

Б 28.6
Ф50

Высшее профессиональное образование

ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

В двух томах

Том 2

Физиология
высшей нервной
деятельности

Учебник



Психология

ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

В ДВУХ ТОМАХ

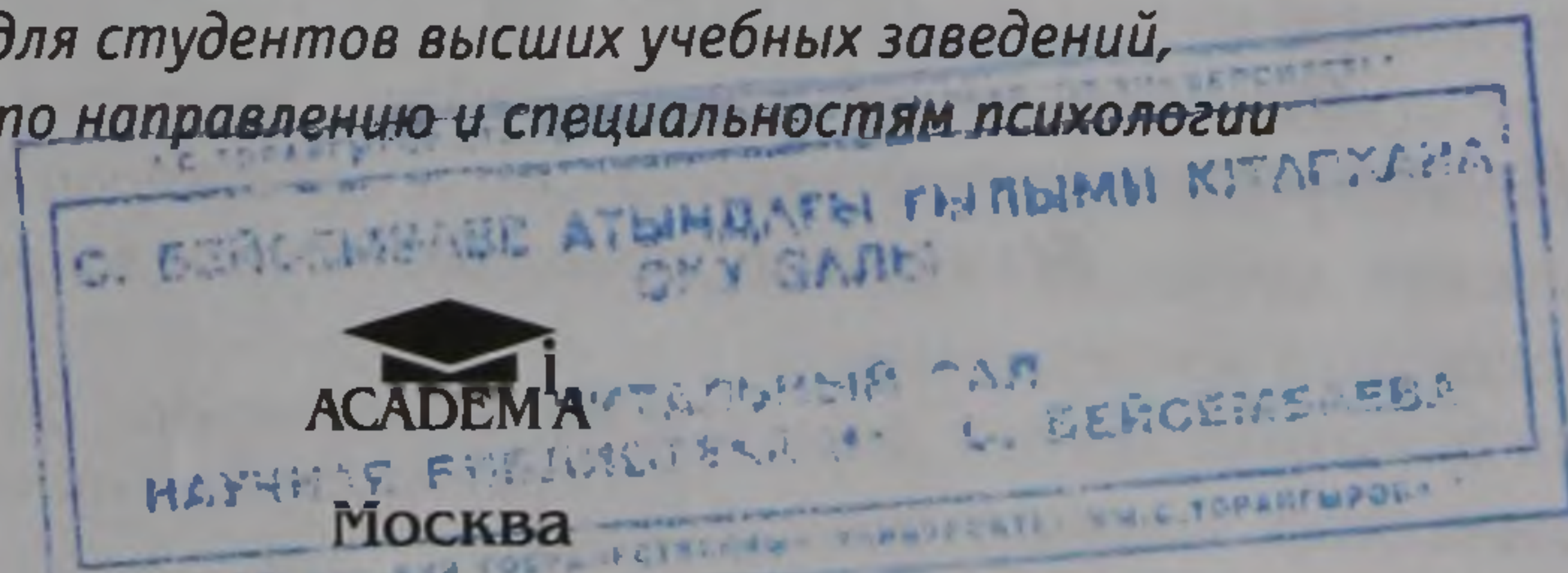
Том 2

Физиология высшей
нервной деятельности

Под редакцией проф. Я.А.Альтмана,
проф. Г.А.Куликова и проф. В.О.Самойлова

Допущено

Советом по психологии учебно-методического объединения
по классическому университетскому образованию в качестве
учебника для студентов высших учебных заведений,
обучающихся по направлениям и специальностям психологии



Издательский центр «Академия»

2009

828.673я73
УДК 612.821.8(075.8)

ББК 28.67я73

Ф504

Авторы:

Н. Г. Андреева, И. А. Вартанян, Г. А. Куликов, В. О. Самойлов

Рецензенты:

д-р биол. наук, проф. А. А. Александров

(зав. кафедрой высшей нервной деятельности и психофизиологии
Санкт-Петербургского государственного университета);

д-р биол. наук, проф. В. В. Шульговский (зав. кафедрой высшей нервной
деятельности Московского государственного университета

им. М. В. Ломоносова)

С. Торайгыров

атындағы ПМУ-дің

академик С. Бейсембаев

атындағы ғылыми

Физиология сенсорных систем и высшей нервной дея-
Ф504 тельности : в 2 т. Физиология высшей нервной дея-
тельности : учебник для студ. высш. учеб. заведений /
[Н. Г. Андреева и др.] ; под ред. Я. А. Альтмана, Г. А. Кулико-
ва, В. О. Самойлова. — М. : Издательский центр «Академия»,
2009. — 224 с.

ISBN 978-5-7695-4950-2

В двух томах учебника изложены основы сложных форм деятельности мозга, направленных на восприятие и обработку информации о внешней среде на формирование поведения животных и человека, адекватного изменениям среды. Во втором томе описаны этапы становления естественно-научного направления изучения мозга и поведения, методы исследования высшей нервной деятельности животных и человека. Рассмотрены условия и механизмы возникновения и торможения условно-рефлекторных реакций; факторы, определяющие целенаправленный характер организации адаптивных поведенческих актов; природа сна и гипноза; разнообразные формы обучения; биологические основы психических функций мозга; представления о развитии речи и второй сигнальной системе.

Для студентов высших учебных заведений.

УДК 612.821.8(075.8)

ББК 28.67я73

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

© Коллектив авторов, 2009

© Образовательно-издательский центр «Академия»,
2009

ISBN 978-5-7695-3099-9

ISBN 978-5-7695-4950-2 (т. 2)

© Оформление. Издательский центр «Академия»,
2009

ПРЕДИСЛОВИЕ

Физиология высшей нервной деятельности — важнейшее направление изучения мозга, сформировавшееся преимущественно благодаря работам И. П. Павлова, его учеников и последователей. В настоящее время физиология высшей нервной деятельности все в большей степени становится физиологией адаптивного поведения. Это соответствует представлениям И. П. Павлова, классическая книга которого многократно была издана под названием «Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных». Дальнейшие исследования с использованием самых разных методов существенно расширили и углубили наши знания об организации различных форм адаптивного поведения. Уже давно стала очевидной невозможность сведения всех форм поведения к безусловно-рефлекторным и условно-рефлекторным реакциям. Многие классические представления существеннейшим образом трансформировались в результате естественного хода познания. Доказано наличие таких специфических форм обучения, отличающихся от условно-рефлекторных, как импринтинг (запечатление), имитация, латентное обучение. Радикально изменилось понимание физиологических основ обучения, сна, речевой деятельности человека.

Исходя из современных представлений мозг в самом общем виде выполняет две основные функции: обрабатывает информацию, поступающую из внешней и внутренней сред, и использует эту информацию для активации исполнительных аппаратов, обуславливающих возникновение полезных поведенческих актов.

В настоящем учебнике изложен материал, отражающий как классические представления физиологии высшей нервной деятельности, так и современные данные. Описаны этапы становления естественно-научного направления изучения мозга и поведения, методы исследования высшей нервной деятельности животных и человека. Представлены сведения об условиях и механизмах возникновения и торможения условно-рефлекторных реакций, о факторах, определяющих целенаправленный характер организации адаптивных поведенческих актов. Рассмотрены природа сна и гипноза, разнообразные формы обучения, не сводимые к выработке условных рефлексов, биологические основы психических функций мозга, представления о развитии речи и второй сигнальной системе.

Авторы учебника исходили из того, что представленные сведения должны базироваться на критическом анализе богатейшего экспериментального материала. Студентам дана возможность понять, что лежит в основе тех или иных суждений и их эволюционных преобразований. В учебнике при необходимости специально указано на нерешенность некоторых проблем, отмечены возможные перспективы их дальнейшего изучения для формирования у студентов ощущения сопричастности к процессу научного поиска. В какой мере авторскому коллективу удалось справиться с поставленными задачами — судить читателям.

Главы 1 — 3 и 5 — 7 написаны В. О. Самойловым; подраздел 3.2, главы 4, 9, 10 и 12 — Г. А. Куликовым; глава 8 — Н. Г. Андреевой и Г. А. Куликовым; глава 11 — И. А. Вартанян.

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ: ВЧЕРА, СЕГОДНЯ

За три тысячелетия до нашей эры финикийцы, индусы, египтяне считали живым и одушевленным все, что двигалось: человека, животных, ветер, воду, огонь, звезды. В «Хирургическом папирусе» египтян, датированном XXXIII в. до н.э., написано, что разум человека связан с его мозгом.

В Древней Греции разнообразные душевные явления человеческой жизни — мысли, чувства, речь, волю — стали называть *психической* деятельностью. Этот термин древнегреческие ученые произвели от слова «психо» — дышать, поскольку с последним вздохом от человека «отлетает» жизнь, он утрачивает сознание и превращается в труп, бездыханный, бесчувственный и неподвижный.

Древнегреческие философы, например Алкмеон Кротонский (VI—V в. до н.э.), и выдающийся римский врач Клавдий Гален (ок. 130—200 г. н.э.), вряд ли знавшие о «Хирургическом папирусе», также предполагали, что психическая деятельность является функцией человеческого мозга.

Однако в те же времена другие ученые противопоставляли психику телу, т.е. духовное физиологическому. Речь идет о концепциях «бессмертной души» Платона (488—348 гг. до н.э.) и «энтелехии» Аристотеля (384—322 гг. до н.э.). Последний обосновывал отсутствие связи психики с мозгом тем фактом, что поверхность мозга не обладает чувствительностью.

В Средние века церковь превратила эти идеалистические концепции в догму. Духовное приобрело характер религиозно-мистического, сверхъестественного, отрешенного от всего земного. Основные понятия психологии (ум, воля, память, сознание, чувства и т.д.) на протяжении многих веков складывались умозрительно, без связи с физиологией и морфологией мозга. Научные исследования психики задержались на полторы тысячи лет. Они возобновились в эпоху Возрождения.

1.1. Рефлекторная теория Р.Декарта

Р.Декарт (1596—1650) сформулировал рефлекторный (отражательный) принцип поведения животных и человека, опираясь на результаты лично сделанных им вскрытий тел умерших людей, анатомические наблюдения А.Везалия (1523—1562), а также книгу



Р. Декарт (1596 — 1650)

Н. Коперника (1473 — 1543) «Об обращении небесных сфер» (1543), позднее (с 1616 по 1828 г.) запрещенную католической церковью.

Труд Н. Коперника о небесной механике предопределил развитие всех областей научного знания, поскольку любые явления природы пытались объяснить законами механики. Так, очевидно, возник термин «механизм» применительно к природе (сути) разнообразных физических и физиологических явлений.

По мнению Р. Декарта, нога отдергивается от огня наподобие того, как звенит колокольчик в доме, когда гость дергает за шнурок у входной двери.

Только, в отличие от шнурка, нервные волокна при натяжении не приводят в движение язык колокольчика, а открывают в мозге «заслонки» на мельчайших отверстиях, через которые из желудочков головного мозга по двигательным нервам, как по трубочкам, устремляются к мышцам «животные духи». Раздувая мышцы, они производят движение, благодаря которому нога отдергивается от огня. «Животными духами» Р. Декарт считал мельчайшие частички крови, которые в сердце нагреваются и приобретают достаточно высокую скорость, чтобы проникнуть из кровеносных сосудов в желудочки головного мозга.

Однако Р. Декарт не признавал результатом рефлекторных актов «высший разум», который обеспечивает сознательную жизнь человека, его речь, интеллект, волю, память. С другой стороны, по его мнению, толковать об участии души в произвольных движениях человека и животных столь же мало оснований, «сколь мало оснований предполагать, что в часах есть душа, заставляющая их показывать время». Признание наличия у человека материальной (рефлекторной) деятельности и вместе с тем «высшего разума», независимого от материи и представляющего собой проявление «духа», лежит в основе так называемого *психофизического параллелизма*, или *дуализма*.

Существует предположение, что Р. Декарт верил в единство тела и духа, но проповедовал дуализм в целях защиты от инквизиции. Однако все, что вышло из-под его пера и дошло до нас, не позволяет принять эту версию.

В трудах Р. Декарта нет термина «рефлекс». Изученное им «отраженное действие» рефлексом назвал И. Унцер в 1771 г., а И. Прохаска (1749 — 1820) ввел этот термин в физиологию, дал классическое описание рефлекторной дуги, включив в нее центральное

звено и распространив рефлекторный принцип на психическую деятельность. Он понимал рефлекс как акт, состоящий из чувствования и движения, и преодолел декартов дуализм.

Однако в 1830-х гг. М. Холл (1833) и его единомышленники, среди которых был один из основоположников современной физиологии И. Мюллер, вернули учение о рефлексе в русло дуализма. По их представлениям, рефлекс — это автоматическая передача сигналов с центростремительного на центробежный путь через нервный центр, но психическую деятельность он не обеспечивает. Наряду с рефлекторными (непроизвольными) реакциями были выделены психически регулируемые (произвольные), не основанные на рефлексах. М. Холл считал, что рефлексы осуществляются спинным мозгом, а сознание и воля — функции головного мозга. Ф. Галль (1758 — 1828) предположил, что органом психики является кора головного мозга, а не желудочки мозга, как думали со времен Галена. Он стал автором нового учения — френологии.

Вторя М. Холлу, О. Функе (1860) утверждал, будто спинной мозг представляет собой скопление нервных волокон, а в головном мозге «находится трон, откуда посылаются приказы двигательным нервам и дается аудиенция вестникам органов чувств». Утверждение О. Функе свидетельствует, что работа Э. Пфлюгера (1853) на лягушке с разрушенным головным мозгом и интактным спинным (спинальной лягушке), имевшая резонанс в научной среде, не поколебала концепцию М. Холла. Э. Пфлюгер показал, что движения спинальной лягушки в ответ на стимуляцию характеризуются целесообразностью, и заявил о наличии «спинальной души». Однако и сам Э. Пфлюгер, установив не только проводниковую, но также интегративную и командную функции спинного мозга, оставался на позиции дуализма, противопоставляя рефлекторную и психическую деятельность организма.

К середине XIX в. изменилось представление о нервном центре — его стали рассматривать не только как место связи сенсорных путей с моторными, но и как источник активных воздействий на эффекторы. Однако дуалистические представления только усугубились. Этому более всего способствовало выделение психологии в самостоятельную область знаний, причем даже выдающиеся ее представители (В. Вундт, Т. Циген, Э. Титченер, В. Ф. Чиж, Г. И. Челпанов и др.) игнорировали основополагающие принципы научной методологии. Отрицая возможность изучения психической деятельности объективными методами, они признавали только субъективное истолкование наблюдений за действиями и поступками людей, так называемое внутреннее самонаблюдение.

В 1870-е гг. В. Вундт ввел в психологические исследования эксперимент с использованием физиологических приборов. Однако интуиция, умозрение и интроспекция (самонаблюдение) настолько



И. М. Сеченов (1829 — 1905)

доминировали в умах психологов, что даже экспериментальная психология не находила общего языка с физиологией, которая всегда шла в авангарде внедрения научной методологии в медицину и биологию. Поэтому И. М. Сеченов в 1868 г., отвечая на вопрос, следует ли ввести психологию в круг медицинского образования, писал: «Психология по способу обработки своего материала принадлежит, как известно, к наукам не вполне установившимся — в ней уживаются пока еще рядом ... опытное начало с чисто умозрительным. Как же принять такую науку за одну из основ современной медицины с ее твердо установившимся естественно-историческим методом? Это значило бы вносить смятение в умы и делать, в смысле метода, положительный шаг назад» (Научное на-

следие, с. 245). И позднее И. М. Сеченов считал целесообразным при разработке психологических проблем исходить из того, будто научного изучения психики «не существовало вовсе».

И. М. Сеченов увлекся психологией в 1853 г., будучи студентом третьего курса медицинского факультета Московского университета. Наибольшее впечатление произвели на студента книги Ф. Э. Бенеке «Психологические очерки» и «Учение о воспитании», написанные в предшествующие два десятилетия. По словам Сеченова, у Бенеке «вся картина психической жизни выводилась из первичных сил души». Не зря он был кумиром российских идеалистов: П. Л. Лаврова, П. Д. Юркевича, В. С. Соловьева и др. Вместе с тем Ф. Э. Бенеке пропагандировал развитие экспериментальной психологии, но выступал против связи психологии с физиологией. И. М. Сеченов, по собственному признанию, оставался идеалистом вплоть до окончания университета и поездки за границу, растянувшейся на четыре года.

Работа в зарубежных физиологических лабораториях отвлекла его от проблем психологии. Во-первых, много сил и внимания поглощали физиологические исследования, в которые он погрузился со всей страстью, свойственной его натуре. Во-вторых, за границей вопросы развития человеческой личности и движущих сил ее поведения не стояли тогда так остро, как в России. Спор о душе, «об отношении душевных явлений к телесному ме-

ханизму» охватывал широкие слои российского общества, тогда как на Западе в нем участвовали немногие естествоиспытатели и философы.

1.2. Спор о душе в середине XIX в.

В России после А. Н. Радищева и А. И. Герцена, отвергавших дуализм и проповедовавших монизм (единство тела и духа), новый тур полемики открыл в 1860 г. Н. Г. Чернышевский, напечатав анонимно в IV и V книгах журнала «Современник» статью «Антропологический принцип в философии», в которой он критиковал «Очерки вопросов практической философии» П. Л. Лаврова. Чернышевский утверждал, что достижения физиологии опровергают дуализм, что душу можно и нужно исследовать естественно-научными средствами, призывал физиологов вывести свои исследования за рамки вегетативных и соматических процессов и распространить научную методологию на изучение психики.

В спор с ним вступил профессор философии Московского университета П. Д. Юркевич, учитель выдающегося российского философа В. С. Соловьева, напечатав в «Трудах Киевской духовной академии» (1860 г., кн. 4) статью «Из наук о человеческом духе», обширные извлечения из которой вскоре появились в журнале «Русский вестник». Его издавал М. Н. Катков, который в предисловии к этим выдержкам весьма одобрительно отозвался о статье Юркевича («Русский вестник», 1861, т. 32 и 33). П. Д. Юркевич (1860, с. 18) писал: «Сколько бы ни толковали об единстве человеческого организма, мы всегда будем познавать человеческое существо двояко: внешними чувствами — тело, его органы, внутренним чувством — душевные явления».

«Современник» (1861, кн. VI и VII; 1862, кн. II) ответил статьями Н. Г. Чернышевского («Полемические красоты») и М. А. Антоновича («Современная физиология и психология»). «Русский вестник» опубликовал в четырех номерах (1862, № 4—6, 8) весьма пространный опус П. Д. Юркевича «Язык физиологов и психологов». Автор нашел подтверждение своим взглядам в ряде физиологических работ. Среди них была книга Дж. Льюиса «Физиология обыденной жизни», которую вскоре перевели на русский язык, благодаря чему она приобрела популярность в российском обществе. Чернышевский и его единомышленники не смогли убедительно опровергнуть доводы Юркевича.

Во время полемики И. М. Сеченов был профессором физиологии в Санкт-Петербургской медико-хирургической академии. Он дружил с Н. Г. Чернышевским, но сначала не участвовал в споре с П. Д. Юркевичем. После ареста Чернышевского в июле 1862 г. Сеченов год работал за границей, где в лаборатории К. Бернара от-

крыл центральное торможение, благодаря чему приобрел репутацию физиолога европейского масштаба.

Н. А. Некрасов, преемник Н. Г. Чернышевского в «Современнике», обратился к Сеченову с просьбой о статье, направленной против дуализма, которая была опубликована в декабре 1863 г. в двух номерах (№ 47 и 48) журнала «Медицинский вестник» под названием «Рефлексы головного мозга». Цензура не позволила Сеченову назвать статью так, как ему хотелось: «Попытка ввести физиологические основы в психические процессы». Выдающийся физиолог нашел доводы в опровержение позиции Юркевича, который после этого прекратил полемику. Между тем аргументы Сеченова были вескими для образованного дилетанта, но недостаточно основательными для физиологов. Многие из них не приняли сеченовскую систему доказательств рефлекторного механизма психики.

Одним из высших свойств человеческой психики издавна считали «силу воли», а ее признаком — умение человека «сдерживать себя» («парализовать внешние проявления своей психической деятельности», — по выражению И. М. Сеченова). Невозможность объяснить эту способность человека с позиций механистического представления о рефлекторной деятельности дуалисты использовали как важнейший аргумент в пользу принципиального различия между произвольными (рефлекторными) и произвольными (психически детерминированными) движениями. Причину произвольных движений приверженцы концепции психофизического параллелизма видели в особой психической силе, исходящей из внутренних побуждений человека, в духовном начале, ставящем человека вне земных законов. Внутренние побуждения дают возможность человеку совершать движения по своему произволу — потому их называли и называют произвольными, в противоположность произвольным движениям, строго детерминированным внешними обстоятельствами.

«Как совместить детерминизм («машинность мозга при осуществлении рефлексов») со свободой воли индивида?» — вопрошал философ П. Л. Лавров. И. М. Сеченов, напротив, утверждал, что «мысль о машинности мозга при каких бы то ни было условиях для всякого натуралиста клад». Под «какими бы то ни было условиями» он понимал рефлекторный механизм как произвольных, так и произвольных движений.

«Смеется ли ребенок при виде игрушки, улыбается ли Гарибальди, когда его гонят за излишнюю любовь к Родине, дрожит ли девушка при мысли о первой любви, создает ли Ньютон мировые законы и пишет их на бумаге — всюду конечным актом является мышечное движение», — писал Сеченов в статье «Рефлексы головного мозга». А если движение — рефлекторный акт, то все сложные психические процессы, участвующие в управлении произволь-

ными движениями, имеют рефлекторный механизм. Однако далеко не все мысли приводятся в действие, многие двигательные акты, включая и произнесение слов, сдерживаются волей человека. Сеченов предполагал, что внешние проявления психической деятельности «парализуются» благодаря наличию центров торможения в центральной нервной системе. Его обобщающий вывод был однозначен: «...все, даже самые сложные проявления психической деятельности по способу своего происхождения суть рефлексы».

Таким образом, И. М. Сеченов в «Рефлексах головного мозга» распространил рефлекторный принцип на психику, пытаясь преодолеть концепцию психофизического параллелизма. Но это не было возвратом к представлениям И. Прохаски. Сеченову удалось достичь большего в понимании «силы воли» благодаря привлечению к рассмотрению ее механизмов открытого им центрального торможения. И. П. Павлов назвал позднее «Рефлексы головного мозга» «гениальным взлетом сеченовской мысли, не защищенной бастионами экспериментов».

В 1866 г. И. М. Сеченов подготовил издание своей статьи в виде отдельной книги. Однако книга увидела свет только через полтора года. В течение этого срока она находилась под арестом в канцелярии санкт-петербургского градоначальника, что способствовало еще большей популярности антидуалистических взглядов ее автора в российском обществе. Третье издание «Рефлексов головного мозга», осуществленное в 1871 г., было, очевидно, связано со скандалом вокруг сочинения профессора Варшавского университета Г. Струве «Самостоятельное начало душевных явлений (Психофизиологическое исследование)», которое автор защищал в Московском университете как докторскую диссертацию в 1870 г. Не скрывая огорчения, Г. Струве заявлял: «В русской литературе катехизисом материализма служит сочинение Сеченова «Рефлексы головного мозга»..., в котором автор... обнаруживает стремление к объяснению всех вообще явлений жизни, а потому и явлений душевных — мысли, чувствования и воли — на основании мозговых рефлексов» (1870, с. 29). Попытка опровергнуть это положение оказалась голословной. На докторском диспуте профессора С. Усов и Н. Бугаев упрекнули Г. Струве в непонимании сути научного метода изучения природы, в глубокой порочности представления о «чистой психологии», способной развивать свои понятия независимо от естественных наук.

Благодаря поддержке П. Д. Юркевича, бывшего тогда деканом историко-филологического факультета Московского университета, Г. Струве получил искомую ученую степень, несмотря на громкое шиканье и свист в аудитории. П. Д. Юркевич и М. Н. Катков сделали из Г. Струве «мальчика для битья», использовали его как своеобразный «пробный камень» для выяснения общественного мнения. Они убедились, что в широких слоях российской интел-

лигенции концепция И. М. Сеченова в начале 1870-х гг. воспринималась как единственно правильная. Никто, включая П. Д. Юркевича, не осмеливался открыто опровергать в печати основные положения «Рефлексов головного мозга», знакомство с которыми считалось обязательным для всякого образованного человека.

Однако приверженцы идеалистической психологии стали действовать более тонко. В январе — апреле 1872 г. журнал «Вестник Европы» опубликовал серию статей профессора права Санкт-Петербургского университета К. Д. Кавелина под общим названием «Задачи психологии». В них имя Сеченова не упоминалось, но основные идеи «Рефлексов головного мозга» подвергались критике. Автор утверждал, что исследование душевного мира человека возможно без обращения к физиологии, что психологию нужно строить не на основе естествознания, а на «культурно-историческом материале». В этом материале, по мнению К. Д. Кавелина, следует искать проявления сложных психических процессов и устанавливать корреляции между ними.

Автор «Задач психологии» следовал идеям позитивизма, который тогда входил в моду благодаря трудам Г. Спенсера и его последователей. Он ратовал за нераздельность души и тела, отказ от умозрительного анализа психических явлений, за применение научной методологии к изучению психики. Вместе с тем К. Д. Кавелин отстаивал положение о независимости движущих сил внутреннего мира человека от окружающей среды, о произвольном характере поведения.

Статьи К. Д. Кавелина побудили И. М. Сеченова снова обратиться к проблемам психологии. Он написал ответную статью, а также обширную программу развития объективной психологии. Присоединив к ним «Рефлексы головного мозга», Сеченов издал в 1873 г. своеобразный триптих под общим названием «Психологические этюды». Их основные положения получили развитие в программной статье «Кому и как разрабатывать психологию», опубликованной в том же году в «Вестнике Европы». Там же через год он довел до сведения читающей публики «Несколько слов в ответ на «Письма г. Кавелина».

Если К. Д. Кавелин утверждал, что будущее психологии находится в руках «гуманитариев», то, по мнению И. М. Сеченова, «одна только физиология... держит в своих руках ключ к истинно научному анализу психических явлений», причем психология должна не только почерпнуть у физиологии ее результаты, но и воспринять свойственную ей научную методологию. По свидетельству И. П. Павлова, выдающийся психолог У. Джемс называл психологию только «надеждой на науку», а немецкий психолог В. Вундт утверждал, что «у каждого профессора психологии своя особая психология». В дискуссии Сеченова с Кавелиным российская общественность приняла сторону первого из них.

Интересно, что на Западе спор о душе занимал немногих. В ученом мире там господствовала концепция позитивизма, развиваемая Г. Спенсером. В России она тоже пользовалась успехом. Большинство физиологов не были солидарны с И. М. Сеченовым, но это не помешало ему подготовить почву, на которой И. П. Павлов создал новый раздел физиологической науки — физиологию высшей нервной деятельности.

1.3. Создание И. П. Павловым физиологии высшей нервной деятельности

И. П. Павлов писал: «Главным толчком к моему решению (изучать психику. — В. С.), хотя и не сознаваемому тогда, было давнее, еще в юношеские годы испытанное влияние талантливой брошюры Ивана Михайловича Сеченова, отца русской физиологии, под заглавием “Рефлексы головного мозга”».

Павлов заинтересовался проблемами психики в юношеские годы. Он был сыном священника, преподававшего прежде в духовном училище, и с детства слышал споры о душе. Полтора года из первых десяти лет своей жизни он провел в монастыре, где его воспитывал игумен, бывший его крестным отцом. Обучение в духовном училище и семинарии закрепило интерес Павлова к духовной жизни человека. Эта тема была стержнем всех споров семинаристов о жизни и своем предназначении в ней.

Спор о душе, сопровождавший человечество с незапамятных времен, сильно обострился в знаменательные для России 1860-е гг. — в эпоху реформ. К. А. Тимирязев писал, что «поколение, для которого начало его сознательного существования совпало с тем, что принято называть шестидесятыми годами, было, без сомнения, счастливейшим из когда-либо нарождавшихся на Руси». Стремление к эмансипации стало движущей силой преобразования всех сторон российской жизни. Каждый гражданин обновлявшегося государства, по словам известного публициста Н. В. Шелгунова, освобождался где и как он мог от чего ему было нужно. Идея свободы охватила всех и проникала повсюду. Критерием оценки человека при переходе России от феодализма к капитализму становился труд, направленный на улучшение жизни, которого надеялись добиться путем преобразования природы. Архимедовым рычагом такого преобразования признавалась наука.



И. П. Павлов (1849—1936)

Мысли и чувства передовых людей разносились в самые отдаленные уголки Российского государства. Дошли они и до Рязани, где семинарист Иван Павлов вместе с товарищами мучительно размышлял о смысле и цели своей жизни. Их наставники учили будущих священнослужителей проникать в душу каждого прихожанина и лечить ее. Благоверные воспитанники стремились к этому, но с каждым годом обучения в семинарии росло число скептиков, которым казалось, что психология, основанная на теологии, не способна помочь им понять душу человека.

На почву сомнений упали зерна, щедро брошенные руками пропагандистов естествознания, прежде всего Д. И. Писарева. Он убеждал своих читателей, что только естественные науки могут открыть человечеству дорогу к счастью, и называл естествоиспытателя «Прометеем нашего времени». Иван Павлов часами простаивал в очереди перед общественной библиотекой в Рязани, чтобы первым прочесть очередной номер журнала «Русское Слово», печатавшего статьи кумира русской молодежи.

Сильное влияние на будущего физиолога оказали публикации Я. Молешотта, уверявшего читателей своих произведений, что даже социальные вопросы должны разрешаться на основе изучения химического состава тканей головного мозга, с которыми связана «жизнь мысли и воли». В начале 1868 г. рязанская библиотека пополнилась книгой И. М. Сеченова «Рефлексы головного мозга». Она, как уже говорилось, за полтора года до этого была арестована прямо в типографии, содержалась под арестом в канцелярии Санкт-Петербургского градоначальника в ожидании суда над автором, но суд не состоялся, и книга получила свободу. Нужно ли говорить, что освобожденная из полицейских застенков книга была нарасхват у молодых людей, грезивших эмансипацией.

Особый интерес для Павлова представляла книга И. М. Сеченова «Рефлексы головного мозга», в которой автор заявлял о возможности сведения психологических процессов к физиологическим. Важно, что такое заявление сделал не журналист Писарев, утверждавший, будто не только психология, но и социология покрываются физиологией, а один из немногих тогда русских физиологов с мировым именем.

Изрядно помучившись сомнениями и преодолевая сопротивление отца, которого весьма почитал, восемнадцатилетний Иван Павлов принял решение оставить семинарию, не доучившись одного года до завершения полного курса обучения, и готовиться к поступлению в Санкт-Петербургский университет для изучения там естественных наук, чтобы на их основе проникнуть в тайны человеческой психики.

В сентябре 1870 г. на 21-м году жизни он осуществил свое намерение. Однако вместе с радостями университетской жизни пришли и разочарования. Чем глубже он изучал химию (у Д. М. Мен-

делеева, А. М. Бутлерова, Н. А. Меншуткина), физику (у Ф. Ф. Петрушевского), биологию (у А. Н. Бекетова и К. Ф. Кесслера), тем меньше ему верилось в достижение заветной цели. Между естественными науками и психологией обнаружилась непреодолимая пропасть.

На первом курсе Павлов торопил время в ожидании встречи с физиологией, с которой, веря И. М. Сеченову, связывал возможность преодоления пропасти между психологией и «позитивными» науками (т. е. естествознанием). Однако в лекциях по физиологии Павлов не нашел того, ради чего поступил в университет. Ординарный профессор академик Ф. В. Овсянников старался обходить острые углы в вопросах о возможности изучать психику физиологическими методами, а его помощник экстраординарный профессор И. Ф. Цион категорически отвергал такую возможность, бесцеремонно критиковал И. М. Сеченова за его «пустые и вредные фантазии» и приглашал студентов изучать «то, что доступно физиологии». Во время обучения в университете И. П. Павлов начал проводить физиологические исследования кровообращения и пищеварения, которые продолжил в Медико-хирургической академии, куда поступил по окончании университета. В них он реализовывал идеи *нервизма*, под которым понимал «физиологическое направление, стремившееся распространить влияние нервной системы на возможно большее количество деятельностей организма». В число таких «деятельностей» следовало включить и психику, но сделать это Павлову долго не удавалось.

Традиционно было принято выделять три сферы проявлений жизнедеятельности человека: вегетатику, соматику и психику. Две первые сферы давно были предметом изучения физиологии. Однако возможность естественно-научного исследования третьей отвергали не только богословы, но и материалисты. Например, отец электрофизиологии Э. Дюбуа-Реймон произнес как заклятье свое «*ignoramus et ignorabimus*» — «не знаем и никогда не узнаем», каковы механизмы психических процессов.

И если в Рязани неискушенный в науке Иван Павлов не ведал этих запретов, то теперь, получив два высших образования в лучших вузах России, он понимал всю обоснованность предостережений серьезных ученых. Но несмотря на это продолжал испытывать душевный дискомфорт, поскольку стремился «к бесконечной глубине постижения истины», и понимал, что этого не удастся достичь, пока психика не будет включена в область физиологических исследований.

Проявлением душевных терзаний 30-летнего Павлова стали его письма, датированные 1880/81 учебным годом, когда он высказывал намерение прекратить работу над докторской диссертацией, стать учителем в средней школе, чтобы в общении с детьми изучать становление их психической деятельности. Не случайно люби-

мым писателем И. П. Павлова был Ф. М. Достоевский, в котором Ф. Ницше признавал «единственного психолога», у которого он сам «кое-чему научился», и единственного из людей, кто «разгадал Христа».

Павлов был потрясен до глубины души романом Достоевского «Братья Карамазовы», который он читал в «Русском вестнике», нетерпеливо ожидая в 1879—1880 гг. каждый новый номер журнала. Иван Петрович нашел много общего между нигилистом Иваном Федоровичем Карамазовым и самим собой. О том же ему твердили и приятели, особенно после прочтения таких глав, как «Бунт», «Великий инквизитор» и «Брат Иван Федорович». Однако это сходство недолго его радовало. Прочитав в финале романа, что Иван Федорович стал пациентом психиатрической больницы, Иван Петрович был обескуражен и написал: «Иван Федорович — это несчастная попытка ума все, природу, как и всего человека, забрать в свою область, все проводить через сознание, все разумом мотивировать. А разве это возможно? Где наука человеческой жизни? Нет ее и в помине». Ее-то и хотел создать 30-летний Павлов.

