следующие стадии:

- стадия 0 - человек в спокойном состоянии находится в тихой и темной комнате, он не двигается, а также не осуществляет напряженную мыслительную деятельность, при этом отмечается альфа-ритм (10 - 12 Гц) и небольшие фрагменты бета-ритма (15 - 30 Гц);
- стадия 1 - засыпание и появление тета-ритма 4 - 8 Гц;
- стадия 2 - сонные веретена и К-комплексы;
- стадии 3 и 4 - **глубокий сон**, дельта ритм становится медленней (1 - 4 Гц), в этом состоянии мозг человека находится 70 - 80% времени от всей длительности сна;
- REM-сон - 25% времени от длительности сна, бодрствующая электроэнцефалограмма при крепком сне, как будто мозг мощно перерабатывает информацию, при этом присутствует немного альфа и бета-волн. Если на этой стадии человека разбудить, то с большой вероятностью он скажет, что видел сон. Это состояние было обнаружено в 50-е годы XX века при проведении

процедуры ЭЭГ. Эта фаза была названа "**парадоксальный сон**", на ней теряется мышечный тонус, но под веками часто двигаются глаза, поэтому она имеет ещё одно название - "фаза быстрых движений глаз"/rapid eye movement, то есть **REM-сон**.

Медленноволновой сон и парадоксальный или REM-сон

Состояние, когда наблюдается много тета-волн, а особенно дельта-волн, называют фазой медленноволнового сна. На рис. 7.5. показан график сна человека, который спал 8 часов, чем ниже фиолетовый столбик, тем ниже ЭЭГ-ритмы, самые низкие из них - это состояние медленноволнового сна, при котором больше всего дельта-волн. Желтые столбики - это фазы REM-сна, за время 8 часового цикла сна человек проходит 5 фаз последовательной смены медленноволнового сна на REM-сон, то есть сон цикличен: **медленноволновой сон** → **быстроволновой сон** = **1,5 часа**. Сон необходимо рассчитывать не в часах, а в циклах, при чем таким образом, чтобы сон составил необходимый минимум в 4 полных цикла (6 - 6,5 часов), но лучше 5 полных циклов (7,5 - 8 часов). Циклы на графике довольно серьезно друг от друга отличаются: в первых - больше дельта волн, так как они необходимы для восстановления сил, далее интенсивность дельта-сна понижается, зато увеличивается длительность REM-сна (мозг обрабатывает информацию), на последнем цикле самый длительный REM-сон. Человеку лучше всего пробуждаться тогда, когда завершился один цикл и начинается новый, это можно определить, регистрируя состояние человека, например, мышечный тонус его конечностей. В тот момент, когда идет переход к медленноволновому сну, тонус немного повышается, человек даже может перевернуться с боку на бок.

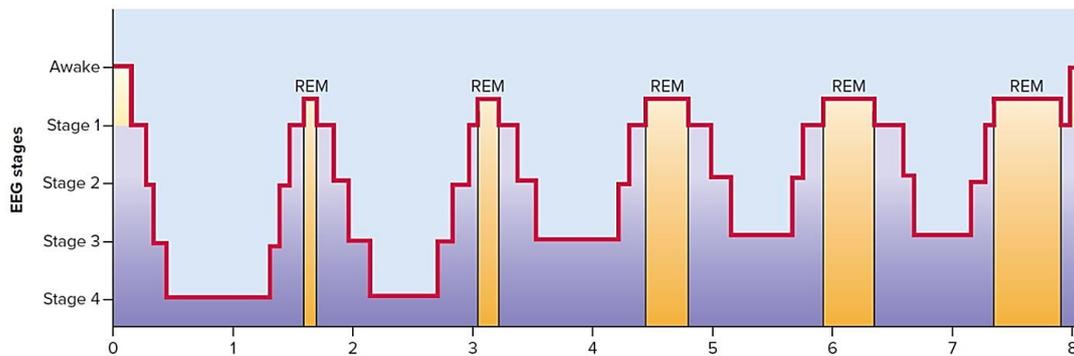


Рис. 7.5. График 8 часового цикла сна

Во время REM-сна люди часто видят эмоционально насыщенные сны (как позитивные, так и негативные), при этом повышается частота сердцебиения, что регистрируется датчиками на запястье. Когда человек просыпается, как правило, он может понять, в какую фазу сна это произошло: если этот процесс прошел легко, то в области перехода REM-сна к новому циклу, если тяжело - то в период глубокого дельта-сна, во время REM-сна тоже тяжело проснуться, так как мозг занят иными задачами. Лучше иметь небольшой резерв времени, чтобы позволить мозгу нормально

войти в бодрствующее состояние, так как ему сложно проснуться в точно назначенное время, которое не синхронизировано с вышеописанными циклами.

- **Медленноволновой сон** - это фаза отдыха, на этой стадии мозг восстанавливает силы и очищается от накопившихся отходов. Аналог наблюдается у рептилий, рыб, амфибий и членистоногих.
- **REM-сон** - это обработка накопленной информации и перезапись информации в долговременную форму. Его длительность очень четко зависит от количества значимых событий, произошедших за предыдущее время, при большей насыщенности событиями детектируется большая длительность REM-сна. Наибольшая длительность этой фазы отмечается у маленьких детей, что связано с тем, что для них новизны в мире гораздо больше, чем для взрослых. REM-сон отмечается и у животных, но только у тех видов, которые способны к формированию серьезной долговременной памяти в больших объемах: у млекопитающих, птиц и головоногих моллюсков, например, у осьминогов, которые являются достаточно интеллектуальными существами. Во время REM-сна перебираются накопленные залежи информации, они сортируются, возникают новые обобщения, происходит анализ, поэтому сны бывают очень разные: прогностические, творческие и прочие. Большинство людей не помнит сны, которые идут на фазах REM-сна, запоминается только тот сон, который идет на последней фазе REM-сна - относительно спокойные и не очень значимые сны. Примерно каждый пятнадцатый человек помнит большинство снов, которые протекают в течение ночи.

По позе кошки во время сна можно определить его фазу: пока не наступил REM-сон у животного поддерживается мышечный тонус, во время REM-сна тонус выключается вообще и кошка спит "без задних ног". Сохранение небольшого мышечного тонуса во время медленноволнового сна позволяет человеку менять позу. В среднем в норме происходит 25 - 30 движений за ночь, что полезно с точки зрения работы сердечно-сосудистой системы и лимфотока. На разных фазах сна активируются иные зоны, чем те, которые активны во время бодрствования:

- **бодрствование** - ключевую роль играют ретикулярные ядра моста - очень древние структуры, которые находятся в стволе мозга (мост между средним и промежуточным мозгом). Когда ученые начали их исследовать нейрофизиологическими методами, то пришли в некоторое недоумение, потому что нервные клетки, которые там находятся, очень универсальны и откликаются на любое событие, происходящее в мозге (зрительные и звуковые сигналы, эмоциональное напряжение), поэтому эти клетки были названы неспецифическими. Потом появилось понимание, что они вполне специфические, но имеют необычную функцию - быть интеграторами всех процессов возбуждения. Например, зрительный сигнал обрабатывается в

зрительных центрах, но часть активации идет в ретикулярные ядра моста, далее аксоны клеток моста расходятся по всему мозгу и задают тонус.

- **фазы сна** - когда запускается сон, то центры сна подтормаживают центры бодрствования. Одну из важнейших функций в этом процессе выполняет серотонин, который вырабатывается нейронами ядер шва под управлением центрального серого вещества и гипоталамуса. При переходе к медленноволновому сну серотонин снижает частоту волн ЭЭГ. В момент парадоксального сна мозг, не выходя из сонного состояния, получает дополнительные активационные сигналы из голубого пятна - структуры, которая находится в передней верхней части моста. Для передачи сигналов она использует норадреналин, команды которого поднимают частоту ЭЭГ и включают движение глаз, но при этом блокируют мышечный тонус. Судя по всему, это очень важная адаптация, потому что в этот момент мозг видит сны, которые могут сопровождаться сильными движениями, и если они дойдут до мышц, то человек или животное может встать и куда-то направиться, реагируя на события, которые происходят во сне. Для предотвращения подобного развития событий и происходит максимальное снижение тонуса, хотя сигналы порой прорываются, тогда кошка или собака во сне перебирает лапами. Человек может на этой фазе частично просыпаться, в этом случае возникают активно эмоционально окрашенные крики или движения. Мозг может частично проснуться и на фазе медленноволнового сна, тогда возникает сомнамбулизм, при котором люди могут ходить во сне. Их движения при этом замедленные и вялые, возможны замедленные речевые реакции. Самым частым сбоем в системе сна является детский сомнамбулизм, который наблюдается примерно у 10% людей, но потом, как правило, проходит. Его появление у взрослого или пожилого человека - это очень тревожный признак патологических процессов, которые начали нарастать в мозге.

Медленноволновой сон и гомеостаз

Во время медленноволнового сна идет очистка нервной системы от отходов, то есть поддержание **гомеостаза** - оптимального стабильного состояния внутренней среды организма. Его показатели: температура тела, давление, содержание химических веществ (кислорода, углекислого газа, глюкозы, NaCl, калия, кальция, гормонов), растяжение стенок внутренних органов (особенно крупных кровеносных сосудов, так как организм человека для поддержки кровяного давления постоянно мониторит степень растяжения аорты, сонных артерий, полых вен и предсердий). Во многом поддержание гомеостаза является функцией рефлекторных дуг, которые проходят через стволовые структуры, в том числе через гипоталамус. Фаза медленноволнового сна завязана на дальнейшую эффективность не только нервной системы, но и всего тела человека: иммунной и сердечно-сосудистой системы, ЖКТ и т.д. Для того, чтобы нервные клетки хорошо реализовали свои функции, необходимо чтобы они восстанавливали энергию, избавляясь от отходов. Нервные клетки - это самые

энергопотребляющие клетки: 15 - 10% всей энергии идет на генерацию электрических импульсов, на восстановление потенциала покоя, на постоянное разрушение глюкозы и образование АТФ, на интенсивный синтез белков. Соответственно, мозг богато снабжен кровеносными сосудами, его очистка от отходов обмена веществ идет и по ходу бодрствования, но особенно интенсивно это происходит именно в период медленноволнового сна. И не только потому, что в фазах данного вида сна нейроны работают слабее, но и по причине усиления дренажной функции - прокачки межклеточной жидкости от артерий к венам. Этот эффект был открыт в 2012 году и был назван деятельностью **глимфатической системы** мозга. Данный термин происходит от:

- **"лимфатическая система"** - работает параллельно с сердечно-сосудистой системой, её слепозамкнутые сосуды с помощью собственного сокращения двигают лимфу и откачивают избыток тканевой жидкости. Если лимфатическая система работает плохо, то возникают отеки, но внутри мозга лимфатических сосудов нет, поэтому движение тканевой жидкости отчасти затруднено.
- **"глиальные клетки"** - вспомогательные клетки, которые находятся между нейронами. Один из типов нервных клеток - астроциты, образующие механическую упаковку нейронов и создающие гематоэнцефалический барьер между кровью и мозгом. Кровеносные сосуды внутри мозга очень плотно покрыты отростками этих клеток, контролирующими движение молекул химических веществ. В период медленноволнового сна происходит уменьшение объема астроцитов (по некоторым данным оно может достигать 50 - 60%), в итоге между глиальными клетками мозга появляется дополнительное пространство, кроме того, усиливается ток жидкости через стенки сосудов, слабеет гематоэнцефалический барьер и в целом возрастает прокачка по нему жидкости от артерий к венам.

Суть работы глимфатической системы мозга заключается в том, что размер глиальных клеток уменьшается, а межклеточное пространство увеличивается, что обеспечивает прокачку жидкости через нервные ткани. В этот момент отходы обмена веществ интенсивно выносятся, вплоть до обломков белковых молекул, например, бета-амилоидов - важнейшего фактора риска возникновения болезни Альцгеймера. Если человек хронически недосыпает, то увеличиваются риски нейродегенерации. Таким образом, мозг во время медленноволнового сна отдыхает не только потому, что нейроны работают не очень активно, но и потому, что включается глимфатическая система.

Когда человек бодрствует, то идут значительные сенсорные информационные потоки, которые мозгу необходимо обрабатывать, принимать решения и запускать различные движения, поэтому проблемы гомеостаза оказываются на втором плане. Когда человек засыпает, то мозг наконец может обратить внимание на организм. Несмотря на то, что в период сна большинство нервных клеток менее активны (особенно нейроны коры больших полушарий), стволовые клетки в продолговатом

мозге, мосту и гипоталамусе работают даже более активно. В этот момент идет интенсивное считывание информации из внутренних органов и запуск гомеостатических реакций, которые улучшают функционирование различных систем организма человека. Данную функцию очень активно изучает и пропагандирует профессор **Иван Николаевич Пигарев**, его лекции рекомендуются к ознакомлению. Ученый называет данный комплекс "**Висцеральная теория сна**", шесть, а лучше восемь часов сна необходимы человеку для восстановления баланса в теле. И.Н. Пигарев обосновано говорит, что **главный парадокс сна** состоит в том, что при серьезном недосыпе катастрофически страдает не мозг, а висцеральная система организма: ухудшается иммунитет, работа ЖКТ и сердечно-сосудистой системы. В середине XX века проводились эксперименты, в ходе которых животных депривировали, лишая сна до того момента, пока животное не погибало. Смерть наступала не вследствие гибели мозга (инсульта или судорог), а потому, что глобально нарушался обмен веществ. Последней каплей является воспаление в кишечнике, которое доходит до такого уровня, что бактериальная микрофлора прорывается внутрь кровотока, отчего возникает тотальное воспаление. Сейчас в депривации сна используются "карусельные методики", когда в ходе эксперимента участвуют две крысы - подопытная и контрольная. Животные находятся на специальных площадках, для объективной оценки сна у них записывается ЭЭГ. Важными являются показатели той крысы, которую лишают сна, и как только её ЭЭГ показывает появление медленных волн, то площадки поворачиваются, обе крысы падают в воду и пробуждаются. При этом контрольная крыса может спать в те моменты, когда не спит подопытная. Полностью лишая сна подопытную крысу и частично контрольную, экспериментаторы определили, что первое животное можно лишить сна на 90%, второе - на 30%. Таким образом исследователями были проанализированы сбои в работе внутренних органов крыс. Среднее время гибели животного составила 15 - 20 дней (без медленноволнового сна - до 45 дней, без REM-сна - до 35 дней). Насколько мозг и организм устойчивы к недосыпу в значительной степени зависит от аллель гена *per3*.

В конце XIX века российская исследовательница **Мария Михайловна Манасейна** первой провела опыты по летальной депривации сна на щенках, которые без сна умирали в течение 5 - 7 суток. Физиологами показано, что в целом детский организм менее устойчив к депривации сна. Радиокomentarтор Питер Трип в 1959 году в возрасте 33 лет устроил радиомарафон и не спал в прямом эфире 201 час. В итоге этого опыта его состояние было очень тяжелым, а последствия депривации сна сохранялись в течение нескольких лет. Бессмысленный, но интересный с физиологической точки зрения рекорд в 1964 году поставил Рэнди Гарднер, который в возрасте 17 лет не спал 264 часа, то есть 11 суток. Уже на третий день он впал в тоску и выглядел крайне удрученным, на четвертый у него стали появляться провалы в памяти, на пятый - симптомы паранойи, далее состояние молодого человека только ухудшалось. После эксперимента Гарднер проспал 15 часов и проснулся здоровым, негативные последствия не зафиксированы. Этот рекорд внесен в Книгу Гиннеса, которая объявила, что прекращает прием подобных рекордов.

Парадоксальный быстрый сон - это работа с информацией, которая переплетается самым причудливым образом, и человек может видеть сны, которые переносят его в возможные события. Можно увидеть и творческие сны: поэтам снятся стихи, ученым - научные теории, **Пабло Пикассо и Сальвадор Дали** рисовали свои сны. Величайший сюрреалист даже практиковал частичное засыпание, а после пробуждения создавал свои работы ("Сон, навеянный полетом пчелы вокруг граната, за миг до пробуждения"). Работа с информацией во время REM-сна – это в значительной степени работа с информацией, которая здесь и сейчас оказалась в гиппокампе. Две предыдущие лекции курса были посвящены центрам памяти, поэтому коротко отметим, что для запоминания информации длительность сна должна составлять необходимый минимум. И.П. Павлов, формулируя условия обучения, в качестве последнего условия указал, что мозг должен находиться в хорошем функциональном состоянии, то есть не быть слишком сытым или голодным, возбужденным или сонным. В противном случае не будет должного уровня активации нервной системы, а информация по ходу бодрствования будет хуже записываться на нейросети. Но работа с памятью идет и в состоянии сна, когда критически значимым событием является "перезапись" информации с гиппокампа на новую кору, когда идут пластические перестройки. Происходящее с корой больших полушарий во время парадоксального сна можно сравнить с дефрагментацией диска компьютера, когда записанные в разных точках фалы собираются вместе, в результате оптимизируется пространство памяти и ускоряется доступ. Если у человека в ходе прошедшего дня произошло много значимых событий, то его мозг в основном будет переводить информацию с гиппокампа на долговременное хранение. Гиппокамп - память на несколько часов, потому что из NMDA-рецепторов в нейронах выбиваются магниевые пробки, пока они не вернулись обратно - информация удерживается. Далее гиппокамп необходимо очистить, подготовив его к новому периоду бодрствования, для чего приходится стирать большую часть информации. Вероятно, именно процесс перезаписи отражается на сновидениях, кроме того, когда информация перезаписывается в долговременную память, то появляются ассоциации со сходными событиями и дополнительными явлениями, которые так или иначе коррелируют с тем, что случилось за предыдущий период бодрствования. Во время сна мозг пытается решить актуальные проблемы, поэтому одна из важнейших рекомендаций по безопасности работы с мозгом заключается в следующем: если есть необходимость принять важное решение, то лучше делать это не сразу, а после сна. Во время сна мозг отключится от внешних сенсорных сигналов и с большой вероятностью поработает с проблемой, сформировав решение к моменту пробуждения, что подтверждает русская поговорка "Утро вечера мудренее". Для ученых особую ценность представляют **творческие сны**, когда **интенсивные размышления проявляются во сне в оформленном виде**, классическим примером чего является Химическая таблица Д.И. Менделеева, которая приснилась ученому.

Монофазный сон, который люди практикуют в настоящее время, является не единственным вариантом сна. Известны цивилизации, в которых принят **двухфазный**

сон: 2 цикла сна (3 - 4 часа) → бодрствование (1 - 3 часа) → сон (3 - 4 часа). Это происходит по причине того, что темный период суток может составлять до 12 часов, поэтому спать от рассвета до заката слишком долго. В современных условиях это не составляет проблемы - когда темнеет, люди включают электрический свет и сенсорный поток повышается. Древние племена, обитающие в джунглях Амазонии, часто засиживаются у костра, при свете которого занимаются домашним хозяйством, поют и танцуют. Некоторые из ныне живущих первобытных племен спят в среднем 4 цикла и не практикуют дневной сон, а люди племени пирахан (Амазония) считают сонное состояние временем, когда духи могут похитить душу человека, поэтому их сон составляет 30 мин., то есть они практикуют 4 часа дробного сна в течение суток. В этом отношении мозг человека очень лабилен, в современной жизни люди используют вариант двухфазного сна, но это не рекомендуется делать часто, тем более регулярно. К теме нестандартного сна относится тема дневного сна, который не должен превышать 20 - 30 мин., потому что при засыпании сначала наступает первый цикл медленноволнового сна, в которой происходит небольшое подтормаживание нейросетей и снятие шума, после чего лучше проснуться, пока мозг не слишком затормозился. Ряд крупных фирм (особенно в Китае или Японии) применяют дневной сон в рабочее время, так как на уровне серьезных научных исследований было показано, что 20-минутный дневной сон повышает производительность труда работника. В результате возник бизнес по созданию специальных капсул для сна (nap pods), которые располагаются в тихих местах офиса.