Однако он снова преодолел в себе это желание — во второй раз в жизни, и перерыв в его реализации затянулся на 20 лет. Только на рубеже XIX и XX вв. в ходе исследования пищеварения И. П. Павлов вернулся к тому, что побудило его стать физиологом. Он вновь (уже в третий раз) обратился мыслями к изучению психики. Однако теперь размышления были поддержаны действиями. Многим такой переход в работе большого коллектива от пищеварения к психике казался нелогичным. Он и сейчас воспринимается так, если не знать о многомесячных страданиях юного Павлова в поисках пути к тайнам человеческой психики, мучительных переживаниях по тому же поводу в 30-летнем возрасте. Важно, что работа павловского ума в размышлениях об этом сопровождалась сильными эмоциями. Поэтому Иван Петрович был заряжен на исследования психики всю сознательную жизнь, но не находил для них объективного метода.

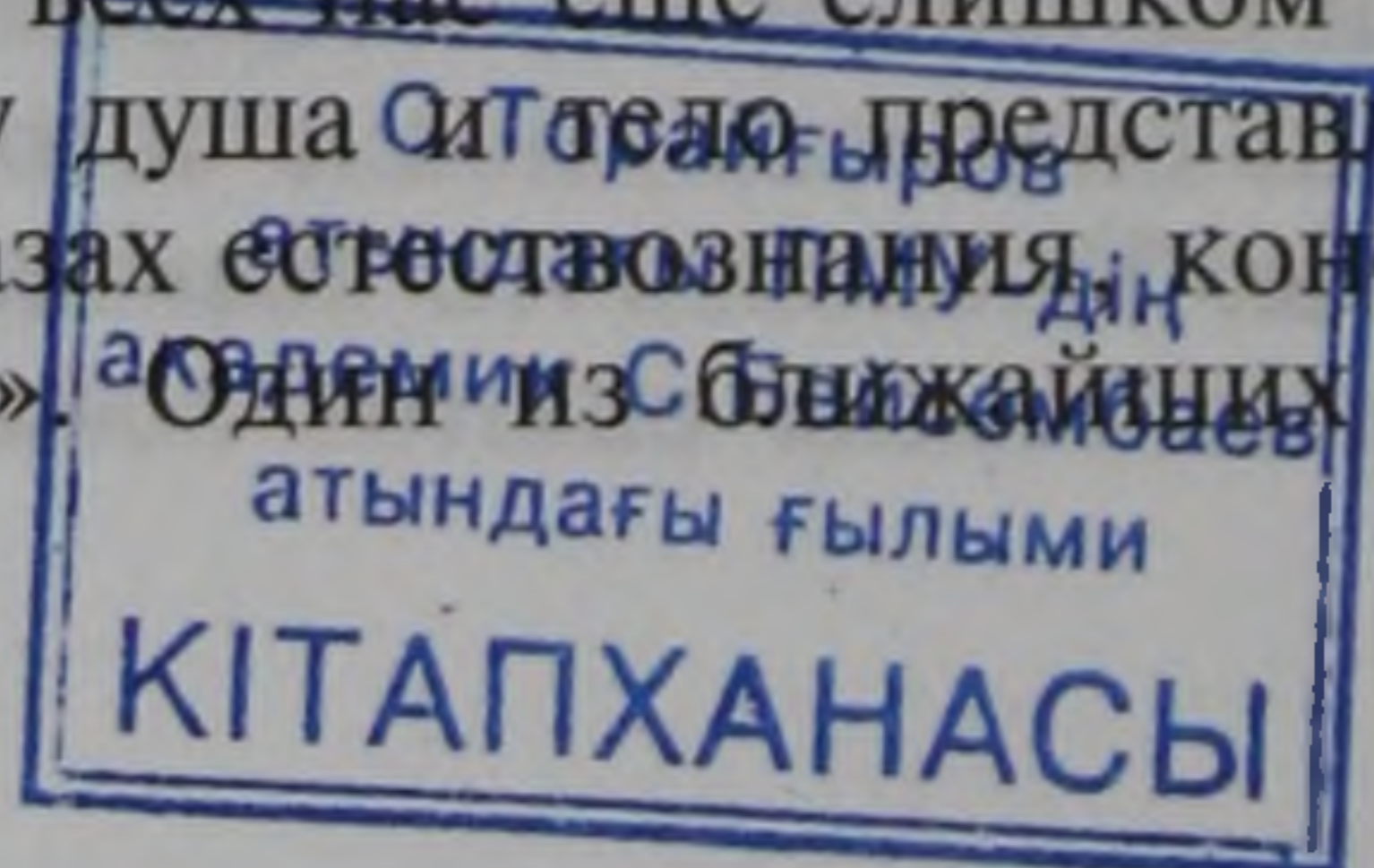
В своих изысканиях он строго следовал принципам научной методологии. А научный метод имеет три атрибута: эксперимент, измерения и математический анализ. В работах по физиологии пищеварения И. П. Павлов стремился выявлять строгие количественные соотношения между стимулами и реакциями на них секреторных и моторных аппаратов желудочно-кишечного тракта.

При проведении хронических опытов, в отличие от острых, Павлов столкнулся с тем, что так называемые силовые отношения, т. е. функциональные зависимости объемов выделяющихся пищеварительных соков от силы стимула, нередко нарушались, количественные закономерности оказывались статистически недостоверными. Довольно скоро удалось установить, что помехи

создавали посторонние раздражители, сопровождавшие предъявление исследуемого стимула: вид, звуки, запахи и другие факторы, сопутствующие стимулу. Сотрудники павловских лабораторий изощрялись в изобретении способов их устранения. Реакции пищеварительных желез на эти побочные раздражители назывались «психической секрецией». Павлов и его ученики справились с психической секрецией желудочных желез и поджелудочной железы и установили для них четкие силовые отношения. Однако при исследовании секреции слюнных желез в хронических экспериментах возникли большие трудности в устранении «психического слюноотделения». В своем докладе «Об опытах доктора Глинского над работою слюнных желез» в 1895 г. И. П. Павлов противопоставлял «рефлекторные и психические слюноотделительные реакции». Он как будто забыл утверждение И. М. Сеченова о том, что психические процессы по механизму своего осуществления являются рефлексам.

В 1897 г. увидели свет павловские «Лекции о работе главных пищеварительных желез». Именно эта книга в немецком переводе рассматривалась Нобелевским комитетом и обеспечила присуждение Павлову Нобелевской премии. В 1917 г. «Лекции» вышли во втором издании. В предисловии к нему автор указывал на ряд «пунктов», которые он исправил по сравнению с первым изданием: «Первый пункт касается так называемого психического возбуждения желез, которое я резко противопоставлял рефлекторному возбуждению, с большим жаром и развязностью говоря о мыслях, желаниях и чувствах экспериментальных животных. В настоящее время ходом развития моей физиологической мысли я приведен к совершенно другому представлению о предмете». Ход развития физиологической мысли Павлова о «психическом сокоотделении» был многотруден и извилист, несмотря на почти тридцатилетние размышления о необходимости физиологического изучения психики.

В 1898 г. ученик Павлова С. Г. Вульфсон защитил докторскую диссертацию «Участие психического момента в работе слюнных желез», в которой утверждал, что регулятором психического слюноотделения является душа животного. Павлов был согласен с автором, считая, что «при изучении секреции слюны психология преобладает над физиологией». В 1899 г. на заседании Общества русских врачей в Санкт-Петербурге Павлов говорил: «В открытой нами психологии слюнных желез мы видим все элементы того, что называется душевной деятельностью: чувства, желания, мысли о свойствах попадающего в рот». В 1900 г. Павлов сказал: «Вся беда в том, что во всех нас еще слишком твердо сидит тот дуализм, по которому душа и тело представляют нечто отдельное друг от друга; в глазах естествознания, конечно, подобное разделение невозможно». Один из ближайших павловских учеников



Л. А. Орбели вспоминал, что его однокурсник весной 1901 г. на лекции спросил Ивана Петровича, нельзя ли считать психическое слюноотделение рефлексом. Лектор ответил отрицательно, но как-то неуверенно и напряженно. По-видимому, уже тогда он готов был согласиться со студентом, но что-то ему мешало.

Осенью того же года произошло событие, которое придало ускорение движению мысли Павлова в новом направлении, стало своеобразным катализатором этого процесса. Под руководством Ивана Петровича работал над докторской диссертацией психиатр А. Т. - Снарский, который очень нравился руководителю, поскольку в нем «виделся живой ум, понимающий радости исследующей мысли». Однако когда дело дошло до представления диссертации к защите, А. Т. Снарский наотрез отказался от каких бы то ни было компромиссов между психологией и физиологией в объяснении результатов исследования секреции слюнных желез. Он все объяснял с позиций классической психологии, хотя в павловских лабораториях уже около пяти лет искали точки соприкосновения психологического и физиологического толкований результатов опытов.

«Доктор Снарский, — писал Павлов, — остался при субъективном истолковании явлений; я же, пораженный фантастичностью и научной бесплодностью такого отношения к поставленной задаче, стал искать другого выхода из трудного положения. После настойчивого обдумывания предмета, после нелегкой умственной борьбы я решил, наконец, и перед так называемым психическим возбуждением остаться в роли чистого экспериментатора... К осуществлению этого решения я и приступил с новым сотрудником, доктором И. Ф. Толочиновым...».

Снарский защитил докторскую диссертацию 24 января 1902 г. Очевидно, предшествующие 2—3 месяца можно считать периодом, в течение которого Иван Петрович преодолел свои многолетние сомнения, а также отрицательное отношение к этому некоторых сотрудников и близких людей. Даже его жена, помогавшая работать в течение всей совместной жизни, плакала и причитала: «Что ты делаешь?! Это же ведет к материализму!» — и умоляла прекратить исследования психики на основе научной методологии.

Однако Иван Петрович почувствовал, что нашел наконец-то ключ к тайнам психики, и параллельно с изучением пищеварения ставил опыты, которые поначалу назывались в лаборатории «занятиями психологией». Они проводились три раза в неделю. К 16 часам приезжал психиатр Толочинов и вместе с Павловым и служителем Харитоновым показывал собаке, у которой была фистула протока слюнной железы, колбу с раствором соляной кислоты, подкрашенным генциан-виолетом, после чего вливал в пасть собаке содержимое колбы. У животного возникало обильное слюноотделение. После нескольких опытов собака начинала выде-

лять слюну, как только ей показывали колбу, наполненную подкрашенной жидкостью.

Постепенно опыты усложнялись. К лету накопилось достаточно фактов, чтобы сделать научный доклад. С ним выступил И. Ф. Толчинов на Конгрессе врачей и естествоиспытателей (натуралистов) стран Севера Европы. Он проходил в Гельсингфорсе (Хельсинки) с 7 по 12 июля 1902 г. Доклад Павлова и Толчинова под названием «Материалы к изучению физиологии и психологии слюнных желез» был опубликован в материалах Конгресса в 1903 г. В нем впервые прозвучали такие термины, как *условный* и *безусловный рефлекс*, и было сформулировано принципиальное отличие первого от второго: биологическая значимость условного раздражителя заключена в его сигнальной роли по отношению к раздражителю, реакция на который является безусловным рефлексом. Условные рефлекс обеспечивают организму упреждающее (форпостное) регулирование физиологических процессов на основе предвидения грядущих событий, а такое регулирование представляет собой высшую форму приспособления организма к окружающей среде.

В 1903 г. состоялся XV Международный медицинский конгресс в Мадриде. В нем И. П. Павлов участвовал в качестве представителя Военно-медицинской академии и произнес речь «Экспериментальная психология и психопатология на животных». По свидетельству С. В. Павловой, сопровождавшей мужа в мадридском путешествии, речь Ивана Петровича не вызвала большого интереса участников конгресса. Однако докладчик не был обескуражен. В трудной судьбе нового раздела физиологии он не сомневался. По возвращении в Санкт-Петербург он нередко говорил сотрудникам: «Долой физиологию пищеварения! Вы все будете изучать психику». Вскоре угроза стала претворяться в жизнь. В отчете о научной деятельности физиологического отдела Института экспериментальной медицины за 1903 г. впервые появилась фраза: «Помимо исследований секреторной работы пищеварительного канала и различных видов действия пищеварительных ферментов, работа была направлена на изучение вопросов экспериментальной психологии на животных», а 12 декабря 1904 г. треть Нобелевской речи в Стокгольме И. П. Павлов посвятил рассказу о своих исследованиях психической деятельности животных.

Слюнная железа оказалась удобным объектом для научного анализа психических процессов. Величина секреторной реакции точно измерялась по числу выделенных капель или по отметкам на шкале, соединенной с фистулой слюнного протока жидкостно-воздушной системой передачи. Измерять какие-либо параметры двигательной активности подопытного животного было гораздо сложнее (практически невозможно). Кроме того, интерпретация соматических рефлексов невольно связывалась (да и сейчас свя-

зывается) с антропоморфным истолкованием результатов. Анализ слюноотделения в гораздо меньшей степени подвержен этому недостатку, а вегетативные реакции по сравнению с соматическими лучше защищены от посторонних раздражителей.

Простота экспериментов Павлова казалась многим физиологам несовместимой с возможностью проникнуть в тайны психической деятельности. По мнению некоторых из них «Павлов стал изучать то, что известно любому егерю, имеющему общение с охотничьими собаками». Люди, не овладевшие научной методологией, не понимали разницы между наблюдением и экспериментом, не осознавали роли измерений и математического анализа результатов экспериментального исследования.

Ситуацию вокруг работ Павлова в тот период точно и образно охарактеризовал биофизик А. Л. Чижевский: «В учении Ивана Петровича Павлова меня всегда поражали два явления: необычайная простота эксперимента и возможность именно с помощью этой простоты увидеть насквозь бездну человеческой психики и установить основные принципы ее работы. С одной стороны, какое-то число капель слюны за такое-то число минут, с другой — краеугольные камни физиологии высшей нервной деятельности. Аналог Павлову в физико-химии — Майкл Фарадей, обосновавший электродинамику с помощью кусочков железа, проволоки и магнита. Оба, конечно, гении, без всяких оговорок, проникшие в природу вещей с помощью по-детски наивных способов. В этом их величие и бессмертие... Иван Петрович Павлов — это целый своеобразный мир. Он вывел физиологию головного мозга из тупика, совершив научный подвиг, равноценный подвигам Галилея или Коперника, Дарвина или Менделеева».

Поразительно, насколько прозорливым оказалось придуманное Павловым словосочетание: «высшая нервная деятельность». С развитием кибернетики стало ясно, что хорошее управление может быть обеспечено тогда, когда в момент времени t машина «знает», что ее ждет в момент времени $(t + 1)$, иными словами, хорошим считается упреждающее (форпостное) регулирование. Выбатываемые в процессе жизни человека или животного условные рефлексы (временные связи организма с внешней средой) обеспечивают форпостное регулирование поведения организма в стохастической среде. Потому они и составляют высшую (по сравнению с приспособлением к уже случившемуся событию) нервную деятельность.

Некоторые психологи упрекают Павлова в том, что он отказался от психологической терминологии. Действительно, в дидактических целях он на первых порах изучения высшей нервной деятельности запретил сотрудникам пользоваться психологическими терминами и увлек их работой по изобретению нового (физиологического) словаря для характеристики психологических

понятий. Однако после того как сотрудники создали и хорошо усвоили новый словарь, Павлов стал сопоставлять и сталкивать между собой физиологические и психологические термины. Одни из них оказались сходными, а другие сильно различались. Анализ сходства и различий стал дополнительным методом разработки физиологии высшей нервной деятельности. Павлов утверждал, что только сотрудничество физиологии и психологии может привести к «слитию субъективного с объективным» в изучении человеческой психики, но в таком сотрудничестве не должно быть размытия принципиальных различий между двумя науками и уступок в методологии.

В 1906—1907 гг. исследовались условные рефлексy при разрушении различных отделов центральной нервной системы. Был сделан вывод, что в естественных условиях временные связи устанавливаются прежде всего между нервными центрами с наивысшим уровнем пластичности. У млекопитающих этим свойством обладает кора больших полушарий головного мозга. С 1907 г. в отчетах о научной деятельности физиологического отдела Института экспериментальной медицины Павлов стал писать: «Продолжались исследования деятельности больших полушарий и органов чувств».

В том же году И. П. Павлов был избран академиком Императорской Академии наук и в его ведение поступила академическая физиологическая лаборатория. Он стал руководителем трех учреждений: кафедры физиологии Военно-медицинской академии, физиологического отдела Института экспериментальной медицины и Физиологической лаборатории Академии наук. Почти весь персонал названных учреждений участвовал в разработке нового раздела физиологии — физиологии высшей нервной деятельности. Кроме немногочисленных (буквально единичных) штатных сотрудников, большой вклад в ее создание внесли врачи, которых прикомандировывали к Военно-медицинской академии для выполнения докторских диссертаций. Многие из них предпочитали это делать под руководством И. П. Павлова, поскольку ранее учились у него в академии, относились к нему с глубоким почтением и знали, что успех в работе над диссертацией гарантирован. В конце первого десятилетия XX в. в лабораториях Павлова стали работать над диссертациями и выпускники Женского медицинского института, учрежденного в 1897 г. Столь многочисленного научного коллектива не существовало тогда ни в одной другой стране. Не зря Иван Петрович говорил, что он разработал новый раздел физиологии «с полком своих сотрудников», хотя их подавляющее большинство были волонтерами.

Период с 1910 по 1914 г. оказался весьма плодотворным в развитии учения о высшей нервной деятельности. Шла активная работа над такими проблемами, как структурная организация временных связей, взаимоотношения безусловных и условных реф-

лексов в поведении животных, функционирование анализаторов (органов чувств), торможение условно-рефлекторной деятельности, движение процессов возбуждения и торможения в коре больших полушарий головного мозга при формировании условных рефлексов.

5 сентября 1913 г. на IX Международном физиологическом Конгрессе в Гронингене Павлову была оказана высокая честь выступить на заключительном пленарном заседании с докладом «Исследование высшей нервной деятельности». Этот доклад признали главным событием всего Конгресса. С нетерпением ожидал Иван Петрович открытия Международного съезда психиатров, неврологов и психологов в Швейцарии, намечавшегося на 1914 г. К съезду он подготовил доклад «Настоящая физиология головного мозга» и буквально рвался в бой, страстно желая доказать в открытой полемике известному швейцарскому психологу Э. Клаппареду, что физиология головного мозга за короткое время существования раскрыла многие тайны психики. Однако Первая мировая война помешала Павлову осуществить его намерение.

В послереволюционные годы И. П. Павлов со своими сотрудниками проводил исследования в таких направлениях физиологии высшей нервной деятельности, как сравнительная физиология, типы нервной деятельности и их наследование, динамический стереотип, экспериментальные неврозы, проблема парности полушарий головного мозга, первая и вторая сигнальные системы, высшая нервная деятельность антропоидов, биохимия и гистология головного мозга, сон, влияние наркотиков и рентгеновского излучения на высшую нервную деятельность, условное торможение, физиология слухового анализатора. Многие из названных проблем изучались не только в экспериментах на животных, но и в неврологической и психиатрической клиниках, учрежденных при Физиологическом институте АН СССР, в который была преобразована академическая физиологическая лаборатория в 1925 г. Монография «Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных», в которой И. П. Павлов обобщил все сделанное им и его сотрудниками, заняла почетное место в «Списке самых выдающихся книг, вышедших на русском языке в 1924 году», составленном Институтом интеллектуального сотрудничества при Лиге Наций в Лозанне. В 1927 г. увидели свет павловские «Лекции о работе больших полушарий головного мозга». Они были опубликованы почти одновременно на русском и английском языках.

Для изучения генетики высшей нервной деятельности в начале 1930-х гг. был построен научный городок в поселке Колтуши под Ленинградом. Там были созданы прекрасные условия для жизни и плодотворной работы научных сотрудников. Позаботились и о подопытных животных. В так называемом «собачьем городке»,

вмещавшем до 700 собак, были созданы «идеальные в гигиеническом отношении» условия для их содержания. Кроме собак, в Колтушах было много других животных, включая двух шимпанзе — Розу и Рафаэля.

В августе 1935 г. многочисленные (900 человек из 37 стран и 500 из Советского Союза) участники XV Международного физиологического Конгресса, проходившего в Москве и Ленинграде, посетили Колтуши — «столицу условных рефлексов», а также другие физиологические учреждения и были поражены колоссальным размахом научных исследований в СССР. Они связывали это с высочайшим авторитетом в стране И. П. Павлова.

На заключительном пленарном заседании в Большом зале Московской консерватории 17 августа 1935 г. в официальном обращении от делегатов Конгресса профессор Эдинбургского университета Д. Барджер провозгласил Павлова «первейшим из физиологов мира» («*princeps physiologorum mundi*»). Такого титула никогда не имел ни один другой ученый за всю историю физиологии. Иван Петрович состоял почетным членом почти 130 научных обществ, университетов и академий, в том числе более 60 зарубежных.

В истории физиологии много имен. Из них трудно выделить даже десяток выдающихся. Однако при постройке в 1958 г. нового здания физиологической лаборатории Лейденского университета — колыбели современных физиологии и медицины — скульптор Освальд Венкебах высек в стене по сторонам главного входа четыре скульптуры: У. Гарвея с сердцем в правой руке, К. Бернара, держащего на ладони печень, основоположника экспериментальной эндокринологии А. Берхольда, прижимающего к груди петуха, и И. П. Павлова, который держит в своих руках головной мозг.

1.4. Развитие учения о высшей нервной деятельности

Учение о высшей нервной деятельности получило развитие в трудах павловских учеников и последователей как в нашей стране, так и за рубежом. Выяснением механизма образования условных рефлексов, включая и условное торможение, занимались Л. А. Орбели, П. С. Купалов, П. К. Анохин, К. В. Судаков, Э. А. Асратян, Н. А. Подкопаев, Ф. П. Майоров, Л. Г. Воронин, М. Н. Ливанов, А. Б. Коган, Н. П. Бехтерева, Ю. М. Конорский, Г. В. Скипин, возглавлявшие большие научные коллективы.

В научных школах Л. А. Орбели и Ю. М. Конорского были изучены взаимоотношения между корой больших полушарий головного мозга, так называемыми подкорковыми образованиями, и вегетативной нервной системой. К. М. Быковым, А. Н. Крестовни-

ковым, М. А. Усиевичем, В. Н. Черниговским, Э. Ш. Айрапетьянцем, И. Т. Курциным, И. А. Булыгиным исследовалась условно-рефлекторная регуляция висцеральных систем, анализировались кортико-висцеральные взаимоотношения в норме и при патологии, были открыты интероцептивные условные рефлексы.

Павловские работы по эволюции высшей нервной деятельности нашли продолжение в исследованиях Л. А. Орбели, Л. Г. Воронина, Д. А. Бирюкова, Е. М. Крепса, Ю. П. Фролова, А. А. Волохова, Б. И. Баяндурова, Н. А. Рожанского. Им и их сотрудникам удалось установить закономерности филогенеза и онтогенеза условных рефлексов.

Мысли И. П. Павлова о «чрезвычайной прибавке» в высшей нервной деятельности человека по сравнению с животными развивали Л. А. Орбели, Н. И. Красногорский, А. Г. Иванов-Смоленский, Н. И. Касаткина, М. М. Кольцова и руководимые ими научные коллективы.

В патологическую физиологию высшей нервной деятельности большой вклад внесли М. К. Петрова, А. Д. Сперанский, А. С. Вишневский, А. О. Долин, А. Г. Иванов-Смоленский, С. Н. Давиденков, В. Х. Гент и их ученики.

Весьма плодотворным оказался электрофизиологический анализ высшей нервной деятельности, который проводили М. Н. Ливанов, С. А. Саркисов, А. Б. Коган, В. С. Русинов, Г. В. Гершуни, Н. П. Бехтерева, П. Г. Костюк, А. И. Ройтбак, Г. Джаспер, Г. Уолтер, Ф. Морелл, А. Гасто, А. Фессар, К. Лишак, Я. Буреш, Н. Иошии, Р. Эрнандес-Пеон и большой ряд других отечественных и зарубежных физиологов.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Важнейшая задача физиологии высшей нервной деятельности — проникновение в механизмы процессов высшей нервной деятельности. Для решения такой задачи необходимо неуклонно следовать принципам научной методологии. Научный (объективный) метод познания природы включает эксперимент, измерение параметров применяемых раздражителей и реакций на них, математический анализ экспериментальных данных.

Перечисленные атрибуты научной методологии отсутствовали в психологических исследованиях душевной деятельности человека, проводившихся в течение многих веков. Субъективные методы внутреннего самонаблюдения (интродукции) придали психологии характер прикладной науки, которая позволяла людям грамотно и рационально разрешать многие проблемы жизни, быта и труда, выстраивать взаимоотношения между собой, осуществлять отбор и расстановку кадров, формировать трудовые коллективы и многое другое. Однако результаты использования субъективного метода, доминировавшего в психологии, не отвечали на вопрос о том, как осуществляется психическая работа мозга. Введение экспериментов в обиход психологических исследований немецким ученым В. Вундтом в 1870-е гг. не решило проблему. Само по себе экспериментальное изучение поведенческих реакций человека без направляющей идеи рефлексорного принципа их организации не превратило психологию в фундаментальную («позитивную», как говорили в XIX в.) науку.

Заслуга И. П. Павлова перед наукой состоит в том, что ему впервые удалось создать объективный метод физиологического исследования психических процессов — *метод условных рефлексов*. Этот метод позволил изучать формирование временных связей организма с внешней средой и их торможение по мере утраты потребности в них при самых разнообразных поведенческих актах животных и человека (от удовлетворения биологических мотиваций до разнообразных выражений разумной жизни человека).

2.1. Условия образования временных связей

Для образования в эксперименте временных связей между условным и безусловным раздражителями необходимо соблюдать ряд

правил, которые обеспечивают должные условия выработки условных рефлексов.

Во-первых, нужно сочетать воздействие на подопытное животное условного (сигнального) раздражителя с безусловным (подкреплением). При этом сигнал должен предшествовать подкреплению, т.е. предъявлению раздражителя, вызывающего безусловный рефлекс. Лишь в таком случае достигается предвидение биологически значимого события и предуготовленность к нему благодаря форпостному (упреждающему) регулированию физиологических процессов в организме.

Как правило, для образования временной связи между очагами возбуждения в центральной нервной системе, возникающими под действием условного и безусловного раздражителей, недостаточно однократного сочетания этих раздражителей. При выработке простых пищевых условных рефлексов достаточно 8—10 сочетаний сигнального стимула с пищевым подкреплением. Оборонительные условные рефлексы вырабатываются быстрее — при 5—6 сочетаниях условного раздражителя с болевым стимулом или вливании в собачью пасть отвергаемого вещества (например, слабого раствора кислоты).

Во-вторых, как условный, так и безусловный раздражители должны иметь определенную силу, т.е. быть не слишком слабыми и не слишком сильными. В качестве условного раздражителя целесообразно использовать агент, индифферентный по отношению к той безусловно-рефлекторной реакции, которой он будет подкрепляться. При определении необходимой силы сигнального стимула можно оценивать ориентировочную реакцию (рефлекс «что такое») на его первое предъявление. Если она отсутствует, то раздражитель слишком слаб и его необходимо усилить, но лишь до такой величины, чтобы ориентировочная реакция не была чрезмерной.

В-третьих, по физиологической силе (т.е. по биологическому значению) сигнал должен быть слабее подкрепления. В обычных условиях оборонительные рефлексы обладают большей физиологической силой, чем пищевые, поэтому не удастся выработать пищевой условный рефлекс, используя в качестве сигнала раздражители, вызывающие у животного боль.

Вместе с тем понятие физиологической силы имеет относительный характер. Так, у голодного животного пищевые стимулы могут приобрести большее биологическое значение, чем оборонительные, и тогда вырабатывается условный рефлекс на боль при пищевом подкреплении: после нескольких сочетаний болевой (обычно электрокожной) стимуляции с кормлением подопытного животного у него возникает слюноотделение в ответ на пропускание электрического тока через лапу. Правда, при усилении тока до такой величины, чтобы он стал раздражать рецепторы не только кожи, но и надкостницы, пищевой условный рефлекс на него

не вырабатывается, поскольку для выживания животного сохранение целостности костной ткани важнее, чем пища (до определенной степени).

В-четвертых, при выработке условных рефлексов необходимо хорошее функциональное состояние нервных центров, участвующих в формировании временной связи. Ее трудно сформировать при утомлении, нарушениях обмена веществ, интоксикациях, возникающих под действием токсинов фармакологического и биологического происхождения (например, при инфекционных болезнях). Следовательно, все, что ухудшает работоспособность центральной нервной системы, является помехой условно-рефлекторной деятельности.

В-пятых, при выработке условных рефлексов нужно уделять большое внимание исключению посторонних раздражителей. Они отвлекают внимание животного, поскольку создают в центральной нервной системе дополнительный очаг возбуждения, который угнетает условно-рефлекторное взаимодействие нервных центров и мешает образованию временной связи. Ради исключения посторонних раздражителей при изучении высшей нервной деятельности И. П. Павлов построил в Институте экспериментальной медицины знаменитую «башню молчания».

2.2. Общий обзор методов физиологии ВНД

И. П. Павловым, его учениками и последователями в течение XX в. проделана гигантская работа по созданию разнообразных методик исследования различных видов условных рефлексов животных и человека. Первой из них была **методика условных слюноотделительных рефлексов** собаки. Ее принято считать классической павловской методикой физиологического (объективного) исследования психической работы мозга, поскольку при ее использовании удалось установить основные закономерности высшей нервной деятельности. Достоинства этой методики охарактеризованы в подразд. 1.3.

Параллельно создавались и совершенствовались **методики инструментальных условных рефлексов**. В большинстве этих методик применяются разнообразные лабиринты, по которым движутся животные (главным образом, крысы). Поскольку лабиринт напоминает крысам привычную для них обстановку запутанных ходов в подполье, У. Смолл предложил первый такой лабиринт для изучения поведенческих реакций именно этих животных. Вместе с тем лабиринт применяется в экспериментах, проводимых и на других представителях животного мира (от червей до собак).

В настоящее время физиология высшей нервной деятельности исследуется преимущественно в опытах на крысах, с чем связано

широкое распространение различных методик инструментальных условных рефлексов. Созданы сотни линий крыс с определенными свойствами центральной нервной системы, обуславливающими большую или меньшую выраженность тех или иных форм поведения. Это позволяет выстраивать физиологию высшей нервной деятельности на прочном фундаменте современной неврологии.

Методики условных слюноотделительных и инструментальных условных рефлексов подробно описаны в подразд. 2.3 и 2.4. Ниже приведен краткий обзор других («дополнительных») методик, которыми сейчас пользуются исследователи высшей нервной деятельности. Говоря о методах физиологического анализа, И. П. Павлов утверждал, что функции организма исследуются «всеми ресурсами современного естествознания. Мы пользуемся и анатомией, и гистологией, и химией, и физикой. Следовательно, средствами физиологического исследования является все естествознание». Это утверждение справедливо и для физиологии высшей нервной деятельности. Следует отметить, что к успеху перечисленные ниже методы приводят в сочетании с той или иной методикой изучения условных рефлексов.

Электрофизиологические методы используют для изучения биоэлектрических процессов. Эти методы включают как внутриклеточное введение микроэлектродов в нейроны, так и внеклеточную регистрацию электрической активности мозга с помощью разнообразных по размерам и форме электродов. Весьма распространена *электроэнцефалография* (ЭЭГ). Применение компьютеров дает возможность анализировать параметры электроэнцефалограммы при одновременном отведении сигналов от нескольких сотен электродов, расположенных на поверхности головы животного или человека. Данная методика называется *картированием*.

Картирование особенно эффективно при изучении так называемых вызванных потенциалов — изменений электрической активности головного мозга в ответ на стимуляцию сенсорных систем организма светом, звуком, одорантами, тактильными и другими раздражителями. Очень интересны результаты исследования вызванных потенциалов человека, возникающих в ответ на вербальные (словесные) стимулы.

Электрофизиологические методы изучения высшей нервной деятельности человека нашли клиническое применение (Гнездицкий В. В. Вызванные потенциалы мозга в клинической практике. — М.: Медицина, 1999).

Современная *микроэлектродная техника* позволяет исследовать электрическую активность отдельных нейронов не только путем вивисекции, но и в условиях свободного поведения, т. е. в хронических экспериментах с вживленными в мозг электродами. Их можно ввести как в цитоплазму нейрона, так и в межклеточное

пространство. Во втором варианте от размера кончика микроэлектрода зависит характер электрической активности. Поскольку электрод, диаметр кончика которого не превышает 5 мкм, можно расположить очень близко (в пределах 100 мкм) к нейрону, с его помощью регистрируют потенциалы возбуждения отдельного (одиночного) нейрона. Если диаметр кончика электрода превышает 10 мкм, то отводится суммарная электрическая активность большого количества нейронов. При таком суммировании отводимые потенциалы по своей амплитуде зачастую меньше, чем ответы отдельного нейрона, так как колебания электрической активности разных нейронов обычно не синфазны и при суперпозиции частично гасят друг друга.

Анализ электрических сигналов мозга, характерных для тех или иных элементов поведенческого акта, направлен прежде всего на выяснение физиологических механизмов высшей нервной деятельности.

Ту же цель преследуют и **методы томографии головного мозга**. На первый взгляд, они позволяют главным образом визуализировать его структуру, т.е. дают информацию об анатомии. Однако поскольку томографические исследования проводятся прижизненно, они выявляют структурную динамику мозговых образований. Правда, ни классическая *рентгеновская томография*, ни так называемая *компьютерная томография* (КТ) не нашли широкого применения в физиологии высшей нервной деятельности вследствие их малой информативности.

Напротив, *магниторезонансная томография* (МРТ), основанная на явлении ядерного магнитного резонанса (ЯМР), и в еще большей степени *позитронно-эмиссионная томография* (ПЭТ), отображающая биохимические сдвиги в структурах мозга при его активности, дают важную информацию о механизмах работы мозга.

Довольно активно развиваются в настоящее время **нейрогенетические методы** исследования работы мозга.

Как и в прежние времена, современная физиология высшей нервной деятельности опирается на данные **нейрогистологии**, богатый методический арсенал которой составляют сотни методик световой микроскопии, основанных на окраске сомы нейрона, его аксона и дендритов, а также органоидов. Кроме красителей, поглощающих свет, широко применяются люминофоры (флуоресцентные зонды), многие работы выполняются на люминесцентных микроскопах. С помощью люминофоров выявляют распределение медиаторов, мембранных рецепторов, ферментов в тех или иных структурах мозга. В таких исследованиях используют *ауторадиографию* и *иммунохимические методы*, в частности метод моноклональных антител. Наряду с традиционной электронной микроскопией применяется *электронно-микроскопическая гистохимия*.

Принято сравнивать данные морфологических исследований, полученные до и после выполнения того или иного поведенческого акта. Такое сравнение далеко не всегда дает достоверную информацию о структурно-функциональных перестройках деятельности мозга в процессе поведения. Процедура гистологических методик обладает, как правило, большой инерцией по сравнению со скоротечными поведенческими реакциями. Развитие современных методик *прижизненной микроскопии* призвано преодолеть трудности изучения единства структуры и функции в осуществлении высшей нервной деятельности.

2.3. Методика выработки условных слюноотделительных рефлексов у собаки (классическая методика условных рефлексов)

Методика условных слюноотделительных рефлексов относится к категории хронических экспериментов. Подопытное животное (в большинстве случаев собака) предварительно подвергается хирургической операции, в ходе которой создается хроническая фистула (свищ) протока околоушной слюнной железы (рис. 2.1). Для этого устье протока вместе с окружающей его слизистой оболочкой щёчной поверхности ротовой полости выводится наружу через прокол в щеке и пришивается к коже. Операционная рана довольно быстро заживает. После того как произойдет полное заживление, у собаки вырабатывают условные рефлексы.

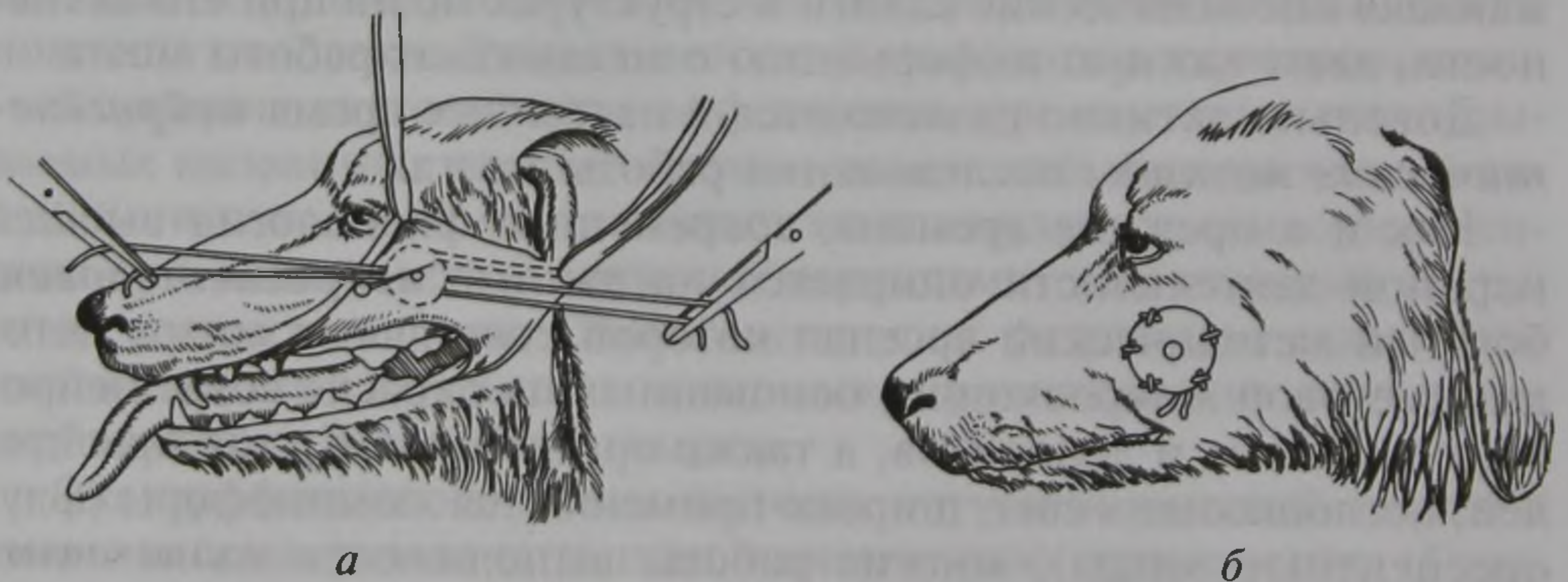


Рис. 2.1. Наложение хронической фистулы протока околоушной слюнной железы (по Н. А. Подкопаеву):

а — начальный этап операции: зонд вставлен в проток, наложены предварительно лигатуры, отсепазируемые в дальнейшем части слизистой оболочки ограничены штриховыми линиями; *б* — заключительный этап операции: отсепазированный кружок слизистой оболочки ротовой полости выведен наружу через разрез в щеке и пришит к коже

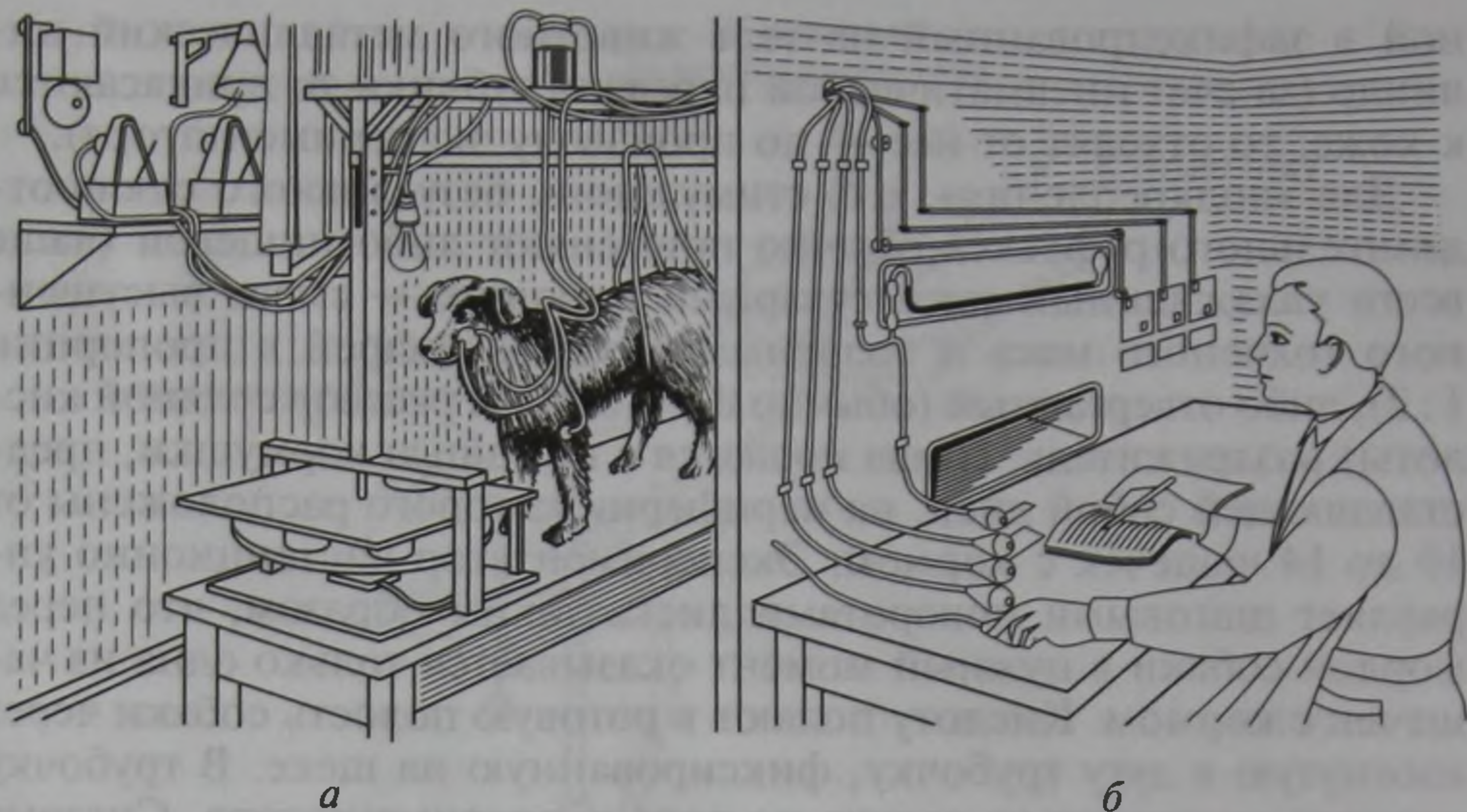


Рис. 2.2. Камера для изучения условных рефлексов у собаки:

а — внутренний отсек камеры; *б* — наружный отсек камеры (животное и экспериментатор находятся в разных отсеках)

При проведении опытов собаку ставят в «станок» — стол, на котором она стоит, поддерживаемая лямками между туловищем и конечностями (рис. 2.2). В таком положении животное может находиться часами, не испытывая особых неудобств. Обычно станок с животным располагается в звукоизолированной камере, причем экспериментатор находится вне ее и осуществляет дистанционное управление ходом эксперимента.

На первых порах исследования высшей нервной деятельности условными раздражителями служили вид, запах и другие естественные признаки пищи (так называемые натуральные раздражители) или голос, звуки шагов, внешний вид человека, который кормил собаку. Однако такие стимулы плохо поддавались измерениям и их трудно было дозировать. Тогда стали применять так называемые индифферентные (или искусственные) раздражители, которые в прежней жизни собаки не связывались со стимулом, вызывающим безусловный слюноотделительный рефлекс. Первая работа по выработке таких условных рефлексов, получивших название искусственных, была выполнена в 1905 г. В. Н. Болдыревым.

В качестве искусственных условных раздражителей вначале использовали колокольчики, чуть позже — другие средства: дудки; сирены; органные трубы, дающие простые звуки разной высоты; вспышки света. Постепенно арсенал условных стимулов пополнили зуммерами, световыми фигурами на экране, касалками — устройствами, обеспечивающими прикосновение к коже тупых зубчиков на поверхности резиновой гармошки, помещен-

ной в зафиксированный на теле животного металлический цилиндр (за счет пневматической передачи зубчики то прикасаются к коже, то отходят от нее — по произволу экспериментатора).

Для «подкрепления», т.е. стимуляции, безусловного слюноотделительного рефлекса обычно применяют либо пищевой (чаще всего увлажненный мясо-сухарный порошок — смесь высушенного толченого мяса и толченых хлебных сухарей в пропорции 1 : 2), либо отвергаемый (обычно 0,1 — 0,5%-й раствор соляной кислоты) раздражитель. Пища подается с помощью кормушки, представляющей собой диск, на периферии которого расположены от 10 до 14 чашечек с кормом. Экспериментатор дистанционно управляет шаговыми поворотами диска таким образом, что перед мордой собаки в нужный момент оказывается только одна из чашечек с кормом. Кислоту подают в ротовую полость собаки через изогнутую в дугу трубочку, фиксированную на щеке. В трубочку кислота поступает из сосуда по воле экспериментатора. Система подачи кислоты изобретена Н.И. Красногорским, а остальные элементы установки созданы Е.А. Ганике и П.С. Купаловым. Все трое ученых были ближайшими сотрудниками И.П. Павлова. Ими сконструирована водно-воздушная система регистрации слюноотделения: по движению подкрашенной жидкости в горизонтально расположенной мерной трубке (рис. 2.3) или по числу капель (рис. 2.4). Если каждая капля замыкает контакт между электродами регистрирующей системы и при этом прибор вычерчивает соответствующую кривую, то такая кривая называется *саливограммой* (от лат. *saliva* — слюна).

При выработке слюноотделительного условного рефлекса экспериментатор предъявляет животному какой-либо условный раздражитель и спустя некоторое время (0,5 — 1,0 с, а иногда и больше) присоединяет к нему безусловный стимул («подкрепление»). В течение некоторого времени (от 5 с до 1 мин) оба раздражителя действуют вместе, а затем их выключают. Сочетания условного и

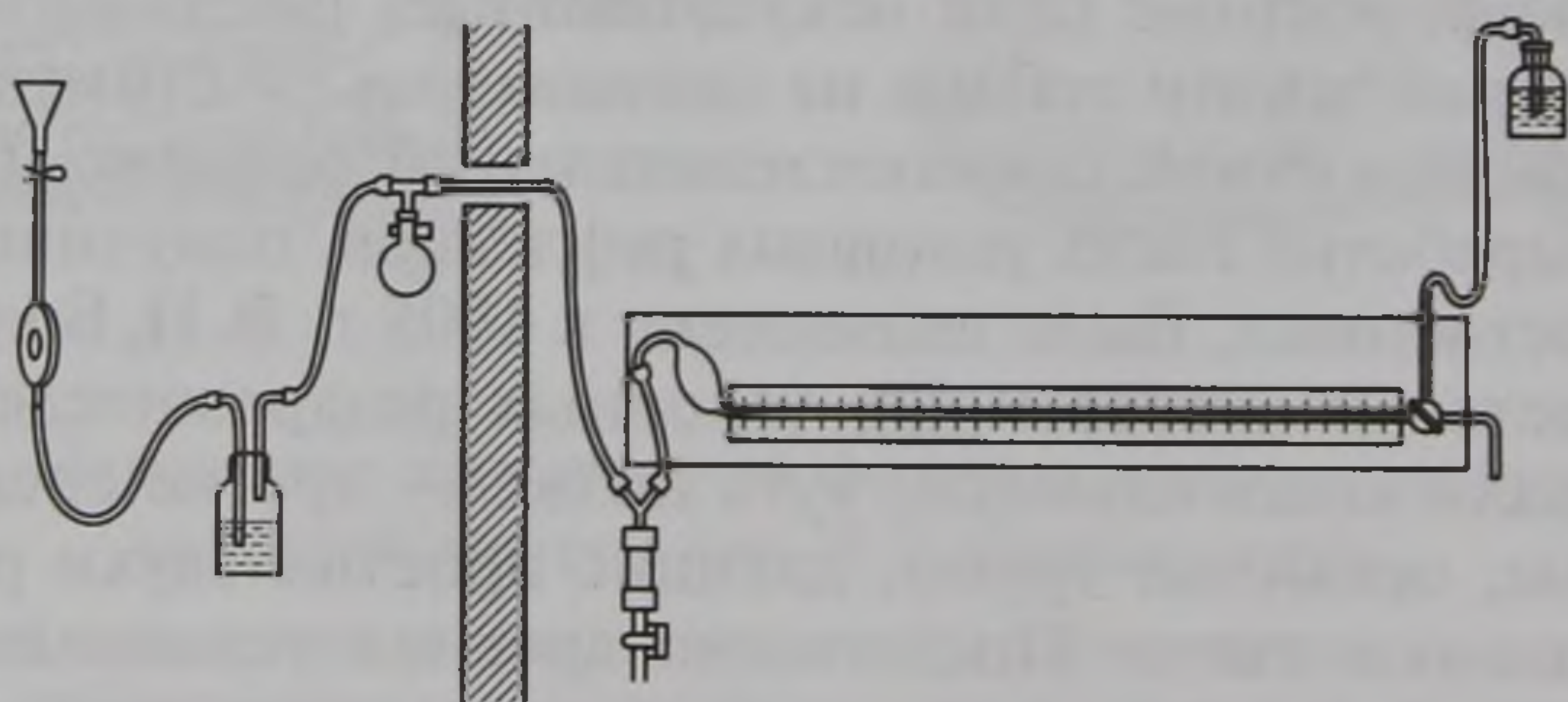


Рис. 2.3. Устройство Ганике — Купалова для измерения объема отделяющейся слюны (по мерной шкале)

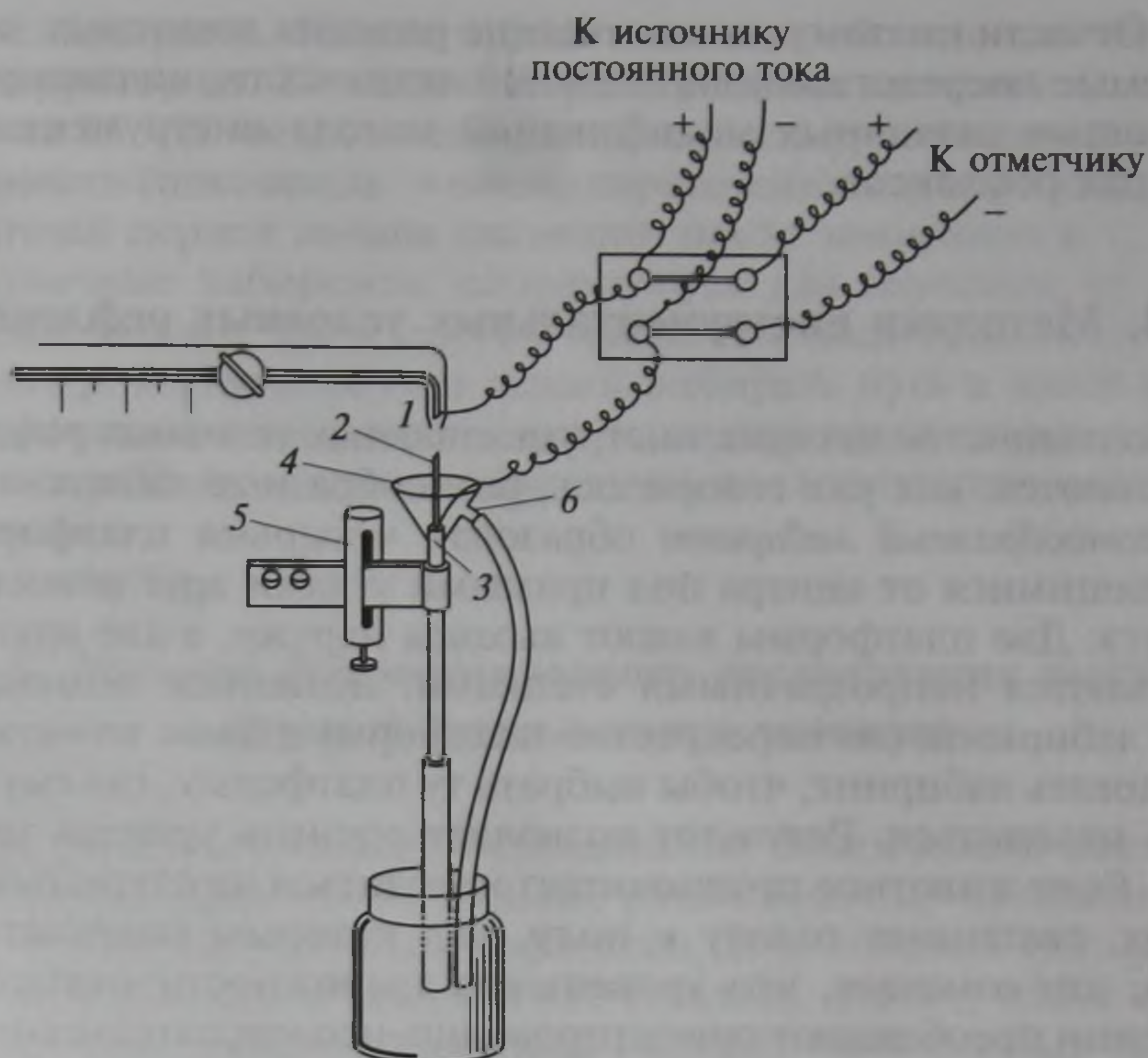


Рис. 2.4. Приспособление для автоматического счета капель отделяющейся слюны — «отметчик капель» (по Н.А.Подкопаеву):

1 — стеклянный капилляр, которым оканчивается трубка; 2 — конус с отверстием на вершине, насаженный на вторую стеклянную трубку (3); 4 — стеклянная воронка; 5 — регулятор расстояния между капилляром и конусом; 6 — отводная трубка

безусловного раздражителей повторяют в одном опыте от 5 до 10 раз с интервалами 5 мин. Такая процедура обычно приводит к тому, что слюна начинает выделяться под действием условного раздражителя, чего не было до выработки условного рефлекса.

Для оценки свойств и механизмов высшей нервной деятельности классическая методика может быть дополнена рядом других методических приемов: стимуляцией и удалением различных структур центральной нервной системы, фармакологическим и электрофизиологическим анализами условно-рефлекторной деятельности, изучением ее в онто- и филогенезе и др.

Классическая методика исследования условных рефлексов породила много модификаций — это прежде всего методики изучения не слюноотделительных, а других вегетативных условных рефлексов (сосудодвигательных, дыхательных, выделительных и т. д.). Все шире исследуются соматические условные рефлексy, которые начал изучать В. М. Бехтерев. Правда, следует заметить, что даже в настоящее время их метрологическое обеспечение затруд-

нено. Отчасти поэтому поведенческие реакции животных, осуществляемые посредством двигательной активности, анализируются с помощью различных модификаций метода инструментальных условных рефлексов.

2.4. Методики инструментальных условных рефлексов

В большинстве методик инструментальных условных рефлексов применяются, как уже говорилось, разнообразные лабиринты.

Крестообразный лабиринт образован четырьмя платформами, расходящимися от центра под прямыми углами друг относительно друга. Две платформы имеют выходы наружу, а две другие заканчиваются непрозрачными стенками. Животное помещают в центр лабиринта (на перекрестие платформ) и дают возможность обследовать лабиринт, чтобы выбрать ту платформу, где ему «приятнее» находиться. Результат позволяет оценить уровень тревожности. Если животное предпочитает находиться на открытых платформах, свешивает голову к полу, над которым нависает платформа, это означает, что уровень его тревожности невысок и в поведении преобладают ориентировочно-исследовательские реакции. Тревожное состояние проявляется в том, что животное забивается на тупиковые платформы.

В *радиальном лабиринте* от центральной площадки отходят 8 (иногда 6 или 12) прямых ходов («лучей»). В конец одного из них помещают приманку, которую животное ищет, обследуя ходы лабиринта. Повторный заход в тот или иной «луч» считается ошибкой. В процессе обучения у животного формируется пространственное представление о расположении ходов и месте нахождения приманки. Когда оно сформируется, подопытная крыса перестанет повторно заходить в уже обследованный ход. При некоторой модификации проведения эксперимента радиальный лабиринт позволяет тестировать память.

Водный лабиринт представляет собой крупный бассейн диаметром около 1,5 м. Он заполнен непрозрачной жидкостью (обычно мутной водой). Животное должно найти платформу, на которой можно отдохнуть. Ее местонахождение (ниже уровня жидкости) можно определить по ориентирам, расположенным вне бассейна. Животное опускают в бассейн несколько раз, причем в разных точках периметра. По мере проведения опытов время поиска платформы укорачивается.

Метод «открытого поля» предполагает использование открытой (без крыши) площадки (часто круглой, диаметр 1 — 2 м) с непрозрачной оградой. Над площадкой находится источник яркого света, который пугает крысу. Поэтому при помещении ее в центр «открытого поля» наблюдается, как правило, реакция страха (жи-

вотное замирает). Потом крыса начинает обследовать незнакомую территорию. Пол камеры расчерчен на квадраты (с длиной стороны 15 — 20 см), что позволяет оценить уровень двигательной активности (показатель — число пересеченных сторон квадратов), латентный период начала движений после замирания и т. д.

Различные лабиринты используются для изучения не только млекопитающих, но и других представителей животного мира. Например, Р.Иеркс обучал червей выбирать путь к пище и избегать движения к тому месту, где через пол пропускаться электрический ток. В этом случае измерялось число попыток найти нужный путь.

2.5. Методы физиологического исследования высшей нервной деятельности человека

Для физиологического исследования психической деятельности человека применяются самые разнообразные методики выработки и анализа условных рефлексов, аналогичные тем, которые были разработаны в школе И. П. Павлова для изучения высшей нервной деятельности животных (условно-безусловные реакции, по терминологии А. Г. Иванова-Смоленского).

Вместе с тем особенности человеческой психики определяют своеобразие методического обеспечения физиологии высшей нервной деятельности человека. Речь идет о методах исследования произвольных двигательных реакций, осуществляющихся при участии второй сигнальной системы (условно-условные реакции, по терминологии А. Г. Иванова-Смоленского). Особые методики используются для изучения речедвигательных и речевых условно-рефлекторных реакций, а также взаимодействия первой и второй сигнальных систем. Богатый материал дают исследования асимметрии функционирования правого и левого больших полушарий головного мозга человека.

Методики исследования вегетативных условных рефлексов у человека. Для изучения слюноотделительных условных рефлексов применяется методика, разработанная Н. И. Красногорским. Над устьями протоков слюнных желез в ротовой полости фиксируются капсулы (присоски) Красногорского — Лешли (рис. 2.5). Капсула представляет собой плоскую серебряную чашечку диаметром 7 — 10 мм и глубиной 2 — 3 мм. Чашечка состоит из двух камер, каждая из которых имеет свою отводную трубку и выполняет свои функции.

Внутренняя (основная) камера располагается точно над отверстием протока слюнной железы во рту испытуемого и служит для сбора выделяющейся слюны, объем которой регистрируется также, как и у животных (см. рис. 2.3).

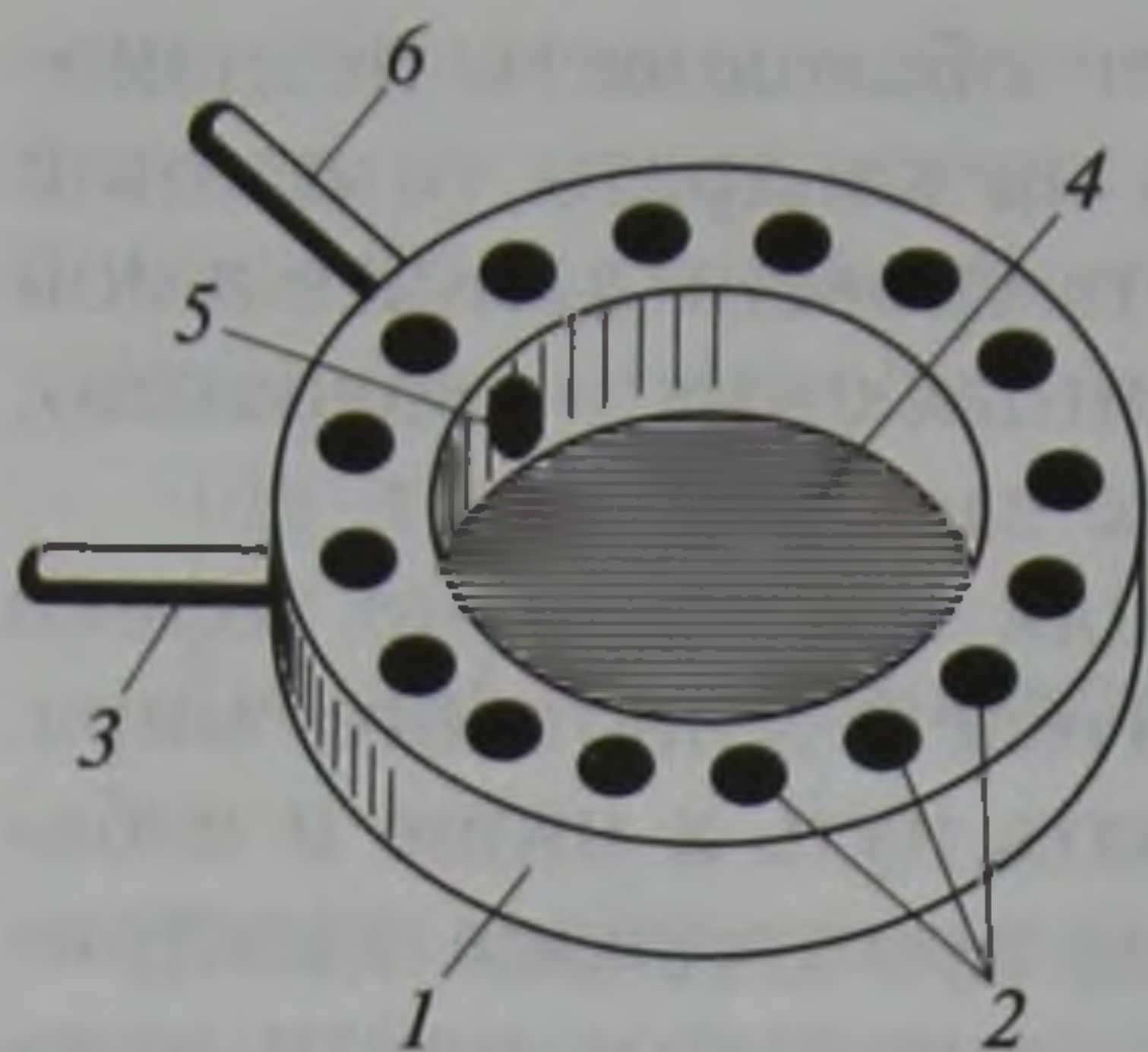


Рис. 2.5. Капсула Красногорского — Лешли для регистрации слюноотделения из околоушной железы у человека:

1 — наружная камера; 2 — отверстия в наружной камере для присасывания к слизистой оболочке ротовой полости; 3 — трубка к наружной (присасывающейся) камере; 4 — внутренняя камера, служащая для сбора слюны; 5 — отверстие во внутренней камере для выведения из нее слюны; 6 — трубка к внутренней камере

Наружная камера обеспечивает фиксацию капсулы над отверстием протока, для чего соединяется с вакуумным сосудом, в котором с помощью шприца, работающего в режиме отсасывания, создается отрицательное давление около $0,25$ ат ($0,25 \cdot 10^5$ Па). Разрежение воздуха в наружной камере создает силу, удерживающую капсулу Красногорского — Лешли в нужном месте на протяжении длительных экспериментов. Их проводят по правилам, которые описаны в подразд. 2.1 и 2.3. Зачастую одновременно со слюноотделением регистрируется двигательная пищевая реакция (тонический рефлекс открывания рта), для чего используются различные механоэлектрические преобразователи (тензодатчики, пьезокристаллы и т. п.).

Условные рефлексy, в которых эффектором служит система кровообращения, могут быть образованы на базе безусловных сердечных и сосудодвигательных рефлексов. В этом случае применяются разнообразные методики регистрации параметров функционирования сердца и кровеносных сосудов.

Во многих работах у человека вырабатывались дыхательные условные рефлексy. В этом случае регистрируются показатели внешнего и внутреннего дыхания, а также транспорта кровью кислорода и углекислого газа. Анализ газообмена организма с окружающей средой служит также методическим обеспечением исследования условно-рефлекторных биоэнергетических реакций.

Широко распространена методика изучения зрачковых условных рефлексов человека. В качестве безусловного раздражителя (подкрепления) обычно используют усиление освещенности глаза, направляя на него луч света от специального фонарика, — это вызывает сужение зрачка. Реакцию оценивают объективно с помощью различных пупиллометров (приборов, измеряющих диаметр зрачка). Условными раздражителями могут быть самые разнообразные индифферентные агенты.

Высшую нервную деятельность человека исследуют также путем регистрации кожно-гальванической реакции по Фере. Измеряется величина условно-рефлекторных изменений электрического

сопротивления кожи под действием раздражителей, на которые вырабатываются условные рефлексы.

Методики исследования двигательных условных рефлексов. В физиологической лаборатории В. М. Бехтерева изучались двигательно-оборонительные условные рефлексы у человека. Подкреплением служил безусловный подошвенный рефлекс, вызываемый электрической стимуляцией кожи подошвенной поверхности стопы. Умеренная стимуляция вызывала сгибание пальцев и подъем стопы, а сильная — отдергивание всей конечности. Условными раздражителями служили индифферентные агенты.

Позднее эта методика была усовершенствована и положена в основу многих видов методического обеспечения исследования двигательных условных рефлексов. В частности, были разработаны двигательные методики с речевым подкреплением (А. Г. Иванов-Смоленский, Н. А. Рокотова и др.). К сожалению, до сих пор сохраняется немало трудностей в области точной регистрации величины двигательных реакций. Определенные успехи были достигнуты с помощью скоростной видеосъемки.

Методики исследования условных речевых реакций. Простейшие условные речевые реакции можно выработать на любой индифферентный сигнал (свет, звук и т. д.) как на основе предварительной инструкции, требующей произнести определенное слово при появлении данного сигнала (методика М. И. Аствацатурова), так и на базе речевого подкрепления (методика А. Г. Иванова-Смоленского). Во втором варианте сигнал повторяют в сочетании с требованием: «Скажи: слышу» или «Скажи: вижу» до тех пор, пока испытуемый (зачастую ребенок) не станет произносить нужное слово в ответ на сигнал.

Существуют и более сложные методики исследования условных речевых реакций. Например, испытуемому показывают карточки, на одной половине каждой из которых изображен какой-либо предмет, а на другой — какая-нибудь геометрическая фигура, и просят запомнить их сочетания. Затем предъявляют испытуемому карточку, на которой изображение предмета закрыто шторкой, а геометрическая фигура видна, и просят назвать закрытый шторкой предмет. Речевая реакция считается выработанной, если испытуемый при показе ему геометрической фигуры безошибочно называет соответствующий предмет. Метрологическая оценка реакции сводится к определению скорости ее выработки.

Существует множество более и менее сложных аналогичных методик исследования условных реакций, хотя они дают немного сведений для проникновения в механизмы психической деятельности человека. То же можно сказать и о методиках изучения взаимодействия первой и второй сигнальных систем человека.

Один из методических приемов такого исследования — проведение опроса испытуемого после выработки у него условных реф-

лексов. Вопросы должны формулироваться так, чтобы ответы на них позволяли определить степень и характер отражения во второй сигнальной системе образующихся временных связей. При этом экспериментатор пытается выявить ощущения и переживания испытуемого, сопровождавшие выработку условных рефлексов.

В физиологических исследованиях высшей нервной деятельности человека условно-рефлекторные методики, описанные выше, обычно сочетаются с электрофизиологическими и томографическими методами изучения мозга.

Глава 3

БЕЗУСЛОВНЫЕ И УСЛОВНЫЕ РЕФЛЕКСЫ. МЕХАНИЗМЫ ВЫРАБОТКИ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

И.П.Павлов писал, что «отправным пунктом» его работ при создании физиологии высшей нервной деятельности было «декартовское понятие рефлекса». И хотя оно прочно утвердилось в науке не во времена Декарта, а в начале XIX в. благодаря работам И.Прохаски, М.Холла, И.Мюллера, И.П.Павлов называл «кладом для натуралиста» основополагающий принцип Р.Декарта.

3.1. Определения безусловных и условных рефлексов

Уже в первом научном докладе о результатах объективного изучения психической деятельности («Материалы к изучению физиологии и психологии слюнных желез»), с которым в июле 1902 г. выступил в Гельсингфорсе (Хельсинки) И.Ф.Толочинов, соавтор И.П.Павлова, прозвучали новые понятия. Все рефлекторные реакции, изучавшиеся прежде на протяжении трех столетий, стали называться безусловными рефлексами. В противоположность им, так называемое психическое слюноотделение, к целенаправленному исследованию которого на основе научной методологии Павлов приступил в начале XX в., было названо условным рефлексом.

В докладе говорилось, что реакцию слюнных желез на непосредственную стимуляцию рецепторов полости рта, включая вкусовые рецепторы, авторы назвали безусловным рефлексом, тогда как слюноотделение в ответ на «вид и запах, напоминавшие о веществе, ранее вызывавшем его непосредственно из полости рта», стали называть условным рефлексом.