Снотворные препараты. Мозг человека - сложная система, которая состоит из 90 млрд. нейронных клеток (нейронов), соединенных отростками (аксонами и дендритами). Между нейронами находятся синапсы, которые выделяют различные молекулы (нейромедиаторы). Они очень значимы при рассмотрении работы мозга, среди них ключевую роль играют:

- главный возбуждающий медиатор ЦНС - **глутамат** и главный тормозный медиатор - **гамма-аминомасляная кислота (ГАМК)**. Именно от их баланса во многом зависит переход из сонного состояния в бодрствующее и обратно.
- медиаторы психоэмоциональной сферы - **дофамин, серотонин, норадреналин, эндорфины** и др.

При появлении нарушений сна, используются препараты, похожие на ГАМК (агонисты), или препараты, которые мешают глутамату (антагонисты):

- **пищевая ГАМК** - при использовании происходит не столько подтормаживание мозга, сколько ноотропное действие, поскольку ГАМК является хорошей пищей для нервных клеток.
- большую роль для запуска сонного состояния имеет **серотонин** - вспомогательный тормозный нейромедиатор, ухудшение его работы в мозге - путь к нарушению сна. В таких случаях применяются антидепрессанты, можно решить задачу более простым способом, так как серотонин возникает из

пищевой аминокислоты триптофана, которая превращается в 5-гидрокситриптофан, который выпускается в виде пищевых добавок, но препараты подобного уровня действуют ненадежно и не гарантируют эффект для уникального организма конкретного человека.

- **норадреналин** - медиатор стрессовых состояний, который выполняет возбуждающую функцию, вырабатывающее его голубое пятно активирует деятельность нервной системы. Норадреналин работает на стороне центров бодрствования. Пищевые продукты, в которых есть норадреналиновые молекулы, вызывают возбуждение, к ним содержащие тирамин относятся сыры (особенно острые).

Механизмы системы сна и бодрствования

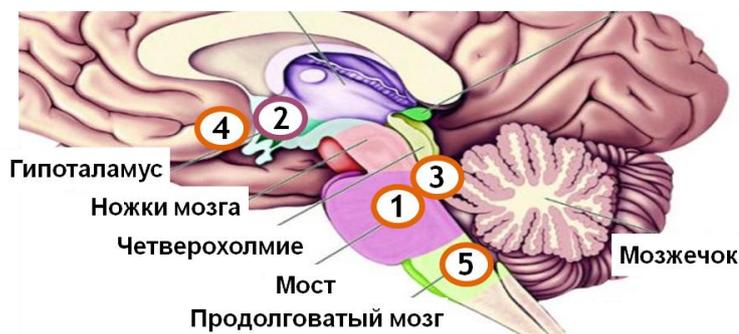


Рис. 7.6. Центры сна и бодрствования

1. **Главный центр бодрствования - ретикулярные ядра моста**, которые собирают информацию от различных структур, включая сенсорные сигналы и информацию от центров эмоций. Если человек о чем-то интенсивно думает, то информация также попадает в ретикулярные ядра моста, что мешает ему заснуть. Вместе с латеральными ядрами моста работают **ядра латерального гипоталамуса**, которые используют в качестве нейромедиатора особую пептидную молекулу **орексин** - серьезный фактор бодрствования. Антагонисты орексина в настоящее время тестируются как препараты с потенциальным снотворным действием.
2. **Главный центр сна - ядра шва** (серотонинергические структуры) и **вентролатеральная преоптическая область гипоталамуса (VLPO)**, которая через центральное серое вещество среднего мозга и ядро моста запускает тормозные процессы в ЦНС, блокирует работу таламуса, который перестает пропускать сигналы в кору больших полушарий. Все это сдвигает баланс активации и торможения в мозге, и человек засыпает.
3. Главные центры сна подтормаживают центр бодрствования, который может нанести ответный удар, используя **голубое пятно** (вспомогательный центр бодрствования), активное не только во время стресса и наличия потенциально опасной ситуации.

4. **Супрахиазмальные ядра переднего гипоталамуса** - биологические часы человека.
5. **Ретикулярные ядра продолговатого мозга** - реагируют на химический состав крови. Если человек поел, устал или заболел, то появившиеся в плазме крови химические изменения активируют данные ядра, способствующие засыпанию.



Рис. 7.7. Общая схема механизмов системы сна и бодрствования

На общей схеме механизмов системы сна и бодрствования можно проследить следующие процессы: ретикулярные ядра моста и латеральный гипоталамус активируют ЦНС и реагируют на сенсорные входы; VLPO гипоталамуса и ядра шва и пептидный нейромедиатор галанин подтормаживают ЦНС и центры бодрствования, которые используют для торможения центров сна голубое пятно (реагирующее на стресс) и норадреналин; супрахиазмальные ядра настраиваются на общий уровень освещенности, с их активностью связано выделение мелатонина (гормона эпифиза); ретикулярные ядра продолговатого эпифиза активируется после того, как в крови стало больше глюкозы или инсулина.

Системы памяти, управления движениями, принятия решения - более сложные, в них больше компонентов, они затрагивают кору больших полушарий. Система сна и бодрствования затрагивает её опосредованно, при этом она обладает большей гибкостью и степенями свободы. Например, человек может просыпаться по разным поводам, включая сенсорный сигнал, естественное прекращение сна, стресс. Подобная гибкость позволяет адаптировать состояние организма к конкретным условиям окружающей среды. По самой логике сонных состояний в сон необходимо входить постепенно (чтобы не уснуть в неподходящем месте), а выходить быстро, так как может присутствовать некая опасность. Поэтому нарколепсия (внезапное засыпание) является отдельной проблемой. Нарушение сна (бессонница) - серьезная проблема, потому что инсомнии затрагивают существенный процент людей, для их предотвращения следует изменить образ жизни и следовать гигиеническим рекомендациям, которые были рассмотрены в начале лекции. Если данные методы не помогут, то человеку придется посетить сомнолога, который порекомендует лекарственные препараты, например, агонисты ГАМК, включая бензодиазепины, которые используются при серьезных нарушениях сна и способны вызывать

зависимость. Их стоит воспринимать как аварийные и применять в правильных дозах, так как при превышении дозировки нарушается фаза парадоксального сна. Более мягким подходом является использование дополнительного мелатонина, который синтезируется из триптофана, как и серотонин. Человек засыпает на уровне мозга, потом сигнал передается на эпифиз, появляется подтормаживающий работу внутренних органов мелатонин и снижает интенсивность обмена веществ. Проблема заключается в том, что с возрастом эпифиз начинает работать хуже, поэтому уровень мелатонина во время сонного состояния не достигает в мозге должного уровня. Дополнительный мелатонин - это мягкодействующий препарат, который используется при проблемах с засыпанием или воздействии джетлага. Торможение может усиливать глицин, который является вспомогательным тормозом нейромедиатора, или гистамин, который работает в мозге как возбуждающий нейромедиатор. Его антагонисты - антигистаминные препараты используются при аллергиях и имеют побочные эффекты в виде сонливости и снижения скорости мышления. Творческая мысль фармакологов превратила этот эффект в основной, поэтому препарат атаракс используется как вещество, которое улучшает засыпание.

При наличии желания больше узнать о расстройствах сна (избыточное засыпание, нарколепсию, гиперсомнии, парасомнии) к ознакомлению рекомендуются лекции врача-сомнолога М.Полуэктова. Один из ключевых выводов врача: "Самая большая ошибка при бессоннице - это пытаться заставить себя заснуть". Заслуживают внимания книга А.М. Вейна "Сон: тайны и парадоксы" и книга выдающегося физиолога В.М. Матвеевича "Основы сомнологии". Область исследований механизмов сна и понимание необходимости различных сонных состояний активно развиваются, исследователи все глубже понимают молекулярный уровень, тонкое взаимодействие различных ядер и значимость центров гипоталамуса и пептидных регуляторов.

Лекция 8. Мозг: мышление и принятие решений

Механизмы работы ассоциативной теменной коры

Мы будем говорить об очень сложных явлениях, в том числе и с психической точки зрения. Это такие феномены, как мышление, воля и принятие решений. Основным объектом рассмотрения будут те события, которые происходят в мозге человека, но периодически мы будем обращаться и к мозгу животных, потому что в эволюции даже высшие проявления психической деятельности человека базируются на простых феноменах, которые можно наблюдать в деятельности мозга и поведении грызунов, обезьян и даже беспозвоночных.

В коре больших полушарий мозга находится большое количество разных по функциям областей: сенсорных, двигательных и ассоциативных. Термин "ассоциативный" обозначает объединение множества потоков информации, соответственно, ассоциативные зоны коры больших полушарий, соединяя разные информационные потоки, интегрируют и трансформируют их. Подобного рода деятельность лежит в основе самых сложных психических функций человека. По **филогенетическому принципу** выделяют следующие зоны коры больших полушарий:

- **древняя кора** - выполняет обонятельные функции;
- **старая кора** - главнейшая структура - гиппокамп, который связан с кратковременной памятью;
- **новая кора** - составляет 95% всей коры, это шестислойная структура, её нейроны формируют: 2 пирамидных слоя, 2 зернистых слоя, полиморфный и молекулярный. Здесь происходит и обработка входных информационных потоков, и некое принятие решений, и генерации тех импульсов, которые идут на выход из зон больших полушарий и направляются к другим зонам мозга, либо к исполнительным структурам, например, через спинной мозг к мышцам.

Поверхность коры полушарий содержит большое количество борозд, самые крупные из них - латеральная и центральная борозда:

- **латеральная борозда** - позволяет разделить лобную и теменную доли коры больших полушарий. Височная доля находится ниже боковой борозды, самую каудальную область боковых полушарий занимает затылочная доля, то есть на латеральной поверхности больших полушарий можно увидеть **4 доли**.
- если сделать поперечный срез больших полушарий, то станут видны ещё **две доли** больших полушарий - островковая и лимбическая, а также промежуточный мозг - таламус и гипоталамус, мозолистое тело, базальные ганглии, в том числе двигательная область, бледный шар, скорлупа, ограда, хвостатое ядро и миндалина (входит в состав системы мотивации потребностей и эмоций). Островковая доля располагается на дне боковой борозды, лимбическая находится на медиальной поверхности больших полушарий, её самая крупная структура - поясная извилина.

Функции зон новой коры:

1. **Затылочная доля** - зрительная кора.
2. **Височная доля** - слуховая кора.
3. **Передняя часть теменной доли** - чувствительность тела и центры болевой, кожной и мышечной чувствительности, которые располагаются отдельно.
4. **Островковая доля** - нейросети, которые отвечают за вкус и равновесие (вестибулярная система).

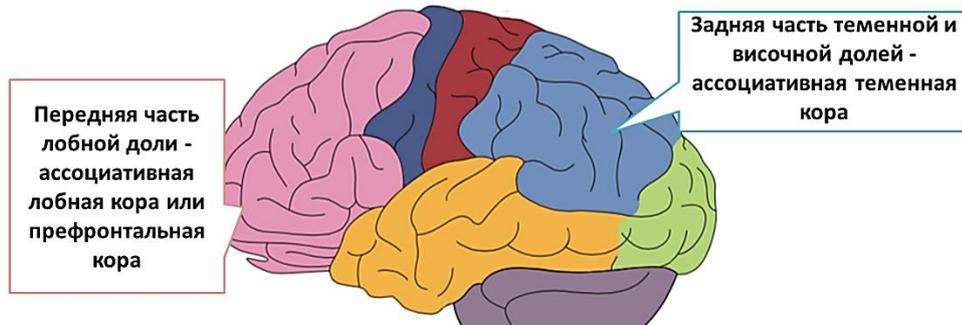


Рис. 8.1. Ассоциативная теменная кора и ассоциативная лобная кора

5. **Задняя часть теменной и височной долей** - ассоциативная теменная кора, которая объединяет потоки сигналов от разных сенсорных систем. Здесь находятся нейроны, способные формировать целостные сенсорные образы, учитывающие и зрительные, и слуховые, и вкусовые, и тактильные стимулы. На основе таких мультисенсорных нейронов возникают речевые центры, потому что слова включают в себя сигналы от разных сенсорных систем, в том числе от слуховой (связанной с восприятием слова на слух), к ним могут присоединяться и зрительные компоненты (чтение, узнавание иероглифов). Именно в теменной коре в ходе обучения формируются речевые центры. В итоге образуется информационная целостность, которую называют "речевая модель внешнего мира". В этой зоне человек способен обдумывать полученную информацию, прогнозировать последствия того или иного поведения, заниматься творческой активностью и мечтать. Но мечты - вещь эфемерная, важно то, какое поведение в реальном мире в итоге будет запущено.
6. **Передняя часть лобной доли** - ассоциативная лобная кора или префронтальная кора, где сходится несколько важнейших информационных потоков: сигналы от центров потребностей, от центров памяти (большую роль играют сигналы от гиппокампа о существующих путях для удовлетворения потребностей), а также обработанная сенсорная информация и результаты мышления из ассоциативной теменной коры. На основе этих потоков лобная кора выбирает поведенческую программу, желательно, чтобы по ходу реализации она привела к удовлетворению самой актуальной на данный момент потребности (доминирующей). После выбора программы она передается на заднюю часть лобной доли в двигательную кору, после чего запускается поведение либо за

счет непосредственной передачи в спинной мозг по кортикоспинальному тракту, либо через мозжечок, базальные ганглии и другие моторные структуры.

В ходе лекции сначала будет рассмотрена **ассоциативная теменная кора**, потом **ассоциативная лобная кора**, далее мы перейдем к третьей ассоциативной зоне - **поясной извилине**. Лимбическая доля окружает место отхода большого полушария от промежуточного мозга, в нее входят старая кора и древняя кора, то есть обонятельные центры и гиппокамп формально тоже относятся к лимбической доле. **Функция поясной извилины** - помощь лобной коре в принятии решений, сопоставлении реальных и ожидаемых результатов поведения, кроме того, поясная извилина входит в круг Пейпеза, поэтому чрез нее эффективно передаются различные потоки сигналов, связанные с центрами памяти. **Память** - это возникновение новых каналов для передачи информации. Если говорить о сенсорно-эмоциональной памяти, то такие каналы появляются в коре больших полушарий. Когда в эксперименте белая крыса в ответ на включение лампы учится прыгать на полку, то новый канал для передачи информации возникает между зрительной затылочной корой и задней частью лобной доли, то есть двигательной корой. Важнейшим условием его возникновения и образования долговременной ассоциативной памяти является срабатывание центра положительного подкрепления - некий биологический полезный результат, в данном случае повышение безопасности, так как мышшь в эксперименте уходит от негативного подкрепления (слабых ударов электрическим током). На фоне срабатывания в первую очередь голубого пятна и выделения норадреналина, а также такого центра, как нуклеус аккубенс идут процессы формирования новых информационных каналов. Когда это происходит, то можно говорить о положительном обучении, например, об ассоциативном обучении, кроме которого существует и отрицательное обучение, когда по ходу взаимодействия организма и окружающей среды некие информационные каналы слабеют. Когда И.П. Павлов описывал процессы обучения и формирования памяти, то выделил **врожденные рефлекторные программы - безусловные рефлексы** и **приобретенные программы - условные рефлексы**. Анализируя на следующем этапе, как условные рефлексы могут подавляться и слабесть, ученый выделил **безусловное и условное торможение**, то есть торможение каналов для передачи информации, которое идет по заданным принципам и является результатом отрицательного обучения. Один из основных вариантов негативного обучения или условного торможения - угасательное торможение. Если не предъявлять подкрепление (убрать удары электрическим током или еду), то условный рефлекс у животного может довольно быстро угаснуть, так как нет той сильной эмоции (положительной или отрицательной), которая говорит о целесообразности поведения. В случае эксперимента с крысой угасание может произойти не сразу, потому что при включении лампочки она оказывается на полке и не знает, что подача тока давно прекращена. В экспериментах И.П. Павлова с собакой ситуация более очевидна, потому что если убрать пищевое подкрепление, то мозг животного узнает об этом сразу, поэтому угасательное торможение будет интенсивным. Таким образом, для каналов, связанных

с передачей информационных потоков, характерны способности к усилению и торможению передачи сигнала.

Ученые довольно много знают о пластических перестройках, которые происходят в синапсах в случае усиления сигнала. В пятой и шестой лекции данного курса было подробно рассмотрено, как ионы K^{2+} накапливаются в пресинаптическом окончании, как активируется синтез дополнительных рецепторов к глутаминовой кислоте. В случае условного торможения научных данных меньше, современный уровень развития нейробиологии таков, что исследователи ещё практически не добрались до данных механизмов, которые являются надстройкой над ассоциативным обучением. Но существуют данные и гипотезы о том, что при условном торможении идет модификация ГАМК-ергических синапсов, которые используют гамма-аминомасляную кислоту и могут работать более эффективно. Плюс на это накладывается функционирование быстроменяющихся информационных каналов, например, каналов с NMDA-рецепторами, которые могут практически мгновенно включаться за счет выбивания магниевых пробок. Механизмы условного торможения в значительной степени остаются тайной, хотя сам феномен был выявлен И.П. Павловым более 100 лет назад. Отрицательное обучение идет на фоне отрицательных эмоций, в этом участвует ряд нейромедиаторов, которые активно изучаются. Если у собаки сначала выработать условный рефлекс слюноотделения, а потом перестать давать подкрепление, то примерно за 8 - 12 неподкрепляемых сигналов света лампочки условная реакция угасает, но не разрушается, переходя в архив. При дальнейшем однократном подкреплении условный рефлекс вновь способен появиться, И.П. Павлов подобное восстановление условного рефлекса назвал растормаживанием. Для того, чтобы говорить о формировании речевых центров, нам понадобится понятие **"дифференцировочное торможение"**. В ходе эксперимента используется работа двух метрономов, один из которых настроен на частоту 60 ударов в минуту, второй - на 90 ударов. Сначала у собаки вырабатывается условный рефлекс на первый метроном, если проанализировать, что происходило в мозге животного, то становится понятно, что там возник не один канал для передачи информации, а несколько. Они связаны с различными сенсорными признаками: громкостью, тональностью и интервалом между щелчками прибора. При включении второго метронома была задействована часть сформированных связей, реакция слюноотделения у собаки появилась с первого раза. Если работу второго метронома не подкреплять, то происходит постепенное подавление неэффективных каналов, связанных с громкостью и тональностью звука, в активном состоянии остается только тот канал, который описывает ключевое отличие между двумя метрономами - интервал между щелчками. Таким образом, из множества сенсорных признаков остается только значимый.

Формирование речевых центров

Эволюционные предпосылки создают основу для самых сложных психических функций человека, в случае функционирования речевых центров этой базой является условный рефлекс на комплексный стимул. Он возникает, когда на мозг

экспериментального животного одновременно действуют два сенсорных сигнала разной модальности, то есть идущие от разных сенсорных систем: слуховой сигнал - звонок, зрительный сигнал - лампочка. После чего собака осуществляет реакцию - нажимает лапой на педаль для получения пищи. Зачастую экспериментатор сам ставил лапу животного на педаль, чтобы показать ей, что после этого действия появится порция пищи и эту полезную реакцию стоит реализовать. После 8 - 12 сочетаний лампочки и звонка мозг животного быстро ухватывает данную ассоциацию. При этом возникает как минимум два информационных канала: из зрительной коры - в двигательную, из височной слуховой - в двигательную. Это только начало процесса обучения, после того, как у собаки возникла условная реакция на совместное предъявление звонка и лампочки по настоящему ключевым моментом является следующий алгоритм:

- экспериментатор включает только звонок, но не подкрепляет нажатие на педаль;
- включает только лампочку, но не подкрепляет нажатие на педаль;
- включает звонок и лампочку совместно - подкрепляет нажатие на педаль пищей.