Авторы доклада заявили о принципиальном различии в биологической значимости безусловных и условных рефлексов: первые направлены непосредственно на раздражители, вызывавшие реакцию, в целях их устранения или благорасположения к ним, а вторые служат ответами на стимулы, которые сами по себе не требуют наблюдаемых реакций, но сигнализируют о том, что за ними последуют воздействия, на которые организму эти реакции потребуются. Следовательно, в условно-рефлекторных реакциях реализуется предвидение грядущих событий, обеспечивающее более полное и тонкое приспособление организма к беспрестанным изменениям окружающей среды. Условным раздражителем может быть и прекращение какого-либо явления, а

также его ослабление, происходящее с определенной скоростью. Это установили позднее Г. П. Зеленый и И. С. Маковский в лаборатории И. П. Павлова. В результате физиологического исследования психической деятельности животных и человека в XX в. ученые пришли к представлению о том, что поведение животных складывается из безусловных и условных рефлексов. Кроме кардинального различия в биологической значимости между ними есть и другие различия.

Безусловные рефлексы врожденные, постоянные (почти не изменяются в течение жизни), обеспечиваются генетически закрепленными нервными связями на всех уровнях центральной нервной системы (от спинного мозга до коры больших полушарий головного мозга), определяют видовое поведение.

Условные рефлексы приобретаются в процессе жизни, изменчивы (вырабатываются и устраняются в зависимости от изменений окружающей среды), обеспечиваются временными связями между нервными центрами (преимущественно наиболее пластичными — у млекопитающих это кора больших полушарий головного мозга), определяют индивидуальное поведение.

С учетом характерных отличительных признаков *условный рефлекс* можно определить (в соответствии с классическими представлениями, см. подразд. 3.2) как индивидуально приобретенную в процессе жизни или специального обучения системную приспособительную деятельность организма, осуществляемую высшими отделами центральной нервной системы на основе образования временной связи между условным (сигнальным) раздражителем и безусловно-рефлекторным актом («подкреплении»).

Благодаря образованию (выработке) условных рефлексов значительно расширяется круг значимых для организма раздражителей и, что еще важнее, осуществляется упреждающее (форпостное) регулирование жизнедеятельности в условиях беспрестанно изменяющейся в стохастическом (вероятностном) режиме окружающей среды. В таком режиме трудно и вместе с тем особенно важно обеспечить прогнозирование грядущих событий, абстрагируясь от конкретной действительности, чтобы заранее подготовиться к ним в целях повышения жизнеспособности. Поэтому формирование условных рефлексов (временных связей между организмом и окружающей средой) И. П. Павлов назвал *высшей нервной деятельностью*. Этим термином был заменен прежний — «психическая деятельность».

Как упоминалось в гл. 1, И. П. Павлов в своей работе использовал методический прием отказа на определенном этапе исследований психической деятельности от психологической терминологии для создания нового физиологического словаря, чтобы потом (через два десятилетия) сопоставлять физиологические и психологические термины.

Была и другая причина появления словосочетания «высшая нервная деятельность». В «Лекциях о работе больших полушарий головного мозга» (1927) Павлов писал: «... с фактом условного рефлекса отдается в руки физиолога огромная часть высшей нервной деятельности, а может быть и вся». Позднее он стал высказываться еще осторожнее, осознав, что психическая деятельность животного, а тем более человека, не исчерпывается элементарными условными рефлексами. Вместе с тем нельзя не согласиться с И. П. Павловым, что принцип временной связи лежит в основе всей психической деятельности, что его объективное изучение служит научным методом проникновения в механизмы психических процессов.

3.2. Удовлетворение потребностей как основа подкрепления при выработке условных рефлексов

В настоящее время, в отличие от классических представлений, в качестве подкрепления рассматривается не само по себе безусловно-рефлекторное воздействие, а результат, достигаемый организмом при формировании соответствующего поведенческого акта. Для понимания этого механизма необходимо рассмотреть сущность таких понятий, как потребности и мотивации.

Деятельность мозга животных и человека проявляется в организации поведенческих актов, направленных на сохранение состояния устойчивого неравновесия между организмом и внешней средой (Э. Бауэр, 1935) путем поддержания ряда параметров организма в ограниченных диапазонах. Все поведенческие акты формируются на основе информации, поступающей из внутренней и внешней среды. Главной движущей силой в их организации являются потребности, возникающие в результате сдвига гомеостаза или предвосхищения его изменения при воздействии сенсорных сигналов, ранее связанных с определенными подкреплениями.

Стремление к удовлетворению потребностей определяет активный характер поведения. Так, согласно данным К. В. Судакова и его сотрудников (К. В. Судаков и др., 1979), изменение концентрации глюкозы в крови изначально оценивается особыми нейронами гипоталамуса, которые влияют на активность разных мозговых образований. При изменениях электрической активности роstralных отделов коры больших полушарий у животных возникают целенаправленные пищедобывательные реакции.

В каждый момент времени наиболее актуальная для выживания и приспособления потребность (с учетом возможности ее удовлетворения) обуславливает формирование господствующей (доминирующей) мотивации. Удовлетворение потребностей устра-

нения доминирующей мотивации, сопровождаемое возникновением положительных эмоций, в настоящее время рассматривается как подкрепление в процессах условно-рефлекторного обучения. Так, для выработки пищевого условного рефлекса необходима потребность в пище, у сытого животного сформировать подобные условно-рефлекторные реакции крайне трудно.

Критерием для экспериментального определения наличия у животного тех или иных потребностей может служить возможность формирования на их основе новых приспособительных поведенческих актов. Очевидным представляется наличие у животных витальных и зоосоциальных потребностей, направленных на выживание индивидуума и вида соответственно. К числу первых относятся, например, пищевая и питьевая потребности, на базе которых может осуществляться выработка пищевых и питьевых условных рефлексов.

На основе зоосоциальных потребностей формируются такие формы поведения, как половое, материнское, территориальное и ряд других. Особого внимания заслуживает выделение и так называемых потребностей саморазвития, на базе которых формируется игровое и исследовательское поведение (П. В. Симонов, 1987). Доказательством наличия потребностей саморазвития служат данные о формировании новых условно-рефлекторных реакций в тех случаях, когда в качестве подкрепления используется не лакомство, а возможность заниматься исследовательской деятельностью. Так, обезьяны обучались нажимать на рычаг, если в качестве подкрепления они получали возможность увидеть через окно в соседнем помещении интересные вещи. Эти данные позволяют думать, что у животных, как и у людей, не только страх, голод и «любовь» могут быть господствующими факторами в организации поведения, и свидетельствуют об общности базовых потребностей животных и человека.

Анализируя потребности как основу формирования всех видов деятельности живых организмов, следует специально остановиться на агрессивных реакциях. В настоящее время неизвестны доказательства существования в норме врожденного стремления к агрессии (О. Меннинг, 1982). Более того, электрическая стимуляция диэнцефальных структур мозга, приводящая к возникновению различных элементов агонистического поведения, вызывает у животных дискомфортное состояние, которое не может быть положительным подкреплением; у них вырабатывается избегание того отсека, в котором производится стимуляция. Возникновение отрицательных эмоций у животного можно рассматривать как фактор, ограничивающий проявление агрессии без соответствующей мотивации. Исходя из имеющегося материала можно предположить, что агрессивные реакции — следствие срабатывания некоего механизма, повышающего эффективность по-

ведения (например, при появлении препятствий) на путях к желаемому результату в соответствии с доминирующей мотивацией. В этом смысле агрессивное поведение оказывается универсальной добавкой, способной «обслуживать» всякое поведение, но проявляющейся только при определенном уровне сложности его осуществления. В целом накопленный материал позволяет утверждать, что природа «по наследству» не наделила людей стремлением к агрессии.

В настоящее время в качестве положительного подкрепления рассматривается удовлетворение потребностей, приводящее к возникновению положительных эмоциональных реакций. И наоборот, неудовлетворение потребностей, приводящее к отрицательным эмоциональным реакциям, рассматривается как отрицательное подкрепление.

3.3. Уровни рефлекторных поведенческих реакций

Целостные сложные поведенческие акты являются результатом причудливой интеграции условных и безусловных рефлексов. А. Б. Коган выделил шесть уровней рефлекторных реакций, обеспечивающих поведение, в зависимости от этапа эволюционного развития, физиологического значения и особенностей интегративной деятельности центральной нервной системы.

Первый уровень составляют **элементарные безусловные рефлексы**. Так называют простые безусловно-рефлекторные реакции, осуществляемые на уровне отдельных сегментов спинного мозга. Они возникают при локальной стимуляции рецепторов, принадлежащих определенному сегменту туловища (метамеру), и проявляются в виде локальных сокращений скелетных мышц того же метамера. Элементарные безусловные рефлексы реализуются в соответствии с генетически детерминированными программами и имеют жесткую структурную основу — сегментарный аппарат спинного мозга. Такие реакции стереотипны, осуществляются неосознанно. Подобные рефлексы характерны не только для соматической сферы — они обеспечивают простейшие приспособительные реакции отдельных внутренних органов.

Второй уровень поведенческих реакций представлен так называемыми **координационными безусловными рефлексами**. Они, как и предыдущие, возникают при стимуляции определенных групп экстеро- или интероцепторов, но рефлекторный ответ не ограничивается локальной реакцией. Координационные безусловные рефлексы — сложные акты сокращения и расслабления различных мышц или возбуждения и торможения функций внутренних органов, причем эти реципрокные отношения хорошо координированы. В результате такой координации достигается надежное согла-

сование локомоторных актов, а также комплексных вегетативных реакций внутренних органов.

В осуществлении координационных безусловных рефлексов важную роль играют обратные связи, в которые включаются рецепторы исполнительных органов (эффекторов соответствующих рефлекторных дуг). Эти довольно сложные реакции формируются на базе элементарных безусловных рефлексов (т. е. на базе первого уровня рефлекторных реакций) и обеспечивают комплексные локомоторные акты и вегетативные процессы, направленные на поддержание гомеостаза.

Третий уровень организации рефлекторных реакций — **интегративные безусловные рефлексы**. Они возникают под действием биологически важных стимулов, прежде всего пищевых и болевых. Эффекты такой стимуляции определяются не столько физико-химическими свойствами раздражителей, сколько их биологическим значением.

Интегративные безусловные рефлексы представляют собой комплексные поведенческие акты, что проявляется в согласованном управлении не одним, а несколькими эффекторами. Так, сложные локомоторные процессы благодаря этим рефлексам получают вегетативное обеспечение (например, при мышечной работе усиливаются кровообращение, дыхание и другие вегетативные функции). Следовательно, интегративные безусловные рефлексы имеют системный характер с выраженными соматическими и вегетативными компонентами.

На третьем уровне организации рефлекторных реакций возрастает значение обратных связей, которые обеспечиваются как проприоцептивной, так и интероцептивной сенсорными системами. Благодаря им осуществляется коррекция поведенческого акта в соответствии с изменениями функционального состояния организма. В такой коррекции необходимо участие не только сегментарных, но и надсегментарных аппаратов центральной нервной системы, принадлежащих ее высшим отделам, включая гипоталамус и кору больших полушарий головного мозга.

Четвертый уровень рефлекторных реакций составляют **сложнейшие безусловные рефлексы (инстинкты)**. И. П. Павлов писал: «Первой мыслью, что инстинкты тоже рефлексы, физиология обязана английскому философу Герберту Спенсеру». Г. Спенсер, основоположник позитивизма, представлял инстинкт как цепь рефлексов, в которой конец предыдущего служит возбудителем следующего. Такого же мнения придерживались и представители павловской школы, и бихевиористы (Дж. Б. Уотсон, Б. Ф. Скиннер и др.). В пику им основоположники этологии К. Фриш, К. Лоренц и Н. Тинберген, удостоенные Нобелевской премии в 1973 г., доказали, что сложнейшие безусловные рефлексы выполняются по генетически заданным программам, причем пусковой раздра-

житель запускает их целиком, а не цепью. Иными словами, в инстинкте предыдущий элемент многокомпонентной рефлекторной реакции не является инициатором следующего.

В инстинктивном поведении этология отводит важную роль внутренней мотивации, а не только пусковому стимулу. Согласно этологическим представлениям, инстинктивное поведение начинается с ощущения животным или человеком некой потребности, которая побуждает их искать контакта с соответствующим стимулом, запускающим генетически заданную программу инстинктивного поведения. Запускающие стимулы всегда имеют отношение к обороне (защите), питанию, размножению и другим биологически важным потребностям организма. Сигнал об ощущении потребности организма формируется, очевидно, в интероцептивной сфере и, хотя он действует у человека на подсознательном уровне, сами инстинкты проявляются в субъективной сфере влечениями и желаниями.

Таким образом, сложнейшие безусловные рефлексы представляют собой видовые стереотипы поведения, организующиеся на базе интегративных безусловных рефлексов по генетически заданной программе. Центральное звено инстинктов представляет собой иерархическую систему соподчиненных и взаимодействующих центров элементарных, координационных и интегративных безусловных рефлексов. В инстинктах находит отражение исторический опыт вида, его филогенез.

Пятый уровень поведенческих реакций животных и человека обеспечивают **элементарные условные рефлексы**. Их отличие от всех видов безусловных рефлексов состоит в том, что они вырабатываются в процессе индивидуальной жизни. В раннем возрасте формируются сравнительно простые условно-рефлекторные реакции, а затем на протяжении всей жизни они видоизменяются и усложняются. В образовании многих условных рефлексов млекопитающих, включая человека, участвует филогенетически молодая структура головного мозга — кора больших полушарий, нервные центры которой обладают высоким уровнем пластичности.

В лабораториях И. П. Павлова было установлено, что у декоративированной собаки «агенты, которые вызывали рефлексы, стали очень малочисленными, пространственно очень близкими, очень элементарными и очень общими, недифференцированными, и поэтому при посредстве их уравнивание этого высшего организма с окружающей средой в широком районе его жизни стало очень упрощенным, слишком ограниченным, явно недостаточным (Полн. собр. соч. — М.; Л., 1951. — Т. IV. — С. 28). Такая собака утрачивает приобретенную в постнатальной жизни способность оценивать эти свойства по их биологическому значению. По словам Павлова, «...располагающее только прирожденными рефлексами животное, предоставленное себе, обречено на

инвалидное существование, обречено на смерть... собака без больших полушарий может умереть с голоду среди пищи: она начнет есть только тогда, когда прикоснется ртом к пище».

Условно-рефлекторный механизм поведения отличается высокой степенью надежности, которая обеспечивается многоканальностью и взаимозаменяемостью нервных связей в пластичных структурах центральной нервной системы. И наконец, как уже говорилось, условные рефлексы служат механизмом форпостного регулирования, которое современная кибернетика считает наилучшим способом управления. В психической сфере человека условные рефлексы выполняют роль первой ступеньки в процессе абстрагирования, вследствие чего дают начало формированию ассоциативного мышления. Следует заметить, что механизм образования ассоциаций, открытый И.П. Павловым, чрезвычайно важен, но не является единственным и важнейшим при формировании поведения как животных, так и человека.

Шестой уровень поведенческих актов составляют **сложные формы психической деятельности**. В их основе лежит интеграция элементарных условных рефлексов и аналитико-синтетических механизмов абстрагирования. Как уже упоминалось, элементарный условный рефлекс служит первой ступенькой формирования абстракций. Изучению процесса абстрагирования на более высоком уровне служат образование временных связей в ответ на сложные комплексные раздражители, выработка условных рефлексов второго, третьего и более высоких порядков, физиологические исследования различных проявлений мыслительной деятельности человека. Эти работы описаны в других главах учебника.

3.4. Классификация условных рефлексов

Существует несколько принципов классификации условных рефлексов. В этом подразделе рассмотрены шесть.

Первый принцип классификации условных рефлексов основан на **степени близости сигнального стимула к биологии животного** (его естественной жизни).

Как говорилось ранее, в первом докладе И.П. Павлова и И.Ф. Толочина об условных рефлексах (Гельсингфорс, июль 1902 г.) понятие «условный рефлекс» относилось к слюноотделению в ответ на вид и запах раздражителя, который вначале вызывал саливацию при действии на рецепторы ротовой полости. Поскольку такие качества, как вид и запах, были естественными свойствами безусловного раздражителя, то рефлекторные ответы на них стали называть **натуральными условными рефлексами**. С 1905 г. начались опыты по выработке условных рефлексов на стимулы, которые не являются естественными свойствами под-

крепляющего безусловного раздражителя (например, световые вспышки перед подачей пищи). Такие рефлекторные реакции получили название *искусственных условных рефлексов*.

Сравнивая натуральные и искусственные условные рефлексы, следует отметить, что первые легче вырабатываются и являются более прочными (их трудно угасить). Вместе с тем благодаря искусственным условным рефлексам, которые можно выработать на любой фактор внешней и внутренней среды организма, безгранично расширяется круг сигнальных раздражителей, обеспечивающих животным и человеку адекватное поведение на основе приспособления к динамичной среде обитания.

Второй принцип классификации основан на *локализации и свойствах афферентного звена дуги условного рефлекса*. Такая классификация совпадает во многом с классификацией сенсорных систем организма. Выделяют *экстеро-, интеро- и проприоцептивные* условные рефлексы в зависимости от сенсорной системы, при стимуляции которой условным раздражителем возникает данный рефлекс. Экстероцептивные условные рефлексы, как правило, легче вырабатываются, а интеро- и проприоцептивные условные рефлексы обычно отличаются прочностью. В связи с трудностью их угашения они зачастую служат важным звеном патогенеза не только острых, но и хронических заболеваний.

По *модальности адекватного раздражителя* различают *механо-, хемо-, фото-, термо-, осморецепторные* условные рефлексы. Многообразные слуховые условные рефлексы относятся к механорецепторным.

Третий принцип классификации основан на *свойствах эфферентного звена условных рефлексов* (т. е. эффектора подкрепляющего безусловного рефлекса). Следует отметить, что эфферентным звеном условного рефлекса служит аналогичная часть дуги безусловного рефлекса, на базе которого он был выработан.

Согласно такой классификации, условные рефлексы подразделяются на *вегетативные и соматические*. В первых из них эффекторами служат железистый аппарат, гладкие мышцы, трофические системы внутренних органов, а во вторых — скелетная мускулатура. К вегетативным принадлежат слюноотделительные условные рефлексы, на изучении которых основана классическая павловская методика. Исследуются сосудодвигательные, сердечные, желудочные, кишечные, мочеобразовательные и многие другие рефлексы.

Особняком стоят условные рефлексы, в которых действие сигнального раздражителя подкрепляется в эксперименте искусственной (главным образом, электрической) стимуляцией определенных структур головного мозга (например, так называемых центров удовольствия). Животных, которым вживляют электроды в эти структуры, обучают нажимать на педаль для замыкания элек-

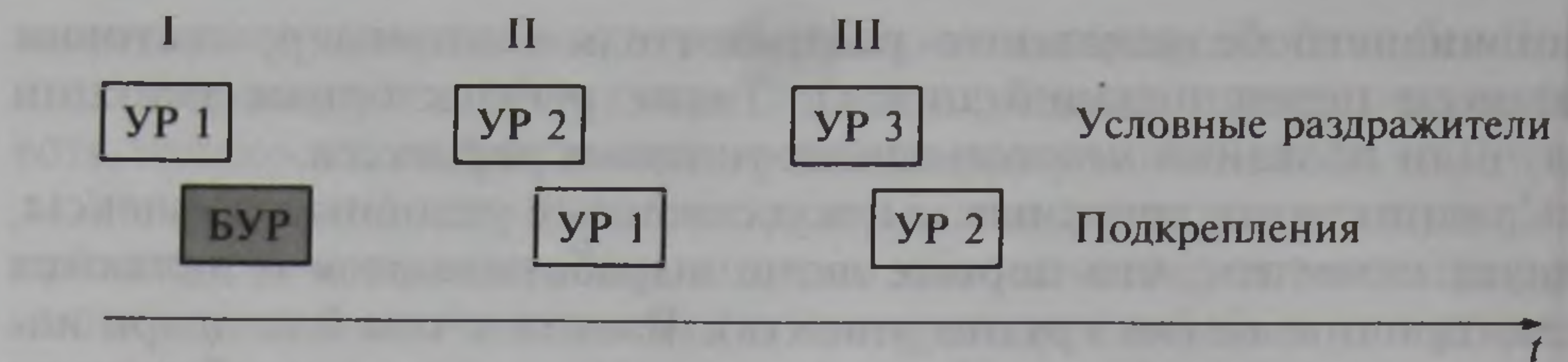


Рис. 3.1. Выработка условных рефлексов разных порядков:

УР 1, УР 2, УР 3 — разные условные раздражители; БУР — безусловный раздражитель; I — условный рефлекс первого порядка; II — условный рефлекс второго порядка; III — условный рефлекс третьего порядка; t — время

трической цепи, что обеспечивает пропускание электрического тока через мозг, т.е. самостимуляцию. Наиболее эффективна электрическая самостимуляция медиального пучка переднего мозга, который связывает средний мозг с лимбической системой. В этом случае животное (крыса) производит до семи тысяч самостимуляций мозга, доводя себя до изнеможения. Такие реакции, которые с немалой натяжкой можно называть условными рефлексам, вырабатываются очень быстро.

Согласно четвертому принципу классификации, условные рефлексы подразделяются по **степени (глубине) абстрагирования** на рефлексы разных порядков: первого, второго и более высоких (рис. 3.1). При выработке условного рефлекса I порядка в качестве подкрепления используется безусловный рефлекс. Если же экспериментатор затем вырабатывает у подопытного животного новый рефлекторный акт, в котором используется другой условный раздражитель, а подкреплением служит уже не безусловный, а выработанный ранее условный рефлекс I порядка, то новый рефлекс II. П. Павлов назвал условным рефлексом II порядка (или вторичным условным рефлексом). При подкреплении им третьего условного раздражителя вырабатывается условный рефлекс III порядка (третичный условный рефлекс).

Работы по выработке условных рефлексов второго порядка провели в лабораториях И. П. Павлова его ученики: Г. П. Зеленый, Д. С. Фурсиков, Ю. П. Фролов в 1920-е гг. Третичный условный рефлекс выработал у собаки Д. С. Фурсиков. Решение такой задачи оказалось очень трудным для животного — примерно половина собак впадала в невротическое состояние. Экспериментатор, нарушая запрет Павлова на психологическую терминологию, говорил: «Собака не понимает, чего от нее хотят».

Позднее такие исследования были продолжены и оказалось, что ни у одной из собак невозможно выработать условный рефлекс IV порядка. Такие рефлексы удается выработать у дельфинов, но не у всех особей. У лошадей глубина абстрагирования больше (вырабатываются условные рефлексы V—VI порядков), у

обезьян — еще больше, но и у них она ограничивается условными рефлексамии нескольких порядков. В отличие от животных человек обладает способностью чрезвычайно глубокого абстрагирования от реальной действительности. Тем самым достигается качественно новый уровень отображения внешнего мира в сознании человека — образование понятий и представлений, а способность оперировать абстрактными понятиями и представлениями составляет суть мышления. Столь глубокое абстрагирование обеспечила человеку вербализация («оречевление») высшей нервной деятельности. Слово, под которым понимают и речь, и рисунок, и жесты, и письмо, стало сигналом сигналов, заменив собой конкретные явления, причем оно может служить не только сигнальным раздражителем, но и подкреплением.

Изучению процесса абстрагирования на более высоком уровне по сравнению с анализом элементарных условных рефлексов служат также исследования условно-рефлекторных реакций на комплексные раздражители. В связи с этим важен пятый принцип классификации условных рефлексов — по их **структуре**. Они подразделяются на *простые (элементарные)* и *сложные* (рис. 3.2).

В свою очередь, среди сложных условных рефлексов выделяют *одновременный комплекс, последовательный комплекс, цепной условный рефлекс*. Различия между ними иллюстрирует также рис. 3.2. Нужно обратить внимание на то, что цепь отличается от последовательного комплекса отсутствием совпадений во времени условных раздражителей друг с другом. Только последний из них совпадает с подкреплением, т.е. на последний условный стимул накладывается действие подкрепляющего раздражителя, вызывающего безусловный рефлекс.

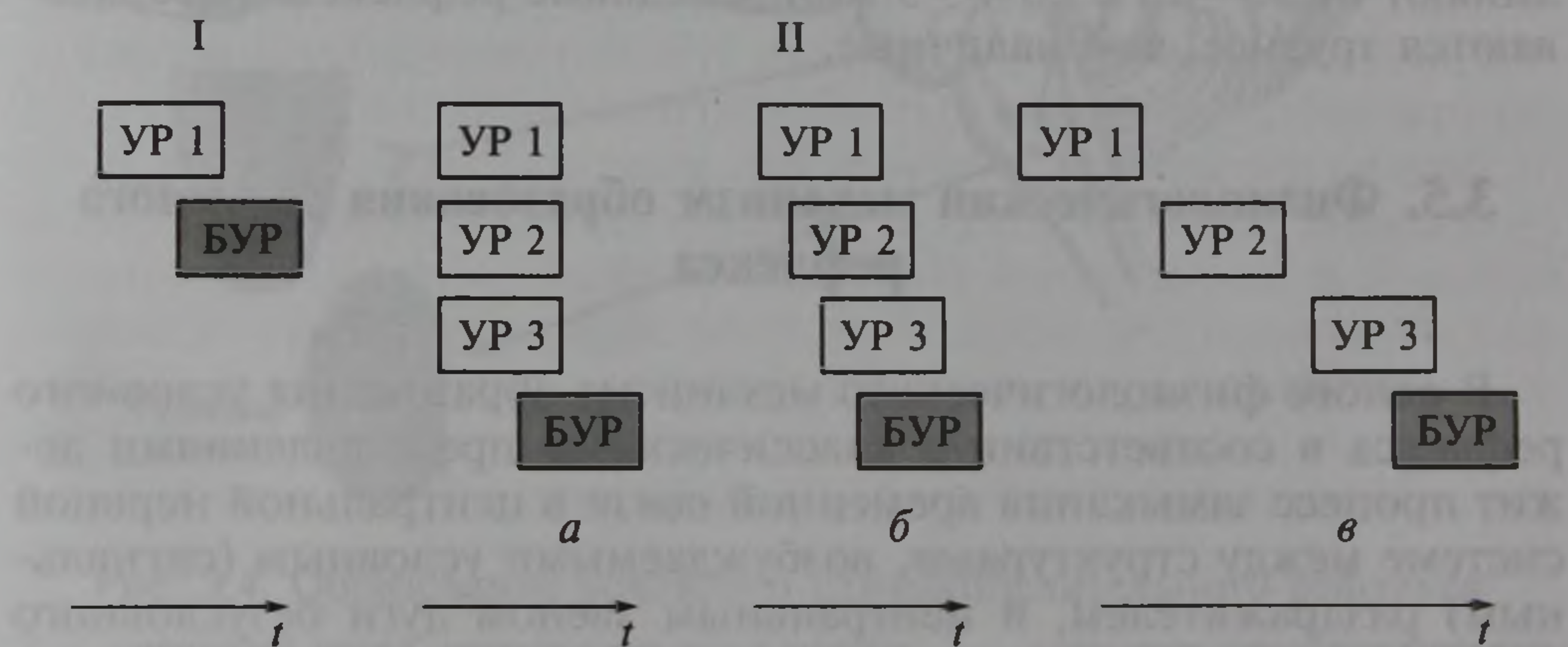


Рис. 3.2. Выработка простых (I) и сложных (II) условных рефлексов: t — время; УР 1, УР 2, УР 3 — разные условные раздражители; БУР — безусловный раздражитель; а — одновременный комплекс; б — последовательный комплекс; в — цепной рефлекс

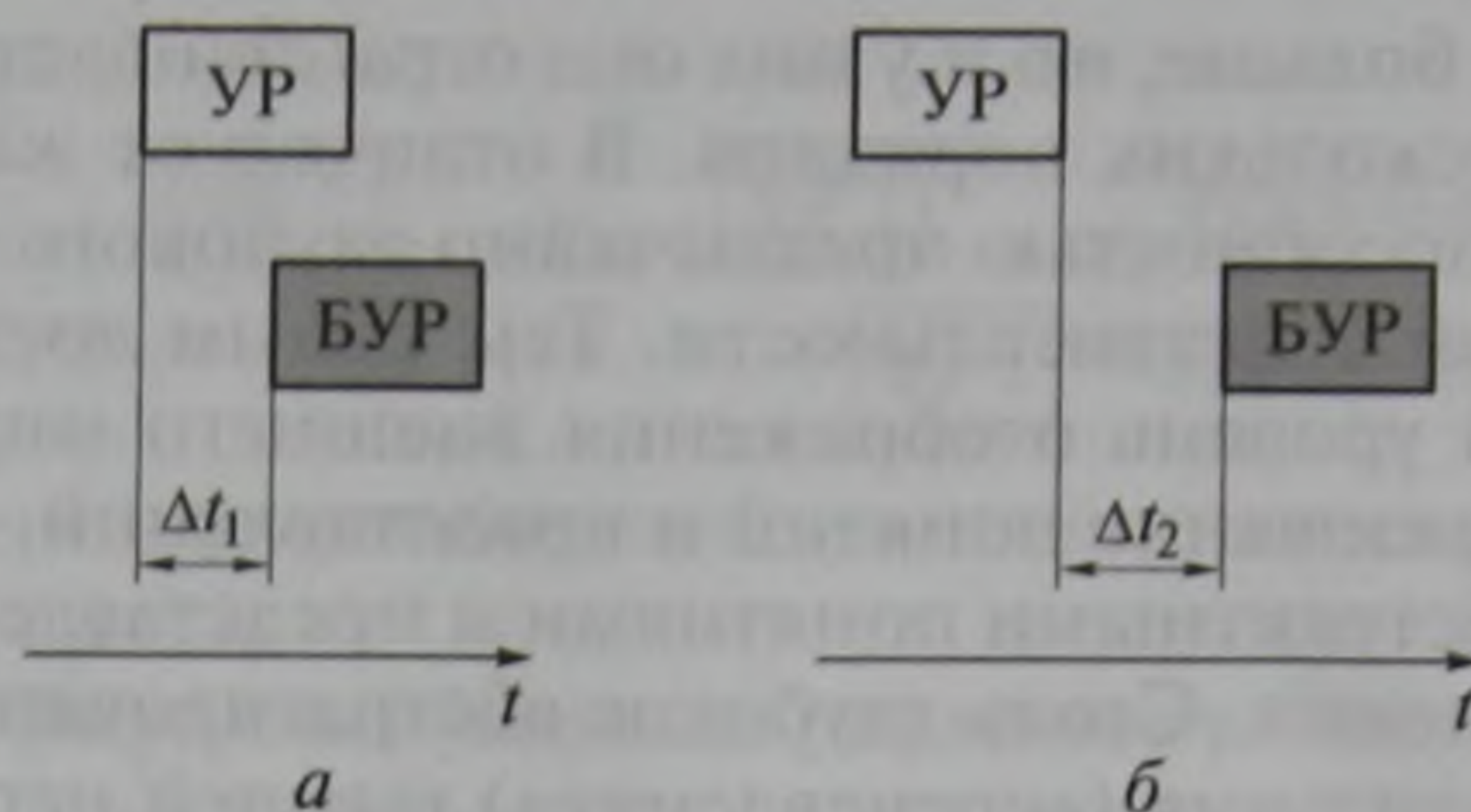


Рис. 3.3. Выработка наличных (а) и следовых (б) условных рефлексов: УР — условные раздражители; БУР — безусловные раздражители; t — время; Δt_1 — интервал между началом действия условного раздражителя и началом действия безусловного раздражителя; Δt_2 — интервал между окончанием действия условного раздражителя и началом действия безусловного раздражителя

Наконец, шестой принцип классификации условных рефлексов учитывает **соотношение во времени сигнала (условного раздражителя) и подкрепления (безусловного рефлекса)**. Различают *наличные* и *следовые* условные рефлексы (рис. 3.3). При выработке наличных рефлексов подкрепляющий стимул подается во время действия сигнального раздражителя (накладывается на него). По интервалу времени (Δt_1) между началом действия того и другого стимула различают следующие условные рефлексы: *совпадающие* ($\Delta t_1 \approx 1$ с), *отставленные* (Δt_1 от 5 до 30 с), *запаздывающие* (Δt_1 до 1—3 мин). Чем больше Δt_1 , тем труднее выработать наличные условные рефлексы.

При выработке *следовых* условных рефлексов делают паузу между окончанием действия условного раздражителя и началом подкрепления (Δt_2). Эту паузу по мере усложнения эксперимента удлиняют от 15—20 с до 4—5 мин. Следовые рефлексы вырабатываются труднее, чем наличные.

3.5. Физиологический механизм образования условного рефлекса

В основе физиологического механизма образования условного рефлекса в соответствии с классическими представлениями лежит процесс замыкания временной связи в центральной нервной системе между структурами, возбуждаемыми условным (сигнальным) раздражителем, и центральным звеном дуги безусловного рефлекса, который используется в качестве подкрепления.

И. П. Павлов вначале (примерно до 1925 г.) предполагал, что временная связь в центральной нервной системе является вертикальной, т.е. она устанавливается между проекционной зоной определенной сенсорной системы в коре больших полушарий го-

ловного мозга (представительством условного раздражителя) и подкорковыми центрами безусловного рефлекса (подкрепления). Однако под натиском фактов, полученных при экспериментальном изучении высшей нервной деятельности собак, он изменил первоначальное мнение и пришел к выводу, что временная связь является горизонтальной, поскольку образуется между корковыми представлениями условного раздражителя и безусловного рефлекса (рис. 3.4). Для такого утверждения нужно было доказать, что всякий безусловный рефлекс, обеспечиваемый центрами мозгового ствола, имеет представление в коре головного мозга. На начальном этапе изучения условных рефлексов это сделал П. С. Купалов.

В результате комплексных электрофизиологических и морфологических исследований И. С. Бериташвили и его сотрудники пришли к заключению, что замыкание временной связи происхо-

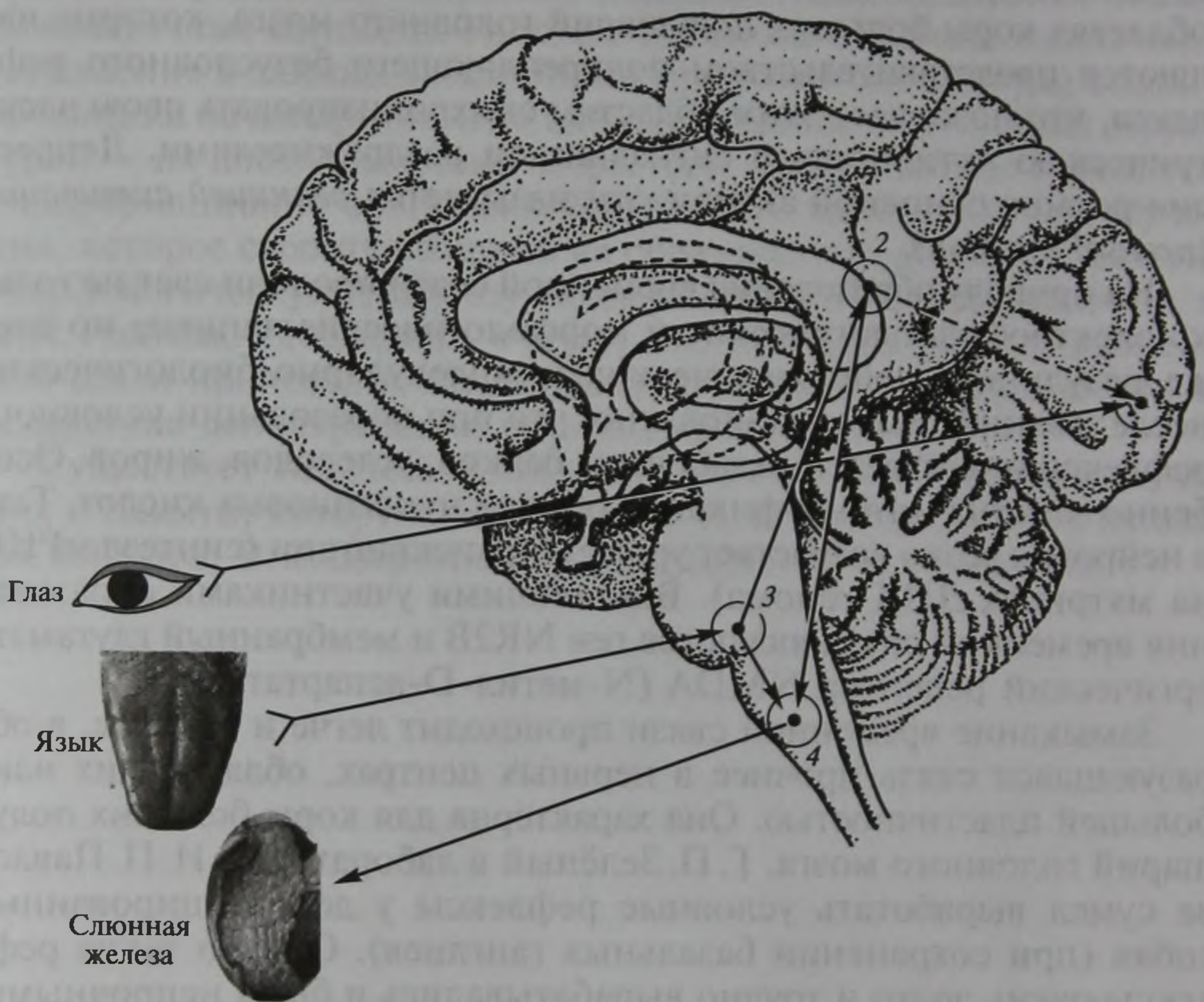


Рис. 3.4. Образование условного слюноотделительного рефлекса:

1 — корковый отдел зрительного анализатора; 2 — корковое представление безусловного слюноотделительного рефлекса в ответ на стимуляцию рецепторов ротовой полости; 3 — чувствительное ядро в стволе головного мозга, участвующее в безусловном слюноотделительном рефлексе; 4 — двигательное (парасимпатическое) ядро в стволе головного мозга, обеспечивающее безусловный и условный слюноотделительные рефлексы

дит в системе звездчатых, вставочных и ассоциативных нейронов в IV—VI слоях коры больших полушарий головного мозга. С.А. Саркисовым было высказано предположение, что при выработке условных рефлексов ранее заблокированные синапсы на вставочных нейронах становятся проходимыми для сигналов от проекционных зон коры, возбуждаемых условными раздражителями, благодаря выявленному П.С. Купаловым и Н.И. Николаевой стойкому повышению возбудимости нейронов, включаемых в рефлекторную дугу, образующуюся при выработке условного рефлекса. По данным Н.М. Ливанова, нейроны в очаге коркового представительства безусловного рефлекса (подкрепления) усваивают ритмы электрической активности, свойственные проекционной зоне коры, возбуждаемой условным (сигнальным) раздражителем. Электроэнцефалографический анализ выработки условных рефлексов у людей показал, что при этом сигнальный раздражитель вызывает депрессию (подавление) ритмов основной активности в тех областях коры больших полушарий головного мозга, которые являются представительствам подкрепляющего безусловного рефлекса, что позволяет этим областям синхронизировать свою электрическую активность с сигнальными раздражителями. Депрессия ритмов основной активности называется *реакцией активации (arousal reaction)*.

На природу образования временной связи пролили свет не только электрофизиологические и морфологические данные, но также результаты нейрохимических и молекулярно-биологических исследований. Было установлено, что при образовании условного рефлекса усиливается метаболизм белков, углеводов, жиров. Особенно заметна интенсификация обмена нуклеиновых кислот. Так, в нейронах резко возрастает уровень транскрипции (синтеза мРНК на матрицах ДНК генома). Важнейшими участниками образования временной связи являются ген NR2B и мембранный глутаматергический рецептор NMDA (N-метил-D-аспартат).

Замыкание временной связи происходит легче и быстрее, а образующаяся связь прочнее в нервных центрах, обладающих наибольшей пластичностью. Она характерна для коры больших полушарий головного мозга. Г.П. Зелёный в лаборатории И.П. Павлова сумел выработать условные рефлексы у декортицированных собак (при сохранении базальных ганглиев). Однако такие рефлексы очень долго и трудно вырабатывались и были непрочными.

И.П. Павлов называл образование временной связи «проторением (Bahnung) пути» между соответствующими центрами («пунктами») коры больших полушарий головного мозга. Он много и мучительно размышлял о том, каковы физиологические механизмы этого «проторения пути». После доклада А.А. Ухтомского «Доминанта как фактор поведения» (1927) И.П. Павлов склонился к мнению, что именно доминанта (см. гл. 4) как важнейший меха-

низм координации рефлекторной деятельности является физиологическим механизмом образования временной связи.

В нервных центрах, участвующих в «проторении пути», прежде всего в корковом представительстве безусловного рефлекса, были выявлены основные черты доминанты: повышенная возбудимость; стойкость и инерционность возбуждения; торможение нервных центров, функционально несовместимых с деятельностью доминирующего очага; «рекрутирование» других нервных центров в состав доминирующей констелляции на стадии генерализации условного рефлекса (см. подразд. 5.3), направленность. Эти данные были получены в опытах В. С. Русинова, Л. А. Новиковой, А. Ф. Семиохиной, Т. С. Наумовой.

Основоположник нейронной теории С. Рамон-и-Кахаль, внимательно следивший за развитием павловского учения, предположил, что в ходе выработки условных рефлексов разрастаются дендриты возбуждаемых нейронов, благодаря чему образуются новые межклеточные контакты. Гипотеза С. Рамона-и-Кахаля нашла подтверждение в данных электронной микроскопии, которая выявила шипики на дендритах. Они оказались весьма динамичной структурой — их плотность резко возрастает, если животное находится в информационно обогащенной среде, что характерно для обучения, которое строится именно на образовании временных связей. Морфологическую гипотезу поддерживали И. С. Бериташвили и А. И. Ройтбак. Последний считал, что при образовании временной связи происходит миелинизация пресинаптических волокон вследствие деполяризации олигодендроглии.

Существует гипотеза Х. Хидена о химических основах обучения и памяти, которую поддерживал П. К. Анохин, а его ученики (И. В. Орлов, В. В. Шерстнев и др.) существенно ее развили.

ДОМИНАНТА И УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС

Значимое место в развитии физиологии поведения занимает учение А. А. Ухтомского о доминанте. Доминанта в физиологии — временно господствующая рефлекторная система, формирующаяся на основе установления определенного взаимодействия нервных центров и направленная на удовлетворение важнейшей в данный момент потребности.

А. А. Ухтомский получил основы естественно-научного образования в кадетском корпусе. Обучаясь затем на словесном отделении Московской духовной академии, он уделял наибольшее внимание теории познания и историческим дисциплинам. В своей богословской диссертации на тему «Космологическое доказательство бытия Божия» он отмечал, что научные доказательства должны быть связаны с решениями задач физиологии, психологии и истории религиозного опыта. Работая над диссертацией, А. А. Ухтомский пришел к выводу о необходимости изучения физиологии головного мозга, нервной деятельности вообще, а также физиологии поведения и в 1899 г. поступил в Санкт-Петербургский университет на физико-математический факультет для изучения физиологии.

В 1904 г. А. А. Ухтомский готовил опыт, в котором предполагалось продемонстрировать возникновение у собаки сокращения мышц передней конечности при стимуляции определенных участков моторной области коры больших полушарий. Однако в этом опыте электрическая стимуляция области коры, имеющей отношение к сокращению мышц передней конечности, вызывала вначале даже при увеличении силы тока лишь подергивание хвоста, которое продолжалось до момента возникновения акта дефекации, и почти сразу после этого активация коры стала приводить к обычной двигательной реакции.

Казалось бы, это странное наблюдение могло быть отнесено к неким артефактам, поскольку экспериментатору трудно держать под контролем все факторы, влияющие на полученные данные.



А. А. Ухтомский
(1875 — 1942)

Однако история науки свидетельствует, что нередко самые значимые результаты могут быть получены при стремлении уяснить причину появления «странных» данных.

Примером может служить и работа А.А. Ухтомского, который в течение последующих лет экспериментально изучал, каким образом возникновение кортикальных двигательных эффектов при электрической стимуляции локальных участков моторной области коры зависит от их текущего состояния и возбуждения других участков коры (центров).

4.1. Учение А.А. Ухтомского о доминанте

В 1911 г. в Трудах С.-Петербургского общества естествоиспытателей была опубликована монография А.А. Ухтомского «О зависимости кортикальных двигательных эффектов от побочных центральных влияний», в которой показано, что деятельность одних нервных центров зависит от состояния других. Так, при формировании глотательного рефлекса, вызванного адекватным стимулом (вливанием воды в ротовую полость кошки), наблюдалось угнетение сокращения мышц задних конечностей, возникающего при электрической стимуляции соответствующих отделов моторной коры. Эта закономерность в дальнейшем, начиная с обзорной статьи 1923 г. «Доминанта как рабочий принцип нервных центров», получила название *реципрокного (сопряженного) торможения*.

Более того, электрическая стимуляция не только не приводила к сокращению мышц, но вызывала усиление глотательной реакции. Данное свойство в дальнейшем было обозначено термином «*способность к суммированию*». Формирование глотательной реакции и после ее окончания в течение определенного интервала времени влияло на двигательные реакции конечности. Это явление — *инерционность доминанты* — в дальнейшем было продемонстрировано при исследовании конкуренции различных рефлекторных систем. Результаты, полученные при исследовании влияния глотательного рефлекса на двигательные реакции конечностей, позволили объяснить тот странный феномен, который проявился в 1904 г. Если рефлекторная система дефекации подготовлена к реагированию слабыми влияниями со стороны механорецепторов пищеварительного тракта, т.е. возбудимость соответствующих центров повышена, то дополнительное воздействие при электрической стимуляции приводит к достижению целесообразной реакции.

Предположение о том, что для доминантных центров (и их объединений — констелляций) характерны такие свойства, как *повышенная возбудимость* в отношении слабых подпороговых

воздействий и *стойкость возбуждения*, получило экспериментальное обоснование при исследовании сенсорной и моторной доминант, а также при изучении поляризационной доминанты.

В случае сенсорной доминанты — при искусственном создании очага повышенной возбудимости в дорсальных (сенсорных) отделах спинного мозга — у лягушки обтирательная реакция лапки изменяла направление и не зависела от места воздействия на кожу. В случае моторной доминанты — при искусственном создании очага повышенной возбудимости в вентральных (моторных) отделах спинного мозга — обтирательная реакция осуществляется мышцами лапки, соответствующей этим центрам, и направлена на место фактического воздействия. Таким образом, и определение места воздействия, и характер выбора моторной реакции могут зависеть от состояния соответствующих центров спинного мозга.

В опытах В. С. Русинова с сотрудниками создавался очаг стойкого возбуждения в моторной коре мозга кролика в представительстве передней конечности. Для этого к соответствующим локальным участкам коры прикладывали анод и пропускали слабый электрический ток. Само по себе такое воздействие каких-либо эффектов не вызывало. Однако если на этом фоне подавали звуковые или световые стимулы, то возникали движения передней конечности. Таким образом, проявлялось свойство доминанты суммировать возбуждение от «посторонних» раздражений. Способность к суммации в соответствии с этими данными имеет существенное значение для выработки условного рефлекса на стадии генерализации (см. подразд. 5.3). Инерционность такой «поляризационной доминанты» проявляется в возникновении двигательных реакций конечности и после выключения постоянного тока.

В качестве основного механизма формирования описанной выше «поляризационной доминанты» рассматривается деполяризация клеточных тел нейронов, расположенных в нижних слоях коры, под влиянием анодной поляризации поверхности коры слабым электрическим током. В случае поляризации нижних слоев коры четкие результаты наблюдаются при локализации кончика электрода в слое V. При этом отмеченная выше специфика реагирования на световые и звуковые воздействия проявляется, только если стимуляция производится катодом. В целом эксперименты с созданием корковых очагов возбуждения путем поляризации коры слабым постоянным током, при которой индифферентные стимулы вызывают рефлекторные реакции, свидетельствуют о ведущей роли механизмов доминанты в образовании временной связи. В реальных условиях выраженность той или иной потребности может определять высокую скорость выработки условных рефлексов.

Сдвиг постоянного потенциала коры при поляризации анодом слабого тока зависит от собственного исходного уровня мембранного постоянного потенциала. Эта зависимость представляется

существенной для понимания возможности отражения формирования специфических межцентральных отношений, характерных для доминанты, в медленных изменениях постоянного потенциала коры. Значимость ритмики мозговой активности в установлении межцентральных отношений, соответствующих формированию доминанты, была выявлена М. Н. Ливановым с сотрудниками (1989) в феномене пространственной синхронизации различных областей коры при формировании условных рефлексов. Животным предъявляли индифферентные световые стимулы при высоких и низких значениях кросскорреляционных коэффициентов (экспериментально установленных показателей взаимодействия электрической активности) затылочной и двигательной областей коры. Было установлено, что при спонтанной пространственной синхронизации ЭЭГ между этими отделами возникает активация мышц передних конечностей.

К настоящему времени экспериментально доказано, что взаимодействие разнесенных в пространстве мозговых структур проявляется в разных частотных диапазонах электрической активности мозга. Для близко расположенных участков коры характерно проявление взаимодействия в высокочастотных диапазонах, для далеко расположенных — в низкочастотных. Значимость определенной ритмики мозга при формировании доминанты подтверждается и данными о проявлении мотивационных возбуждений в специфике спектра ЭЭГ и характере распределения межимпульсных интервалов импульсной активности нейронов.

4.2. Доминанта и внимание

Еще в 1903 г. в своей Мадридской речи И. П. Павлов говорил, что для выработки условного рефлекса необходимо определенное состояние, которое с «субъективной точки зрения ... соответствовало бы тому, что называется вниманием» (И. П. Павлов, 1973, с. 20). А. А. Ухтомский (1923), выдвинув принцип доминанты как физиологической основы акта внимания, отметил, что доминанта «выдавливает» из множества действующих рецепций группу рецепций, которая для нее особенно биологически интересна (выбор адекватного раздражителя для данной доминанты), что и является одной из стадий образования условного рефлекса.

Результаты теоретической и экспериментальной разработки учения А. А. Ухтомского о доминанте (А. А. Ухтомский, 1923, 1927; П. К. Анохин, 1968; В. С. Русинов, 1969; К. В. Судаков, 1979; П. В. Симонов, 1981 и др.) позволяют считать, что вопрос о значимости тех или иных сигналов решается организмом на основе доминирующей мотивации. Так, возникновение специфических двигательных реакций при предъявлении видоспецифических акус-

тических сигналов наблюдалось только у тех кошек, состояние которых соответствовало этим сигналам (Л. В. Соколова, Г. А. Куликов, 1982; В. Ю. Иванова и др., 1989). Например, воспроизведение записи угрожающего воя вызывало у самца ответные вокализации и принятие типичных для агонистического поведения поз лишь при наличии у него признаков агрессивного возбуждения. Крики незрелых котят при изолированном воспроизведении через магнитофон приводили к возникновению поисковой реакции только у лактирующих самок.

В то же время было установлено, что в обычных условиях изолированно предъявляемые кошкам их видоспецифические акустические сигналы, как правило, сопровождаются лишь локальными ориентировочными реакциями (поворот головы, ушных раковин, глаз в сторону источника звука), а также реакциями вылизывания и умывания (проявление смещенной активности).

Агрессивные реакции (шипение, рычание, замахивание лапой) при предъявлении агонистических видоспецифических акустических сигналов на фоне подпороговой электрической стимуляции гипоталамуса демонстрировали те животные, у которых надпороговая стимуляция вызывала истинную ярость. Таким образом, даже агонистические видоспецифические акустические сигналы, обладающие отчетливой направленностью действия и издаваемые в строго определенных ситуациях, способны вызывать адекватные изменения поведения кошек только при наличии у последних соответствующей предуготовленности.

Избирательный характер поисковых двигательных реакций у лактирующих самок при изолированном воспроизведении записи писка котят проявляется как в естественных, так и в лабораторных условиях. Продуцирование высокочастотного писка имеет важное значение для выживания котят. Так, писк слепого котенка способен инициировать у самки реакцию вылизывания, без которой у котят не реализуются выделительные функции. Писк новорожденных котят в гнезде может вызвать изменение позы лактирующей самки и тем самым устранить возможность их удушья. Далеко уползший из гнезда котенок может погибнуть в связи с незрелостью системы терморегуляции.

Побежка к источнику звука наблюдалась у самки при воспроизведении писка как ее собственных, так и чужих незрелых котят. Удаление из гнезда котят не вызывало у лактирующей самки реакции беспокойства, если она не слышала их криков. У небеременных самок и самок, имевших котят в возрасте 1,5 месяца, поисковые реакции на изолированное воспроизведение криков незрелых котят не наблюдались. Существенно, что поисковые реакции и побежки к акустической колонке при воспроизведении писка котят проявляются у самок уже за две недели до окончания срока беременности.

Сходные акустические сигналы имеются и у детенышей других млекопитающих, такие крики названы «сигналами покинутого». В ответ на предъявление писка котят пятинедельного возраста поисковые реакции у самок не наблюдаются. Однако аналогичные сигналы, подаваемые котятами этого возраста, находящимися в стрессорной ситуации, могут вызывать активную реакцию лактирующей кошки, направленную на поиск детенышей и перенос их в гнездо. Все это, с одной стороны, указывает на значение вокализаций котят в организации материнского поведения домашней кошки, а с другой — на зависимость поведенческих реакций животного от его состояния.

В целом выявленную предуготовленность к возникновению агрессивных реакций у котят и поисковых движений у лактирующих самок в ответ на определенные видоспецифические акустические сигналы можно рассматривать как конкретный пример проявления принципа доминанты в работе мозга.

Известно (см. гл. 9), что на значимые признаки сенсорных сигналов реагируют нейроны тех образований мозга, которые имеют отношение к организации и регуляции двигательных актов. Таким образом, активность восприятия (внимание, отбор значимой информации) связана с процессами формирования избирательности реагирования на релевантные сообщения именно выходных исполнительных элементов центральной нервной системы.

4.3. Доминанта в норме и патологии

Любая доминанта проявляется в некоем континууме состояний, в ходе ее развития выраженность свойств изменяется. Несмотря на ошибочность предположения Н. Е. Введенского об исключительности и патологической природе явления доминанты как такового (А. А. Ухтомский, 1966, с. 6), возможно возникновение патологической (т.е. не обуславливающей формирование адекватных поведенческих актов) доминанты, связанной с чрезмерной выраженностью тех или иных ее свойств, например инерционности. Актуальность какой-либо потребности в данный период времени и возможность ее удовлетворения в соответствии с условиями внешней среды определяют возникновение адекватного поведенческого акта.

Для изучения проявления патологической доминанты представляют интерес данные об изменениях условно-рефлекторного поведения у животных после удаления фронтальных отделов коры. Так, в экспериментах у кошек вырабатывались оборонительные условно-рефлекторные позные двигательные реакции (перемещение центра тяжести на платформе) на акустические стимулы, эти реакции избавляли животных от болевой электрической стимуля-

ции дистальных отделов конечностей. Обычно такие реакции вырабатываются при небольшом количестве сочетаний и стабильно проявляются в ходе опытов независимо от сохранности тех или иных отделов фронтальной области коры.

Однако в ряде опытов у кошек после двустороннего удаления фронтальных отделов коры больших полушарий условно-рефлекторные реакции на сигнал не проявлялись даже при значительном увеличении силы тока, вызывавшего безусловно-рефлекторные реакции. Оказалось, что если прервать эксперимент и дать животному вдоволь еды, то уровень правильных условно-рефлекторных реакций восстанавливается и не отличается от нормы, т. е. от уровня в дооперационный период. Таким образом, при наличии выраженной пищевой потребности животные, лишённые фронтальных отделов коры, не демонстрировали оборонительной реакции даже на сильный обуславливающий болевой стимул, который у нормальных животных вызывает оборонительную реакцию независимо от пищевой потребности.

Предопределенность поведения исключительно каким-либо внутренним побуждением (одной из потребностей) может препятствовать удовлетворению других потребностей. Примерами могут служить анадромная миграция (из морей в реки) проходных видов рыб на нерест, обусловленная повышением концентрации стероидных гормонов кортизола и тестостерона в крови (потребность воспроизводства преобладает над потребностью самосохранения); многочисленные альтруистические и героические поступки, совершаемые вопреки различным витальным потребностям, в том числе и потребности самосохранения (тяжелораненые бойцы, идущие в атаку).

Наличие и выраженность духовных потребностей определяют в соответствии с принципом доминанты протекание творческого процесса и вдохновение (П. В. Симонов, 1993; Я. А. Альтман, 1994), вознаграждающее людей за начальные «муки творчества» положительными эмоциями, доходящими до восторга.

Принцип доминанты оказался очень плодотворным для объяснения системных механизмов поведения. В настоящее время считается, что механизмы доминанты и условного рефлекса взаимно дополняют друг друга и их синтез необходим и достаточен для организации условно-рефлекторного целенаправленного поведения.

ТОРМОЖЕНИЕ УСЛОВНО-РЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Наряду с условными рефлексам, проявляющимися в возбуждении, т.е. в возникновении определенных реакций (секреции, мышечного сокращения и др.) на условные раздражители, важную роль в высшей нервной деятельности играет торможение условно-рефлекторных реакций, ведущее к их прекращению, остановке, предупреждению.

Торможение — это активный процесс подавления возбуждения, «изнанка возбуждения» (по выражению Павлова). Оно обеспечивает упорядочение, уточнение и сменяемость условных рефлексов по мере изменения потребности в них, делая условно-рефлекторную деятельность адекватной беспрестанно изменяющейся среде обитания животных и человека.

В публичной лекции «Основа культуры животных и человека» (1918) И. П. Павлов утверждал: «Основной закон нервной деятельности в том, что она состоит из двух половин: возбуждения и торможения. Вне этого нет жизни... Культура животного и человека обеспечивается равновесием этих половин. Как только происходит перевес одной половины над другой, вы сейчас же некультурный, не соответствующий действительности тип». Особенно опасен дефицит торможения, поскольку «...все совершенство, вся тонкость жизни..., все это осуществляется при посредстве торможения». Оно обладает большей ранимостью, чем возбуждение. В экстремальных условиях ослабевают прежде всего регуляторные функции, основанные на торможении. Первый признак утомления — дефицит торможения, а не возбуждения. Он проявляется в нарушении координации движений, которые становятся угловатыми и неточными, в болтливости и т.д.

5.1. Классификация процессов торможения условно-рефлекторной деятельности

Существуют два взгляда на классификацию процессов торможения высшей нервной деятельности. Многие специалисты выделяют два вида торможения: безусловное и условное. Такой классификации придерживался И. П. Павлов на протяжении многих лет. Однако в 1930-е гг. он сформулировал два свойства (критерия) торможения условно-рефлекторной деятельности, которые положил в основу классификации. По первому критерию тормо-

жение может быть *врожденным* или *приобретенным*, т.е. вырабатываемым в постнатальной жизни аналогично выработке условных рефлексов. По второму критерию торможение условно-рефлекторной деятельности может быть *внешним* или *внутренним*. Источник внешнего торможения находится вне рефлекторной дуги тормозимого условного рефлекса, тогда как источник внутреннего торможения локализован в центральном звене рефлекторной дуги того самого условного рефлекса, который затормаживается.

В соответствии с этими критериями И. П. Павлов и его последователи (в частности, А. Б. Коган) стали выделять три вида торможения условно-рефлекторной деятельности: *безусловное* (врожденное и внешнее), *условное* (приобретенное и внутреннее) и *запредельное* (врожденное, но внутреннее). Приверженцы другой классификации относят запредельное торможение к безусловному. В данном учебнике используется классификация, предусматривающая три вида торможения высшей нервной деятельности.

Человек и животное непрерывно подвергаются воздействию многих раздражителей, каждый из которых может вызвать ту или иную реакцию организма. Если бы все возможные рефлексы возникали, то деятельность организации была бы неупорядоченной, адекватное поведение было бы невозможно. На самом деле все рефлексы, как правило, упорядочены и согласованы. В качестве упорядочивающего фактора выступают рефлексы, которые в данной ситуации наиболее важны для организма. Во время своего осуществления они угнетают все второстепенные, несущественные в данный момент рефлекторные реакции. Механизмом такого угнетения (задержки) биологически не самых важных условных рефлексов служит безусловное и условное торможение.

5.2. Безусловное торможение

Безусловное торможение может развиваться во всех отделах центральной нервной системы. Оно возникает в момент возникновения рефлекса, который угнетает другие рефлексы, и исчезает после его прекращения. Принято говорить, что оно «наводится» на рефлекторную дугу тормозимого условного рефлекса из нервных центров, осуществляющих самые важные в данной ситуации рефлексы, по механизму одновременной отрицательной индукции (см. подразд. 6.4). Дж. Экклс, ученик Ч. Шеррингтона, установил, что одновременная отрицательная индукция есть не что иное, как постсинаптическое (первичное) торможение, осуществляемое тормозными синапсами, в субсинаптических мембранах которых возникает под действием медиатора тормозный постсинаптический потенциал. В большинстве случаев безусловное торможение приводит не к полной остановке (задержке) условного

рефлекса, а к его большему или меньшему ослаблению. Поэтому величина условно-рефлекторных реакций всегда подвержена небольшим колебаниям (флуктуациям).

Различают два вида безусловного торможения: постоянный тормоз и гаснущий тормоз.

Постоянный тормоз возникает при большой физиологической силе раздражителя, вызывающего рефлексы, которые угнетают тормозимый условный рефлекс. Легче затормаживаются молодые, недавно образованные условные рефлексы, тогда как хорошо упроченные и биологически важные условные рефлексы требуют для своего торможения сильных раздражителей, вызывающих еще более значимые рефлекторные реакции, чем тормозимые условные рефлексы.

Можно привести множество примеров постоянного тормоза. Пожирая добычу, хищник теряет осторожность, поскольку пищевой безусловный рефлекс тормозит оборонительный условный рефлекс. Сильным постоянным тормозом является боль (например, зубная). Она может затормозить любую условно-рефлекторную деятельность, в частности усвоение учебного материала. То же можно сказать и о сигналах с интероцепторов. «Возможно ль высоко ценить рассудок, коль управляет им желудок?!» — с раздражением восклицал Г. Гейне. Совсем другое чувство испытывал, очевидно, Г. Р. Державин, когда писал такие строки: «Блажен, кто рано поутру имеет стул без принужденья — тому и пища по нутру и все доступны наслажденья». В этом случае постоянный тормоз был устранен.

Гаснущий тормоз представляет собой безусловное торможение условно-рефлекторной деятельности при возникновении так называемого ориентировочного рефлекса на новые, неожиданные стимулы. Его И. П. Павлов называл рефлексом «что такое?». В отличие от постоянного тормоза, гаснущий тормоз задерживает условные рефлексы на короткое время (по мере потери новизны стимуляции) и поэтому при его повторных применениях торможение условно-рефлекторной деятельности ослабевает и постепенно сходит на нет.

Сам по себе ориентировочный рефлекс — врожденный и проявляется в торможении общей двигательной активности животного после мгновенного поворота туловища, головы и глаз в сторону раздражителя, настораживания ушей, движения ноздрей (принюхивания), изменения дыхания и сердечной деятельности.

П. К. Анохин писал, что «... ориентировочно-исследовательская реакция как раз и является тем мощным средством, с помощью которого мозг и данная функциональная система освобождаются от избыточной внешней информации, выбирая из нее все то, что имеет наибольшую значимость для данного момента». Эта реакция повышает активность корковых нейронов благодаря тонизи-

рующим влияниям на них подкорковых образований, в частности ретикулярной формации. И вместе с тем она сопровождается кратковременным торможением условных рефлексов, на фоне которых появился раздражитель, вызвавший ориентировочный рефлекс.

5.3. Условное торможение

Условное торможение представляет собой не что иное, как условный рефлекс, который активно вырабатывается при предъявлении сигнального раздражителя, не сопровождаемого подкреплением.

Первой работой, посвященной условному торможению, была докторская диссертация Г. В. Фольборта «Отрицательные условные рефлексы», защищенная в 1912 г. При защите диссертации И. П. Павлов, под руководством которого она была выполнена, заявил, что Фольборт «впервые в своих опытах выработал временную связь внешних агентов с процессом внутреннего торможения».

Условное торможение развивается в пластичных структурах центральной нервной системы (у высших животных — зачастую в коре больших полушарий головного мозга). Для условного торможения характерна волнообразность — чередование усиления и ослабления.

Условные раздражители подразделяют на положительные и отрицательные. Первые вызывают условные рефлексы, а вторые — условное торможение.

Различают четыре вида условного торможения (отрицательных условно-рефлекторных реакций): угасательное, дифференцировочное, условный тормоз, торможение запаздывания.

Угасательное торможение. *Угасательным торможением* называют условное торможение, развивающееся при прекращении подкрепления предъявляемого условного раздражителя, на который ранее был выработан условный рефлекс посредством подкрепления. Важно понять, что ранее выработанный условный рефлекс быстрее исчезает не тогда, когда просто прекращают подавать условный раздражитель, а когда его раз за разом предъявляют, но не подкрепляют.

Угасательное торможение играет важную роль в поведении животных и человека. Поскольку условия жизни беспрестанно меняются, вырабатываемые условные рефлексы нужно корректировать, чтобы обеспечить наилучшее приспособление к новым обстоятельствам. Если условный рефлекс, адекватный прежней ситуации, не соответствует новым условиям, то от него организм должен активно избавиться, т. е. затормозить его, а взамен вырабатывать новые условные рефлексы.

Так, юноша, выработавший навык какой-нибудь спортивной игры (например, гандбола, в котором допускается делать три шага с мячом в руках), занявшись другим игровым видом спорта (например, баскетболом, в котором разрешены только два шага с мячом в руках), вынужден угасить ранее выработанные двигательные условные рефлексы, чтобы не нарушать правила новой игры. Домашнее животное, приученное жить в городской квартире, угашает целый комплекс условных рефлексов, когда его вывозят летом на дачу. По возвращении животного в город осенью у него подвергаются угасительному торможению многие условные рефлексы, выработанные летом. Вместе с тем в его поведении восстанавливаются многие рефлексы, которыми оно обладало до выезда на дачу.

Угасительное торможение характеризуется описанными ниже свойствами, некоторые из которых являются общими для всех видов условного торможения.

Скорость выработки угасительного торможения зависит от прочности угашаемого условного рефлекса. Длительно существующие, прочные условные рефлексы труднее угасить. Большие трудности возникают при угашении динамического стереотипа (см. подразд. 6.2). Зачастую его вообще не удается угасить.

Труднее угашаются условные рефлексы, выработанные на основе подкрепления, имеющего большую физиологическую силу, которая определяется биологической значимостью раздражителя. Так, для животного в нормальных условиях оборонительные рефлексы обладают большей физиологической силой, чем пищевые. Поэтому оборонительные условные рефлексы трудно поддаются угасительному торможению.

Особенно трудно угасить условные рефлексы, выработанные на основе подкрепления висцеральными стимулами. Медицине известно много случаев, когда у человека случайно возникали приступы бронхиальной астмы или стенокардии при определенных звуках (например, на концерте). Буквально после одного такого совпадения условного раздражителя (определенной музыкальной фразы) и безусловно-рефлекторной патологической реакции образуется условный рефлекс, угасить который врачу бывает очень трудно. Каждый раз при этой музыкальной фразе у человека возникает приступ болезни. Как правило, такому больному приходится прибегать к помощи психотерапевта.

Скорость развития угасительного торможения зависит от частоты применения условных раздражителей без подкрепления, которые могут рассматриваться в качестве отрицательных условных раздражителей. Чем чаще воздействовать на животное или человека таким отрицательным условным раздражителем, тем быстрее удастся достичь угасительного торможения.

Различают *острое* и *хроническое угашение*. Чтобы вызвать первое из них, неподкрепляемый условный раздражитель должен не-

прерывно действовать до полного угашения ранее выработанного условного рефлекса. Для хронического угашения неподкрепляемый условный раздражитель подают дискретно с обычными интервалами между последовательными предъявлениями. Острое угашение достигается быстрее, а хроническое отличается прочностью.

Угашение одного условного рефлекса нередко сопровождается ослаблением (вплоть до полного угашения) других, особенно тех, которые были выработаны на основе того же подкрепления, что и активно угашаемый условный рефлекс. Целенаправленно угашенный условный рефлекс принято называть *первично-угашенным*, а рефлексы, угасшие вместе с ним, — *вторично-угашенными*.

При повторных процедурах угашения и восстановления условного рефлекса угасательное торможение развивается все быстрее и быстрее. Это свойство принято называть *тренировкой* угасательного торможения.

Угасательное торможение развивается *волнообразно*, т.е. при проведении процедуры угашения экспериментатор наблюдает чередование ослабления и усиления (в пределах меньше исходной) величины угашаемой условно-рефлекторной реакции с постепенным доведением ее до нулевого уровня (до полного угашения). В волнообразном характере развития угасательного торможения проявляется борьба возбудительного и тормозного процессов.

На развитие угасательного торможения влияют особенности высшей нервной деятельности подопытного животного или испытуемого человека.

Дифференцировочное торможение. *Дифференцировочным торможением*, или *дифференцировкой*, называют условное торможение, вырабатываемое путем неподкрепления раздражителей, близких по физическим параметрам к подкрепляемому условному раздражителю. Оно обеспечивает проявление условных реакций на положительные (подкрепляемые) воздействия и торможение реакций на отрицательные (неподкрепляемые) условные раздражители.