Таким образом исследователь пытается объяснить мозгу экспериментального животного, что реагировать необходимо не на элементы комплекса сигналов, а на предъявление всего комплекса. Чередование предъявлений происходит в случайном порядке, мозг собаки решает такую непростую задачу через 60 - 90 раз и перестает реагировать на элементы комплекса сигналов. Это обозначает, что произошло торможение и связи из затылочной в двигательную, и связи из слуховой коры в двигательную. То есть появившиеся каналы для передачи информации исчезли за счет угасательного торможения, за счет отсутствия подкрепления, но реакция на комплекс сохраняется. Чтобы объяснить это явление предположим, что существует центр, который объединяет сигналы от зрительной и слуховой системы и отдельно устанавливает связь со слуховой корой, что позволяет объяснить наблюдаемый поведенческий феномен. Эта гипотеза имеет право на существование, более того, этот центр находится в зоне между затылочной и височной корой, в ассоциативной теменной коре, нейроны которой отдельно устанавливают связи с моторным центром. Таким образом, обучение идет именно на этих модифицирующихся синапсах. **Условный рефлекс на комплексный стимул** важен потому, что он **является предтечей речевых функций**, которые возникают в ходе объединения разных сенсорных потоков. Человек видит апельсин и знает, какой он на ощупь, на вкус и как называется (на нескольких языках), все перечисленные сенсорные интеграции лежат в основе речевых функций. Задача формирования условного рефлекса на комплексный стимул весьма сложна:

- **в случае собаки, кошки и лошади** могут потребоваться сотни предъявлений для того, чтобы реакция на элементы угасла, а на комплекс - стала стабильной.
- **для млекопитающих с более простым мозгом**, например, для насекомыхных (еж) подобного рода события в целом невозможны, так как при угасании реакции на элементы у них исчезает и реакция на комплекс. Таким образом,

ассоциативные возможности в мозге подобных животных или совсем отсутствуют, или выражены очень слабо.

- у **крысы** также не возникает зрительно-слуховой комплекс, но если один из его элементов заменить на тактильный сигнал (прикосновение к вибрисам), то формирование реакции на комплекс оказывается возможным. То есть крыса может выработать зрительно-тактильный и тактильно-слуховой комплексы, вероятно, это связано с биологией данного вида, так как крыса - ночное норное существо, то тактильные сигналы от вибрисов для неё очень важны.
- у **обезьяны** выработка комплексного стимула происходит очень легко и быстро, более того, в его составе может быть 3 - 5 элементов. Обезьяны решают подобные задачи с удовольствием в случае возникновения положительных эмоций, которые связаны и с фактором новизны. Мозг обезьяны, в том числе и homo sapiens, сильно ориентирован на новые события и потоки информации, узнавание нового - достойный повод, чтобы выделять дополнительный дофамин и испытать положительные эмоции. Элемент развитого исследовательского поведения во многом лежит в основе формирования речевых центров человека.

Формирование речевых центров у ребенка происходит в 8 - 10 месяцев, в год этот процесс протекает уже очень активно. Для того, чтобы научить ребенка словам, ему показывают, например, некую игрушку и четко называют её. Мозг ребенка легко захватывает информацию и формирует зрительно-слуховую ассоциацию, то есть в его ассоциативной теменной коре идут пластические изменения синапсов, которые позволяют связать зрительные и слуховые характеристики некоего объекта окружающего мира. Звуковой характеристикой является не просто звук, который данный объект издает, а сложное слово, произнесенное человеком. Положительный фон создает центры исследовательского поведения, что подкрепляется выбросом дофамина в первую очередь в вентральную область покрышки. Далее может обнаружиться, что заяц в реальном мире не один, поскольку их действительно довольно много (живой, картинка в книге, красный пластмассовый), то есть зрительная кора работает с разными сенсорными образами и способна проводить процедуру, которая называется "**зрительное обобщение**". В третичной зрительной коре протекают процессы выделения у многочисленных зайцев некоего общего признака - ключевой сенсорной характеристики. Эта ситуация похожа на эксперимент с метрономами, то есть из многих характеристик выделяется ключевая: интервал между ударами или два длинных уха. Таким образом, в этой зоне мозга также происходят пластические перестройки, то есть обучение выделению общего признака, после чего нейрон зрительного обобщения устанавливает непосредственную связь с нейроном в ассоциативной теменной коре. Примерно такая же процедура протекает в височной доле, так как слово "заяц" может звучать по-разному: медленно или быстро, папиным или маминым голосом и т.д. Подробнее с этими вопросами можно познакомиться в курсе "Сенсорные и двигательные системы мозга", где рассказывается, как работает слуховая система - зона Вернике. В задней височной доле находятся нейроны

слухового обобщения, которые устанавливают связь с речевым центром, связывая слово вообще и некий обобщенный зрительный образ.

Способен ли **мозг собаки** на подобные процедуры? Да, к таким обобщениям он способен, хотя они весьма сложны для мозга домашних питомцев, так как это более сложная ситуация, чем простая реакция на команду. Если человек просит собаку дать лапу, то у нее работают височная кора и слуховое обобщение, далее идет двигательная реакция. В этом процессе нет зрительного обобщения, для возникновения которого необходимо, чтобы собака узнавала некий обобщенный объект (класс объектов), в таком случае при команде "принеси палку" она может принести одну из многих палок (объект, который пахнет деревом и обладает определенным размером). Таких центров в мозге животного может возникнуть только несколько десятков.

Мозг обезьяны способен сформировать несколько десятков речевых центров, её можно обучить работать с обратной связью, но не говорить, потому что её голосовые связки на это не способны. Для общения с обезьяной возможно использовать язык жестов, подобного рода эксперименты проводятся, начиная с середины XX века. Это подвижнического рода работы, потому что для достижения результатов взаимодействие необходимо начинать с самого раннего возраста детеныша обезьяны и несколько лет выращивать его по аналогии с ребенком: показывать разные объекты, описывать разные события, произносить слова, сопровождая их языком жестов. В экспериментах использовались реальные языки глухонемых людей "амслен" и "йоркиш", в результате обучения которым обезьяна может усвоить около 100 слов в год, в итоге сформировав словарный запас до 1000 слов. Это существительные, прилагательные, глаголы и числительные до 10, которые не только понимаются, но и активно используются животным, например, обезьяна может сообщить: "Я хочу пить, дай мне апельсиновый сок". Это уже уровень двухлетнего ребенка, то есть разумного существа, формирование в мозге животного этих знаний приводит к появлению осознанности и мышления. Параллельно идут исследования, где вместо жестов используется обширная клавиатура с большим количеством клавиш, каждая из которых обозначает нечто конкретное, например, красный квадрат - банан, желтый ромб - бежать. Экспериментатор произносит слова и нажимает на кнопки, которые им соответствуют, а на экране появляется изображение. Обезьяна способна усвоить подобный алгоритм и использовать клавиатуру, её словарный запас нарастает на те же 100 слов в год. Данные эксперименты описаны в книге "**О чем рассказали "говорящие" обезьяны**" З.А. Зориной, профессора кафедры высшей нервной деятельности Биологического факультета МГУ им М.В. Ломоносова. Таким образом, мозг обезьяны способен к речевой деятельности, но в ограниченном объеме. Между мозгом человека и мозгом животного отмечаются различия:

- **количественные** - 1 тыс. слов для обезьяны - это предел, для человека - начало. К трем годам словарный запас ребенка составляет около 2 тыс. слов, далее он нарастает по ходу всей жизни, так как у человека очень большая теменная кора.

- **качественные** – связаны со способностью мозга к речевому обобщению, которое возникает наряду со зрительным и слуховым. При этом словом высокого порядка объединяются слова более низкого порядка, данное обобщение может иметь несколько уровней: кубики и мячик → игрушки и мебель → предметы, дома и деревья → окружающий мир. **После нескольких уровней обобщения человек выходит на базовые философские, математические, физические и религиозные понятия.** Это сложная процедура, потому что каждый раз, когда возникают подобные обобщения, в ассоциативной лобной коре формируется множество дополнительных каналов для передачи информации. Процедура речевого обобщения в высшей степени характерна для человека, в экспериментах на "говорящих" обезьянах подобный феномен практически не регистрировался, но отдельные примеры существуют: одна из шимпанзе использует понятие "бэби", которое включает щенка и человеческого или обезьяньего детеныша; другая умеет использовать понятие "фрукты". Таких примеров немного, важно отметить, что это обобщения первого уровня.

Классик возрастной психологии **Жан Пиаже** связывал стадии развития ребенка именно с уровнями речевого обобщения, ученый отмечал, что его высшие стадии проходит не каждый взрослый. Жить без знания о том, что представляет из себя интеграл - вполне возможно, но **способность использовать мощные обобщающие понятия повышает и вербальные возможности человека, и способности к прогнозированию**, и к учету различных факторов. Чем сложнее сеть речевых связей и уровень обобщения, тем ассоциативная теменная кора точнее отражает объекты и события окружающего мира.

Возникает следующий вопрос: как эти явления можно изучить? Вышеописанная схема в первую очередь основывается на поведенческих исследованиях, но на собаке или крысе изучать речевые центры невозможно. Выходом из ситуации является наблюдение за активностью нервных клеток во время проведения нейрохирургических операций, при этом в некоторых случаях в мозг пациента вводятся электроды, например, для того, чтобы стимулировать или подтормаживать те или иные центры мозга. В случае фармакорезистентной эпилепсии лекарственные препараты на эпилептический очаг не действуют, у человека продолжают возникать припадки. Тогда применяется хирургическое удаление очага (если его удастся детектировать) или электрическая стимуляция, которая его блокирует. Идея вживления электродов в мозг пациента (при его согласии) появилась в 70-е годы XX века, в тот же период в Институте экспериментальной медицины под руководством **Н.П. Бехтеревой** осуществлялись подобные работы. С целью выключения эпилептического очага с вживленных электродов регистрировалась электрическая активность нейронов и осуществлялся её анализ. В некоторых случаях электроды располагались в ассоциативной теменной коре, при этом исследователи пытались обнаружить их речевые функции. Что было непростой задачей, так как новые каналы для передачи

информации в каждой конкретной нейросети могут располагаться очень индивидуально, то есть существует пункт А, из которого сигнал выходит, и пункт Б, в который он приходит, но как конкретно прошли импульсы - зависит от текущего состояния нейронов в те моменты, когда идет процесс обучения. У одних людей память о конкретных словах будет находиться в одной части теменной коры, у вторых - в иной. Для того, чтобы узнать, какой нейрон связан с неким словом, исследователям приходилось идти экстенсивным путем, то есть садиться рядом с пациентом и читать ему словарь слов в надежде, что нервная клетка отреагирует. Н.П. Бехтерева отмечает, что в ассоциативной коре действительно получилось выявить нервные клетки с вербальными свойствами, например, клетку, которая реагирует на слово "сосна". И не только на слово, но и на картинку с изображением сосны, а также на запах сосновых иголок и даже на словосочетание "новый год". Исследователям несколько раз удалось обнаружить те нейроны, которые занимаются речевым обобщением, например, нейрон, который реагировал на понятие "деревья", то есть на весь класс этих объектов. В эксперименте пациенту зачитывался список слов: береза +, роза -, ель +, сосна +, сирень -, кливна -. Перечислялись только растения, при этом реакция (+) возникала только на деревья, что подтверждает гипотезу о том, что данный нейрон обобщает понятие "деревья". В самом конце списка слов добавлялось псевдослово, которого нет в русском языке, например, "кливна", поэтому реакции на него не было. Далее экспериментатор рассказывал человеку, что кливна - это название тропического дерева, и реакция появлялась. Подобных данных очень мало, потому что попасть в мозг человека во время интенсивной психической деятельности крайне затруднительно. Полученные данные показывают **существование нейронов, которые способны специализироваться на очень тонких психических функциях, в том числе на узнавании слов.**

Похожие работы осуществлялись в лаборатории **С.Н. Раевой**, которая сотрудничала с Институтом нейрохирургии им. Н.Н. Бурденко, в настоящее время эти исследования продолжаются, а публикации руководителя лаборатории **А. Седова** встречают значительный интерес мирового научного сообщества. Исследователи из США во время нейрохирургических операций определили, что нейрон, над которым расположен электрод, реагирует на лицо определенного актера и на все фильмы с его участием. В статье 2017 года описана работа нейрона, который при предъявлении человеку множества иллюстраций, срабатывал только на изображения пейзажей. Таким образом **в ассоциативной теменной коре происходит постепенное формирование "слепок" окружающего мира.** В течение жизни человек узнает новые слова, когда к трем годам накапливается около 2 тыс. слов, то возникает **"информационно-речевая модель окружающего мира"**, то есть к этому возрасту в мозге ребенка уже прописаны все ключевые параметры объектов того мира, который находится вокруг него. Следовательно, у ребенка, который растет в мегаполисе, и у ребенка, который растет в деревне, будут немного разные картины мира, но они будут усложняться и совершенствоваться, становясь более точными. **Информационная вербальная модель**, формирующаяся в ассоциативной теменной коре человека - это важнейший

компонент его личности, который ложится в основу мышления, прогнозирования и творчества. Другим, настолько же значимым компонентом является **врожденная установка центра потребностей**, которая лежит в основе темперамента человека.

В ассоциативной коре находятся десятки тысяч центров, которые соединены друг с другом либо по принципу одновременности, то есть ассоциаций (например, заяц, серый, прыгает, ест морковь, она оранжевая и растет на грядке) и принципа многоуровневого обобщения, что позволяет создавать связи между отдельными речевыми центрами и формирует информационную целостность. К трем годам нервные импульсы приобретают способность распространяться по нейросети, этот процесс лежит в основе мышления человека. С помощью данной модели, более-менее отражающей окружающий мир, человек занимается очень важной деятельностью - **прогнозирует последствия своего поведения, не реализуя его**. С помощью условного рефлекса улитка может заранее спрятаться при приближении хищной рыбы, прогнозирование - более продвинутый вариант, который помогает сделать поведение человека более эффективным, избежать неприятного развития событий и с большей вероятностью достичь успеха. **Стивен Хокинг** для описания этих процессов использовал понятие "**моделезависимый реализм**". Адекватность модели можно проверить на уровне поведения, человек эксплуатирует её в двух основных режимах:

- **интуитивный режим** - ввод исходных данных и получение практически мгновенного ответа (доли секунды), этот режим используется для решения простых задач. Выбор продукта в магазине происходит за доли секунды, психологи утверждают, что длительность при выборе объекта связана с обоснованием первоначального варианта, поэтому своей интуиции вполне можно доверять.
- **проговаривание** - в случае сложной задачи вариантов её решения бывает много. Если выбор лидирующего варианта решения неочевиден, то лучше проследить, какие именно ассоциации используются по ходу ментального процесса, буквально проговаривая каждый поворот сигнала по в процессе движения нервных импульсов. Когда человек думает, то он способен каждый шаг (переход к следующему речевому центру) сбрасывать на речедвигательную кору - зону Брока, которая находится в задней нижней части доли.

Вопрос психолога: "Вы хотите поговорить об этом?" является призывом перейти от быстрого интуитивного режима к более медленному. Когда человек нечто проговаривает или пишет письмо самому себе, то многие проблемы с непростым выбором становятся более очевидными. При этом важно не торопиться, о чем и говорит русская поговорка "Утро вечера мудренее". При наличии сложной задачи стоит перед сном загрузить её в ассоциативную теменную кору и лечь спать, во время парадоксального сна процессы анализа информации продолжают, утром может быть готово решение. **Чем сложнее модель - тем лучше прогноз, количество существующих в модели центров называется информированностью, а адекватность связей - мудростью**. Если нас не устраивают параметры модели и есть

желание их изменить, то существует возможность коррекции, которая чем-то похожа на работу программиста, который вводит в программу дополнительные параметры. Как правило, затормозить некую неверную связь очень сложно, но построить в обход дополнительные связи - более реальный и эффективный способ, которым занимается психотерапия. О быстром и медленном режимах в своих книгах пишет психолог и лауреат Нобелевской премии по экономике **Даниэль Канеман**. В книге "**Думай медленно...решай быстро**" автор выделяет: систему 1 - **автопилот**, которая является скрытой, быстрой и интуитивной, и систему 2 - **пилот**, медленную и трудозатратную, но позволяющую решать новые и сложные задачи. Физиологи отмечают, что психолог Д. Канеман объяснил экономистам, как работает мозг человека, за что они дали ему в 2002 году Нобелевскую премию, после чего на стыке физиологии, психологии и экономики появилась особая наука - **поведенческая экономика**. Она позволяет учитывать особенности мозга и поведения человека при реализации макро и микро экономических прогнозов.

Механизмы работы ассоциативной лобной коры

В ходе принятия решений в префронтальную или ассоциативную кору поступают различные потоки, в том числе: сенсорная информация и результаты мышления, сигналы от центра потребностей и центров памяти. Данные сигналы объединяются, в идеале мозгом должна быть выбрана эффективная поведенческая программа, которая позволит удовлетворить некую потребность. **Потребность** - это избирательная зависимость организма от определенных факторов внешней или внутренней среды.

- **витальные потребности:** пищевые и питьевые, пассивно и активно оборонительные (страх и агрессия), гомеостатические (сон, дыхание), экономия сил (лень) и груминг.
- **социальные потребности:** половое поведение, детско-родительское взаимодействие, сопереживание, иерархия (лидеры и подчиненные), территориальная (собственность) и эмпатия (сострадание и со-радование).
- **потребности саморазвития:** подражание (делай как), "программы свободы", игровая (тренировка навыков), исследовательская, творчество

Первая задача - выбрать доминирующую потребность, которая наиболее актуальна здесь и сейчас, то есть та, которая в наибольшей степени не удовлетворена. В курсе "Мозг и потребности" каждая лекция посвящена конкретной группе программ: пищевое поведение, агрессия или эмпатия. Центры различных потребностей в первую очередь располагаются в стволовых структурах, каждая такая зона способна создавать информационные потоки, которые в основном через миндалину поднимаются в лобную кору. Центр каждой потребности способен сообщить о степени своей неудовлетворенности. Около 20 центров групп потребностей постоянно соревнуются друг с другом для направления поведения человека на свое удовлетворение. Данная конкуренция - важный компонент психической жизни человека, но решение о

доминанте принимает ассоциативная лобная кора. Этим в первую очередь занимается вентромедиальная префронтальная кора, куда приходят сигналы из миндалины, являющейся важнейшим коллектором сигналов от центров различных биологических потребностей. В миндалине находится комплекс разных структур, в числе прочего она выполняет функцию информационной воронки.

В таблице представлен процесс выбора доминирующей потребности в упрощенном виде (три потребности). В ситуации 1 самой актуальной потребностью является пищевая, поэтому лобная кора запустит поведение, направленное на поиск пищи, но взаимодействие миндалины и лобной коры, то есть сканирование списка потребностей идет постоянно, оно многократно повторяется.

Потребность	Степень неудовлетворенности, ситуация 1	Степень неудовлетворенности, ситуация 2
Пищевая	60%	60%
Половая	20%	20%
В безопасности	5%	Змея : 95% - оборонительная доминанта (смена доминанты)

Существует гипотеза, согласно которой опросы миндалины составляют частоту тета-ритма ЭЭГ, то есть обновление информации идет 4 - 8 раз в секунду. В окружающем мире могут происходить быстрые изменения, например, человек может испытывать голод, но в ту же секунду заметить, что по земле в его сторону ползет крупная змея, в этом случае зрительные центры посылают соответствующие сигналы, активируются центры программ безопасности, все это прорывается через миндалину в кору больших полушарий, которая при очередном сканировании замечает, что потребность в безопасности теперь составляет 95%. В этот момент происходит смена доминанты, после чего миндалина должна помочь в выборе решения - убежать или драться. Правильно работающая система позволяет эффективно менять доминанту с ориентацией на изменения в окружающей среде. Если мозг чрезмерно "зависает" на какой-то программе, то подобное явление называется акцентуация, если это происходит в более тяжелой форме - маниакальное расстройство личности, которое является отдельной проблемой, решаемой применением нейролептиков. Вышеописанная ситуация - это первый этап **выбора поведенческой программы**:

1. Из всего многообразия программ ассоциативной лобной корой выбираются те, которые связаны с **удовлетворением доминирующей потребности**. Например, съесть чипсы или яблоко? - подобного рода выбор начинается с того, что человек решает, какой поток положительных эмоций получить. Удовлетворение биологических потребностей связано с положительными эмоциями, которые, поднимаясь в кору больших полушарий, делают более прочными те или иные биологические программы, то есть процессы ассоциативного обучения. В случае неудовлетворения потребностей возникают отрицательные эмоции, то есть угасательное или дифференцировочное торможение.

2. **Этап учета сигналов внешней среды** - на основе информации от сенсорных центров и ассоциативной теменной коры оценивается соответствие программ текущим стимулам.
3. **Учет предыдущего опыта реализации программы** (ее вес) - общее число и доля успешных реализаций.

В таблице представлены три конкурирующие программы пищевого поведения, которые были сформированы как некие комплексы условных рефлексов в ходе индивидуального опыта. Каждая программа запускалась при наличии неких условий - условных стимулов, ранее не значимых сенсорных сигналов (эксперименты И.П. Павлова), которые в условиях адаптации к окружающей среде стали значимыми. В тот момент, когда решение заниматься пищевым поведением уже принято, человек начинает смотреть, слушать и осязать, то есть набирать сенсорные сигналы, которые идут через ассоциативную теменную кору.

	Варианты реализации		Условия	Вес программы
программа 1	купить еду в буфете	стимул 1	есть деньги	90%
		стимул 2	недалеко находится буфет	
программа 2	попросить бутерброд у товарища	стимул 3	у товарища есть бутерброд	50%
		стимул 4	он доброжелателен	
программа 3	отнять бутерброд у товарища	стимул 5	у товарища есть бутерброд	25% × 2 бала = 50
		стимул 6	он не хочет делиться	
		стимул 7	бутерброд с рыбой	

В процессе реализации каждая программа набирает баллы соответствия условиям окружающей среды. Пусть в данный момент на организм действуют стимулы 1, 3, 5 и 7, а стимулы 2, 4 и 6 - отсутствуют. Это означает, что на втором этапе выбора очевидного лидера нет, то есть каждая программа набрала некоторое количество баллов, но идеального соответствия не выявлено. Условно немного вперед выходит программа 3, так как имеет два стимула, но все будет решаться на третьем этапе, на котором учитывается предыдущий опыт реализации программы - её рейтинг, который зависит от двух факторов: общее число и доля успешных реализаций. Речь идет о механизмах положительного и отрицательного обучения, чем больше раз происходит повтор программы, тем значимее и стабильнее синаптические модификации, а сигнал увереннее попадает из пункта А в пункт Б. Доля успешных реализаций – это соотношение положительных и отрицательных эмоций, которые возникали в процессе предыдущего осуществления программы. Каждый раз, когда не получалось её выполнить, негативная эмоция немного "засыпала" колею, то есть условное торможение делает вероятность дальнейшего запуска программы меньше.

- пусть **программа 1** - "старая добрая" программа, которая много раз реализовывалась и практически всегда приводит к успеху, коэффициент её надежности - 90%;
- пусть **программа 2** - не очень надежная, так как примерно в половине случаев приводит к неудаче, её вес - 50%;
- пусть **программа 3** - недавно сформированная программа, её синаптические модификации не очень велики, поэтому надежность - 25%.

Таким образом, несмотря на два балла, набранные на втором этапе третьей программой, побеждает программа 1. Именно так в упрощенном виде выглядит алгоритм принятия решений ассоциативной лобной корой. Данный пример показывает, что присутствует **проблема стереотипизации поведения**, которая при прочих равных (и даже без них) склонна выбирать привычные пути. По этому поводу существует масса поговорок, например, "от добра добра не ищут", "самая короткая дорога - это знакомая дорога". Действительно, подобного рода подход позволяет экономить силы и повышает вероятность успеха, но он же закрывает путь к новым решениям. Здесь уже необходим сознательный волевой контроль, так как мозг человека способен на сознательном уровне контролировать деятельность ассоциативной коры и выбрать иной вариант реализации программы. Можно представить ситуацию, когда человек закончил некий проект и ищет новое место работы:

- **вариант 1** - надежная фирма с отличным коллективом, но с не очень большой зарплатой;
- **вариант 2** - интересные рабочие задачи, хороший коллектив, но руководитель слишком напорист;
- **вариант 3** - открыть собственное дело, что предполагает усиленную мобилизацию.

Возможно, стоит выбрать самый надежный путь, но волевым усилием можно выбрать новую дорогу и попробовать новые возможности и степени свободы. В этом месте сознательный контроль поведения очень ярко себя проявляет. В случае повреждения ассоциативной лобной коры качество выбора существенно падает, а серьезные повреждения могут приводить даже к невозможности его осуществить. В свое время была изобретена операция, которую назвали "**лоботомия**", она позволяла вообще лишать воли и инициативы психиатрических больных (например, больных с маниями). Это довольно жуткая процедура, в ходе которой глазное яблоко человека отодвигается вниз и без трепанации черепа в верхнюю глазничную щель вставляется тонкий металлический предмет, далее производятся веерообразные движения, которые подрезают белое вещество под ассоциативной лобной корой. Эту операцию придумал американский нейрохирург **Эгаш Мониш**, в 40-е годы XX века в США работали передвижные бригады нейрохирургов, которые переезжали из одной психиатрической клиники в другую, в итоге ими было сделано десятки лоботомий. В Европе эта технология не успела прижиться, в России её не было вообще. Через несколько лет

после начала эксплуатации лоботомии появились нейрорептики и необходимость в этой операции отпала, поскольку стало возможно проводить фармакологический поведенческий контроль, но Э. Мониш в 1949 году успел получить за свою работу Нобелевскую премию.

Механизмы работы поясной извилины

Название поясной извилины происходит вследствие того, что она опоясывает медиальную поверхность коры. Эта структура очень эффективно помогает ассоциативной лобной коре, которая выбирает поведенческую программу и отправляет её на двигательную кору, запускающую поведенческие реакции, которые далее оцениваются с помощью сенсорных систем. Если результат достигнут, то возникают положительные или отрицательные эмоции, но проблема заключается в том, что запускаемые программы длинные, что очень характерно для мозга и психики человека. Они приводят к результату не здесь и сейчас, а через неделю, месяц, год и даже годы. Удержаться в рамках реализации подобной программы очень непросто, поясная извилина способна оценивать успешность очередного этапа поведенческой программы. Если реализуется длинная программа, то не обязательно ждать до конца, чтобы понять - достигается ли желаемый результат. Очень важно в длительной программе выделить этапы и оценить их успешность, а также по итогам успешных этапов по возможности генерировать положительные эмоции. Тогда вероятность конечного успеха становится больше, так как для **развитых нервных систем очень характерно получать положительные эмоции в результате оценки вероятности конечного успеха**, о чем писал и **П.В. Симонов** в работе "**Информационная теория эмоций**". Поясная извилина - это важнейший субстрат для реализации данных алгоритмов.

На каждом очередном этапе сложной поведенческой программы поясная извилина сравнивает: **реальные результаты поведения** - информацию от сенсорных систем и **ожидаемые результаты** - память о предыдущих успешных реализациях поведения, сформированную либо на основе собственного опыта человека, либо на основе полученной информации, которую вносят в его мозг зеркальные нейроны.

- поясная извилина вместе с гиппокампом эффективно работает в системах памяти, получая из её центров информацию о том, как должны развиваться события. Если всё идет по плану, то она сравнивает с полученными результатами, а **в случае совпадения получает положительные эмоции**. Результаты сравнения передаются в ассоциативную лобную кору и используются для коррекции выполняемых поведенческих программ.
- **при несовпадении реальных и ожидаемых результатов** поясная извилина передает информацию на миндалину и задний гипоталамус, **возникает негативное эмоциональное состояние**. В лобную кору идет информация о наличии проблемы, далее задача ассоциативной лобной коры - принимать решение о коррекции программы или её смене.

Каким образом лобная ассоциативная кора "прислушивается" к поясной извилине - отдельное очень важное свойство личности человека, которое во многом влияет на то, что И.П. Павлов назвал "**подвижность нервной системы**". Если она не очень прислушивается, то говорят о малоподвижной нервной системе, если это сопровождается низкой интенсивностью эмоций, которые запускает поясная извилина, то и флегматичной нервной системе. В этом случае человека характеризуют как упрямого, упертого. Противоположная проблема возникает, когда человек слишком прислушивается к поясной извилине и готов изменить программу при малейших намеках на неудачу, психологи называют это недостатком целеполагания. Таким образом, очень многое зависит и от свойств поясной извилины, и от того, как она взаимодействует с ассоциативной лобной корой. Если в ней происходит инсульт или иные повреждения, то серьезно снижаются генерируемые ею эмоции, а темперамент человека становится более флегматичным.

Волевой контроль

Важно подчеркнуть идею волевого, сознательного контроля поведения человека при принятии того или иного решения. Нервная система человека способна контролировать конечный запуск поведенческой программы ассоциативной лобной корой. Вероятно, контроль происходит на уровне её взаимодействия с ассоциативной теменной корой, которая при не очень быстром запуске программы успевает наложить её на информационную модель мира, ещё раз просчитать вероятности и в сложных случаях выдать корректирующий сигнал. Здесь работает ещё один важный фактор - информационная речевая модель мира, формирующаяся в течение всей жизни человека в ассоциативной теменной коре, содержит не только информацию о событиях в окружающей среде. В ней присутствуют и модели других людей, и модель самого человека, то есть он создает внутри себя представление о своем характере и системе ценностей. Если предложенная ассоциативной корой программа не сходится с представлениями человека о самом себе, то может возникнуть сигнал об её отмене. Таким образом, существует потрясающая способность высших центров человека за счет ассоциативной лобной и теменной коры сказать программе, которая набрала максимальный рейтинг - "нет" и добавить баллы ко второй или третьей программе. Данные процессы относятся к высшим психическим сферам деятельности человека, их сложно изучать физиологическими методами, потому что они очень быстрые. Даже современные томографы формируют картину активности больших полушарий за несколько секунд, но вышеописанные процессы быстрее их на порядок. В тот момент, когда появятся более быстрые приборы, появится и вероятность увидеть их в реальном времени.

Когда И.П. Павлов писал о сознании, то говорил именно о смене активации в разных зонах коры больших полушарий. **Сознание человека можно сравнить с прожектором**, который освещает ту или область мозга и вливает дополнительную энергию в те или иные процессы в зрительной, ассоциативной теменной или двигательной коре, делая их более интенсивными и качественными. И.П. Павлов: "Если

бы можно было видеть сквозь черепную коробку и если бы место с оптимальной возбудимостью светилось, то мы увидели бы на думающем сознательном человеке, как по его большим полушариям передвигается постоянно изменяющееся в форме и величине причудливо меняющихся очертаний светлое пятно". Концепция светлого пятна прожектора сознания до настоящего момента остается самым понятным объяснением волевого контроля человека. Можно говорить о том, что у человека есть центр мышления, центры принятия решений и памяти, но центра сознания при таком понимании нет, так как это быстро текущий фокус активации. Если рассматривать некий объект, то сознание находится в зрительных центрах, если увлечься произвольным движением, то оно будет находиться в двигательных центрах, если осмысленно прогнозировать, то сознание переместится в ассоциативную теменную кору. При быстрой реакции на события, которые происходят стремительно, сознание можно обнаружить в ассоциативной лобной коре. Порой удается ослабить фокус тотальной активности сознания, это называется медитативное состояние, которого можно достичь, например, за счет дыхательной гимнастики. В этом случае происходит снижение активации нейросетей коры, прекращаются непрерывные ментальные процессы, что позволяет мозгу убрать лишний уровень шума и расслабиться, а далее с большей степенью готовности вернуться к решению более специфических задач. Снятие избыточного шума играет важную роль для повышения эффективности решения мозгом задач. Как правило, более эффективным является не тот мозг, где нейроны выдают больше импульсов, а наоборот - мозг, в котором импульсацией активно занимается меньшее количество нейронов, но зато тех, которые вовлечены в конкретную задачу, а остальные нейроны при этом им не мешают.

Прокрастинация возникает в том случае, когда перед человеком появляется долговременная и сложная задача (написание научной статьи) с ограничением времени её решения. И вместо того, чтобы приступить к её выполнению, требующему больших затрат ресурсов и времени, человек занимается незначительными делами (уборка в квартире), получая краткосрочную выгоду. Прокрастинация "съедает" время и в итоге может ухудшить качество конечного продукта, но это не всегда верно, так как многие люди за счет неё наращивают уровень стресса, в их мозге появляется избыток норадрелина, с помощью которого за короткое время можно успеть выполнить задачу не хуже, чем за полное время. Это явление называется "**активная прокрастинация**", если она не приводит к ухудшению качества конечного продукта, то с осторожностью её можно использовать, но в любом случае это - дополнительный стресс.

Ключевые пункты, полезные для человека в обыденной жизни:

- важно не быть слишком упрямым (иллюзия полного знания, "туннельное зрение", при котором игнорируются важные детали), потому что порой лобная кора плохо "прислушивается" к поясной извилине, но эти сигналы очень полезно оценивать, так как с помощью дополнительной коррекции можно повысить вероятность успешного достижения конечной цели. Поэтому

необходимо быть внимательными к тем эмоциям, которые генерирует поясная извилина.

- важно следить за эффектами стереотипизации поведения и накоплением негативных программ, не лишая себя степеней свободы и возможностей.
- важно не реагировать на то, что маркетологи называют "закрывающиеся двери", то есть желание принять решение немедленно. В сложных ситуациях необходимо подумать, то есть дать время информационной модели мира завершить все операции.
- важно быть внимательным к тому, что предлагают зеркальные нейроны, потому что о результатах некоего поведения человек узнает не на собственном опыте, а в результате информации, полученной от других людей, которым подражает в своем поведении, что может привести к избыточному конформизму.
- важно в период интенсивной деятельности контролировать степень утомления и вовремя переключаться с одного вида деятельности на другой, а также не забывать про здоровый, своевременный и достаточно длинный сон.
- важно использовать способы контроля стресса: медитацию или дыхательную гимнастику, так как дыхание является витальной функцией, при концентрации на которой можно нивелировать проявления стресса; при реализации сложной деятельности с программой, рассчитанной на долгое время, важно не забывать про положительные эмоции, источниками которых являются новизна, движение, общение с друзьями и близкими. Соблюдение баланса положительных и отрицательных эмоций способно помочь решить самые сложные задачи с большей эффективностью и вероятностью.

Лекция 9. Восприятие искусства

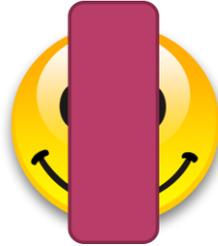
Нейродетерминанты эстетики

Две последние лекции курса "Мозг: как он устроен и работает" будут посвящены интегративным явлениям, при которых для решения сложных задач объединяются ранее рассмотренные механизмы структур мозга. Мы познакомимся с психическими событиями, которые мозг использует для функционирования в сложной системе внешнего мира. Восприятие искусства является одной из самых сложных и интересных проблем, так как само искусство - это очень большая сфера человеческой цивилизации и культуры. **Нейроэстетика** - это сфера науки, которая развивается последние 20 лет, она стала доступной после появления функциональной магнитно-резонансной томографии (ФМРТ). Томографы позволяют заглядывать вглубь мозга человека и описывать не только процессы, идущие в коре больших полушарий, но и глубинные события, которые происходят в гипоталамусе и базальных ганглиях. Восприятие искусства во многом эмоционально, центры эмоций находятся в подкорке и стволовых структурах мозга человека. Мы будем говорить о способности искусства вызывать у нервной системы человека положительные эмоции - эстетические переживания. Даже если при взаимодействии с шедевром возникают негативные эмоции (трагедии Шекспира), то в конце должен наступить катарсис, то есть выход из сферы негативных эмоций с сферу позитивных, когда произведение искусства показывает человеку путь вверх, путь к тому, чтобы изменить если не весь мир, то хотя бы самих себя.

Искусство - это результат достижения высокой степени совершенства в какой-либо области, связанной с изображением (зрительная сфера), звуком (слуховая сфера), танцем (двигательная сфера), речью (область вербальной функции и формирования "информационно-речевой модели внешнего мира"). Результат искусства должен быть доступен для многих людей одновременно, поэтому блюдо, созданное гениальным поваром, или духи, изобретенные талантливым парфюмером, к данной сфере не относятся. Не только философы и психологи, но и физиологи давно размышляют над природой искусства и над тем механизмами, которые влияют на восприятие искусства человеком. Серьезные работы о принципах нейроэстетики появились в начале XX века, к числу их авторов относятся **Семир Зеки** (2002) и **В. Рамачандран**, американский нейрофизиолог, автор нескольких книг, которые он написал и как врач-невролог (очерки о состоянии пациентов и их истории), и как мыслитель-нейрофизиолог (рассуждения о глобальных принципах работы мозга, включая работу зеркальных нейронов). Одна из самых известных книг ученого называется "**Мозг рассказывает**", в ней несколько глав посвящены восприятию искусства. Основываясь на работах С. Зеки и анализу взаимодействия человека и искусства, В. Рамачандран предлагает **законы нейроэстетики**. Ученый в значительной степени опирается на функционирование именно зрительной системы, которая способна из отдельных элементов восстановить целостный образ:

Законы нейроэстетики

- **Группировка** - если некое изображение продемонстрировать человеку не целиком, то зачастую видимых элементов будет достаточно, чтобы зрительная система человека восстановила полный образ (рис. 9.1.). В тот момент, когда из частей собирается единое, человек испытывает положительные эмоции - это один из элементов, связанных с эстетическим воздействием произведения искусства.



- *Рис. 9.1. Иллюстрация способности зрительной системы человека к восстановлению целостного образа*
- **"Я узнал!"** - человек узнает в изображении объект окружающего мира. Если он для него значим и затрагивает эмоционально, то подобные ощущения формируют положительный эмоциональный поток.
- **Контраст** - важен для того, чтобы хорошо детектировать (изображение, ноты внутри музыкального произведения).
- **Изоляция** - важно, чтобы объект отличался от фона, в котором не должно присутствовать лишних факторов, зашумляющих его. На работе принципов контраста и изоляции основано графическое искусство, когда на белом листе бумаги появляется линия, которой достаточно, чтобы передать основные свойства предмета, человека, его движений, выражений лица и т.д.
- **Симметрия** – является основой красоты, формирует эстетическое восприятие объекта, в значительной степени лица человека.
- **Порядок** - присутствие зрительной или звуковой ритмичности.
- **Максимальное смещение** - преувеличение, когда некие признаки объекта подчеркиваются, что делает его восприятие более легким. Когда признак выделяется из фона - нервная система человека испытывает положительные эмоции. В качестве примера преувеличения В. Рамачандран приводит историю о статуе божественной танцовщицы: когда англичане колонизировали Индию, то обнаружили там статуи апсары и спросили у индусов, зачем скульпторы делают им такую тонкую талию и сверхразвитые молочные железы, которых не бывает у реальных женщин. И получили ответ индусов: да, не бывает, но ведь красиво. На подобной гиперболе основаны многие черты произведений искусства, в том числе шаржи и сатира.
- **Метафора** - внутри некоего события в рамках произведения искусства сходятся разные элементы, черты, свойства, например, написанное "дрожащими" буквами слово страх.

При анализе законов нейроэстетики с точки зрения современной физиологии можно выделить 4 слоя восприятия произведений поэтов, композиторов и художников:

1. **любопытство, новизна** - произведение искусства должно быть новым и вызвать у человека положительные эмоции за счет удивления и открытия новых областей;
2. **проявление принципов работы сенсорных систем** - необходимо для эффективного воздействия произведения искусства на человека, в первую очередь речь идет про основные сенсорные системы - зрение и слух;
3. **врожденно значимые для нервной системы человека сигналы** - находятся внутри произведения искусства и "дотягиваются" до биологических потребностей человека, при этом фатально вызывают как позитивные, так и негативные эмоции.
4. **работа зеркальных нейронов** - активируется при взаимодействии с произведением искусства.

Слои восприятия накладываются на законы В. Рамачандрана и образуют систему, используя которую можно рассматривать различные произведения искусства в рамках зрительной, слуховой, вербальной или двигательной деятельности человека. В случае со смайликом (рис. 9.1.) у человека возникает любопытство (1), так как он представляет из себя схему лица, которое очень значимо для зрительной системы мозга (2), ориентированной на поиск в окружающем мире человекообразных объектов. Смайлики так интересны и получили в последние десятилетия такое широкое распространение, так как являются выражением лица человека, характерным для биологического вида и влияющим на многие центры биологических потребностей (3), особенно социальных, связанных с половым, родительским или иерархическим поведением. Улыбка смайлика подключает зеркальные нейроны и способна вызвать отклик в нервной системе человека (4). Пример со смайликом не учитывает сферу обучения и настройки на умение воспринимать произведение искусства.