Следует специально отметить, что дифференцирование сенсорных сигналов не аналогично их различению, поскольку первое предъявление отрицательных стимулов вследствие их новизны приводит к возникновению ориентировочных реакций. При отсутствии различения положительных и отрицательных условных раздражителей ориентировочная реакция не могла бы возникнуть.

Условно-рефлекторная реакция сначала возникает в ответ как на сигнальный, так и на сходные с ним раздражители (например, на звуки метронома с частотами 1 и 2 Гц) — это стадия генерализации условного рефлекса. Если продолжать воздействия теми же звуками, но один из них (например, с частотой 1 Гц) подкреплять, а второй (2 Гц) не подкреплять, то после нескольких опытов только первый будет вызывать условно-рефлекторную реакцию

(стадия специализации условного рефлекса). Это означает, что экспериментатор обучил подопытное животное дифференцировать положительный (1 Гц) и отрицательный (2 Гц) условные раздражители.

Выработка дифференцировочного торможения лежит в основе процесса обучения, который нужно строить так, чтобы обучаемый, двигаясь к цели, должен был выбирать альтернативные решения на каждом шагу, дифференцируя их.

Чтобы лучше понять особенности дифференцировочного торможения, целесообразно рассмотреть его важнейшие свойства.

Чем ближе по своим физическим параметрам отрицательный условный раздражитель к положительному, тем труднее выработать дифференцировочное торможение, т.е. отдифференцировать (отличить) один от другого.

Степень развития дифференцировочного торможения определяется силой возбуждения, вызываемого положительным условным раздражителем. При предъявлении положительных и отрицательных условных раздражителей, вызывающих оборонительный рефлекс, развивается более сильное дифференцировочное торможение, чем при аналогичном исследовании пищевого рефлекса, поскольку в обычных условиях (у сытой собаки) последний обладает меньшей физиологической силой, чем оборонительный.

Дифференцировочное торможение, как и угасательное, развивается волнообразно.

Развитию дифференцировочного торможения в процессе его выработки может предшествовать безусловное торможение (гаснущий тормоз), которое в определенных условиях вызывается отрицательным условным раздражителем. В таком случае в первых опытах по выработке дифференцировочного торможения наблюдается сильное ослабление реакций на отрицательный раздражитель, затем они усиливаются и лишь после усиления постепенно затормаживаются полностью.

Повторное предъявление отрицательного (дифференцировочного) условного раздражителя тренирует дифференцировочное торможение. Каждая последующая дифференцировка вырабатывается легче предыдущей и становится все тоньше.

Выработку дифференцировочного торможения целесообразно начинать с грубых дифференцировок, т.е. с раздражителей, сильно отличающихся друг от друга. Затем следует постепенно обучать животное или человека дифференцированию раздражителей, различающихся все меньше и меньше. Так удастся достичь очень тонкой дифференцировки звуковых тонов, освещенности, запахов, вкусов и более сложных сенсорных стимулов и семантических понятий.

Развитие дифференцировочного торможения сильно зависит от особенностей высшей нервной деятельности.

Условный тормоз. *Условным тормозом* называется условное торможение, которое вырабатывается при неподкреплении комбинации положительного (в отдельности подкрепляемого) условного раздражителя с дополнительным, который И. П. Павлов именовал «прибавочным агентом».

В прибавочный агент может быть превращен любой стимул, если образовать комплексный раздражитель, состоящий из этого стимула и сигнала, на который ранее был выработан условный рефлекс, и такой комплекс не подкреплять.

Муха в супе или компоте у большинства людей тормозит пищеварение и нарушает аппетит. В таком случае ее можно назвать прибавочным агентом, а условное торможение пищеварительных рефлексов — условным тормозом, в соответствии с представлением о значимости отрицательного эмоционального компонента в качестве отрицательного подкрепления. Сами по себе условные раздражители (вид и запах пищи) вызывают условно-рефлекторное возбуждение, а в совокупности с прибавочным агентом (мухой) — торможение. Это обстоятельство придает свойствам условного тормоза выраженное своеобразие.

Условный тормоз легче вырабатывается, когда в состав комплексного стимула входит физиологически сильный прибавочный агент при сравнительно слабом положительном условном раздражителе.

Роль прибавочного агента в условном тормозе может исполнять след от примененного раздражителя, если сильный прибавочный агент предшествовал действию положительного условного раздражителя, а перед предъявлением последнего был исключен.

Если же прибавочный агент, обладающий умеренной физиологической силой, включать, а затем выключать до начала действия положительного условного раздражителя, то развивается не торможение, а условный рефлекс II порядка. В этом случае след от прибавочного агента недостаточен для развития торможения.

При выработке условного тормоза впервые примененный прибавочный агент действует сначала как гаснущий тормоз, потом становится индифферентным, не препятствуя возникновению условного рефлекса, и, наконец, образует с условным раздражителем комплекс, вызывающий торможение условного рефлекса по механизму условного тормоза. Следовательно, при развитии условного тормоза возникшее вначале безусловное торможение постепенно ослабевает, а затем на его месте формируется условное торможение.

По мере выработки условного тормоза прибавочный агент приобретает самостоятельное значение отрицательного раздражителя, его присоединение к любому другому положительному условному раздражителю тормозит вызываемый этим раздражителем рефлекс.

Тренировка приводит к повышению скорости выработки условного тормоза. При первом образовании комплекса положительного условного раздражителя с прибавочным агентом условный тормоз вырабатывается довольно медленно, при повторных экспериментах с другими их комбинациями — быстрее.

На выработку условного тормоза оказывают влияние особенности высшей нервной деятельности.

Торможение запаздывания. *Торможение запаздывания* представляет собой вид условного торможения, развивающегося при неподкреплении начальной стадии действия положительного условного раздражителя, т.е. при удлинении его изолированного (без подкрепления) действия.

Торможение запаздывания приурочивает условно-рефлекторную реакцию к тому моменту, когда она обычно подкрепляется. В результате условный рефлекс возникает именно тогда, когда в нем появляется потребность. Этот вид условного торможения представляет собой физиологический механизм *ожидания* и довольно трудно вырабатывается.

Анализ торможения запаздывания может привести к парадоксальному выводу, будто один и тот же условный раздражитель сначала является отрицательным, а потом превращается в положительный. На самом деле условный раздражитель сам по себе не претерпевает таких превращений. Торможение запаздывания можно рассматривать как вариант условного тормоза, только роль прибавочного агента в комплексном отрицательном условном раздражителе играет *время*. Оно образует с положительным условным раздражителем *одновременный комплекс*.

На первой (недеятельной) стадии этот комплекс отрицательный, так как не подкрепляется, а на второй (деятельной) — положительный. Приурочивание условного рефлекса к нужному моменту определяется превращением отрицательного комплекса в положительный.

В свойствах торможения запаздывания отражается способность положительного условного раздражителя образовывать со временем то отрицательный, то положительный одновременный комплекс.

Торможение запаздывания вырабатывается тем труднее, чем больше сила положительного условного раздражителя, с одной стороны, и подкрепления — с другой. Его легче выработать, если интервал между началом предъявления условного раздражителя и подкреплением удлинять постепенно, начав с кратковременного изолированного действия условного стимула.

Торможению запаздывания присуще свойство тренировки, которое также проявляется в необходимости постепенного удлинения запаздывания.

Торможение запаздывания зависит от степени прочности совпадающего условного рефлекса (см. подразд. 3.4). При сильном

закреплении совпадающих или короткоотставленных условных рефлексов торможение запаздывания вырабатывается трудно.

Способность к выработке торможения запаздывания зависит от индивидуальных особенностей высшей нервной деятельности.

5.4. Условное торможение как «основа культуры животных и человека»

И. П. Павлов стремился разобраться в сложнейших перипетиях общественной жизни на основании своего учения о высшей нервной деятельности. В публичных лекциях и научных докладах он размышлял, в частности, о том, как вырабатывается условное торможение у людей в повседневной жизни и как оно влияет на взаимоотношения в обществе, на развитие политических процессов. Он считал цивилизацию практикой условного торможения.

В мае 1918 г. И. П. Павлов утверждал, что возбуждение — это свобода, вплоть до своеволия и вседозволенности, а торможение (особенно условное) — это «узда», основа дисциплины мыслей и поступков. В идеальном обществе должны сочетаться «максимум свободы с максимумом тормозов». Для достижения такой гармонии в повседневной жизни необходимо заботиться прежде всего о воспитании в каждом человеке «массы тормозов». Средствами их воспитания служат религия, почитание обычаев, законодательство, контроль за исполнением и наказания за нарушение законов и т. п. Все перечисленное составляет практику торможения.

Совершенно недопустимо, по мнению Павлова, лишать этой практики детей. Тогда они вырастают свободными от законов и правил поведения, принятых в жизни общества, от внешнего рабства, как говорят проповедники индивидуализма. Но у таких детей пресловутое внешнее рабство заменяется рабством внутренним. Ребенок вырастает в раба своих страстей, влечений и желаний, далеко не всегда возвышенных. Он не имеет никакой власти над собой. Поэтому внутреннее рабство куда страшнее внешнего.

Для воспитания полноценного культурного человека родители ребенка должны с раннего детства целенаправленно вырабатывать у него все виды условного торможения.

5.5. Физиологические механизмы условного торможения

Физиологические механизмы условного торможения изучены недостаточно полно. Можно уверенно говорить, что оно является активным процессом и вырабатывается в ходе воспитания (индивидуального развития). При понижении возбудимости нейро-

нов условное торможение ослабевает, вплоть до полного прекращения тормозной активности. У декортицированной собаки не удастся добиться угасания ориентировочного рефлекса, а также выработать ни один из видов условного торможения, тогда как условные рефлексy у такой собаки хотя и трудно, но вырабатываются.

В павловской научной школе в течение многих лет шли споры о том, в каком звене условного рефлекса вырабатывается условное торможение. По первоначальному предположению И. П. Павлова, внутреннее торможение возникает в кортикальных структурах представительства условного раздражителя, а механизм его образования связан с функциональным истощением нервных клеток, располагающихся в них.

В настоящее время, однако, накопилось большое количество фактов, которые не могут быть объяснены на основе этого предположения. Так, например, известно, что при выработке условного торможения секреторной реакции часто наблюдаются двигательные реакции, противоположные тем, которые возникают в ответ на положительный условный раздражитель (собака не поворачивает голову к кормушке, а наоборот, отворачивается от нее при подаче отрицательного раздражителя). Против такого представления о локализации условного торможения свидетельствуют и данные о том, что после выработки двух условных рефлексов на один и тот же раздражитель можно произвести угашение только одной из условных реакций.

Таким образом, одни исследователи локализовали развитие условного торможения в корковой проекции сенсорной системы, на которую действует условный раздражитель, тогда как другие считали, что оно развивается в корковом представительстве безусловного рефлекса, подкрепляющего условный раздражитель. До сих пор не найден однозначный ответ на этот вопрос, сформулированный самим Павловым, хотя более убедительными кажутся доводы сторонников второй точки зрения. Многие исследователи полагают, что условное торможение локализуется в промежуточных структурах, играющих определяющую роль в образовании временной связи.

Анализируя вопрос о механизмах возникновения условного торможения, следует подчеркнуть, что торможение возникает в результате развития возбуждения, которое, распространяясь, приводит к тормозному эффекту. На уровне целого организма условное торможение возникает сначала при отмене подкрепления в результате развития ориентировочной реакции. В дальнейшем же неподкрепление данного раздражителя приводит к тому, что он становится сигналом неподкрепления (отрицательным условным сигналом). Этот сигнал и вызывает возбуждение, затормаживающее условно-рефлекторную реакцию.

Примерно в середине XX в. исследователям условного торможения удалось обнаружить электрофизиологические показатели этого процесса (А. Б. Коган, М. Н. Ливанов, В. С. Русинов). При выработке условного торможения у человека в его электроэнцефалограмме выявлены замедление α -ритма с повышением его амплитуды, исчезновение β -ритма, преобладание θ - и δ -ритмов. Был сделан вывод, что при условном торможении происходит трансформация ритмической активности в коре больших полушарий головного мозга, свидетельствующая о снижении лабильности нейронов, участвующих в осуществлении условно-рефлекторной деятельности. Согласно этой гипотезе, условное торможение — *пессимальное* (или парабииотическое) по своей природе, т. е. для него характерны стойкая деполяризация невритлеммы, блокада ее натриевой проводимости. Пессимальное торможение является вторичным.

Существует и другая гипотеза, согласно которой условное торможение — постсинаптическое, для него характерна генерация тормозных постсинаптических потенциалов на субсинаптической мембране нейронов. О клеточной природе этих процессов до сих пор нет единого мнения. Не решен вопрос о соотношении системных процессов возбуждения и торможения, изученных в школе И. П. Павлова, с современными представлениями о клеточных механизмах центральной нервной системы. Однако в целом уже сегодня нейронные механизмы внутреннего торможения связывают с понижением эффективности возбуждающих синаптических воздействий.

5.6. Запредельное торможение

Запредельное торможение в соответствии с представлениями И. П. Павлова предохраняет нейроны от чрезмерного возбуждения и защищает их от истощения. Поэтому И. П. Павлов называл его *охранительным* и даже *целительным* торможением. Оно лежит в основе утомления, которое расценивается как защитная реакция организма, препятствующая истощению. Субъективным проявлением утомления служит чувство усталости.

Запредельное торможение корковых нейронов развивается гораздо раньше, чем начнет истощаться их «функциональный потенциал» (по терминологии Г. В. Фольборта). Вследствие запредельного торможения происходит как сознательный отказ от работы, так и неосознаваемое торможение рефлекторной деятельности, приводящее вначале к нарушению координации, а затем к прекращению движений и ослаблению вегетативных процессов. Поэтому запредельное (охранительное) торможение — обязательный элемент условно-рефлекторной деятельности.

И. П. Павлов считал, что запредельное торможение наряду с условным служит физиологическим механизмом сна. К этому выводу он пришел на основании опытов, в которых собаки засыпали при развитии в их центральной нервной системе различных видов внутреннего торможения. По его мнению, сон представляет собой «внутреннее торможение, широко разлившееся по коре больших полушарий головного мозга». Современные данные о механизмах сна шире и многограннее. Они изложены в гл. 7.

5.7. Взаимодействие разных видов торможения при условно-рефлекторной деятельности

Даже в условиях эксперимента трудно исследовать какой-то один вид торможения. В реальной жизни непрерывно возбуждаются и тормозятся различные поведенческие акты, причем безусловное, запредельное и разнообразные виды условного торможения причудливо взаимодействуют между собой. Возможны два варианта такого взаимодействия: *растормаживание* и *суммация*. В первом случае один тормозный процесс ослабляется другим тормозным процессом, и заторможенный условный рефлекс восстанавливается. Во втором случае одновременное развитие разных видов торможения усиливает тормозные процессы в высшей нервной деятельности.

Растормаживание. Известно, насколько трудно сосредоточиться на какой-либо работе (особенно умственной) при действии отвлекающих раздражителей. На первый взгляд кажется, что эти раздражители просто тормозят условно-рефлекторные процессы. Однако в осуществлении координированных поведенческих актов на стадии концентрации условных рефлексов (см. подразд. 6.4) важнейшая роль принадлежит условному торможению. Поэтому внешняя помеха (шум, разговоры, видеоизображения на экране телевизора и т. п.) не только возбуждает человека, но и тормозит выработанное ранее условное торможение и, следовательно, растормаживает заторможенные условные рефлексы.

В «Лекциях о работе больших полушарий головного мозга» И. П. Павлов иллюстрировал растормаживание таким примером. Стремясь угасить условно-рефлекторное слюноотделение у собаки, он раз за разом действовал на нее сигнальным раздражителем, на который ранее был выработан условный рефлекс, но не подкреплял его. С каждым последующим воздействием условного раздражителя без подкрепления объем слюны, выделяемой животным в ответ на него, становился все меньше. Но когда очередное предъявление условного раздражителя без подкрепления совпало с шумом в аудитории, где проводился опыт в качестве лек-

ционной демонстрации, объем выделившейся слюны не уменьшился, а увеличился. Произошло временное растормаживание условного рефлекса. Когда шум в аудитории утих, опыт с выработкой угасательного торможения успешно продолжался и было достигнуто полное прекращение слюноотделения в ответ на действие сигнального стимула без подкрепления.

Растормаживающим фактором для угасательного торможения может быть не только безусловное, но и другие виды условного торможения.

Исследователи обнаружили общие свойства растормаживания условно-рефлекторной деятельности.

Растормаживание условного рефлекса после того, как он был угнетен условным торможением, происходит под действием посторонних раздражителей и завершается с их прекращением. Этим растормаживание отличается от восстановления условного рефлекса (после его торможения) посредством возобновления подачи условного раздражителя с подкреплением.

Растормаживание зависит от силы растормаживающего фактора. При слабом стимуле условное торможение не угнетается и заторможенный им условный рефлекс не растормаживается. При очень сильном безусловном торможении не только устраняется условное торможение, но и задерживается условно-рефлекторное возбуждение, поэтому условные рефлексы не возникают. И только при условном или безусловном торможении средней силы происходит растормаживание.

Сила самого условного торможения также влияет на растормаживание. Чем сильнее условное торможение закрепилось в процессе выработки, тем труднее растормозить рефлекс действием посторонних раздражителей.

Возможно так называемое самопроизвольное растормаживание со временем. Оно происходит под действием множества раздражителей, которые экспериментатор не использовал нарочно и не учитывал их естественное присутствие в окружающей среде. Растормаживание зависит от индивидуальных особенностей высшей нервной деятельности. Оно возвращает условно-рефлекторную деятельность из стадии концентрации, на которой в скоординированной реакции участвует небольшое число очагов возбуждения (или нейронов в одном очаге), в стадию генерализации, появляются реакции на сходные раздражители. Поведенческие акты становятся менее точными и более энергоемкими, но в экстремальной ситуации возврат к грубым генерализованным реакциям зачастую обеспечивает выживание животного или человека, позволяя развивать большую силу, не реагировать на боль и прочие помехи.

Суммация. Чаще всего суммация происходит при одновременном начале развития разных видов торможения по отношению к

одному и тому же условному рефлексу. При определенных условиях могут суммироваться не только разные виды условного торможения, но и условное торможение с безусловным и запредельным.

Немало исследователей придают факту существования разных видов торможения большое значение в понимании физиологических механизмов тормозных процессов в высшей нервной деятельности и предполагают, что все виды торможения условных рефлексов имеют единую нейрофизиологическую природу.

ДЕТЕРМИНИЗМ И НЕОПРЕДЕЛЕННОСТЬ В ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Развивая идеи И. М. Сеченова (см. подразд. 1.2), И. П. Павлов сформулировал три принципа рефлексорной теории: структурности; анализа и синтеза; детерминизма. Они выражают качественно новый уровень развития этой теории после Р. Декарта. Рефлексорный принцип был распространен на психическую деятельность. Рефлекс стал рассматриваться в качестве ее физиологического механизма. Тем самым был преодолен психофизический параллелизм (см. подразд. 1.1).

6.1. Принципы рефлексорной теории Сеченова — Павлова

В статье «Ответ физиолога психологам» (1932) И. П. Павлов писал: «Теория рефлексорной деятельности опирается на три основных принципа точного научного исследования: во-первых, принцип детерминизма, т.е. толчка, повода, причины для всякого данного действия, эффекта; во-вторых, принцип анализа и синтеза, т.е. первичного разложения целого на части, единицы и затем снова постепенного сложения целого из единиц, элементов; и наконец, принцип структурности, т.е. расположения действия силы в пространстве, приурочения динамики к структуре».

Центральное звено условно-рефлексорных дуг высших животных включает кору больших полушарий головного мозга. В основе психических процессов, как и других рефлексорных актов, — деятельность определенных структурных образований мозга и их взаимодействие. В этом суть *принципа структурности* — важнейшего принципа современной рефлексорной теории Сеченова — Павлова.

В рефлексорных дугах, осуществляющих высшую нервную деятельность за счет формирования временных связей, происходит непрерывный *анализ* и *синтез* сигналов, поступающих в центральную нервную систему. В периферических частях сенсорных систем анализируются преимущественно физические и химические свойства раздражителей и кодируется информация о них.

Далее происходит синтез афферентных сигналов для создания целостного образа сигнального раздражителя. Анализ и синтез, осуществляемые периферическими частями сенсорных систем, определяются как *элементарные*. В таком виде информация снова анализируется в центральных частях анализаторов, при этом

определяется биологическая значимость сигналов о состоянии и динамике окружающей среды, к которой организм должен беспрестанно приспосабливаться, чтобы выжить. Анализ в центральных частях сенсорной системы сопровождается синтезом, который позволяет объединять сигналы разных сенсорных систем, сопоставлять их с информацией, хранящейся в памяти, на основе доминанты оценивать и ранжировать сигналы по степени потребности в них организма. Аналитические и синтетические процессы, происходящие в центральных частях сенсорных систем, называют *высшим анализом и синтезом*. В нервных центрах, обеспечивающих высшую нервную деятельность, анализ и синтез неоднократно перемежаются. Их взаимодействие И.П. Павлов уподоблял «слоеному пирогу», причем синтетические процессы требуют большего напряжения, чем аналитические. Поскольку анализ и синтез находятся в постоянной взаимосвязи, принято говорить о единой аналитико-синтетической деятельности коры больших полушарий головного мозга.

Об аналитической способности мозга собаки судят по тонкости вырабатываемых дифференцировок. Собака, например, различает звуки с разницей $\frac{1}{8}$ тона (стуки метронома с частотой 100 и 96 ударов за 1 мин), отличает круг от эллипса с соотношением полуосей 8 : 9.

Всякое обучение складывается из анализа и синтеза. Сначала целесообразно провести анализ изучаемой информации («разложить ее по полочкам»), а затем объединить все элементы в целостный образ, чтобы снова анализировать в сопоставлении со своим прежним опытом, с новыми сведениями. Далее опять требуется синтез, потом снова анализ и так до «бесконечной глубины постижения истины» (по словам И.П. Павлова).

Принцип детерминизма, т.е. причинной обусловленности всех поступков и действий человека и животных, был сформулирован в пику концепции «свободы воли» (см. подразд. 1.1 и 1.2). Считалось, что в рефлекторных актах (в соответствии с Декартовым их определением) присутствует машинность, т.е. всякий рефлекс является ответом на определенный стимул. Что же касается того или иного психического процесса, далеко не всегда удается понять его причину и мотивы.

В зависимости от многих обстоятельств один и тот же раздражитель (пусковой стимул) может вызывать разные реакции даже у одного и того же индивида, а тем более у разных животных и людей. Например, при виде человека с поднятой над головой палкой одна собака трусливо убежит, а другая — бросится на него.

Следовательно, в высшей нервной деятельности принцип детерминизма соблюдается не столь жестко и однозначно, как в безусловных рефлексах. В условно-рефлекторных процессах детерминизм сочетается с неопределенностью, обусловленной времен-

ным характером рефлекторных связей между организмом и беспрестанно изменяющейся окружающей средой. Детерминизм высшей нервной деятельности сильно доминирует над неопределенностью в так называемом динамическом стереотипе.

6.2. Динамический стереотип

В физиологии высшей нервной деятельности фигурируют два взаимосвязанных понятия: стереотип раздражителей и стереотип условно-рефлекторных реакций.

Стереотипом раздражителей принято называть неизменно повторяющийся комплекс расположенных в строго определенном порядке в пространстве и во времени стимулов рефлекторных реакций. Стереотип раздражителей в жизни животных и человека определяется прежде всего экологическими особенностями среды обитания. У человека, кроме того, стереотипы раздражителей обусловлены его положением в обществе, профессией, образованием и другими особенностями социальной среды, для которой характерны определенные нормы поведения.

Стереотипу раздражителей соответствует довольно стандартный *стереотип комплексных условных рефлексов*. Основой их стереотипии служит наиболее стандартный признак сигнальных стимулов. Стереотипы различают по качеству и силе условных раздражителей, а также по их взаимосвязи в пространстве и во времени.

Стереотипу условных рефлексов присущи важные свойства. Стереотипные действия легче выполнять, они требуют меньше внимания, вплоть до неосознаваемого осуществления. Примером может быть ходьба человека после того, как он научится ходить. В обычных условиях человек не задумывается над тем, как совершить движение, согласуя сокращения и расслабления различных скелетных мышц, он может думать о чем-то отвлеченном от ходьбы, разговаривать и даже читать. Как только приобретается и закрепляется навык какой-либо работы, она начинает совершаться при гораздо меньших усилиях и внимании к ней.

Сложившийся стереотип условно-рефлекторной деятельности направляет образование новых рефлексов по своему руслу. В этом процессе важнейшая роль принадлежит наиболее стандартному (зачастую не самому существенному) признаку в стереотипе раздражителей. Большинству людей свойственно испытывать расположение или антипатию к новому знакомому в зависимости от его внешнего вида и манеры поведения. Нередко первое впечатление оказывается ошибочным, но такая предвзятость обусловлена прежним опытом общения с людьми, в котором некий характерный признак (черты лица или цвет волос), закрепившийся как основа стереотипии, оказался связанным с хорошими и плохими

качествами знакомых людей и стал определять отношение к всякому новому знакомому. Вместе с тем сложившийся стереотип действий позволяет гораздо легче освоить новые навыки, если в них присутствует его стандартный признак.

Стереотип условно-рефлекторной деятельности позволяет адекватно реагировать на обстановку даже при изменениях в ней, если основа стереотипии (наиболее стандартный признак стереотипа) остается прежней. Это обстоятельство необходимо учитывать при освоении человеком новых рабочих навыков, например при обновлении технических устройств, на которых работают люди. Перед физиологом труда нередко стоит вопрос: нужно ли при обновлении технического парка переучивать прежних специалистов или лучше заменить их новыми, чтобы обучать с «чистого листа»? Грамотный ответ на этот вопрос требует сравнительного анализа профессиограмм* работы на старой и новой технике с выявлением тождества или принципиального различия наиболее стандартных признаков стереотипов в каждой из них. При тождестве и даже аналогии лучше переучивать прежних специалистов, тогда как при существенной разнице стандартных признаков стереотипов целесообразно обучать новых работников.

Изменение стереотипа — очень трудная задача для нервной системы человека и животных. Однако оно все же возможно, поэтому стереотип условно-рефлекторных реакций называется *динамическим*. С возрастом стереотипы укрепляются и их динамичность все больше уступает косности. Пожилым людям присущ консерватизм, тогда как молодой человек легче изменяет свои привычки и привязанности. Крутая ломка привычного уклада жизни чревата развитием невротических состояний, обычно сопровождающихся нарушением вегетативных процессов.

6.3. Системность в высшей нервной деятельности

В динамическом стереотипе детерминизм как один из основных принципов высшей нервной деятельности явно выражен и преобладает над неопределенностью, которая зачастую сопутствует поведенческим реакциям. Неопределенность связана со способностью условного раздражителя менять свое сигнальное значение при изменении обстановки. Например, положительный условный раздражитель может превратиться в отрицательный (т.е. стимул, вызывавший условный рефлекс, начинает вызывать условное тор-

* Профессиограмма — обусловленная содержанием труда система количественно измеримых медико-биологических, психофизиологических и социально-психологических свойств и качеств, необходимых и достаточных для успешного овладения профессией и совершенствования в ней.

можение), и наоборот. Такая перестройка высшей нервной деятельности называется *условно-рефлекторным переключением*. Благодаря этому механизму животное или человек на один и тот же раздражитель в разных условиях отвечает различными условно-рефлекторными реакциями. Создается впечатление, что детерминизм уступает неопределенности. Однако такая неопределенность не исключает детерминизм, а выражает его своеобразную форму в среде обитания, которая изменяется по законам теории вероятностей.

Среда по отношению к организму выступает как комплекс беспрестанно изменяющихся раздражителей, к которым организм вынужден приспособляться, чтобы выжить. Все воздействия среды на организм так или иначе связаны между собой, обуславливая целостность высшей нервной деятельности, к проявлениям которой относятся динамический стереотип, условно-рефлекторные переключения и настройки, а также системность работы мозга.

В основе системности функционирования мозговых структур, осуществляющих высшую нервную деятельность, лежит высший синтез всей совокупности действующих на организм раздражителей в целостную картину окружающей среды, где каждый из них имеет определенное место в пространстве и во времени. Следует иметь в виду, что такая картина не статична, она непрерывно изменяется. Это скорее не картина, а кинофильм, не имеющий конца, пока организм живет и реагирует на окружающую обстановку.

Целостность восприятия окружающей среды объясняется системностью условно-рефлекторной деятельности. Одна из важнейших составляющих физиологического механизма этой системности — взаимодействие условных рефлексов путем иррадиации и концентрации возбуждения и торможения в коре больших полушарий головного мозга (см. подразд. 6.4). Системность работы мозга связана также с сохранением следов сигналов, действовавших в разное время, т.е. с памятью.

6.4. Взаимодействие процессов возбуждения и торможения при условно-рефлекторной деятельности

Под влиянием положительных и отрицательных раздражителей в центральных звеньях условно-рефлекторных дуг развиваются процессы возбуждения и торможения, на которых зиждется вся нервная деятельность (см. гл. 4). Она, по словам И.П.Павлова, «управляется двумя основными законами: законом иррадиирования и концентрирования каждого из этих процессов и законом их взаимной индукции».

Под *иррадиацией* понимают распространение («разливание») возбуждения и торможения из очагов их возникновения на другие структуры мозга. *Концентрацией* называют противоположный процесс сосредоточения возбуждения и торможения в ограниченных участках коры больших полушарий головного мозга. Как правило, концентрация происходит после иррадации, «разлившиеся» при иррадации процессы возбуждения и торможения «сливаются» затем при концентрации.

Беспрестанное взаимодействие движущихся в высших отделах мозга и вызывающих друг друга процессов возбуждения и торможения создает в этих структурах причудливую мозаику из возбужденных и заторможенных нейронов. Такая динамичная мозаика служит наряду с другими причинами, о которых говорилось ранее, предпосылкой неопределенности высшей нервной деятельности, или, точнее, менее жесткой ее детерминированности по сравнению с безусловными рефлексам.

Вначале были выявлены иррадиация и концентрация торможения в коре больших полушарий головного мозга при условно-рефлекторной деятельности. Авторство открытия принадлежит Н. И. Красногорскому, ученику И. П. Павлова.

Н. И. Красногорский исследовал у собаки иррадацию дифференцировочного торможения в каждом анализаторе (рис. 6.1). На кожу задней лапы животного от стопы до бедра приклеивались пять касалок, с помощью которых можно было стимулировать тактильные рецепторы. Четыре верхние касалки (1, 2, 3, 4)

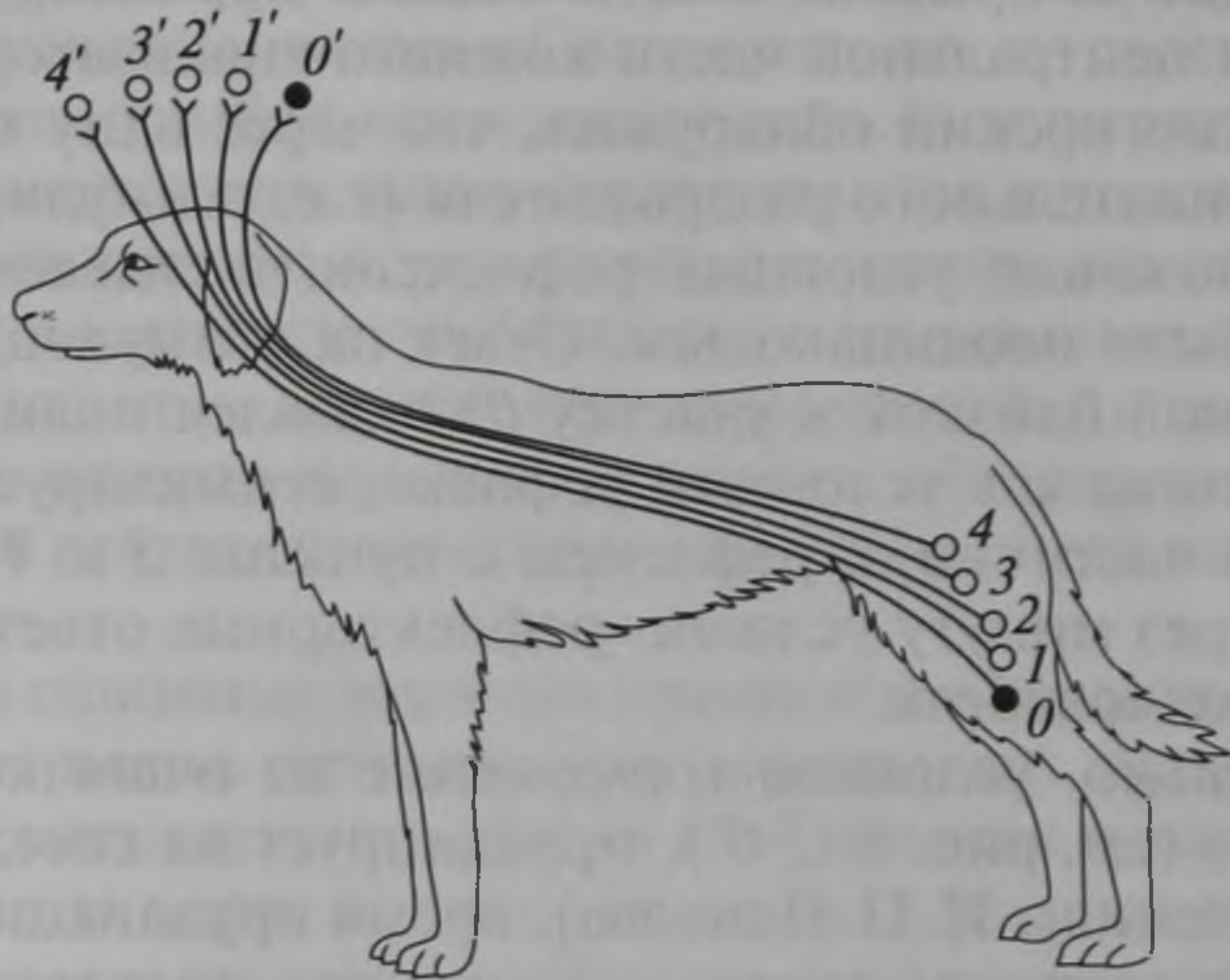


Рис. 6.1. Опыт Н. И. Красногорского по исследованию иррадации условного торможения в коре больших полушарий головного мозга собаки: 0—4 — участки кожи, на которых размещаются касалки для стимуляции; 0'—4' — проекции кожного анализатора в коре головного мозга, соответствующие каждому из этих участков. Пояснения в тексте

использовались для нанесения механических стимулов, служивших положительными условными раздражителями для возбуждения пищевых слюноотделительных рефлексов. Механическая стимуляция верхних четырех участков кожи подкреплялась пищевым безусловным рефлексом на мясосухарный порошок (см. гл. 2). Выработанные таким образом условные рефлексы закреплялись до тех пор, пока стимуляция каждого из четырех участков не вызывала примерно одинаковое (по числу капель) слюноотделение.

Нижняя касалка (см. рис. 6.1, 0) использовалась для подачи дифференцировочного раздражителя — механическая стимуляция кожи этой касалкой не подкреплялась кормлением собаки мясосухарным порошком. После нескольких воздействий без подкрепления стимуляция участка 0 приобретала свойства отрицательного раздражителя, т.е. она вызывала условное (дифференцировочное) торможение, проявляющееся в отсутствии слюноотделения под действием нижней касалки.

По данным Н. И. Красногорского, условно-рефлекторное слюноотделение при стимуляции участков 1—4 составляло по 5 капель за 30 с. После проведения этой пробы экспериментатор воздействовал на кожу в участке 0. Естественно, что в ответ слюна не выделялась. Вместе с тем условное торможение соответствующего участка в проекционной зоне сенсомоторной коры, согласно представлениям И. П. Павлова о локализации внутреннего торможения (см. подразд. 5.3.), влияло на условные рефлексы, стимулируемые касалками 1—4, ослабляя их. Был сделан вывод, что торможение выходит за пределы своего очага и иррадирует на соседние нейроны центральной части кожного анализатора.

Н. И. Красногорский обнаружил, что через одну минуту после действия отрицательного раздражителя (т.е. стимулирования участка 0) торможение условных рефлексов, вызываемых другими касалками, было неодинаковым. Ответ на стимуляцию кожи касалкой 1 (самой близкой к участку 0) оказался полностью заторможенным, тогда как условный рефлекс, стимулируемый с пункта 2, ослабел частично, а рефлексы с пунктов 3 и 4 даже усилились. Еще через минуту условно-рефлекторные ответы на их стимуляцию тоже ослабели.

Следовательно, условное торможение из очага коры, в котором возникло (см. рис. 6.1, 0'), иррадирует на соседние участки (по представлениям И. П. Павлова), время иррадиации в пределах центральной части кожного анализатора составляет минуты. В аналогичных опытах удалось установить, что вслед за иррадиацией происходит концентрация торможения, т.е. возвращение в исходный очаг. Концентрация торможения происходила в 4—5 раз медленнее его иррадиации. Подобные факты были установлены при исследовании и других видов торможения условно-реф-

лекторной деятельности, причем иррадиация торможения не ограничивалась центральной частью одного анализатора, а распространялась на всю кору больших полушарий головного мозга, после чего происходила его концентрация в участке коры, заторможенном изначально. При этом торможение проходило в обратной последовательности все участки проекционных зон анализаторов, которые оно захватывало при иррадиации (наступление торможения сменялось его отступлением по тому же маршруту).

Процессы иррадиации и концентрации в коре головного мозга характерны не только для торможения, но и для возбуждения. Иррадиация возбуждения происходит гораздо быстрее, чем иррадиация торможения, охватывая кору не за минуты, а за секунды. Чуть дольше (но тоже очень быстро) осуществляется концентрация возбуждения.

Иррадиацию и концентрацию процессов возбуждения и торможения при условно-рефлекторной деятельности принято называть *движением основных нервных процессов* в коре больших полушарий головного мозга. Определенный вклад в эту динамику вносит взаимная *индукция* возбуждения и торможения.

Термин «индукция», введенный в физиологию Ч. Шеррингтоном, означает развитие торможения под влиянием возбуждения (отрицательная индукция) и возникновение возбуждения под влиянием торможения (положительная индукция). Кроме того, различают одновременную и последовательную индукцию. Одновременная отрицательная индукция развивается в структурах мозга, связанных с существующим в момент ее развития очагом возбуждения нервными волокнами, выделяющими на своих окончаниях тормозные медиаторы. Следовательно, по своему механизму она представляет собой постсинаптическое торможение. В отличие от нее последовательная отрицательная индукция приходит на смену возбуждению в тех структурах мозга, где оно существовало прежде, а затем угасло. Механизм последовательной отрицательной индукции — вторичное торможение, развивающееся в большинстве случаев как пессимальное, обусловленное стойкой инактивацией потенциалзависимых натриевых или кальциевых каналов.

Динамика основных нервных процессов в головном мозге формирует непрерывно меняющийся мозаичный рисунок. Основу мозаичного распределения очагов возбуждения и торможения составляют ответы коры на текущие положительные и отрицательные условные раздражители. На них «наслаиваются» результаты иррадиационных и индукционных взаимоотношений между процессами возбуждения и торможения.

Охватывая мысленным взором кору больших полушарий головного мозга, которая беспрестанно осуществляет высшую нервную деятельность, И. П. Павлов представлял себе картину вспы-

хивающих и затухающих, непрерывно перемежающихся «мерцаний». Он говорил, что если бы возбужденные участки светились, а заторможенные угасали, то на поверхности мозга можно было бы увидеть миграцию вспыхивающих и угасающих созвездий.

В середине XX в. М. Н. Ливанов и В. М. Ананьев разработали методику *электроэнцефалоскопии*, которая позволила наблюдать на экране телевизионной трубки электрическую активность головного мозга, регистрируемую одновременно в 100 точках на поверхности черепа. Низкочастотным сигналам соответствовали слабые, а высокочастотным — яркие точки на экране, которые в совокупности составляли картину динамичной мозаики коры больших полушарий, отображающей движение процессов возбуждения и торможения в центральной нервной системе — один из важнейших физиологических механизмов системности в условно-рефлекторной деятельности.

Соотношение детерминизма и неопределенности в высшей нервной деятельности в значительной степени определяется особенностями системности в работе мозга. Глубокий смысл взаимодействия детерминизма и неопределенности в управлении поведением человека и животных раскрывает теория функциональных систем, разработанная П. К. Анохиным и его учениками (К. В. Судаковым, К. В. Шулейкиной, А. И. Шумиловой, В. А. Шидловским, В. Б. Швырковым, Ю. А. Макаренко, В. А. Полянцевым и др.).

6.5. Основные положения теории функциональных систем

В рамках теории функциональных систем под *функциональными системами организма* понимают комплексные образования (системы), избирательно объединяющие различные органы и ткани для решения животным или человеком определенных задач в целях достижения полезных приспособительных результатов. Такой задачей может быть, например, поддержание гомеостаза как посредством автоматической нейрогуморальной регуляции вегетативных процессов, так и за счет сложных поведенческих актов, вплоть до целенаправленного изменения окружающей среды путем строительства жилищ и укрытий.

Из определения функциональной системы следует, что ее ведущим системообразующим фактором является полезный для жизнедеятельности организма приспособительный результат.

Все функциональные системы имеют однотипную центральную архитектуру поведенческого акта, обеспечивающего приспособление организма к окружающей среде. Схема системной архитектуры целенаправленного поведенческого акта представлена на рис. 6.2.

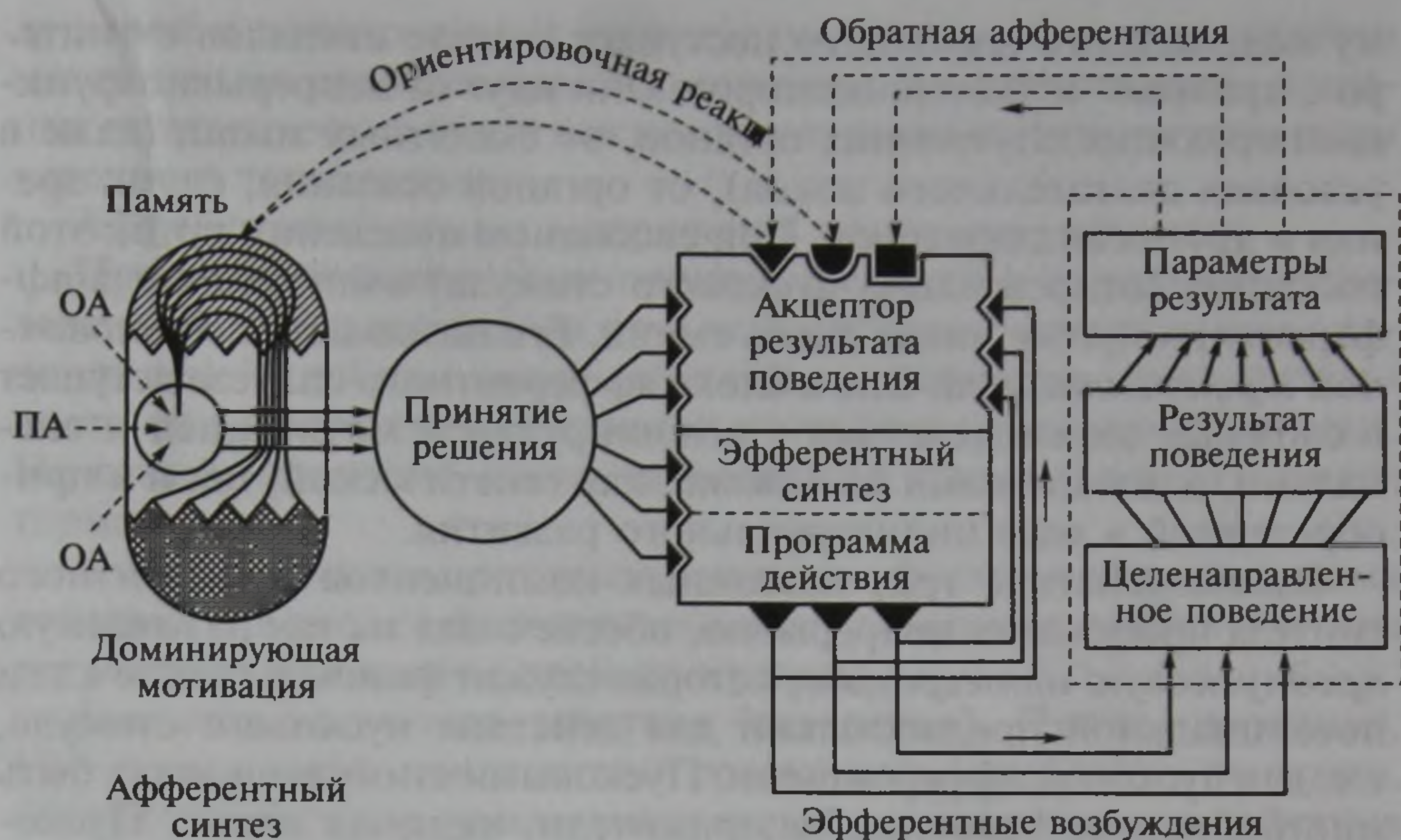


Рис. 6.2. Схема системной архитектоники целенаправленного поведенческого акта (по К. В. Судакову, 2000):

ОА — обстановочная афферентация; ПА — пусковая афферентация. Пояснения в тексте

Афферентный синтез. Первое звено функциональной системы — подсистема (блок) афферентного синтеза. Здесь происходит взаимодействие различных сигналов, одновременно поступающих в структуры центральной нервной системы, ответственные за прием и обработку (анализ и синтез) информации о среде и состоянии организма. Кроме *пусковой афферентации*, т.е. афферентных сигналов, возникающих в той или иной сенсорной системе под действием условного раздражителя, блок афферентного синтеза принимает сигналы о доминирующей в данный момент мотивации, обстановочную афферентацию, а также сообщения, извлекаемые из памяти.

Ведущая роль в афферентном синтезе принадлежит *доминирующей мотивации поведения*. Она определяется в значительной мере метаболическими процессами, т.е. необходимым уровнем обмена веществ и энергии, который И. П. Павлов называл «дном» жизни, поскольку он навязывает вегетативным системам ту или иную степень напряжения. Голод, жажда, страх, половые влечения, боль и другие биологические мотивации могут самостоятельно сформировать поведенческий акт на уровне инстинктов. У взрослого воспитанного человека социальные мотивации (например, чувство долга) зачастую доминируют над биологическими.

Даже в условиях эксперимента, когда искусственно исключаются посторонние раздражители, в центральную нервную систе-

му подопытного животного поступает немало сигналов от интеро-, проприо- и экстероцепторов. Они идут от непрерывно функционирующих внутренних органов, от скелетных мышц (даже в условиях двигательного покоя), от органов осязания, слуха, зрения и других анализаторов. При свободном поведении поток этой побочной (относительно пускового стимула) импульсации в афферентных проводниках очень емкий. Его называют *обстановочной афферентацией*. Она в блоке афферентного синтеза вступает в сложные взаимодействия с доминирующей мотивацией и сигналами, извлекаемыми из *памяти*, как генетической, так и приобретенной в ходе индивидуального развития.

Взаимодействие трех названных компонентов афферентного синтеза происходит непрерывно, обеспечивая их так называемую *предпусковую интеграцию*, которая служит фоном и вместе с тем потенциальной предпосылкой для действия пускового стимула, т.е. для пусковой афферентации. Пусковыми стимулами могут быть многообразные условные раздражители, включая время. Пусковая афферентация служит детерминирующим фактором в реализации поведенческих актов, но так как она накладывается на различную предпусковую интеграцию, один и тот же условный раздражитель может вызывать разные поведенческие реакции. В этом одна из причин неопределенности в высшей нервной деятельности, хотя и подчиняющейся принципу детерминизма. К. В. Судаков назвал афферентный синтез «стадией сомнений», поскольку он может предопределить характер поведенческой реакции: будет ли она направлена на удовлетворение доминирующей внутренней потребности либо будет представлять собой строго детерминированный ответ на пусковую или обстановочную афферентацию, либо она будет основана на опыте прежней жизни, запечатленном в памяти.

В результате огромной экспериментальной работы, выполненной П. К. Анохиным, его учениками и последователями, были вскрыты нейрофизиологические механизмы афферентного синтеза. Он осуществляется на разных «этажах» центральной нервной системы при ведущей роли коры больших полушарий головного мозга, прежде всего ее лобных долей. Люди, подвергнутые лобэктомии по жизненным показаниям (например, при злокачественных опухолях мозга), обычно теряют способность правильно формулировать цель поведения, т.е. «уставку» (в кибернетической терминологии). У них нарушено взаимодействие между компонентами афферентного синтеза.

Важнейшей нейрофизиологической основой афферентного синтеза служат механизмы конвергенции на корковых нейронах тех сигналов, которые поступают от разных сенсорных систем, а также от структур мозга, ответственных за память и мотивации. Не меньшую роль играет реверберация импульсных потоков меж-

ду корой и подкорковыми структурами, которая упорядочивается механизмами центрального торможения. В осуществлении сложных поведенческих актов важное значение имеют различные виды условного торможения.

Афферентный синтез завершается принятием решения.

Принятие решения. Этот процесс сводится к выработке определенной линии поведения, для чего организм ограничивает число степеней свободы своих действий и направляет свою деятельность на удовлетворение главной потребности в данный момент. На стадии принятия решения особенно велика роль условного торможения.

В соответствии с принятым решением формируется программа действий и в ходе ее формирования непременно строится прогноз результата выполнения этой программы.

Акцептор результата действия (поведения). Прогнозирование, т.е. предвидение последствий реализации принятого решения, осуществляется так называемым акцептором результата действия (поведения). Он обеспечивает форпостное регулирование функций организма (см. подразд. 3.1), основанное на условных рефлексах, которые позволяют предвосхищать события, происходящие в окружающей среде по законам теории вероятностей.

Существование акцептора результата действия (поведения) в центральной нервной системе человека и животных было доказано в экспериментах, в которых испытуемому или подопытному животному с выработанным условным рефлексом подменяли подкрепление. Такой методический прием называли методикой «сюрприза».

Например, собаке, у которой был выработан пищевой условный рефлекс, подкрепляемый мясосухарным порошком, подменяли этот порошок куском мяса. Несмотря на то, что вне эксперимента собака предпочитала есть свежее мясо, а не мясосухарный порошок, в опыте она вела себя иначе. После предъявления ей вслед за условным раздражителем мяса собака не хватала его мгновенно, что делала в обычных условиях, а металась несколько раз от кормушки к экспериментатору (совершала так называемую ориентировочно-исследовательскую реакцию) и только потом осторожно начинала поедать мясо в кормушке.

Экспериментаторы увидели в поведении собаки рассогласование между прогнозируемым (мясосухарный порошок в кормушке) и реальным (мясо в кормушке) подкреплениями условно-рефлекторной деятельности. Преподнесенный подопытной собаке «сюрприз» выявил ее способность предвидеть грядущие события благодаря наличию в ее мозговых структурах акцептора результата действия (поведения). У человека форпостное регулирование развито гораздо лучше, чем у животных, благодаря вербализации понятий в процессе развития второй сигнальной системы.

Нейрофизиологические механизмы функционирования акцептора результата действия (поведения) связывают прежде всего со вставочными интернейронами головного мозга (прежде всего лобных долей), взаимодействующими с пирамидными нейронами коры больших полушарий головного мозга посредством кругов реверберации. Благодаря этому механизму при совершении сложного поведенческого акта реальный результат выполнения каждого его элемента непрерывно сличается с прогнозируемым действием. При несовпадении реального и прогнозируемого действий вносится поправка либо в программу, либо в управляющие команды (программа и команды формируются в разных блоках).

Б. В. Журавлев установил в электрофизиологических опытах, что выполнение процедуры прогнозирования сопровождается характерными изменениями импульсной активности отдельных нейронов, находящихся в составе акцептора результата действия (поведения). Пока эти нейроны не вовлечены в процесс прогнозирования, им свойственна тоническая импульсация. При формировании прогноза она становится пачечной и остается таковой до удовлетворения организмом потребности, ради которой совершалась данная поведенческая реакция.

Эфферентный синтез. После принятия решения и его прогностического анализа происходит так называемый эфферентный синтез, который организует сам поведенческий акт (сложное исполнительное действие).

Эфферентный синтез осуществляют структуры центральной нервной системы, которые формируют и непосредственно регулируют соматические и вегетативные компоненты поведения. Интеграция этих компонентов в целях непрерывного уточнения, обеспечиваемая взаимодействием определенных структур центральной нервной системы, контролируется акцептором результата действия (поведения).

Процессы эфферентного синтеза завершаются определенным действием. Действие как поведенческая реакция всегда направлено на достижение необходимого результата. В процессе его осуществления происходит активное взаимодействие организма с окружающей средой.

Завершение поведенческих актов и оценка их результатов. Поведенческий акт может завершиться либо достижением потребного результата (без особого труда или с преодолением трудностей, без ошибок или с ошибками), либо остановкой на пути к цели вследствие невозможности ее достижения.

При достижении потребного результата его параметры поступают по системе обратных связей (обратная афферентация) к акцептору результата действия (поведения), сличаются с ним и при отсутствии расхождений данный поведенческий акт завершается. Если после его завершения возникает новая потребность, то под

ее влиянием формируется системная архитектура новой поведенческой реакции. Субъективной оценкой удовлетворения потребности, ради которого создавалась и работала данная функциональная система, служат положительные эмоции.

Если же сличение параметров ожидаемого результата с акцептором результата действия (поведения) выявляет расхождение, т. е. ошибку регулирования, то возникает ориентировочно-исследовательская реакция. На ее основе перестраивается афферентный синтез, принимается новое решение, строится более адекватный акцептор результата действия (поведения), заново совершаются процессы эфферентного синтеза, заканчивающиеся действием. Если оно приведет к достижению нужного результата, то поведенческий акт завершится с положительными эмоциями. В противном случае вся процедура повторяется еще и еще раз, пока не будет достигнут необходимый результат.

При серьезных затруднениях в реализации таких попыток могут сформироваться отрицательные эмоции. Будучи мощным активизирующим фактором поведения, отрицательные эмоции во многих случаях помогают преодолеть трудности и достичь нужного результата. Но так бывает не всегда. Если желание достигнуть требуемого результата и необходимые для этого силы иссякнут раньше, чем он будет достигнут, то отрицательные эмоции могут привести к стрессу.

В заключение следует отметить, что любая функциональная система организма строится на основе принципа саморегуляции.

Отдельные компоненты функциональной системы *взаимодействуют* (термин П. К. Анохина) достижению полезных организму результатов, обеспечивающих его приспособление к условиям среды.

Наконец, различные функциональные системы, а также разные части одной и той же функциональной системы созревают в онтогенезе избирательно и совершенствуются в ходе жизни каждого индивида.

СОН И ГИПНОЗ

Организму человека и животных присуща циклическая активность (биоритмы). Биоритмом называют автоколебательный процесс в биологической системе, в котором последовательно чередуются стадии ее напряжения и расслабления. У человека более 1 000 различных биоритмов. Среди них важнейшее место принадлежит циклу «сон — бодрствование». Термин «бодрствование» ввел в физиологию английский ученый Г.Гед в 1923 г. Этот термин отображает связь между уровнем активности нервных центров и разными видами поведения.

7.1. Регулирование цикла «сон — бодрствование»

Считается, что цикл «сон — бодрствование» — одно из проявлений эндогенной циркадианной (околосуточной) периодичности. Он регулируется автоматически парным супрахиазмальным ядром переднего (вентрального) гипоталамуса, которому присущи свойства пейсмекера. Эндогенную ритмическую активность этого ядра притормаживает (урежает) мелатонин (гормон эпифиза), согласуя ее с фотопериодизмом (чередованием дня и ночи).

Однако названные подкорковые структуры головного мозга — лишь часть сложно организованной системы регулирования цикла «сон — бодрствование», объединяющей ряд ретикулярных структур мозгового ствола, ядра промежуточного мозга и лимбической системы, а также кору больших полушарий головного мозга (неокортекс).

В 1940-е гг. Д.Моруцци и Г.Мэгун обнаружили так называемый пробуждающий эффект электрической стимуляции ретикулярной формации мозгового ствола. Поведенческая картина пробуждения (подопытное животное открывало глаза, настораживалось, принюхивалось) сопровождалась десинхронизацией электроэнцефалограммы. В ней регулярные медленные волны малой амплитуды, характерные для глубокого сна, сменялись высокочастотной активностью, которая регистрировалась билатерально во всех областях коры больших полушарий головного мозга. Такое изменение его электрической активности получило название «ЭЭГ-реакции пробуждения» (arousal reaction). Важно заметить, что она сохраняется в течение длительного времени и после прекращения стимуляции ретикулярной формации.

Следовательно, для поддержания бодрствования необходима ретикулярная формация мозгового ствола, оказывающая активирующие влияния на кору, которая, в свою очередь, активирует ретикулярную формацию. Электрическая стимуляция коры у спящего животного также вызывает ЭЭГ-реакцию пробуждения. Очевидно, в автоматической системе регулирования цикла «сон — бодрствование» функционируют круги реверберации возбуждения между корой и ретикулярной формацией, а также между другими компонентами системы.

В состав пробуждающей системы, обеспечивающей не только пробуждение, но и бодрствование, входят неспецифические ядра зрительного бугра (таламуса). При их электрической стимуляции усиливается двигательная активность животного и происходит десинхронизация электроэнцефалограммы. Эти реакции исчезают после нарушения связей между зрительным бугром и средним мозгом.

Наряду с ретикулярной формацией и неспецифическими ядрами таламуса важную роль в поддержании бодрствования играет лимбическая система, включающая ряд структур древней и старой коры (гиппокамп, парагиппокампальную и поясную извилины, обонятельные луковицу и бугорок и др.), а также такие подкорковые структуры, как миндалина, переднее таламическое и септальные ядра, а по мнению некоторых физиологов и морфологов, и мамиллярные тела, гипоталамус, преоптическую область.

Между лимбической системой и ретикулярной формацией существуют сложные взаимоотношения в регулировании пробуждения и бодрствования. Если эти процессы обеспечиваются преимущественно ретикулярной формацией, то наблюдается десинхронизация электроэнцефалограммы. При преимущественном участии в пробуждении и бодрствовании лимбической системы в электроэнцефалограмме появляется θ -ритм (4 — 6 Гц). Ретикулярная формация и лимбическая система в разных обстоятельствах могут быть либо синергистами, либо антагонистами в регулировании цикла «сон — бодрствование».

Из всех частей лимбической системы особое место в этом регулировании отводится гипоталамусу. При повреждении заднего гипоталамуса (как и при разрушении ретикулярной формации) наблюдается сонливость. Поскольку гипоталамус участвует в формировании биологических мотиваций, а они являются мощными стимуляторами всех физиологических процессов, то ему принадлежит особо важная роль в поддержании бодрствования. В гипоталамус поступает никогда не прекращающийся поток сигналов из внутренней среды организма, который поддерживает в тонусе систему регулирования бодрствования.

Бодрствующее состояние может поддерживаться подкоркой даже в отсутствие неокортекса. Короткие периоды бодрствования

наблюдаются у новорожденных, когда новая кора еще не начала функционировать. Вместе с тем ее значение весьма велико для поддержания организма в состоянии бодрствования. Кора головного мозга осуществляет постоянный контроль над ретикулярной формацией и лимбической системой, причем без коры (особенно без лобных долей) человеку не удастся сосредоточить внимание на определенной деятельности.

7.2. Гипотезы механизмов сна

В состоянии сна человек проводит треть своей жизни. До сих пор нет ответа на вопрос о том, для чего нужен сон человеку и животным. Известно, что после него улучшаются настроение и память, восстанавливаются работоспособность, эмоциональное равновесие и система психологической защиты. Сон жизненно необходим. Если человеку или животному не давать спать в течение нескольких суток, то у них развиваются тяжелейшие недуги, приводящие к смерти. С другой стороны, расстройства сна зачастую являются ранними симптомами тяжелейших психических заболеваний, а бессонница сопутствует переживаниям и стрессу. Вместе с тем не ясно, почему одним людям хватает короткого сна, а другим необходимо спать долго. Эти вопросы были сформулированы в античные времена, но ответы на них будут получены только тогда, когда будут выяснены физиологические механизмы сна, о которых пока существуют только гипотезы. Одна из них была предложена Аристотелем и освященная средневековой церковью просуществовала как догма в течение двадцати веков. Аристотель полагал, что при переваривании пищи в желудке, как в печке, возникают пары, которые выходят через желудочные стенки и, растворяясь в жидкостях организма, разносятся ими ко всем органам, угнетают их активность и погружают человека в сон. Представление Аристотеля было первым вариантом многих *гуморальных гипотез сна*, которые существуют и поныне.

В начале XX в. Р.Лежандр и А.Пьерон предположили, что в организме человека и животных при бодрствовании постепенно накапливаются вещества («бром-гормоны»), которые отравляют нейроны головного мозга и тем самым вызывают сон. В подтверждение своей гипотезы Р.Лежандр и А.Пьерон вводили бодрой собаке сыворотку крови другой собаки, которой долго не давали спать, в результате чего собака-реципиент засыпала. Однако контрольные опыты показали, что снотворным эффектом обладает сыворотка не только долго не спавших, но и бодрых животных. Важные аргументы в опровержение гуморальной гипотезы представил П.К.Анохин, исследовавший поведение двух сросшихся

близнецов, которые имели общую систему кровообращения, но отдельные головы. Хотя одна и та же кровь питала оба мозга, один из близнецов мог пребывать в состоянии бодрствования, а другой в то же время был погружен в сон. В другое время они оба могли бодрствовать или оба могли спать.

В 1960-е гг. Дж. Паппенхаймер выделил вещество С из ликвора и мочи коз, лишенных сна. Его введение бодрым животным вызывало у них сон. Анализ показал, что вещество С является мурамил-пептидом, представляющим собой мономер мембранных белков бактерий. Другие живые организмы его не продуцируют. У млекопитающих мурамил-пептид может синтезировать только микрофлора кишки, откуда после разрушения бактерий он всасывается в кровь, которая доставляет его во все органы, включая головной мозг.

Оказалось, что мурамил-пептид может стимулировать нейроны заднего гипоталамуса, продуцирующие интерлейкин-1. Под его действием клетки астроглии выделяют простагландин D_2 , который вызывает сон. С другой стороны, агенты, угнетающие активность интерлейкина-1 (например, меланостимулирующий гормон гипофиза) или тормозящие его синтез (простагландин E_2), вызывают реакцию пробуждения спящего животного. Уместно еще раз заметить, что повреждение заднего гипоталамуса, где образуется интерлейкин-1, приводит к сонливости.

Полагают, что каскад реакций с участием интерлейкина-1 может запускаться у млекопитающих не только мурамил-пептидом бактерий, живущих в кишечнике, но и эндогенными агентами. Однако эти предполагаемые подлинные вещества сна пока не обнаружены.

Другая группа гипотез связывает сон с определенным состоянием *автоматической системы регулирования цикла «сон — бодрствование»*. Одна из таких гипотез была высказана З. Фрейдом, который считал, что во сне человек прерывает сознательное взаимодействие с внешним миром, чтобы углубиться в свой внутренний мир. Для этого он активно блокирует сигналы, поступающие от сенсорных систем, что обеспечивает ему отдых. В гипотезе З. Фрейда ничего не говорится о предполагаемых физиологических механизмах сна. Она имеет сугубо феноменологический характер.

Этого недостатка лишена так называемая *теория нервных центров сна*. Ее авторы (К. Экономо, В. Гесс) считали, что такие центры сосредоточены в среднем и промежуточном мозге. Позднее топография центров сна была расширена за счет включения в нее лимбической системы, неспецифических ядер зрительного бугра, ретикулярной формации, неокортекса. Таким образом пришли к современному представлению о существовании автоматической системы регулирования цикла «сон — бодрствование», в которой

роль первичного пейсмекера выполняет парное супрахиазмальное ядро переднего гипоталамуса (см. подразд. 7.1).

По мнению И. П. Павлова и его сотрудников, естественный сон представляет собой «разлитое торможение» в корковых и подкорковых структурах, вследствие чего происходит прекращение контакта с внешним миром, подавление афферентной и эфферентной импульсации, расслабление скелетной мускулатуры. Предполагалось, что сон выполняет охранительную функцию благодаря доминированию в центральной нервной системе тормозных процессов, которые могут развиваться на основе всех видов внутреннего торможения.

К своим выводам И. П. Павлов и его последователи пришли прежде всего на основании наблюдений за животными при выработке у них дифференцировочного, запаздывающего и угасательного торможения. В ходе таких экспериментов животные нередко засыпали.

Другим доказательством своих представлений о природе сна И. П. Павлов считал результаты опытов с деафферентацией животных. У собак разрушали периферические части основных анализаторов внешней среды, что приводило к сонливости. Идея таких экспериментов была навеяна наблюдениями немецкого невропатолога А. Штрюмпеля за больным, который при травме лишился слуха на одно ухо, а очень слабое зрение сохранил только один его глаз. Когда слышащее ухо и едва видящий глаз («окна в мир» — по выражению И. П. Павлова) больному закрывали, он тотчас впадал в сон. Из наблюдения А. Штрюмпеля и опытов И. П. Павлова следовал вывод, что сон наступает при исключении постоянного притока афферентной импульсации в кору головного мозга от органов чувств, поскольку в таких условиях торможение доминирует над возбуждением и охватывает обширные области коры.

Однако современные электрофизиологические исследования не подтвердили наличия разлитого торможения в центральной нервной системе во время сна. При использовании микроэлектродной техники для отведения электрических потенциалов от отдельных нейронов была обнаружена высокая нейронная активность во время сна во всех отделах коры больших полушарий головного мозга. Оказалось, что для сна характерно не торможение импульсной активности корковых нейронов, а перестройка в них ритмических процессов.

Предположение о том, что сон представляет собой однородный процесс разлитого торможения в коре головного мозга, было опровергнуто также А. Азеринским и К. Клейтманом, которые в 1953 г. открыли феномен быстрого сна. Из этого открытия следовал вывод, что сон не является однородным состоянием головного мозга.

В настоящее время принято выделять по меньшей мере две стадии сна — медленный (или медленноволновой) и быстрый сон, причем каждому из них присущи свои физиологические механизмы.

7.3. Стадии (фазы) сна и их физиологические механизмы

Весь ночной сон человека состоит из 4—6 циклов. Каждый из них продолжается в среднем 90—100 мин, причем начинается с периода так называемого медленного сна и завершается быстрым сном. Общая продолжительность нормального ночного сна составляет 6—9 ч.

Медленный сон связан с активностью ядер шва. Они расположены в виде длинной и узкой цепочки средней линии мозгового ствола в продолговатом мозге, варолиевом мосте и среднем мозге. Ядра шва содержат серотонинергические нейроны. Разрушение ядер шва у животных приводит к хронической бессоннице. У человека аналогичное явление возникает при угнетении синтеза серотонина. Врачи теперь умеют устранять бессонницу, обусловленную нарушениями метаболизма серотонина, давая больному 5-гидрокситриптофан (предшественник серотонина).

Выделение в каждом цикле сна нескольких стадий, среди которых только одна (последняя) относится к периоду быстрого сна, а все остальные — к периоду медленного сна, сделано на основании электроэнцефалографических феноменов, характерных для каждой из стадий сна (рис. 7.1).

Стадия I (А) представляет собой переход от бодрствования к сну. Это погружение человека в сон (дремота). В ЭЭГ продолжает преобладать α -ритм, но его эпизоды постепенно укорачиваются, уступая интервалам с мелкими низкочастотными θ -волнами (частота 4—6 Гц), т.е. происходит замедление ритма и уменьшение амплитуды ЭЭГ. Продолжительность I (А) стадии составляет от 1 до 7 мин.

Переход в *стадию II (В)* отображает засыпание и самый поверхностный сон. В ЭЭГ доминируют θ -волны с амплитудой 50—75 мкВ, а в конце стадии регистрируются так называемые вертекс-потенциалы (от лат. *vertex* — макушка) — двухфазные колебания с амплитудой до 200 мкВ и продолжительностью 3—5 с, а также К-комплексы (вертекс-потенциалы с последующими так называемыми «сонными веретенами» — веретенообразными всплесками β -ритма с частотой 12—18 Гц). После появления в ЭЭГ вертекс-потенциалов засыпающий человек не реагирует на слабые раздражители.