Биологические потребности

В мозге человека существует значительное количество (20 - 30) нервных центров, которые настроены на врожденно заданные программы (биологические потребности). Человек стремится удовлетворять данные программы, так как эволюционно и генетически на них настроен. Когда это удастся, то люди испытывают положительные эмоции, если не удастся - отрицательные, данное событие является важным компонентом психической жизни человека. В курсе "Мозг и потребности" опора делается на классификацию биологических потребностей, которая была разработана академиком **Павлом Васильевичем Симоновым**:

- **Витальные потребности** - от слова "vita", то есть жизненно необходимые, которые человек обязан удовлетворять, иначе он может погибнуть:
 - пищевые и питьевые

- безопасность (страх и агрессия)
- гомеостатические (сон, дыхание, терморегуляция)
- экономия сил (лень)
- груминг (уход за телом)

Биологические потребности отражаются и в произведениях искусства, и в восприятии его человеком следующим образом: когда человек видит, как кто-то удовлетворяет некую потребность, или наоборот - после действия потребность остается неудовлетворенной, он благодаря зеркальным нейронам переносит это событие на себя и соучаствует в процессе, получая эмоции. Например, на картине **Диего Веласкеса "Завтрак"** изображены люди в процессе трапезы - зритель вместе с ними испытывает положительные эмоции, на картине **Эдварда Мунка "Крик"** человек демонстрирует негативные эмоции, потому что его безопасность по непонятной зрителю причине находится под угрозой - данные эмоции транслируются из произведения Мунка в нервную систему зрителя. Источником разных эмоций может послужить картина, словесное описание (стихи, проза), танец, театр и другие результаты творческой деятельности человека. Создатель произведения искусства по сути очень часто базирует свою работу на описании процесса удовлетворения той или иной потребности. Скорее всего, автор делает это неосознанно, но бывают и противоположные ситуации, например, **Эдгар Дега** изображал женщин в моменты ухода за телом (груминг), его пастели являются шедеврами импрессионизма, привлекают внимание и вызывают эстетические переживания.

➤ **Потребности саморазвития** - программы, направленные в будущее:

- **программы подражания** - работа зеркальных нейронов;
- **исследовательские программы** - настолько важны для восприятия искусства, что будут рассмотрены как особый случай;
- **программы свободы** - направлены в будущее, благодаря заданным алгоритмам мозг человека рассчитывает, что ограничения в свободе передвижения несут негативную окраску, соответственно, выход на свободу - это существенный позитивный порыв. Важность этих программ отмечал И.П. Павлов, основываясь на результатах своих экспериментов, ученый говорил о существовании таких нервных систем, которые при ограничении свободы входят в состояние постоянного стресса, что провоцирует у них либо агрессию, либо отказ от деятельности. То есть многое определяется определенной настройкой, темпераментом конкретного участника тех или иных событий.
- **программы игры и движения** - когда ребенок двигается, то он тренируется реализовывать те или иные поведенческие навыки. Когда художник рисует движение, это вызывает у зрителя позитивные эмоции, привлекая его внимание и вызывая эстетические переживания.

У каждого конкретного человека присутствуют все биологически программы, но они установлены с разной степенью яркости. Когда зритель взаимодействует с

произведением искусства, в котором акцент сделан на ту или иную программу, то он может явно отзываться в том случае, когда данная программа актуальна и для него, например, реагировать на "Крик" Э. Мунка, когда находится в состоянии угрозы безопасности.

- **Социальные потребности** - программы, направленные на внутривидовое взаимодействие, самые часто используемые потребности, лежащие в основе произведений искусства.
- **половое поведение** - доминирующая программа, отражающие любовь и привязанность эмоции преобладают в произведениях искусства. Любовный треугольник, история пары (Адам и Ева, Ромео и Джульетта) или более сложные сюжеты можно обнаружить во многих работах мастеров (стихах, пьесах, картинах, вербальных произведениях, танцах), а также в философии и религии.
- **детско-родительское взаимодействие** - женщина, которая кормит ребенка или держит его на руках (Мадонна с младенцем), отражена на самых разных уровнях во всех цивилизациях, являясь важнейшим символом, который мгновенно дотягивается до центров биологических потребностей человека. Центры родительского поведения располагаются в переднем гипоталамусе.
- **иерархическое поведение** - стремление к лидерству или найти вождя/учителя, которое можно обнаружить в картинах времен правления И.В. Сталина. Важно отметить, что восприятие произведений искусства со временем может меняться.
- **территориальное поведение** - у животных наблюдается стремление занять и удерживать территорию, у человека это может вылиться в проявления патриотизма, на подобных ситуациях базируются войны. В истории живописи очень велико количество картин с изображением батальных сцен. Когда зритель наблюдает некоего великого исторического деятеля, побивающего толпы врагов, то включаются и иерархические, и территориальные программы, особенно если победитель относится к своему социуму, так как гордость за свою нацию и страну вызывает многие переживания.

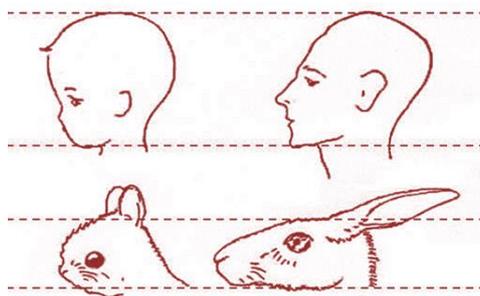


Рис. 9.2. Отличие облика детёныша и взрослого представителя вида

Если художник изображает на картине характерные признаки детёныша: большая голова, большие глаза, округлость и "пушистость", то он формирует потоки эстетического восприятия положительных эмоций, которые и требуются от

произведения искусства. У человека оба пола проявляют заботу о детеныше, за этим стоят такие гормоны, как пролактин и окситоцин. Влияние на человека оказывают не только произведения искусства, но и граничные явления, например, персонажи мультипликационных фильмов (Чебурашка) или реклама, которая активно использует готовность человека откликнуться на эмоцию. Воздействие рекламы может быть настолько сильным, что законодательно было запрещено использовать детей в рекламе товаров, которые не имеют к ним отношения. Маркетологи определили, что если на стене магазина повесить изображение улыбающегося младенца, то продажи существенно вырастут, даже если магазин специализируется на автомобильных покрышках.

В произведениях искусства отражаются врожденные признаки потенциального полового партнера:

- **базовый набор первичных** (прикрываются одеждой) и **вторичных половых признаков** (наоборот - подчеркиваются модой, макияжем: фигура, грудь, борода, тембр голоса и др.);
- **здоровая внешность, чистая кожа** - здесь очень явно проявляется принцип симметрии, потому что симметричное лицо воспринимается как красивое, что на биологическом уровне обозначает хорошие гены, которые перейдут к потомству. Глубинный биологический смысл любви и привязанности - оставить потомство, создать следующее поколение, к которому перейдут молекулы ДНК. Чистая кожа - признак хорошо работающей иммунной системы.
- **статус в племени и обществе;**
- **молодость;**
- **особенности внешности и характера** - при этом не работает поговорка о том, что противоположности сходятся, так как в качестве полового партнера люди чаще выбирают человека, похожего по уровню образования, мировосприятия и внешности. Чему способствует импринтинг, то есть настройка на потенциального партнера, которая проходит во время полового созревания.

Принципы работы сенсорных систем

От анализа влияния произведений искусства на мозг человека, то есть с уровня врожденно значимых сигналов, доходящих до уровня потребностей, перейдем на уровень работы сенсорных систем человека и рассмотрим, как логика их работы позволяет зрителю воспринимать работы творцов, а также то, как мастер адаптирует к ней своё творение. Произведение искусства должно быть ориентировано на сенсорную систему или на несколько систем и учитывать принципы функционирования зрительного или слухового анализатора.

Слуховая система

Главной сенсорной системой человека является зрительная, глаз настолько важен, что зачастую сам является частью произведения искусства (как часть тела

человека). Очень важны движения и выражение глаз другого человека. В процессе анализа особенностей функционирования зрительной системы при считывании произведений искусства выделяют следующие особенности:

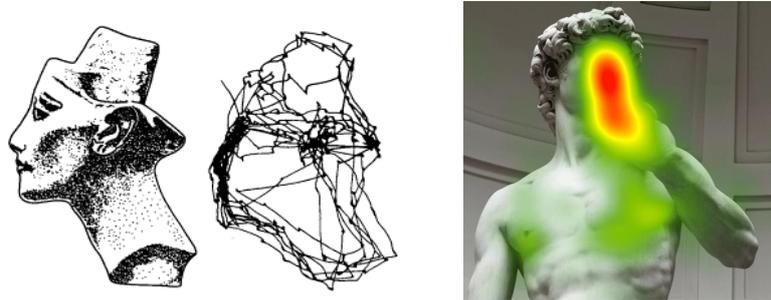


Рис. 9.3. Слева: траектория движения глаз (центра сетчатки) при считывании объекта; справа: технология считывания движения глаз eye tracking

- глаз закреплен в глазнице с помощью 6 мышц, сокращения которых формируют траекторию считывания информации;
- два основных типа движений глаз человека - слежения и саккады, поскольку глаз не движется построчно как сканер, то взгляд идет по значимым элементам живописного произведения (рис.9.3., слева), центр сетчатки позволяет воспринимать наиболее детальную картину;
- работа закона контрастности В. Рамачандрана - так как глаз в основном движется по границе, то очень важным является место, где начинается и заканчивается изображение, поэтому на людей мощное действие оказывают графика, барельефы или отдельные ноты, которые в чистом виде дают некий частотный диапазон, вырывающийся из общего звукового фона. Внимание привлекают и те элементы изображения, которые относятся к лицу человека и специфичны для него (губы, нос, уши) - это врожденный посыл. В настоящее время для фиксации движения глаз используются устройства айтрекеры (eyetracker), которые позволяют осуществлять анализ в виде тепловых карт (рис. 9.3., справа). При этом человек несколько минут произвольно рассматривает объект в поле зрения, а прибор определяет, в каких зонах взгляд человека задерживается надолго (смещение в область красного спектра), на зеленых и желтых зонах длительность меньше. Главное внимание привлекает лицо человека, так как оно имеет колоссальную значимость. При помощи данной технологии появляется возможность отследить и последовательность передвижения взгляда. Целесообразно использовать данный метод для определения, что именно привлекает зрителя в **"Моне Лизе"** Леонардо да Винчи или в **"Opus 18"** В. Кандинского. То, что в произведениях искусства находится в более скрытой форме, в рекламе проявляется в более манифестированной. Прикладным использованием eye tracking являются маркетинговые исследования, которые с помощью данной технологии

показывают, какие товары привлекают внимание покупателя на полках магазина (какие цветочные пятна, на какой высоте, и т.д.).

Изображение проходит через роговицу и хрусталик, далее она попадает на сетчатку глаза человека, в которой находятся фоторецепторы - специальные клетки, воспринимающие свет:

- 1 тип палочек - **черно-белое восприятие изображения;**
- 3 типа колбочек - **три главных спектральных диапазона:** синий, красный и зеленый; дневное цветовое зрение.

Данное явление имеет эволюционную основу, с точки зрения восприятия произведений искусства важным является, что зрительная система человека на уровне сетчатки работает всего с 4 информационными потоками разной яркости. Для целостного восприятия цвета происходит сборка этой информации, то есть **цвет по сути является информационной иллюзией**, способом сказать сознанию, что некий объект отражает определенное количество синих, красных и зеленых лучей, или пропускает их, если он прозрачный. О том, что человек воспринимает только три чистых цвета, стали догадываться ещё в конце XVIII века, когда английский физик **Томас Юнг** соединил три разноцветных и прозрачных кусочка стекла, а на их перекрестье появился белый цвет. Это явление имеет выражение в рамках медицинской сферы, если у человека сломан один из вариантов колбочек, то это приводит к дальтонизму, если в пище не хватает витамина А, то страдают все типы фоторецепторов. Осознание самого факта о том, что сетчатка человека воспринимает чистые цвета важно с точки зрения истории живописи, именно оно во многом способствовало созданию идеологии и техник импрессионизма. Сначала работы Т. Юнга, а потом и **Германа Гельмгольца** привели к появлению книг, где акцент делался на этот вариант восприятия. Они попали в руки молодых французских художников, которые во второй половине XIX века искали способ рисовать по-новому, так уже активно применялась техника фотографии и стало понятно, что просто копировать окружающий мир у фотографов получается гораздо эффективнее. Художники искали новые способы выражения эмоций и впечатлений, например, в технике импрессионизма практикуется способ создания картины при помощи отдельных мазков, при этом краски на палитре не смешиваются. Один из вопиюще ярких технологических вариантов данного вида изобразительного искусства - это пуантель, при котором один мазок не накладывался на другой, а наносится на холст на одинаковом расстоянии, то есть картина создается попиксельно. Одним из шедевров импрессионизма является картина **Жоржа Сера "Воскресенье после полудня на острове Гранд-Жатт"**, это живописное полотно имеет размер 2 на 3 метра и несколько миллионов мазков-пикселей двадцати цветов, которые были созданы художником при помощи тончайших беличьих кисточек. В восприятии подобных произведений работает способность человека собирать целостное изображение из элементов, при этом важно, с какой точки он рассматривает произведение искусства. Стоит стоящему перед картиной художника-импрессиониста зрителю отклониться в сторону и

изображение собирается по-другому, картина меняется. Человеку может показаться, что изображенные на деревьях листья шевелятся, а волны бегут по поверхности воды.

После прохода через уровень сетчатки и поточечного описания картины синими, красными, зелеными и серыми точками в зрительной системе начинают опознаваться сенсорные образы, то есть из отдельных точек собираются целостные объекты, опознавание которых идет в затылочной зоне коры больших полушарий - первичной зрительной коре. В результате анализа нейрофизиологических процессов было обнаружено, что нейроны ориентационной чувствительности опознают отрезки прямых, расположенных под разными углами к горизонту, поэтому мозг человека "любит" прямые линии и склонен искать их в окружающей среде. Техника и подход кубизма явно основывается на данном элементе работы мозга и зрительной системы человека. В качестве примера можно привести картину **Жоржа Брака "Кувшин и скрипка"** или **"Портрет женщины" Пабло Пикассо**.

После опознания линий ("я узнал" - один из законов нейроэстетики и источник положительных эмоций) начинают собираться более сложные фигуры. Существенное значение имеет распознавание лиц, так как человек ориентирован на социальное взаимодействие. Видоспецифичные сигналы, связанные со схемой лица и его основными эмоциональными выражениями, детектируются особыми совокупностями нейронов, которые можно обнаружить в зрительной коре обезьяны. На рис. 9.4. показана активность нейрона в зрительной коре макаки, который реагирует на профиль другой особи. Более того, были обнаружены нейроны, которые специфично настроены на конкретную мордочку обезьяны или знакомого ей человека. Нейронная активность клеток анализируется и при проведении хирургических операций на мозге человека. В результате подобных работ были определены нейроны, которые реагировали на лицо конкретного киноактера.

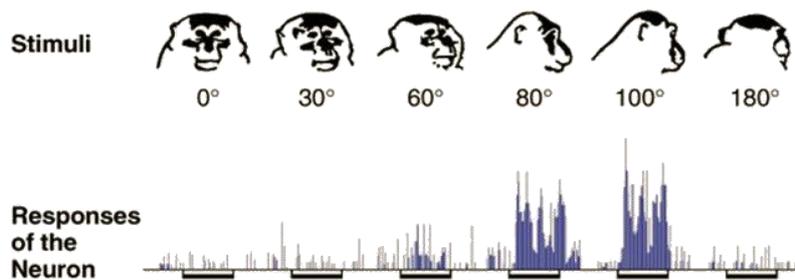


Рис. 9.4. Активность нейрона в зрительной коре макаки, реагирующего на профиль другой особи

Разные этапы работы зрительной системы по выделению сенсорных образов используются при создании произведений искусства, в некоторых случаях художник делает это неосознанно, а в каких-то это буквально художественный манифест - создание изображения чистыми красками, прямыми линиями или только пятнами очень ярких цветов. Используются и эффекты контрастности и изоляции, когда из сложного

сенсорного потока выдергиваются определенные стимулы, которые сенсорная система легко детектирует, отчего человек испытывает положительные эмоции.

Слуховая система

Для дальнейшего анализа звука и построения слухового образа информация о тонах передается в слуховые центры мозга. Таким же образом, как зрительная система сначала поточечно считывает сигналы, из которых собираются линии и геометрические фигуры, схема лица и т.д., слуховая система сначала производит частотно-амплитудный анализ, а далее из отдельных тонов складываются целостные слуховые образы. Это происходит в височной доле, где находится область вторичной и третичной слуховой коры.

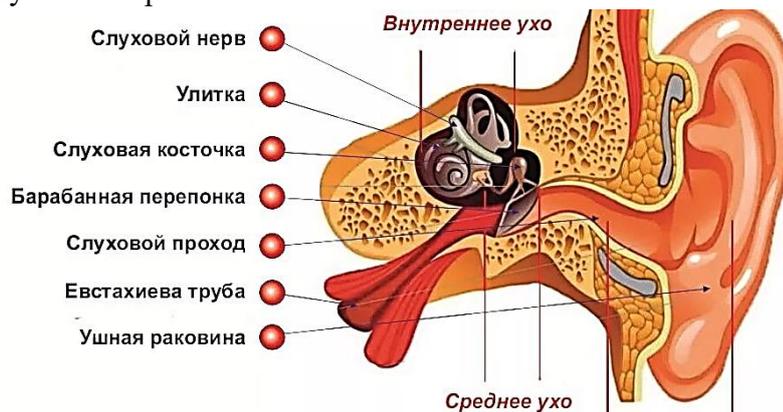


Рис. 9.5. Слуховая система человека

- **Наружное ухо:** "рупор" для сбора колебаний воздуха;
- **Среднее ухо:** энергия колебаний воздуха улавливается барабанной перепонкой и передается слуховым косточкам на стенку улитки;
- **Внутреннее ухо:** спираль улитки имеет два с половиной оборота и содержит слуховые рецепторы - "волосковые клетки", реагирующие на колебания воздуха. Разные части улитки реагируют на звуки разного тона: в том месте, где на её стенки воздействуют слуховые косточки, расположены нейроны, реагирующие на высокие частоты (10 - 20 кГц); рецепторы, которые реагируют на низкие частоты, располагаются ближе к вершине спирали улитки (20 - 30 Гц).

Из суммы тонов что-то опознается врожденно, например, отдельные тона или невербальная коммуникация (плач, смех), а что-то - как результат обучения (настройка на звучание слов и мелодий). В зрительной системе на прямые линии или схему лица система реагирует врожденно, а параллелограмм необходимо изучить. Если врожденно заданный звук вставлен в произведение искусства (кинофильм, пьесу) или во время музыкального произведения поток звуков создает нечто похожее на плач или смех, то это дотягивается до центров эмоций человека. При создании музыкального произведения, если оставаться в классической сфере, в которой присутствуют гаммы и ноты, существенное значение играют принципы изоляции и порядка, которые входят в

принципы нейроэстетики. То есть из некоего тотального звукового потока, где на разных частных диапазонах находятся тона, выделяются строго определенные из них, например, "ля" 1-й октавы - 440 Гц. Если проанализировать, как устроена европейская музыка, то можно увидеть, что отдельные октавы формируют геометрическую прогрессию с коэффициентом 2 ("ля" 2-й октавы - 880 Гц, "ля" малой октавы - 220 Гц). Внутри октавы есть 12 полутонов, связанных формулой $f(i) = f_0 \times 2^{i/12}$. Данная система была разработана в XVI веке с целью без проблем транспонировать музыкальное произведение из одной октавы в другую и сыграть на виолончели произведение, написанное, например, для скрипки. Здесь присутствует явное выделение определенного тона из фонового шума, слуховой системе человека понятно, когда звучит чистый тон, что можно сравнить с линией, которая нарисована на белом листе бумаги. Если несколько тонов соединены простыми пропорциями, то это воспринимается человеком как нечто упорядоченное и гармоничное. Присутствуют также варианты консонансов (простых соотношений частот), дающих субъективное слияние звуков (например, 2:3), или диссонансов, имеющих более сложное соотношение (5:9). Восприятие музыки - это отдельная сложная наука, которая находится на грани физиологии, физики и эстетики.

Отдельным явлением является ситуация, когда элемент музыкального произведения похож на звуки плача или смеха, параметры минорных и мажорных аккордов пересекаются с данными вариантами невербальной коммуникации человека. Важен и ритм внутри музыкального произведения, он мгновенно достигает двигательных центров человека, а движение - это положительные эмоции и выброс нейромедиатора дофамина. Медленный ритм вызовет скорее печаль, а энергичный, например, совпадающий с ритмом быстрого шага или бега - положительные эмоции. Вероятно, музыка начиналась с перкуссии, с барабана, которые создавали ритм. Более сложные музыкальные инструменты, оснащенные струнами - более позднее музыкальное изобретение, которое привело к тонкой работе с определенными частотами. Ритм музыки в сочетании с танцем - отдельным видом искусства превращается в мощнейший комплекс, действующий на различные центры эмоций.

Фактор новизны

Произведения искусства должны удивлять человека, этот компонент очень украшает эстетское восприятие тех объектов, которые создаются творцами. Это связано с тем, что мозг человека очень любопытен, сбор информации - это одна из важных программ саморазвития, за которую мозг платит положительными эмоциями, связанными с нейромедиатором дофамином. В курсе "Мозг и потребности" одна из лекций посвящена исследовательскому поведению, в ней подробно рассказывается о разных нейросетях, которые анализируют фактор новизны.

Типы исследовательского поведения:

- средний мозг, древний уровень - идет реакция на возникновение новых сенсорных сигналов, запускается ориентировочный рефлекс (поворот глаз и головы в сторону источника новой информации);
- промежуточный мозг, субталамус - человек движется в сторону источника новой информации, изучает новую территорию (поисковое поведение);
- моторная кора - манипуляции с различными объектами.

В ходе работы нервной системы на каждом из данных уровней идет поток информации, который может быть превращен в произведение искусства, существенно воздействующее на мозг зрителя. Недавно в Москве прошла выставка японских гравюр, среди которых находилась работа **Окумура Масанобу** (1686-1764) "**Красавица**" и трехстишие (хайку), которое её сопровождало:

Шествую чинно,
Вдруг обернулась назад.
Крик кукушки.

На гравюре изображена девушка, которая реализует ориентировочный рефлекс - врожденно заданную реакцию среднего мозга, который идет с уровня среднего мозга, что подтверждают стихи. Таким образом, любое существенное срабатывание организма человека может стать источником вдохновения для создания произведения творца. Поток новизны важен на различных уровнях, на уровне зрительного и слухового восприятия, вкуса или тактильных ощущений, но особенно важным является **вербальный поток**, когда человек воспринимает новую информации через слова. Набор словарного запаса и последующее формирование информационной модели мира начинается со второго полугодия жизни ребенка. Речевое узнавание и новизна на вербальном уровне (уровне ассоциативной теменной коры) - важный компонент многих произведений искусства. В процессе узнавания слов, зрительного и слухового обобщения, а также речевого обобщения, когда словом более высокого уровня объединяются слова более низкого, формируется **информационно-речевая модель мира**. Понятие "модель" используется в связи с тем, что в мозге человека возникает по сути слепок окружающей среды, а также модели самого себя и других людей. Тогда на уровне простой аналогии происходит отображение ключевых свойств сложного явления или объекта, например, глобус - модель Земли, которая отображает её круглую форму, способность вращаться и наличие материков и океанов. С помощью сформированной модели человек может не только прогнозировать некие события и последствия своего поведения, выбирая оптимальные поведенческие программы, но и заниматься творчеством. Оставаясь в рамках информационной модели, человек может находить дополнительные ассоциации и обобщения, более того, мечтать и заниматься творчеством. Писатель может отделить от модели альтернативный вариант мира, сказочную или фантастическую историю и предложить её читателю в качестве вербальной игрушки, которая сама по себе будет нести колоссальный заряд новизны. Использование модели происходит и при создании малой формы (стихи), и при создании крупной (эпические романы), даже в процессе создания сериалов существует

этап написания сценария, который создается на уровне информационно речевой модели, а потом становится напрямую доступным зрительной системе человека. Юмор и шутка тоже относятся к данной области, представляя собой поток новизны. Когда рассказывается некая история, то наш мозг успевает забежать вперед и придумать развязку, но по ходу истории может обнаружиться, что она совсем другая. Возникший при этом поток новизны подкрепляется выбросом дофамина и формирует дополнительный эмоциональный поток. Для того, чтобы рассмешить человека, иногда необходимо рассказать целую историю, но порой достаточно небольшого верлибра или каламбура, в котором переставлена одна буква. Игра со словами или буквами, а также короткие юмористические скетчи являются очень привлекательными для нервной системы человека. Таким образом, благодаря информационно речевой модели существует особая сфера искусства, связанная с речью, когда люди играют словами, получая значительный поток новизны и положительных эмоций.

Дофамин – медиатор нейронов вентральной покрышки среднего мозга, который выделяется в синапсах в коре и в базальных ганглиях (*nucleus accumbens*), он важен для движений и новизны. Если дофаминовая система работает слишком сильно, то могут возникнуть психозы и шизофрения, если слишком слабо - депрессивные состояния. Важность новизны подтверждают сложившиеся устойчивые стереотипы, в том числе Архимед, бегущий по улице после открытия гидростатического закона и кричащий "эврика". Новизну в изобразительном искусстве иллюстрирует картина **Луки Кранаха "Мадонна с младенцем под яблоней"**. Когда в 1526 году художник создал эту работу, то вызвал неоднозначную реакцию, поскольку это было неканоническое изображение. **"Мадонна" Пабло Пикассо** - ещё менее каноническое произведение, но прошло более ста лет, и она стала классическим произведением искусства. Если создатель объекта искусства срезонировал с нервной системой зрителя, значит его произведение будет иметь успех. Если обмакнуть виноградных улиток в краску и отпустить их ползать по холсту, то они создадут нечто, что можно считать или не считать произведением искусства, в данном действии важна сама идея новизны. Серьезные искусствоведы отнесутся к подобному произведению скептически, но то, что ранее считалось, например, китчем, через несколько десятилетий становится знаком эпохи.

Работа зеркальных нейронов

Люди очень социальны, для них важно происходящее с другими членами общества. Деятельность зеркальных нейронов бывает двух видов: двигательное подражание и эмоциональное подражание (сопереживание, эмпатия). Оба механизма активно используются творцами при создании произведений искусства, зритель при этом находится в процессе наблюдения за тем, что происходит с другим человеком. Он видит выражение лица, движения, реакции, отождествляет себя с персонажем и испытывает весь спектр эмоций.

- **Двигательное подражание.** Самый известный пример срабатывания зеркальных нейронов - это "эхо" зевания, новорожденная обезьяна или младенец

повторяют мимику взрослого и показывают язык. В затылочной зрительной коре младенца есть нейроны, которые анализируют движения лица родителя и передают информацию на двигательную кору, что является врожденно заданным механизмом. Все начинается со стайного движения рыб и подражания птенца пению взрослой особи. Итальянский ученый **Джакомо Ризолатти** в 1996 году обнаружил в лобной доле (зоне F5 премоторной коры) мозга макака зеркальные нейроны двигательного подражания. Нервные клетки активировались и тогда, когда обезьяна сама осуществляла действие (брала изюм с тарелки), и тогда, когда это делал человек. При этом важным является целенаправленность движения, эксперименты ученого показали, что если убрать объект, за которым тянется рука человека (кубик), то реакции у обезьяны не будет. Более того, если кубик закрыть непрозрачным экраном, но обезьяна знает, что он там был, то реакция наблюдается. Зеркальные нейроны могут реагировать на конкретное движение, по сути зеркалить конкретное мышечное сокращение, а могут - цель движения, то есть демонстрировать уровень уже не моторной коры, а премоторной и ассоциативной лобной коры. Данные процессы можно изучать при помощи ФМРТ, например, кора больших полушарий танцоров балета активируется при просмотре записей движений классического танца, а у бойцов капоэйра - более выраженная реакция на свой стиль танца. Если человек специализируется на определенном виде деятельности, то он более внимательно наблюдает за мастерством другого человека, достигшего серьезных успехов. Под данную схему подходит любое подражание, то есть мозгу человека свойственно повторять чьи-то движения. Биологический смысл заключается в том, что польза от подражания начинается ещё с момента детско-родительского взаимодействия, когда ребенка повторяет за взрослым те или иные реакции, обучаясь на его примере. Повтор чужого поведения вызывает положительные переживания (выделение дофамина), что активно используется в рекламе и даже в конкурсах двойников.

- **Эмоциональное подражание.** Вторая группа нейросетей, которую можно назвать зеркальными нейронами, работает с повторением эмоций. Это сопереживание, бельгийский приматолог **Франс де Вааль** написал книгу "**Истоки морали**", в которой анализирует эмпатию и альтруизм у человекообразных обезьян. Кроме обезьян подобные проявления встречаются в поведении слонов и дельфинов, то есть у сложноорганизованных стайных животных. Известен случай, когда дайвер потерял сознание в океанариуме, а дельфин вытолкнул его на поверхность, аккуратно взяв зубами за щиколотку. Нейросети человека врожденно могут различать основные мимические выражения и невербальные коммуникации, с одной стороны, это связано с деятельностью сенсорных систем, с другой - с тем, что вычлененное ею из окружающего мира тут же сбрасывается на зеркальные нейроны и далее на центры эмоций. Если человек видит улыбку, то у него сразу генерируются положительные эмоции, а если лицо, которое искажено страхом или агрессией,

то негативные (что также анализируется с помощью ФМРТ). На данных механизмах восприятия основаны и искусство живописи, и театр, и кино.

- **Подражание на уровне глобальной модели мира** - это специфический человеческий уровень, когда человек переносит на себя принципы отношения к действительности или систему ценностей, которую транслирует, например, родитель (воспитание) или учитель.

Все моменты срабатывания зеркальных нейронов - это важнейший компонент и психической жизни человека, и особенностей восприятия им искусства. Когда мы видим, как кто-то переживает эмоции или двигается, то это обязательно находит отклик в наших нейросетях. Актер, мим или пародист буквально обречены на успех, поскольку используют глобальные принципы работы мозга человека, в том числе функционирование зеркальных нейросетей. Некоторые виды спорта находятся рядом с искусством (гимнастика, синхронное плавание, прыжки в воду), эмоциональная синхронизация спортсменов или актеров одной команды, а также исполнителей и зрителей тоже является следствием работы зеркальных нейронов. Если человек наблюдает за представлением вместе с другими людьми в большом зрительном зале, где тысячи зрителей синхронно генерируют эмоцию, то зеркалит и их. Компоненты новизны, повторения и накопления опыта, его культурной передачи крайне важны для человека и приводят к выбросу дофамина.

Важно подчеркнуть, что те принципы нейроэстетики, которые были предложены В. Рамачандраном, а также слои восприятия произведений искусства, которые были рассмотрены в ходе лекции, лежат и в основе культуры. В первую очередь это относится к зеркальным нейронам, потому что они **являются отдельным способом передачи информации от поколения к поколению, которая до появления зеркальных принципов шла через молекулы ДНК** за счет возникновения случайных мутаций (медленный экстенсивный путь). Появление зеркальных принципов работы мозга привело к тому, что стало достаточно посмотреть, как другой человек что-то делает и повторить за ним (движение, эмоцию, отношение к жизни). Тело человека практически не изменилось со времен каменного века, но теперь он использует иные программы мозга. Элементы культурной передачи опыта можно увидеть и у животных, например, наблюдая за взрослыми особями, детеныш шимпанзе учится разбивать орехи камнем, маленькая касатка учится у матери охотиться на тюленей.

- появление зеркальных нейросетей **на эмоциональном уровне** - объединяет людей эмоционально, синхронизируя отношение к миру;
- **на уровне отдельных двигательных реакций** - происходит обучение на чужом опыте;
- в отзеркаливании **на уровне модели мира** - значительную роль играют писатели, предлагающие человеку новые миры, с множеством уникальных свойств и персонажей.

При этом авторы в процессе творчества используют все рассмотренные сегодня принципы: новизну, работу нейросетей, алгоритмы работы сенсорных систем, врожденно значимые сигналы, действующие на центры потребностей и вызывающие эмоции (бессознательная сфера). На одном полюсе искусства находятся такие монументальные произведения, как **"Война и мир"** Л.Н. Толстого, а на другом - лаконичные феномены вроде **"Маленьких миров"** В. Кандинского или сонета поэта, несколько строк которого могут обессмертить своего создателя, а миллиарды людей во всем мире прочтут их и впитают в свою информационную модель мира, сделав частью своей личности.

До этого момента мы рассматривали взаимодействие человека с произведениями искусства, которые создал другой человек. Но понятие "красота" более широкое, человек может любоваться и пейзажами, и иными явлениями окружающего мира. Употребляя слово "красота" по отношению к природе, человек говорит от тех же принципах контраста, регулярности и изоляции, о которых пишет В. Рамачандран. Глядя на некоторые проявления окружающего мира, сложно поверить, что они созданы не человеком. Если геологическое образование, показанное на рис. 9.6. перенести в зал музея, то зритель скажет, что в данной инсталляции художник сумел выразить, например, насколько разными могут быть люди, при этом оставаясь вместе. Своей регулярностью, изолированностью и красотой кристаллы, которые образовались при застывании магмы, создают массу впечатлений и восхищают не менее, чем созданные человеком творения.



Рис. 9.6. Пейзаж с кораллами, образованными при извержении магмы

Порой единение творца и природы оказывается особенно значимым, потому что грань эстетического восприятия становится более расплывчатой. Важно, чтобы человек хотя бы иногда окунался в сферу творчества, потому что все нейросети при этом очень активно работают, что вызывает положительные эмоции и очень полезно для нервной системы в целом.

Лекция 10. Мозг и одаренность

Врожденный компонент одаренности

Данная лекция посвящена связи деятельности человека и строения его нервной системы с одаренностью. Этот важный вопрос касается многих аспектов жизни людей, в том числе достижений человека в жизни или выбора профессионального пути, что подтверждает актуальность понимания физиологической основы данного явления. Кроме того, так же, как и прошлая лекция, посвященная восприятию искусства, данная тема позволяет объединить множество связанных с центрами потребностей, памяти и принятия решений событий, которые протекают в нервной системе человека.

Одаренность, талантливость - более высокая, чем "в среднем" способность к выполнению определенного вида деятельности (интеллектуальной, эстетической, коммуникативной, физической). Шкала одаренности имеет следующие деления:



- гениальность - выдающиеся и уникальные проявления деятельности
- одаренность, талантливость
- средняя «норма»
- затруднения при выполнении деятельности

Люди склонны задавать вопрос: как вырастить из ребенка гения? Гениальность и невозможность деятельности - это крайние точки шкалы, до которых нервная система добирается редко, но у каждого человека есть нацеленность на впечатляющие достижения в тех или иных сферах, то есть одаренность или талантливость. В случае гениальности можно наблюдать удивительные проявления интеллекта и эмоциональной сферы, а слово "одаренность" имеет корень "дар" - нечто, данное извне. Говоря об этом свойстве человека, часто подразумевают генетический компонент - молекулу ДНК, собранную в хромосомы и полученную от родителей. Этот фактор в значительной степени определяет нацеленность человека на те или иные виды деятельности. Вклад генетического фактора может составлять 40 - 60%, с одной стороны, это много, с другой - остается большой компонент, связанный с жизненным путем, приложенными усилиями, влиянием учителей и собственным опытом человека. Врожденный компонент одаренности является сферой интереса физиологии и нейробиологии, а дополнительные факторы (влияние среды или семьи) относятся к области психологии и педагогики, поэтому большую часть лекции мы посвятим знакомству с врожденно заданными свойствами, с влиянием генетически заданных факторов и различных молекул на специфику деятельности мозга человека.

На одаренность человека влияют явления, которые наблюдаются в сфере организации и функционирования нервной и эндокринных систем, кроме того, определенную роль играет общее состояние организма человека и особенности обмена веществ.

- **Простые характеристики одаренности** - выдающаяся скорость реакции, способность противостоять утомляемости, особенности работы сенсорных

систем (например, высокая чувствительность в области восприятия и обработки слуховых сигналов). Данные характеристики легче изучать, потому что они поддаются измерению. Как правило, подобные виды одаренности связаны: с входом в нервную систему человека - сенсорикой или выходом - двигательными реакциями. В сфере спорта, особенно не в командных видах, когда важным является внутригрупповое взаимодействие, а в индивидуальных, связанных с силовыми характеристиками (выносливость и скорость реакции), одаренность изучать проще. В настоящее время ученые имеют много информации о подобных видах одаренности на генетическом уровне.

- **Сложные интегральные характеристики одаренности** - свойства интеллекта и темперамент. В данном случае оценить конкретный вклад различных факторов бывает гораздо сложнее, а самих факторов становится больше. Более того, проблемы начинаются уже на этапе попыток измерения и описания сложных интегральных характеристик личности человека. Для этого исследователям необходимо договориться (что бывает очень непросто) о том, что такое интеллект или различные свойства темперамента человека, его способность к ментальной или когнитивной деятельности. В качестве примера можно привести **IQ - показатель коэффициента интеллекта**, который имеет разные оценки специалистов и позволяет в целом оценить интеллект.

Несмотря на критику IQ, пока не создана система оценки, которая давала бы обобщенные и удобные в употреблении результаты. В момент разработки данной методики ученые не ориентировались на создание числового значения, которое характеризовало бы способности интеллекта. Когда в начале XX века начала активно развиваться психология, то исследователям стало понятно, что тестовый подход приносит много полезных результатов, а в дополнение к наблюдениям за человеком и беседам с ним, можно использовать некий опросник, ответы на вопросы которого в дальнейшем будет возможно количественно оценить. Подобные опросы разрабатываются очень непростым путем, основываясь на концепции или теоретическом подходе к оценке тревожности, агрессивности, скорости обработки информации, вербального и пространственного мышления, памяти или информированности человека. После происходит длительный процесс валидации, для чего тестируются большие группы испытуемых (500 - 5 тыс. человек), выводятся средние значения, с помощью которых формируется некая шкала, например, от 0 до 100 баллов. Тесты были разработаны для различных сфер психической деятельности человека, в какой-то момент было определено, что результаты многих из них коррелируют друг с другом, например, наличие высоких показателей памяти сопутствовало высоким показателям разных вариантов мышления или уровню знаний человека. В результате возникло представление о ядре - общем факторе интеллекта, о некоем феномене, который объединяет между собой существующие тесты и оценивается через балл IQ. Таким образом, тест IQ - это некий конгломерат, интеграл из довольно большого количества тестов разных проявлений интеллекта, часть

вопросов которого направлена на оценку вербального мышления, часть - на математические способности человека, и т.д.

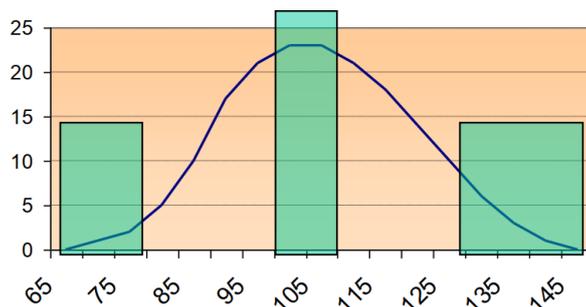


Рис. 10.1. График распределения IQ у учащихся старших классов средних школ

На графике на рис. 10.1 по горизонтали находится коэффициент IQ, по вертикали - встречаемость определенной градации в популяции учащихся старших классов средних школ в США в начале XXI века. Кривая на графике имеет нормальное распределение, когда есть средний уровень (самый распространенный), при отклонении от которого реже встречается то или иное проявление показателя. Подобного рода куполообразное нормальное распределение широко встречается в природе, таким образом может быть описан и интеллект человека, и яркость звезд на небосклоне, и диаметр песчинок в Сахаре. В итоге получится примерно одинаковое распределение, которое говорит о том, что на показатель влияет множество факторов, часть из которых влияет на его увеличение, часть - на снижение значения, но на основное количество изучаемых объектов действует примерно равное количество положительных и отрицательных факторов. Средний уровень учащихся школ составляет 100 - 110 баллов IQ. Если пойти по графику в правую сторону, то от одаренности можно дойти до гениальности, а если влево - то к все большим затруднениям при реализации интеллектуальных процессов. Сопоставляя полученные данные с реальными поведенческими проявлениями и с психологической деятельностью, исследователи договорились, что все, находящееся ниже 80 баллов, оценивается как затруднение, а находящееся выше 130 баллов – как одаренность. IQ является непростым и очень обобщенным показателем, у человека может быть провал в одной сфере и выдающиеся способности в другой, что приведет к тому, что он наберет неплохой средний балл. Альтернативой IQ является отдельное тестирование каждого аспекта интеллекта, что часто осуществляется после общей оценки с помощью данного показателя.

Причины различия в уровне интеллекта людей

Важно оценить, в какой степени на уровень интеллекта влияет генетический фактор. С конца XIX века существует внутрисемейный метод, основанный на сравнении монозиготных и дизиготных близнецов:

- **монозиготные близнецы** - рождаются, когда оплодотворенная яйцеклетка по не очень ясным причинам делится на два эмбриона, которые развиваются

отдельно, но генетически совпадают на 100%, по сути являясь клонами, пол у таких близнецов всегда одинаковый. Когда ученые проводят анализ их поведения, оценивая предпочтения, свойства памяти, выбор жизненного пути, уровень здоровья и продолжительность жизни, то обнаруживают отличия, но это средовые отличия, которые отражают влияние среды существования близнецов. Следовательно, сравнивая монозиготных близнецов, можно обнаружить вклад и гормональных, и педагогических, и случайных факторов, например, ещё находясь в животе у мамы, кто-то из них находится выше, а кто-то ниже, первым появляется на свет или вторым, и т.д. Различия по ходу жизни близнецов, как правило, накапливаются. Для сопоставления монозиготных близнецов с контрольной группой используются дизиготные близнецы.

- **дизиготные близнецы** - когда идет овуляция, как правило, генерируется одна яйцеклетка, так как правый и левый яичники работают по очереди, но иногда происходит одновременное созревание яйцеклеток, которые оплодотворяются разными сперматозоидами. Сходство между дизиготными близнецами такое же, как между обычными братьями и сестрами (в среднем 50%), они могут быть разного пола и сильно отличаться внешне и по характеру.

И монозиготные и дизиготные близнецы являются единоклеточными, то есть совместно развиваются и пополам делят ресурсы материнского организма. **Уравнение Хольцингера** позволяет сравнивать встречаемость того или иного показателя у дизиготных и монозиготных близнецов и рассчитать вклад генов - показатель H . В ходе расчетов было определено, что в случае многих показателей, входящих в состав IQ:

- около **60%** - составляет **вклад генов**
- **25%** - влияние семейной среды, то есть событий, которые начинаются в пренатальный период и происходят в раннем детстве
- **10 - 15%** - влияние социальной среды

В ходе дальнейшего анализа определяется, какие конкретные гены влияют на анатомию функционирования мозга, на эндокринную систему, уровень обмена веществ и выстроенность различных биохимических каскадов в организме конкретного человека. Получается, что каждому человеку генетически присущ некоторый уровень IQ, но он определен приблизительно на 60%, 40% - это его смещение под влиянием факторов внешней среды. То есть в зависимости от благополучности течения развития ребенка, наличия заболеваний или травм, повезло ли ему с педагогами и воспитанием - выстраивается вариабельность, которая в генетике и теории эволюции называется **модификационная изменчивость**. При этом можно сравнить, насколько отличаются друг от друга монозиготные близнецы, особенно интересны результаты исследований с разлученными монозиготными близнецами. Подобных ситуаций не так мало в масштабах планеты, они являются популярным сюжетом художественной литературы и кинематографии, в котором рассказывается о том, что близнецы расстаются в раннем детстве, при этом один из них попадает в богатую семью, другой - в бедную. Через

много лет они встречаются и оказываются похожими как две капли воды, но могут иметь разный характер, так как росли в разных условиях, но по мере взаимодействия близнецов, как правило, в сюжете подчеркивается, что по сути они очень похожи. Исследования с монозиготными близнецами позволяют убедительно оценить уровень модификационной изменчивости, то есть насколько от врожденно заданного и прописанного уровня IQ отличается итоговый уровень, сформированный в условиях влияния среды. В случае коэффициента интеллекта она составляет 15 - 20 баллов, если одному из близнецов повезло (многие факторы оказали положительное воздействие, активируя ментальные и творческие процессы), то он может добрать 15 - 20 баллов. Высшее образование в среднем дает 10 баллов IQ, кормление грудью хотя бы 8 месяцев по разным оценкам добавляет 3 - 5 балла. В результате активного влияния на близнеца негативных факторов будет отмечаться понижение уровня. Таким образом, при врожденно заданном уровне в 110 баллов и повышенной старательности можно дорасти до 130, в противном случае - возможно опуститься до 90 баллов, но до уровня в 150 подняться не получится, а без серьезных травм невозможно будет упасть на 70. Важно помнить, что речь идет об обобщенной оценке интеллекта, то есть о достаточно грубых метриках.

Ситуация существования определенных параметров и небольшой варибельности, как правило, связана с тем, что наблюдается **полигенное наследование**, то есть на проявление интеллекта в целом и на его различные конкретные характеристики (память, особенности мышления и т.д.) воздействует обширная категория различных наследственных факторов - 300 - 400 генов. Они влияют и на общий обмен веществ, и на гены, специфические для эндокринной и нервной систем, определяющих синтез гормонов и нейромедиаторов, а также чувствительность различных органов, тканей и нервной системы к ним, то есть рецептурное звено реакций на различные регуляторные факторы.

Уровень обмен веществ

Нейромедиатор **аденозин** образуется при распаде аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ), его появление является признаком утомления. На многих клетках организма человека присутствуют аденозиновые рецепторы, которые запускают снижение интенсивности обмена веществ в клетках и тканях. Кроме того, у человека возникает субъективное ощущение нехватки энергии. Важным является и тот факт, что утомление развивается предварительно, когда в клетках присутствует ещё довольно много АТФ (20 - 30%). Если заблокировать влияние аденозина, например, с помощью кофеина, то произойдет повышение активности обмена веществ, что поможет человеку более интенсивно функционировать.

Мочевая кислота – это продукт обмена азота в организме человека, по своему строению она похожа на кофеин, который является алкалоидом кофе или орехов колы. Когда распадаются аминокислоты, то появляется много азотосодержащих отходов, которые в итоге чаще всего трансформируются в молекулы мочевины, выходящей из

почек. Их важнейшей задачей является её удаление из организма человека, но часть этих отходов принимает форму мочевой кислоты. Это происходит в зависимости от её количества, что определяется генетическими установками в активности ферментов. В крови у каждого конкретного человека присутствует большее или меньшее количество кофеин подобных молекул. Мочевая кислота может действовать на систему аденозина примерно так же, как кофеин, а человек, который имеет её избыток - немного более активен. Когда это длится всю жизнь, то этот фактор оказывается достаточно значим, но скорее не в отношении интеллектуальной деятельности, а как фактор серьезного риска развития подагры - очень характерного воспаления суставов. Это связано с тем, что мочевая кислота может выпадать в осадок и формировать кристаллы в тех частях тела, где часто понижается температура. Если они оказываются в суставных сумках пальцев рук и ног, подверженных климатическому холоду, то возникает воспаление. Если оно принимает хроническую форму, то происходит серьезная деформация суставов, при тяжелых проявлениях подагра может практически обездвижить человека. Советский генетик **В.П. Эфроимсон** в свое время обратил внимание на то, что люди, страдающие подагрой, несмотря на хронические боли и ограничения движений, зачастую оказываются интеллектуально и социально очень активны. Используя энциклопедии и школьные учебники разных стран, автор книги "**Генетика гениальности**" произвел подсчет числа "подагриков" среди выдающихся личностей:

- в среднем в популяции их около 0.5% (каждый 200-й человек)
- среди попавших в энциклопедию – 5 - 10%
- среди попавших в несколько энциклопедий – 10 - 20%
- среди попавших в школьные учебники разных стран "гениев-титанов" – 20 - 40%

Разброс оценок связан с тем, что из биографии человека не всегда понятно, страдал ли он подагрой, В.П. Эфроимсон использовал только упомянутые случаи. В итоге ученым был сформирован внушительный список личностей, которые внесли выдающийся вклад в культуру и историю нашей цивилизации - это люди, у которых был повышен обмен мочевой кислоты. Подагрики более активны, настойчивы и систематичны в достижении целей, среди них находятся и политики, и художники, и музыканты, и писатели, и ученые: **Македонский, Цезарь, Микеланджело, Рубенс, Рембрандт, Бетховен, И.С. Тургенев, А. Блок, Г. Галилей, И. Ньютон, Гарвей, Лейбниц, Якоб и И. Бернулли, Бойль, Ч. Дарвин**. Что является примером того, как хронически действующий фактор, который действует постепенно и через обходные механизмы, оказывается очень значимым. Важно отметить, что это подтверждается и данными статистического анализа. Наличие подагры не обозначает, что человек обязательно будет гениален или одарен, 70% "подагриков" не являются таковыми.

Эндокринная сфера и одаренность

Эндокринных желез и гормонов в человеческом организме очень много, как и процессов, которые определяют взаимодействие эндокринной системы с нервной и

иммунной. Анализ показывает, что на проявление одаренности в первую очередь влияют три группы гормонов:

1. **тироксины** - уникальные йод содержащие гормоны, которые вырабатываются щитовидной железой и влияют буквально на каждую клетку организма человека. Они позитивно воздействуют (активирующе) на уровень обмена веществ и производство энергии (АТФ), что в первую очередь происходит за счет влияния на митохондриальное звено. Митохондрии функционируют более активно, поэтому быстрее разрушается глюкоза, меньше питательных веществ идет в жировую ткань (меньше углеводов превращается в липиды), больше тратится на производство АТФ и, например, тепла. В этом смысле щитовидная железа и тироксины влияют на значительное количество процессов, включая многие высшие функции ЦНС: IQ, скорость обработки информации, память и т.д. Когда работа щитовидной железы интенсивна, то мозг человека более активен и приспособлен к реализации различных видов деятельности, в которых им достигаются значительные результаты. Избыточная активность щитовидной железы может привести к вегетативным нарушениям и проблемам со сном, к повышенной нервозности. Умеренный уровень тироксина - один из итоговых факторов явных проявлений одаренности и талантливости. Когда щитовидная железа работает плохо, то у человека диагностируется вялость и депрессии, при выходе за границы нормы - появляется заболевание "микседема". Оно поддается лечению, потому что тироксины - прочные и не очень сложные молекулы, которые существуют в таблетированной форме, главное вовремя продиагностировать наличие заболевания. У человека может быть врожденное нарушение в работе данной системы, например, могут не функционировать ферменты, которые связаны с обменом йода и синтезируют тирозины. В этом случае пока эмбрион развивается в утробе матери - все хорошо, потому что созреванию его организма помогают тироксины мамы, но когда он рождается, то их дефицит становится фактором замедленного развития организма и мозга, включая умственную отсталость. Поэтому за этими процессами очень пристально следит педиатрия, первый анализ крови, который берется у ребенка в родильном доме, определяет концентрацию тирозинов.
2. **андрогены и эстрогены** - половые гормоны, источниками которых являются семенники и яичники. Это жироподобные молекулы, их предшественником служит холестерин. Умеренно высокая концентрация половых гормонов является активирующим работу нервной системы фактором. Важен их стабильно высокий уровень, потому что скачки концентрации половых гормонов не полезны для работы мозга. Подъем их концентрации во время полового созревания или наоборот - сброс концентрации во время климакса могут привести к проблемам, с другой стороны, мозг человека очень адаптивен и способен приспособиться к изменившемуся уровню гормонов. Андрогены и

эстрогены довольно условно называются мужскими и женскими гормонами, потому что и те, и другие сосуществуют и сотрудничают в нашем организме.

3. **кортикостероиды** (прежде всего **кортизол**) - гормоны, которые выделяет кора надпочечников, **адреналин** и **норадреналин** - гормоны, которые выделяет мозговое вещество надпочечников. Умеренное число данных гормонов положительно влияет на многие высшие функции центральной нервной системы (память, обучение, принятие решений), особенно если реализация деятельности идет в условиях стресса, когда необходимо быстро выбирать поведенческую программу. Примером явного действия гормонов является синдром Марфана - системный дефект, который сказывается на синтезе белков соединительной ткани человека, мутация происходит в 15-ой хромосоме. Это достаточно редкое заболевание (1 человек на 5 - 10 тыс.), люди с этим синдромом имеют измененное строение скелета, соединительной ткани, стенок сосудов или клапанов сердца. За счет длинных ног для них характерен высокий рост, руки тоже удлиненные и с "паукообразными" пальцами, сердечные клапаны и стенка аорты могут оказаться с дефектами, что приводит к аневризме аорты. Одновременно у людей с синдромом Марфана определяется повышенный выброс гормонов надпочечников, например, адреналина, что приводит к тому, что организм все время находится в состоянии небольшого стресса, активации обмена веществ и психической деятельности. В итоге такие люди порой достигают выдающихся результатов в различных сферах деятельности, несмотря на проблемы со здоровьем. В их числе находятся: **А. Линкольн, де Голль, Н. Паганини, Г.-Х. Андерсен, К. И. Чуковский.**

Центральная нервная система и одаренность

После рассмотрения гормонального уровня и уровня обмена веществ перейдем к организации функционирования центральной нервной системы человека (ЦНС), где различные генетические факторы, влияющие на одаренность, могут оказывать воздействие на следующих уровнях:

- **нейроанатомический уровень** - отражает, как происходили рост и созревание мозга, его отдельных нейронов, глобальный уровень установления синоптических связей, так как кроме нейроанатомии и цитологии гены существенно влияют и на синтез и активность нейромедиаторов.
- **нейромедиаторный уровень** – отражает активность различных медиаторных систем и их баланс.
- **системный уровень** – отражает, как организовано взаимодействие различных крупных функциональных блоков ЦНС, например, как лобная кора откликается на сигналы от поясной извилины, как конкурируют между собой центры активного и пассивного оборонительного поведения.

В каждом из приведенных случаев существуют генетические факторы, которые анализируются и исследуются, учеными получены подтверждения их значительного

вклада в высшие психические функции человека, в том числе в проявления одаренности и талантливости. Этапы развития мозга, направление развития нервной системы и нейросетей мозга эмбриона подробнее рассмотрена в первой лекции данного курса. "Разархивирование" эмбриона и постепенное превращение нервной трубки в тот мозг, который будет функционировать у появившегося на свет ребенка - очень сложный и во многом ещё загадочный процесс. Некоторые гены, определяющие появление больших полушарий или рост отростков черной субстанции базальных ганглий, могут включаться на очень короткое время, так как белковые факторы, которые этим управляют, возникают внутри нейросети мимолетно. Обнаружить их и понять, как один ген влияет на другой, как происходит взаимное переключение, порой конкуренция, порой синергия генетических влияний - очень непросто. Поэтому сейчас основные работы в данном направлении ведутся на модельных объектах: мозге беспозвоночных, грызунов, рыбе Данио-рерио.

Этапы развития (онтогенеза) мозга:

- 1) **образование основных отделов ЦНС** - каркас создают глиальные нервные клетки;
- 2) значительную роль играют **факторы роста клеток** - особые белковые регуляторы, направляющие рост отростков, то есть миграцию эмбриональных нейронов и их инсталляцию на свои места в определенных точках, например, в коре больших полушарий.
- 3) **ветвление нейронов** и установление между ними контактов-синапсов.

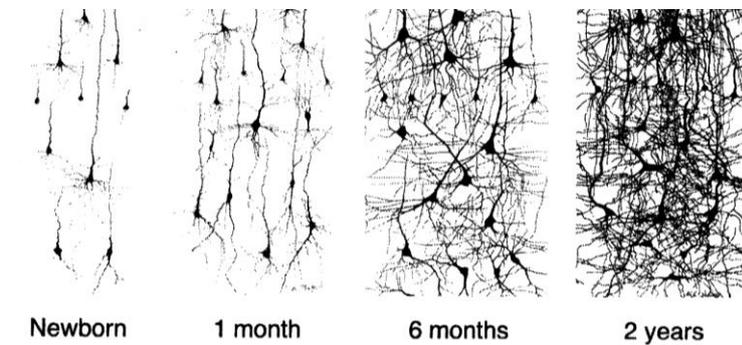


Рис. 10.3. Возрастные изменения нейронной организации

Два последних этапа развития мозга определяются факторами роста нервов (ФРН), плотности нейросеть достигает у ребенка максимальной степени к 2 - 3 годам, далее происходит её адаптация под решение конкретных задач. К 3 годам информационно-речевая модель мира у детей сформирована в достаточной степени. Все это в значительной степени далее определяет уровень интеллекта и проявления одаренности. Первые два года жизни человека очень важны, при этом ребенку необходимы и комфортные условия, и много интересных игрушек, и общение со взрослыми. В данных процессах очень явно взаимодействуют между собой и генетические, и средовые факторы.

Белковые регуляторы - факторы роста нервов (нейротрофины) зависят от того, какие аллели достались человеку, и от того, насколько эффективно и чувствительно функционируют рецепторы к ним. От всех этих факторов во многом зависит итоговая уникальная архитектура мозга каждого из нас. Мутации, которые происходят в это время, изучены пока очень мало, важно также учитывать, что при обращении к мозгу человека исследователи имеют дело с уникальными системами, которые невозможно смоделировать на экспериментальных животных. Отдельную информацию дает нейроанатомический анализ мозга выдающихся людей, например, **мозга Эйнштейна**, который имеет развитые теменные зоны коры больших полушарий, связанные с абстрактным мышлением, является крайне дискуссионным феноменом. Анализ различных зон мозга является непростым даже на макроуровне: гиппокамп, лобная и теменная кора, общая плотность нейронов. Мозг Эйнштейна меньше, чем мозг среднего мужчины по массе и немного превышает 1 кг. 200 гр., но обладает очень высокой плотностью нервных клеток, в нем мощнее развито мозолистое среднее тело, то есть обмен информацией между полушариями был очень активным. Зафиксированный в формалине мозг гения, конечно, не позволяет полностью восстановить картину особенностей своего функционирования. Сейчас активно развиваются полигеномные методы, когда исследователи могут тотально проанализировать ДНК и определить, какие конкретные гены оказываются связанными с одаренностью в случае определенного типа мышления или достижений в некоей сфере (математике или музыке). По мере того, как методы генетического анализа становятся все более доступными, увеличивается и база данных, связанная с вкладом генов, в том числе в анатомию мозга. Происходит накопление данных и по томографии мозга человека. Гены, которые связаны с музыкальной одаренностью, определяются активностью, например, эндокринных систем, другие - работой нейромедиаторных систем, а 20 - 30% генов - определяют эмбриогенез структур мозга. Зачастую ученые недостаточно знают и про эти гены, и про тот вклад, который они вносят в формирование нейросетей. Процесс сборки и специализации нейронов во многом остается загадкой, например, в какой момент клетка понимает, что она является пирамидным нейроном пятого слоя новой коры?

Поведенческий уровень

Качества ребенка, способствующие развитию его одаренности и успехам в учебе, по данным, полученным психологами и специалистами по педагогике в первую очередь связаны с:

- вниманием и способностью к концентрации
- энтузиазмом и энергичностью
- уровнем учебной мотивации
- уверенностью в себе и оптимизмом

Данные факторы могут быть соотнесены со строением и функционированием нервной системы, так как в мозге есть и центры внимания, и зоны, отвечающие за

оптимизм и тревожность, и т.д. Анализ данного списка показывает, что часть качеств относится к общим свойствам нервной системы, часть - к взаимодействию центров конкретных потребностей или к конкретным особенностям функционирования блоков памяти гиппокампа (круг Пейпеза).

Общий баланс двух ключевых нейромедиаторов ЦНС - глутаминовой кислоты и ГАМК имеет большое значение для внимания и способности к концентрации.

- **глутаминовая кислота** - главный возбуждающий медиатор мозга, с которым связаны основные потоки информации в ЦНС;
- **гамма-аминомасляная кислота (ГАМК)** - главный тормозный медиатор ЦНС, функционирование именно данной молекулы и соответствующих синапсов отвечает за сдерживание информационных потоков и способность человека концентрироваться на значимом, а также контролировать двигательную сферу.

При этом значительную роль играет работа **таламуса** - верхней части промежуточного мозга. Он по праву считается **центром внимания**, прежде всего произвольного. Таламус также называют "секретарем" коры больших полушарий, потому что она сообщает таламусу о том, что ей необходимы некие информационные потоки. ГАМК-ергические нервные клетки способны фильтровать потоки информации, поднимающиеся, например, из сенсорных центров. Способность ребенка 40 минут слушать преподавателя и не отвлекаться - это способность зрелого таламуса, которая порой оказывается недостаточной в том возрасте, когда ребенок идет в школу (6 - 7 лет). Насколько его таламус приобретет способность к фильтрации информационных потоков определяется скоростью созревания системы ГАМК. В случае нарушения баланса глутаминовой кислоты и ГАМК возникают "перекосы" возбуждения и торможения, как правило, в сторону дефицита торможения, при которых наблюдаются:

- у детей - синдром СДВГ, дефицит внимания и гиперактивность
- у взрослых - повышенная нервозность и тревожность
- в предельном случае эпилепсия (встречаемость 1:200)

В мозге больного эпилепсией обычно обнаруживается зона постоянной активации (эпилептический очаг), из которого возбуждение может распространяться по ЦНС, вызывая припадки, сенсорные иллюзии и судороги, но порой только нарушения мышления или скачки эмоций. Вероятно, **эпилептический статус мозга может стать одной из причин одаренности**, очаг глобального нарушения возбуждения и торможения присутствует примерно у 2% людей. В большинстве случаев он является фактором, который мешает проявлению одаренности и талантливости, потому что речь идет о дезорганизации функционирования нервной системы, то есть о тех генетических факторах, которые мешают развитию и эффективному функционированию мозга. В редких случаях энергия эпилептического или эпилептоидного очага (не приводящего к припадку, но генерирующего повышенные волны возбуждения) может привести к более яркому проявлению одаренности человека, вливая дополнительную активацию в те творческие процессы, которые идут в нервной системе художника или писателя.

Ф.М. Достоевский оставил очень глубокие и талантливые описания эпистатуса - состояния человека до и после эпилептического припадка. Вероятно, часть необычных картин **Ван Гога** и его восприятие мира связаны с особенностями функционирования мозга художника.

Энергичность необходима человеку для того, чтобы достигать успеха в различных видах деятельности (физической и ментальной), проявляя больше активности и работоспособности. Если анализировать в первую очередь нейрохимию мозга, то в нем подобная характеристика **связана с дофамином**. В ходе прошлой лекции, которая была посвящена восприятию искусства, мы говорили о дофамине как о важнейшем факторе, поддерживающем стремление человека к новизне. В зависимости от того, насколько данная система установлена на врожденном уровне, серьезно зависят различные характеристики личности человека, включая талантливость. Слабо работающая дофаминовая система - это предпосылка к вялости и депрессивности. Оптимальным является её нахождение немного выше нормы, способствующее проявлению одаренности. Особенности работы дофаминовой системы можно выявить, анализируя аллели дофаминовых рецепторов или состояние моноаминоксидазы В - фермента, который отвечает за разрушение дофамина. Препараты, которые похожи на него, оказывают энергетизирующее действие на мозг, поэтому относятся к группе психомоторных стимуляторов. Большинство данных препаратов - наркотики, а порой - очень серьезные наркотики (амфетамины и кокаин). Избыточная активность системы дофамина может привести к маниакальным расстройствам, галлюцинациям, развитию шизофрении, которая встречается примерно у каждого сотого человека. В шизофреническом мозге ментальные процессы идут избыточно активно, человеку бывает сложно сосредоточиться на конкретной идее. В этом случае для лечения используются нейролептики - антагонисты дофамина, они же используются при психозах. Иногда данная патология работает на одаренность, классическим примером может послужить фильм "Игры разума" основанный на биографии Нобелевского лауреата по экономике **Джона Нэша**. Фильм показывает зрителю, как необычная работа мозга ученого приводит к появлению гениальности в определенной сфере, при этом само существование подобных уникальных людей довольно непростое. Для того, чтобы справляться с проблемами, включая галлюцинации, герою приходится принимать нейролептики, но в это же время исчезает и его одаренность. В итоге Д. Нэшу удается найти консенсус между своим заболеванием и творческими способностями мозга.

Биологические основы иных предпосылок одаренности

В ходе разговора об учебной мотивации, уверенности в себе и оптимизме речь пойдет не столько о конкретных гормонах и нейромедиаторных системах, сколько о балансе макроцентров, прежде всего о балансе центров различных биологических потребностей. На прошлой лекции мы определили, что произведения искусства, как правило, опираются на удовлетворения разных потребностей, например, в любопытстве, зачастую они описывают состояние любви, поиск безопасности, заботу о

потомстве или принятие пищи. Работа центров различных биологических потребностей очень важна, их баланс и активность - это факторы, которые влияют на все поведение человека. Классификация потребностей приведена в прошлой лекции (стр.83), подчеркнем, что ключевую роль в организации потребностно-мотивационной эмоциональной сферы играет гипоталамус и базальные ганглии. Когда человек удовлетворяет разные потребности, то получает мощный поток положительных эмоций, именно на их фоне идет обучение нервной системы. Когда ребенок реализует некий вид деятельности, и у него это получается, то дальше кора его больших полушарий оказывается склонной к формированию навыков именно в данной сфере, то есть возникает система с положительной обратной связью, которая сильно поддерживает формирование талантливости. Из классификации биологических потребностей (врожденных поведенческих программ по П.В. Симонову) для развития одаренности существенное значение имеют первые три:

- **иерархические** - стремление лидировать, стремление заслужить похвалу вышестоящего
- **исследовательские** - стремление к новизне
- **подражательные**
- пищевые и питьевые
- пассивно-оборонительные - страх, тревожность
- активно-оборонительные - агрессия
- половые и детско-родительские

Такие характеристики личности, как пассивно-оборонительные и активно-оборонительные - являются базовыми. В древнегреческой классификации темперамента по Гиппократу выделяются обобщенные типы, у которых акцентуирован тот или иной вид деятельности и та или иная потребностная сфера:

- **холерик** - более агрессивен, активная оборонительная программа
- **меланхолик** - более тревожен, пассивная оборонительная программа
- **сангвиник** - более любопытен

Проявлению одаренности способствует сдвиг баланса оборонительного и исследовательского поведения в сторону более высокой исследовательской активности, а достижению высоких результатов в обучении мешают избыточная тревожность и низкий уровень исследовательской активности. Это можно увидеть на лабораторных животных, например, в тесте с приподнятым крестообразным лабиринтом крыса может выбрать - находиться ли ей затемненных отсеках или на светлых рукавах лабиринта. От баланса того, сколько времени она проводит в исследовании потенциально опасной, но интересной среды, а сколько времени прячется от неприятностей - можно судить о соотношении тревожности и исследовательской активности у экспериментального животного. Если он смещен в сторону оборонительного поведения, то и процесс обучения у такого животного проходит хуже в самых разных тестах (особенно с пищевым подкреплением). Это же относится и к мозгу человека: если он менее

тревожен и направлен на изучение окружающего мира, то и результаты деятельности будут более высокими.

- развитию одаренности **мешают**: недостаточная уверенность в себе и высокая тревожность;
- развитию одаренности **способствуют**: ориентированность на новизну, экстраверсия, любопытство, компоненты иерархического поведения - стремление лидировать, ориентированность на успех в какой-либо сфере, получить одобрение (родителя, педагога, начальника).

Важно, чтобы желание быть лучше всех значимо проявлялось в работе нервной системы человека, этот фактор в большой степени является врожденно заданным, но он и воспитывается. Иногда человек готов "свернуть горы" для того, чтобы достичь успеха, к этому его могут незаметно подталкивать и очень точно и правильно действующие родители или наставники, давая тяжелое задание. При решении задания растет уверенность ребенка в себе, а также развиваются те нейросети, которые способствуют победе над соответствующими проблемами. Внутри мозга существуют врожденные установки активности центров различных потребностей – то, что лежит в основе темперамента, но по ходу жизни человек надстраивает над этими центрами поведенческие навыки и индивидуальный опыт. Память человека, а также формирование простых и сложных реакций, комплексов ассоциаций, вплоть до вербально-информационной модели мира - все это является **надстройкой над врожденной сферой**. Очень важно понимать, центры каких потребностей ярко работают в конкретном мозге, так как при таком понимании человек может больше усилий направлять на приоритетную область и достигать более высоких результатов в различных областях, так как его мозг реализует предрасположенность. Понимание себя приходит далеко не сразу, например, когда молодой человек выбирает профессию, то он ориентируется на иные факторы, прежде всего средовые. Очень важно соответствие профессии человека с его врожденной преднастройкой нервной системы, которая в свою очередь определяется генами.

В основе темперамента человека лежит активность различных центров потребностей. В классификации Гиппократовы чистые типы темперамента - это абстракция, в реальном человеке характерные черты сложным образом перемешаны, они зависят от его гормонального статуса, жизненного опыта и пр. Но в художественных произведениях использование чистых типов (холерик, сангвиник, меланхолик) допустимо, особенно в светской литературе. В книгах **К.И. Чуковского** или **Р. Милна** персонажи являются явно акцентуированными личностями: Винни-Пух - смесь флегматика и сангвиника, Пятачок - смесь сангвиника и меланхолика. Читателю проще разбираться с подобными персонажами, потому что в них нет чеховской сложности, от чего возникает приятное ощущение понимания мотивов их поведения. Каждая подобная акцентуация основана на той или иной части генетической сферы, например, генетике агрессии:

- гены, увеличивающие активность дофамина и норадреналина, в том числе ослабляющие MAO-A
- гены, снижающие активность ГАМК
- гены, усиливающие действие половых гормонов
- гены, усиливающие действие гормонов стресса (адреналин, кортизол, кортиколиберин)

Коэффициенты, полученные при помощи сравнения дизиготных и монозиготных близнецов при изучении агрессии: для 5-10 лет ($H = 0,5 - 0,7$); для взрослых - ($H = 0,4 - 0,6$). Как правило, значимые свойства темперамента и их наследуемость немного меньше, чем в случае интеллекта. Генетика в случае агрессии определяет баланс между миндалиной и поясной извилиной: чем активнее первая и слабее работает вторая, тем выше вероятность особенно импульсивных проявлений агрессии, которые могут привести к совершению противоправных действий. В тот момент, когда ребенок появляется на свет, центры потребностей функционируют ещё в относительно нативном варианте, так как среда на них ещё не оказала существенное влияние. На первом году жизни ребенка уже можно измерить уровень значимости вклада разных проявлений центров потребностей в его поведение.

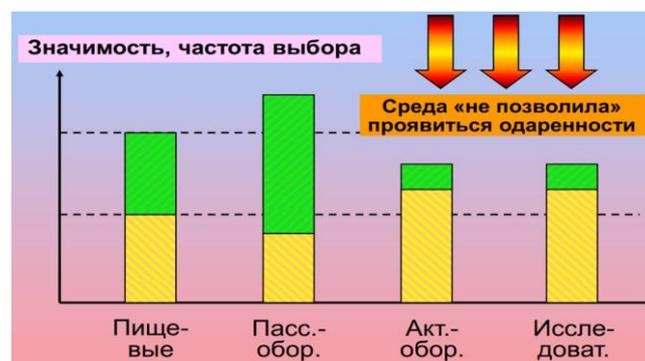


Рис. 10.4. Параметры личности в зависимости от врожденных (жёлтый сектор) и приобретенных (зеленый сектор) биологических программ

На графике показаны только те эволюционно заданные программы, которые учитываются в классификации Гиппократ: исследовательское, пассивно-оборонительное и активно-оборонительное поведение, для контроля добавлена пищевая программа. По вертикали отложена значимость конкретной сферы психической деятельности человека. По вертикали также находятся два пунктира, которые показывают для некой популяции: нижний - средний врожденный уровень (темперамент); верхний - средний приобретенный уровень (характер, возникший в результате обучения). Для того, чтобы поместить на данную систему координат конкретные параметры личности человека, возьмем абстрактного мальчика в возрасте 3 лет и проанализируем его потребностно-мотивационную сферу. Программа пищевого поведения находится на типичном уровне: он хорошо питается, что подтверждает попадание этого показателя на усредненный пунктир (желтый сектор). Остальные три

программы у мальчика отклоняются от среднего уровня, следовательно, про него можно сказать, что он любопытен, так как исследовательское поведение находится выше среднего уровня, кроме того, он готов отстаивать свои интересы или позицию. Из подобного ребенка может вырасти исследователь или лидер, потому что он ориентирован на новизну и готов вкладывать много энергии в реализацию своих идей.

Через 30 лет над каждой из программ человека жизнь наращивает приобретенные программы (зеленый сектор), потому что в каждой сфере происходила адаптация и накопление индивидуального опыта. У выросшего мальчика не все получалось, так как в исследовательской области отмечается незначительное увеличение показателя, но прятаться, уворачиваться и уходить от ответственности он научился хорошо (пассивно-оборонительное поведение). В области питания состояние соответствует норме. Таким образом, рассмотренный нами персонаж в 33 года адаптировался к среде, но явно не добывает положительных эмоций, то есть он не очень счастливый человек. Люди устроены таким образом, что основной поток положительных эмоций получают от тех программ, которые ярко заданы врожденно. Мозг и нервная система мальчика изначально были предрасположены к тому, чтобы исследовать и бороться, а не убегать и уворачиваться, поэтому выросший мальчик себя чувствует плохо, в итоге он идет к психотерапевту, чтобы лечить депрессию. Хороший врач произведет схожий анализ жизни пациента и попытается помочь ему, предложив эксплуатировать то, к чему предрасположен его мозг, например, сферу преодоления опасности. В тяжелых случаях речь может идти не только о том, чтобы использовать для этой цели некое хобби, но и о смене профессии. С одной стороны, мозг конкретного человека предрасположен к неким видам деятельности (спорт, музыка), с другой - потребностную сферу отменить невозможно. При наличии прекрасного музыкального слуха сфера музыки может быть человеку неинтересна, потому что его мозг ориентирован на то, чтобы заниматься наукой (исследовательская сфера). Оптимальной является ситуация, когда предрасположенность к реализации некой деятельности совпадает и с потребностной сферой, и человек, который хочет стать актером балета, изначально обладает прекрасной растяжкой и выворотностью. К 35 - 40 годам мозг человека начинает к себе прислушиваться, тогда человек может осознать, что занимается не своим делом и ситуация нуждается в корректировке, подобное в возрастной психологии относят к кризисам. Порой может возникнуть ещё более сложная ситуация, когда разные программы установлены примерно на одинаковом уровне.

Таким образом, у одаренного мозга обычно не все потребности равны - какие-то из них явно доминируют - и тогда можно говорить о целеустремленности и преданности своему делу. Если некая потребность избыточно доминирует, то мозг человека может "зависать" на ней, что является акцентуированным психотическим проявлением (вплоть до развития мании). Аналогично шкале одаренности можно представить **шкалу актуальности потребности**:



- Мания
- Потребность ярко выражена
- Средняя "норма"
- Потребность слабо выражена
- Отсутствие потребности

Ряд параметров, влияющих на организм человека, в первую очередь зависит от генов: интенсивность общего обмена веществ, эндокринные факторы, сборка центральной системы, баланс различных нейромедиаторных параметров. Данные параметры меньше зависят от среды, их легче изучать и проще менять с помощью фармакологических препаратов. Другие параметры примерно на 50% определяются наследственностью, на 50% - воспитанием, обучением и накоплением индивидуального опыта (интеллект, темперамент, характер, черты личности, двигательные навыки, например, спорт), анализ сенсорных сигналов (например, искусство). Для их развития очень важно трудолюбие человека и вклад учителей, которые могут показать образец, направить, вовремя заметить, какой вид деятельности интересен ребенку. Сочетание средовых и генетических факторов - ситуация непростая. Иногда может выпасть удачная сумма вариантов (аллелей) генов, это явление объясняет **теория эмергенеза**. Выпадение "хорошей" суммы во многом случайно (по аналогии с комбинацией игральных карт) и обеспечивается десятками генов, что обычно приводит к снижению (отсутствию) одаренности уже в следующем поколении либо у сиблингов. Поговорка "На детях гениев природа отдыхает" имеет право на существование, но в действительности такие дети просто менее талантливы, чем их родители, которым досталась совершенно уникальная комбинация генов. Не менее важна окружающая среда, позволяющая развить генетически заданные способности. От дополнительных факторов зависит очень многое, в том числе от тех, которые могут поменять жизненный путь человека - в физиологии это называется импринтинг, в психологии - имперессинг. При этом некое событие может подсказать человеку, что он будет ученым-биологом, математиком или музыкантом, о чем пишут многие великие люди. Примером может послужить одна из первых женщин-математиков, достигшая выдающихся результатов в своей сфере - профессор Московского университета **С. Ковалевская**, которая рассказывала, что в 10 лет она не очень интересовалась математикой, пока на даче её не поселили в комнату, все стены которой были обклеены страницами из учебников по математике. Это произвело на С. Ковалевскую такое впечатление, что её нервная система очень заинтересовалась этой наукой, то есть средовой фактор наложился на предрасположенность. Такой вариант одаренности более гармоничен и характерен для 80 - 90% талантов и гениев. Некоторым людям несколько десятилетий приходится искать тот путь, который ведет к творческому удовлетворению и положительным эмоциям.

К развитию одаренности подталкивает и нестандартная работа мозга, некие субпатологические процессы, связанные с эндокринным дисбалансом или дисбалансом функционирования нервной системы. То есть оставшиеся 10 - 20% - это результат

более резких изменений генотипа, видимо, отдельных мутаций, которые ухудшают работу психики (эпилепсия, шизофрения, маниакальные состояния). Сейчас появилось много информации об аутизме, который в большинстве случаев сопровождается явным снижением IQ, но иногда у людей с аутизмом наблюдается одаренность в узких областях психической деятельности (феноменальная память, синдром Аспергера). В качестве примера можно привести Кима Пика ("Человека дождя"), который обладал феноменальной памятью, при этом многие поведенческие сферы у него были нарушены. При общем IQ, равном почти 90 баллам, Ким Пик не мог застегнуть пуговицы и почти не мыслил абстрактными категориями. Это в очередной раз показывает, что IQ - непростой показатель. Хотя субпатологические ситуации очень сложны и требуют от педагогов и родителей особых усилий, но за ними порой находится высокий потенциал. Работая с таким ребенком, можно обнаружить и развить его творческие сферы, а также в целом помочь ему достичь существенных результатов. **Оливер Сакс** в книге "**Антрополог на Марсе**" приводит много подобных ситуаций.

В итоге можно сказать, что ситуация гениальности существует, но гораздо чаще человек сталкивается с одаренностью, когда сходятся условия среды и параметры, присущие нервной системе. **Б. Пастернак** писал: "Гений продуктивен непрерывно, поскольку творчество является его сущностью". Таким образом, гением быть проще, так как присутствует настолько сильный выброс, например, дофамина или норадреналина, что человек не может не творить. "Заурядные же личности, в отличие от гениальных, работают только из-под палки обстоятельств". Слово "заурядные", использованное **Б. Пастернаком**, стоит заменить на "талантливые или одаренные", тогда слово "палка" оказывается уместным, потому что без неё многие люди не достигли бы тех результатов, на которые их мозг в принципе способен. Важно ещё раз отметить значимость роли родителей и педагогов, которым необходимо как можно раньше показать ребенку различные сферы деятельности человека и внимательно наблюдать за его реакцией, чтобы обнаружить появление положительных эмоций и определить, в какой момент его мозгу станет интересно. Важно попасть в ту точку потребностной сферы ребенка, которая важна для его нервной системы. Именно в ней важно приложить усилия для достижения им выдающихся результатов. Несмотря на накопленные человеком знания о генетике, а также о различных нейромедиаторных и гормональных факторах, роль родителей и педагогов в становлении одаренности и талантливости остается решающей, поскольку биологические предпосылки - только почва, на которой можно вырастить настоящий талант.



БИОЛОГИЧЕСКИЙ
ФАКУЛЬТЕТ
МГУ ИМЕНИ
М.В. ЛОМОНОСОВА

teach-in
ЛЕКЦИИ УЧЕНЫХ МГУ