Развитие поверхностного сна происходит на *стадии III (С)*. Ее наиболее характерный признак в ЭЭГ — «сонные веретена» и

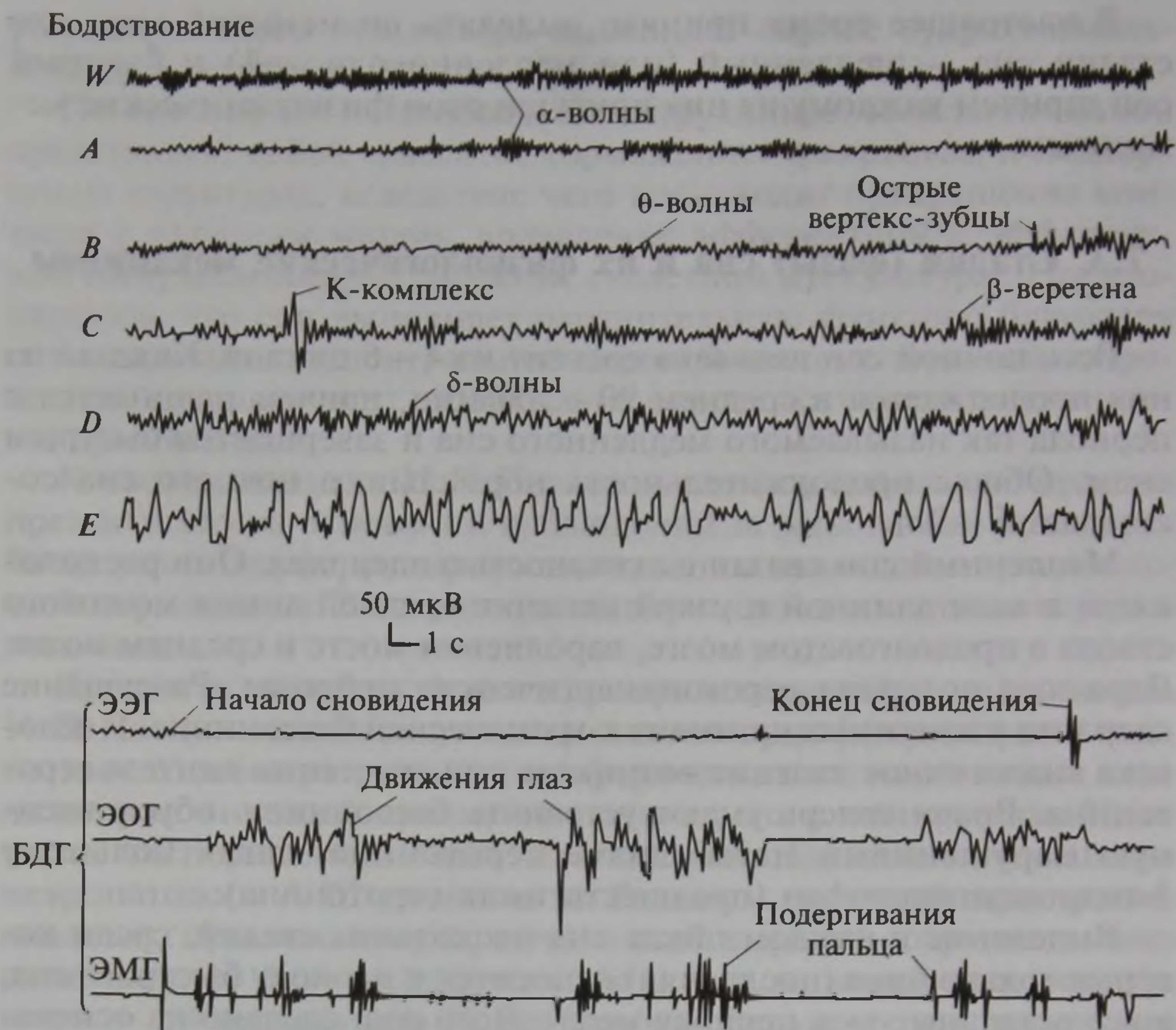


Рис. 7.1. Классификация стадий сна человека по данным электроэнцефалографии (по Р. Шмидту и Г. Тевсу, 1996):

W — ЭЭГ, записанная при бодрствовании; *A—E* — ЭЭГ, записанные на разных стадиях «медленного сна»; БДГ — кривые, отображающие синхронную регистрацию ЭЭГ, ЭОГ (электроокулограммы), ЭМГ (электромиограммы указательного пальца) во время БДГ-сна со сновидениями

присутствие К-комплексов в гораздо большем количестве, чем в стадии II.

Переход в *стадию IV (D)* — стадию умеренно глубокого сна — характеризуется появлением в ЭЭГ δ -волн с частотой 3—4 Гц. Вместе с ними присутствуют К-комплексы.

Стадия V (E) соответствует наступлению глубокого сна. На этой стадии в ЭЭГ преобладают крайне медленные δ -волны с частотой 0,5—1,2 Гц и амплитудой более 75 мкВ, на которые эпизодически накладываются α -волны. Иногда стадию V называют δ -сном. Он занимает 20—30 % общей продолжительности сна.

Глубокий сон обрывается быстрым сном, или стадией *быстрых движений глаз* (БДГ, или REM — от англ. *rapid eye movement*), которая проявляется в десинхронизации ЭЭГ с уменьшением ее

амплитуды. Эта стадия похожа на пробуждение, хотя человек продолжает спать, причем порог пробуждения примерно такой же, как и при глубоком сне. Она называется также парадоксальной стадией сна и десинхронизированным (или активированным) сном. На БДГ-стадии в лимбической системе регистрируются θ -волны с частотой 4—6 Гц. Люди, разбуженные на этой стадии сна, в 80 % случаев говорят, что им прервали сновидения. Отсутствие сновидений в эту фазу у 20 % обследованных свидетельствует о том, что быстрые движения глаз сами по себе не связаны со сновидениями. К такому же выводу можно прийти в результате обследования слепорожденных людей, у которых на БДГ-стадии происходят быстрые движения глазных яблок, но они не сопровождаются сновидениями.

Человек, которого будят всякий раз, как только у него наступает БДГ-стадия, становится раздражительным. Если это делать в течение нескольких суток, то у испытуемого развивается дефицит торможения, ухудшается память, возникают галлюцинации, а также другие нарушения психической деятельности, вплоть до появления параноидальных (навязчивых) идей, характерных для шизофрении. В качестве своеобразной компенсации выключения БДГ-стадии можно рассматривать увеличение ее продолжительности, когда человеку после подобных опытов предоставляют возможность спать нормально. В таких случаях иногда человек переходит от бодрствования непосредственно к быстрому сну, минуя все предыдущие стадии (от I до V), составляющие медленный сон.

Если же у сонного человека прерывают наступление стадии V, то в следующую ночь, когда ему предоставляют возможность естественного сна, у него удлиняются стадии III—V. После абсолютно бессонной ночи (т.е. пребывания без сна в течение суток) в следующую ночь удлиняется продолжительность δ -сна, а еще через сутки (в течение второй после опыта ночи) происходит компенсация быстрого сна за счет увеличения времени БДГ-стадии. Результаты этих исследований свидетельствуют, что человек нуждается как в медленном, так и в быстром (парадоксальном) сне, но испытывает первоочередную потребность в первом из них. Предполагают, что именно во время δ -сна происходит восстановление физической и умственной работоспособности, сопровождающееся мышечной релаксацией и положительными эмоциями (приятными переживаниями).

От цикла к циклу глубина сна убывает и к утру стадия глубокого сна либо отсутствует, либо становится очень короткой. Напротив, стадия быстрого сна с каждым циклом длится дольше. Ее продолжительность составляет в среднем 20 мин, но в первых циклах она короче, а в последующих — длиннее. С возрастом общая продолжительность сна постепенно сокращается, причем в нем уменьшается доля БДГ-стадии. У новорожденных БДГ-ста-

дия занимает почти половину суток, а у взрослых людей — от 15 до 25 % общей продолжительности сна. Эта стадия отсутствует в сне животных, подвергнутых двустороннему разрушению голубого пятна, в составе которого находятся катехоламинергические нейроны. Аналогичный эффект можно вызвать резерпином (алкалоидом, содержащимся в растениях рода раувольфия), под действием которого истощаются запасы норадреналина в адренергических синапсах.

В настоящее время известны факты, из которых следует, что во время δ -сна мозг человека обрабатывает информацию, полученную при бодрствовании. Установлено, что во время сна вновь предъявляемая информация не запоминается, но усвоенная в бодром состоянии закрепляется в памяти. Существуют данные, свидетельствующие о том, что во время сна целесообразно повторно слушать уже изученное в состоянии бодрствования (для закрепления выученного материала), но не следует загружать мозг той информацией, с которой человек не встречался до погружения в сон. Это необходимо учитывать в методиках обучения во сне.

Структура ночного сна, а именно продолжительность его стадий, может изменяться. Так, при эмоциональном стрессе обычно сокращается время быстрого сна и удлиняется стадия I (A). Кроме того, стресс изменяет содержание сновидений.

7.4. Изменения вегетативных, соматических и психических процессов во время сна

Кроме электроэнцефалографических, существуют соматические, вегетативные и психические реакции, характерные для сна.

На протяжении всех стадий медленного сна тонус скелетной мускулатуры неуклонно падает. Во сне мышцы конечностей и туловища расслаблены.

Изменения вегетативных процессов у сонного человека весьма разнообразны. При медленном сне урежаются сердечные сокращения и дыхательные движения, ослабляются секреторная и моторная функции желудочно-кишечного тракта, понижается температура тела.

При парадоксальном (быстром) сне нередко развивается тахикардия, могут быть аритмии, зачастую повышается артериальное давление крови. Дыхание становится нерегулярным, иногда бывает длительное апноэ (задержка дыхания). Секреция и моторика пищеварительного тракта практически отсутствуют. Вместе с тем для БДГ-стадии весьма характерна эрекция мужского полового члена и клитора у женщин.

Изменения психической деятельности человека во сне известны каждому. При засыпании утрачивается волевой контроль за

мыслями, нарушается, но не полностью пропадает контакт с окружающим миром, формируется так называемое регрессивное мышление, для которого характерно появление фантастических представлений, диссоциация мыслей и зрительных образов, возникновение не связанных между собой отрывочных сцен и гипнагогических галлюцинаций*. При этом субъективно время течет быстрее, чем в реальном мире. Разговоры во сне («сноговорение») и сновидения возникают как во время δ -сна, так и на БДГ-стадии, причем сноговорение чаще бывает на V, а сновидения — на БДГ-стадии. И. М. Сеченов называл сновидения «небывалыми комбинациями бывалых впечатлений». И. П. Павлов считал, что сновидения возникают при «оживлении нервных следов», т. е. при хаотическом растормаживании различных участков коры головного мозга.

Сновидения обеспечивают человеку своеобразную психологическую защиту, благодаря которой осуществляется хотя бы частичное примирение конфликтов, не разрешенных в состоянии бодрствования, чем достигается ослабление напряжения и тревоги. Когда это не удается сделать, сновидения приобретают характер ночных кошмаров. Они являются частными спутниками эмоционального стресса.

По мнению И. Е. Вольперта (1966), сновидения — остаток далекого филогенетического прошлого, когда у человека преобладал неполный сон, а сновидения играли роль импульса для мобилизации организма в опасной ситуации, если она возникала неожиданно во время сна.

7.5. Нарушения сна у человека

Согласно классификации А. М. Вейна и К. Хехта (1989), существуют три группы нарушений сна у человека: бессонница (инсомния), сонливость (гиперсомния), парасомнии.

Различают временную, ситуационно обусловленную (при нарушении привычного цикла «сон — бодрствование») и вызванную заболеваниями бессонницу. Сонливость может быть приступообразной, постоянной (нарколепсия) и ситуационно обусловленной.

Парасомнии бывают двигательными, психическими, вегетативными, а также обусловленными эпилептическими припадками. Среди двигательных парасомний выделяют сомнабулизм («лунализм») — снохождение (точнее автоматическое хождение во сне),

* Гипнагогические галлюцинации — это зрительные и слуховые галлюцинации, возникающие при засыпании, в промежуточном состоянии между бодрствованием и сном.

сноговорение, бруксизм (скрежетание зубами, ночные качания головой и др.). К психическим парасомниям относятся ночные кошмары, феномен «опьянения» от сна и др. Наиболее многообразны вегетативные парасомнии: ночной энурез, апноэ, бронхиальная астма, синдром внезапной смерти, аритмии и др.

7.6. Гипноз

Гипноз известен человеку с незапамятных времен. В папирусе Эберса, датированном XVI в. до н. э., написано, что жрецы в Древнем Египте лечили больных «наложением рук» на их голову. В Европе гипноз получил распространение в XVIII в. благодаря австрийскому врачу Ф. Месмеру, который считал, что люди взаимодействуют друг с другом благодаря существованию «животного магнетизма». В таком взаимодействии Месмер полностью отрицал роль психического фактора.

Английский хирург Д. Бред в 1843 г. ввел в науку термин «гипноз» (от греч. *hypnos* — сон, божество сна), обозначив им все феномены, которые прежде назывались животным магнетизмом. Д. Бред сформулировал нейрофизиологическую гипотезу гипноза, которым довольно широко пользовались врачи в своей лечебной практике. Во второй половине XIX в. техника гипноза развивалась главным образом во Франции. В Сальпетриере (пригороде Парижа) на этом поприще трудился знаменитый врач Ж. Шарко. В развитии гипноза школе Сальпетриера немногим уступали психиатры города Нанси.

Во Франции обучался гипнозу В. М. Бехтерев, который по праву считается отцом русской гипнологии. Он широко пользовался гипнозом для лечения больных в своей клинике душевных и нервных болезней в Санкт-Петербургской военно-медицинской академии. Там же на кафедре физиологии трудился И. П. Павлов, который пытался понять физиологические механизмы гипноза.

И. П. Павлов и его ученики, развивая ранее существовавшие представления о гипнозе как неполном сне специального вида, вызываемом искусственно, считали гипноз «частичным сном». Согласно павловской гипотезе, гипнотическое воздействие создает в коре больших полушарий головного мозга состояние разлитого торможения со строго ограниченным очагом концентрированного возбуждения («сторожевым пунктом») в определенном ее участке. Такой «сторожевой пункт» сейчас называют «зоной раппорта».

Через «сторожевой пункт» (очаг активного стойкого возбуждения) осуществляется специфическая коммуникация между гипнотизируемым и гипнотизером. Специфика такой связи состоит в том, что человек, пребывающий в глубоком гипнозе, не воспринимает никаких других раздражителей, кроме слов и жестов гип-

нотизера, для которых сохранились «сторожевые пункты» на фоне торможения проекционных зон всех сенсорных систем, за исключением одной, обеспечивающей связь с гипнотизером. Когда гипнотизер пользуется словесным внушением, в «сторожевой пункт» его пациента сигналы поступают только через слуховую сенсорную систему. Все остальные участки коры находятся в заторможенном состоянии.

Согласно гипотезе И. П. Павлова, в гипнотическом состоянии можно выделить три фазы: уравнительную, парадоксальную, ультрапарадоксальную. Когда человек или животное пребывает в уравнительной фазе, все раздражители независимо от их силы действуют одинаково. В парадоксальной стадии возникает ответ на слабый раздражитель (например, слово) и отсутствует реакция на сильный стимул (например, то, что этим словом обозначается). В ультрапарадоксальной фазе рефлекторный ответ вызывает отрицательный условный раздражитель, но не условный стимул, на который был выработан рефлекс.

Гипнотические явления развиваются у человека или животного, находящихся в парадоксальной стадии. Ее И. П. Павлов называл «фазой внушения». При некоторых патологических состояниях она может сохраняться в течение месяцев.

Существуют и другие гипотезы гипноза. Однако они не раскрывают его физиологические механизмы. Концепция, которую развивала павловская школа, тоже не может считаться доказанной, но она, по мнению авторов, физиологичнее других.

Даже в наиболее полном определении гипноза у человека, которое дала Британская медицинская ассоциация, физиологические механизмы едва ли не самого загадочного феномена человеческой психики не раскрываются. Согласно этому определению, гипнозом называется «кратковременное состояние изменяющегося внимания у субъекта, которое может быть вызвано другим человеком и в котором могут спонтанно появляться различные феномены в ответ на вербальные и иные стимулы. Эти феномены включают изменения сознания и памяти, увеличение восприимчивости к внушению и появление у субъекта реакций и идей, которые ему не свойственны в обычном состоянии духа. Кроме того, такие феномены, как потеря чувствительности, паралич, мышечная ригидность, вазомоторные изменения, могут быть вызваны и устранены в гипнотическом состоянии».

Различают четыре стадии гипноза. Первая из них — *стадия гипноидности* — проявляется в мышечном расслаблении и психической релаксации, при этом глаза мигают и закрываются. Для второй стадии — *стадии легкого транса* — характерна *каталепсия* (конечности могут длительное время находиться в необычном положении). В *стадии среднего транса* возникает амнезия (потеря памяти), происходят изменения личности и возможны

простые гипнотические внушения. Наконец, *стадия глубокого транса* характеризуется полным сомнабулизмом (см. подразд. 7.5) и возможностью гипнотического внушения сложных фантазий.

Следует заметить, что выделение разных стадий гипноза субъективно, поскольку нет объективных критериев оценки глубины транса. Принято считать, что восприимчивость человека к гипнозу (гипнабельность) зависит от того, насколько он способен «включать в себя» внешнее воздействие, сделать его частью своего «я». Показано, что гипнабельность коррелирует с желанием перенести ответственность за собственные поступки на окружающих.

Гипнабельность резко возрастает в больших группах вследствие так называемого «эффекта толпы».

Проведение гипноза начинается с беседы, в которой гипнотизер оценивает уровень образования, культуры, социальный статус. После беседы проводится тестирование степени внушаемости пациента, а затем уже осуществляется собственно гипнотическое воздействие.

При медицинском применении гипноза различают терапию посредством гипноза и терапию под гипнозом. При лечении больных с помощью гипноза используются два подхода. Первый из них, предложенный школой И. П. Павлова, включает устранение симптомов (например, обезболивание) путем словесного внушения в состоянии гипнотического сна. Второй подход применяют последователи З. Фрейда, который разработал метод перестройки личности посредством «замещения» симптомов.

В терапии под гипнозом применяется несколько методов: прямое внушение для изменения поведения; «катарсис» (проявление подавленных, «вытесненных» эмоций для выяснения происхождения психосоматических расстройств); гипноанализ (активация симптомов с их последующим анализом в состоянии бодрствования или под гипнозом).

Гипнозом могут овладеть многие люди, но способность к гипнозу у разных людей далеко не одинакова, что также является одной из его загадок. Нельзя не согласиться с мнением известного французского ученого Л. Чертока, заявившего, что гипноз до сих пор остается проблемой, далекой от разрешения.

ФОРМЫ ОБУЧЕНИЯ

Под обучением в самом широком смысле слова понимается модификация поведения, которая не связана с возрастными изменениями в нервной системе (процессами созревания и старения), утомлением или сенсорной адаптацией. Конкретные формы обучения, имея разную эффективность в различные периоды жизни, на том или ином этапе могут приобретать ведущую роль в усложнении поведения. В зависимости от наличия или отсутствия подкрепления можно говорить об ассоциативном и неассоциативном обучении.

8.1. Ассоциативные формы обучения

К ассоциативному обучению относят классический и инструментальный (оперантный) условные рефлексy, а также ряд сходных с ними феноменов.

Условно-рефлекторное обучение животных, проявляющееся в изменении их поведения, происходит на основе удовлетворения потребностей. Выработка условного рефлекса может произойти лишь при наличии подкрепления, приводящего к удовлетворению потребностей; ранее индифферентный сенсорный стимул становится биологически значимым и начинает определенным образом влиять на поведение живых организмов (см. гл. 3).

В качестве частного случая ассоциативного обучения с использованием негативного подкрепления рассматривают аверсивное обучение. Оно выражается в избегании вредного (опасного) для животного воздействия. Особой формой обучения считают феномен пищевой аверзии, который этологи описали как избегание приманки. Оно выражается в формировании стойкого избегания вредной пищи после однократного ее приема. От классического условного рефлекса эта реакция отличается во многих отношениях. Прежде всего для нее характерен длительный интервал времени между условным стимулом (вид и вкус пищи) и подкреплением (признаки интоксикации). Этот период измеряется часами, тогда как в классическом условном рефлексе он составляет минуты или доли минуты. Аверзия быстро формируется — стойкое избегание достигается после однократного сочетания стимулов. По прочности эта реакция превосходит другие условно-рефлекторные реакции и долго не угасает, часто на протяжении всей жизни животного.

Аверзия свойственна представителям всех исследованных таксонов животных. Ее биологическое значение совершенно очевидно — такая способность предохраняет животное (а посредством других форм обучения, например имитации, и его сородичей) от использования токсичной опасной для жизни пищи.

8.2. Неассоциативные формы обучения

Особый интерес представляет рассмотрение неассоциативных форм обучения, т.е. таких, для которых значимость фактора подкрепления не является, по крайней мере, очевидной. Можно с достаточной определенностью утверждать, что именно они, сохраняя свое значение и на более поздних этапах индивидуального развития, оказываются решающими в расширении диапазона индивидуальных адаптивных реакций на ранних этапах постнатального развития.

Неассоциативные формы обучения включают хабитуацию, дисхабитуацию, сенситизацию, импринтинг, латентное обучение, инсайт.

Привыкание и сенситизация. *Привыкание*, или *хабитуация* (габитуация) (от англ. *habituation* — привыкание), — форма обучения, которая выражается в постепенном снижении величины ответа при повторном действии стимула, не сопровождаемого подкреплением. Специальные исследования показали, что в случае привыкания изменения не связаны с утомлением или сенсорной адаптацией.

Скорость снижения ответа и длительность сохранения привыкания, как следует из экспериментов, могут быть различными. Они зависят от видовой принадлежности животных, характера стимулов и условий их предъявления. Привыкание может сохраняться от нескольких минут до нескольких дней.

Эта форма обучения присутствует у животных разных таксонов и выявлена у червей, моллюсков, насекомых. Так, улитка постепенно перестает втягивать антенны в ответ на потряхивание платформы, на которой располагается. Сокращение щупальца у актинии при многократном действии локального механического (или химического) стимула постепенно прекращается и реакция на данный стимул не возникает в течение нескольких (от 6 до 10) последующих дней.

Выявление привыкания у представителей кишечнополостных (гидра, актиния) позволяет считать этот вид обучения наиболее широко распространенным, доступным животным с самой простой организацией нервной системы.

Функциональная роль подобного изменения в поведении очевидно заключается в том, что таким способом животное научает-

ся игнорировать конкретные незначимые стимулы (негативное обучение, или научение не реагировать).

Процесс, обратный хабиутации, выражающийся в восстановлении ответа при предъявлении иного стимула (не связанного с данной реакцией), называется *сенситизацией*. Само существование этого феномена позволяет исключить процессы утомления из возможных объяснений хабиутации.

Так, сокращение гидры в ответ на повторное предъявление механического раздражения постепенно прекращается, но предъявление другого стимула (света) реакцию восстанавливает.

Некоторые авторы используют понятие сенситизации более широко, включая в него многие и, вероятно, разные по механизмам явления. В таком случае применительно к рассматриваемой форме обучения предпочитают использовать термин «дисхабиутация», считая ее частным случаем сенситизации.

Импринтинг, или запечатление. Исключительная роль в обеспечении взаимодействия молодого животного с сородичами принадлежит особому виду обучения, получившему название «импринтинг» (термин введен О. Хайнротом в 1911 г.).

В самых общих чертах импринтинг можно определить как вид сенсорного обучения, при котором практически с первого предъявления происходит «запечатление» достаточно сложных стимулов (или их совокупности), значимых для возникновения адекватного поведенческого акта. Этот феномен, занимающий особое место в ряду разных форм обучения, наиболее известен благодаря работам К. Лоренца, который в 1935 г. обобщил результаты обширных исследований и сформулировал основные отличия импринтинга от ассоциативного обучения.

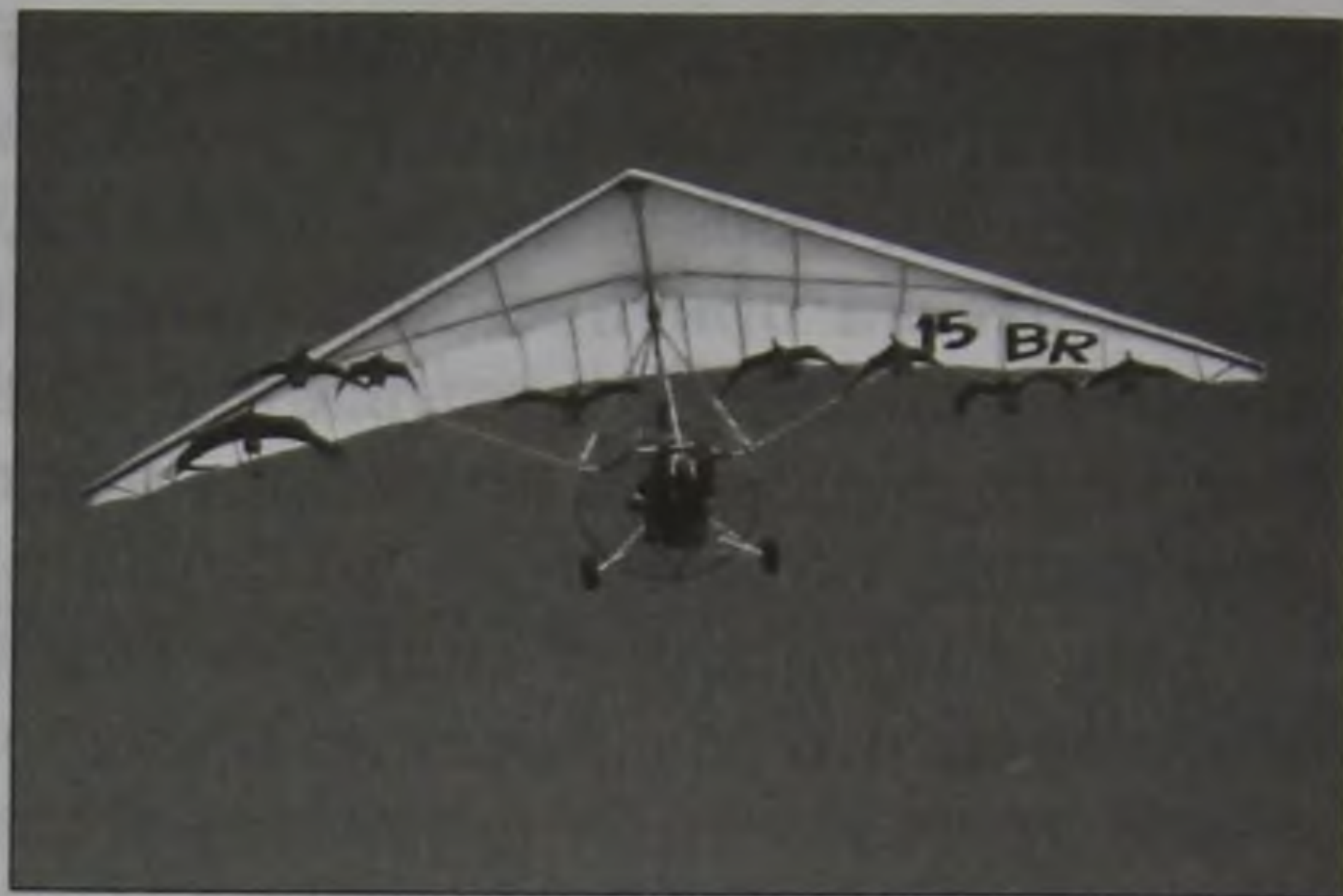
Впервые импринтинг был описан в 70-х гг. XIX в., когда Д. Сполдинг, изучая поведение цыплят, обнаружил, что в первые два-три дня жизни они могут следовать за любым движущимся объектом и в дальнейшем демонстрируют прочную привязанность к нему.

В 1910—1911 гг. О. Хайнрот, проведя серию исследований на утках и гусятах, подробно проанализировал их поведение. Он также выявил отличия в поведении птенцов, появившихся на свет в инкубаторе, при введении их в сообщество сородичей и дал подробное описание *реакции следования* — поведения, возникающего вскоре после вылупления у птенцов выводковых птиц и выражающегося в приближении и перемещении вслед за движущимся объектом (в норме — за родителем).

Наглядность и доступность для исследований характерными для этологов методами обусловили тот факт, что именно эта форма импринтинга — реакция следования, оказалась наиболее подробно изученной. Выяснилось, что определяющим для ее возникновения является сам факт движения, а объект, за которым идут птенцы, может быть практически любым — мяч, коробка, модель



а



б

Рис. 8.1. Реакция следования:

а — за родителем; *б* — за человеком

родительской особи, в этой роли может выступить и человек (рис. 8.1). Меняется лишь расстояние, на котором держатся сопровождающие его птенцы: чем больше размеры объекта, тем больше дистанция. Так, К. Лоренц описывает, что когда он, выступив в роли объекта импринтирования, направился к реке, птенцы следовали за ним, и по мере того как он погружался в воду, птенцы подплывали к нему все ближе и ближе.

В экспериментах с птенцами разных видов птиц обнаружилось особенности, касающиеся условий возникновения этой реакции, прежде всего характеристик движущегося объекта. У представителей некоторых видов запечатление происходит эффективнее, если объект окрашен в определенные цвета (например, для цыплят — в оранжевый или голубой); у других — если движение сопровождается характерными звуками (утята). Отличия касаются и времени возникновения реакции. У цыплят она возникает в первые сутки жизни в «возрасте» 5—25 ч, у утят — 4—32 ч, у птенцов, появившихся на свет в инкубаторе, возникновение реакции следования возможно и на 6—7-е сут.

Биологическое значение подобных особенностей реакции следования представляется очевидным. В естественных условиях наиболее вероятным оказывается импринтирование родительской особи, а факторы, усиливающие запечатление (ограниченный период возникновения, присутствие особой окраски или видоспецифических вокализаций), снижают вероятность ошибки — запечатления «чужака».

Дальнейшие исследования показали, что феномен импринтинга имеет множество проявлений и характерен не только для птиц. К настоящему времени импринтинг обнаружен у представителей многих таксонов позвоночных животных. Так, реакция следования описана у млекопитающих, детеныши которых спо-

собны вскоре после рождения самостоятельно передвигаться, в частности у копытных. У птенцовых птиц и незрелорождающихся млекопитающих также происходит запечатление родителей (*сыновний импринтинг*), хотя и не сопровождающееся перемещением, но выраженное в стойком предпочтении специфических сенсорных признаков (запаха, внешнего вида, голоса) родительской особи.

Помимо импринтирования родителей существуют и другие виды импринтинга. *Половой импринтинг* (запечатление сородичей в качестве будущих половых партнеров) выражается в том, что, вырастая, животное будет адресовать половое поведение тем особям, среди которых оно росло. *Братский импринтинг* (запечатление сибсов), напротив, как полагают, у ряда видов животных препятствует в дальнейшем близкородственному скрещиванию. Полагают также, что эта форма обучения играет важную роль в освоении видоспецифической песни у певчих птиц, а также в формировании у животных избирательности к определенному виду пищи.

Во всех случаях в результате импринтинга формируется прочное предпочтение комплекса признаков, которым характеризуются сородичи (или объекты из числа естественно присутствующих в окружении молодого животного), что обеспечивает не только выживание новорожденного, но и в последующем разные формы его социального поведения.

Все виды импринтинга имеют ряд общих черт, позволяющих отличить их от других форм обучения. Импринтинг формируется при кратковременной однократной экспозиции стимула и в отсутствие подкрепления. Он характеризуется значительной прочностью и сохраняется в течение продолжительного времени или всей жизни. Прочность реакций, сформированных путем импринтинга, позволила этологам характеризовать его несколько парадоксально — как форму обучения, при которой «выучивается ключевой стимул».

Прочность импринтинга может иметь «оборотную сторону». Чаще всего это происходит в случае выращивания детенышей или птенцов человеком. Во взрослом возрасте такие животные нередко демонстрируют предпочтение человека собственным сородичам — приближаются к нему и стараются держаться возле него. У таких животных нарушается социальное и половое поведение. Подобные реакции этологи выделяют в самостоятельную группу, называя «ошибочным импринтингом».

Специфическая особенность импринтинга состоит в том, что он происходит лишь в совершенно определенный временной промежуток — так называемый критический период. Само понятие критического периода, известное в биологии с XIX в., означает промежуток времени в развитии организма, когда определенные

воздействия приобретают роль решающих факторов, необходимых или вредных для развития. Аналогичное влияние на организм в другой временной промежуток не повлечет за собой столь выраженных последствий.

Если по истечении определенного интервала времени возможность реализации нового поведения лишь снижается, но не исчезает полностью, используют понятие сенситивный период. Однако применительно к импринтингу справедливо использовать именно понятие критический период, поскольку, хотя после него реакция предпочтения какого-либо стимула (аналогичная возникающей в результате импринтинга) может быть выработана за счет других форм обучения, например формирования условного рефлекса, она не будет столь прочна, а ее выработка потребует значительного времени.

Еще более наглядны данные о необратимости последствий социальной изоляции, когда время, соответствующее критическому периоду, животное проводит без сородичей. Детеныши, выращенные отдельно от матерей и других особей своего вида, как свидетельствуют эксперименты, будучи возвращенными в социум, оказываются ущербными во многих проявлениях общественного поведения.

Время наступления критического периода и его продолжительность различны для разных реакций. Так, сыновний импринтинг формируется наиболее рано — реакция следования у гусят, утят, цыплят обычно возникает в первые сутки жизни, у большинства в интервале 10 — 20 ч с момента вылупления, у птенцов других птиц критический период может измеряться днями. Половой импринтинг, хотя его результаты сказываются значительно позднее, также приходится на ранний постнатальный период, например у некоторых птиц он происходит в возрасте 31 — 45 сут (скворцы, фазаны, индюки). Имеются данные, свидетельствующие о том, что для домашних собак особенно важен период 3 — 10 недель, в течение которого происходит запечатление признаков, важных для социализации животного, в том числе импринтирование человека в качестве хозяина.

Общность характеристик стимулов, вызывающих импринтинг в естественных условиях, а также наличие критического периода, часто достаточно ограниченного и одинакового для всех животных данного вида, позволяют говорить о генетически детерминированной способности организма устанавливать целесообразные связи стимул — реакция при однократном воздействии, т.е. с минимальной затратой сил животного. Таким образом, с точки зрения биологической значимости, импринтинг представляет собой отработанный эволюцией способ оптимизации поведения новорожденных и молодых животных, обеспечивающий им возможность крайне быстрого усвоения адекватных ответов.

Как правило, импринтинг обнаруживается в раннем периоде индивидуального развития, однако и у взрослых представителей млекопитающих (морские свинки, хомяки, овцы и др.) выявлена подобная реакция — запечатление матерью своего детеныша. Этот факт подтверждает взгляд на импринтинг как на способ, оптимизирующий социальные отношения, т.е. видоспецифические отношения с особями своего вида: мать — детеныш, индивид — сородичи.

Ограниченность критического периода во времени и, зачастую, значительная отдаленность результатов импринтинга обуславливают сложность изучения данного феномена. Исключение составляет реакция следования, которую легко выявить. Во всех иных случаях лишь тщательные детальные исследования постнатального онтогенеза или особые условия эксперимента позволяют обнаружить и описать подобные явления. Вопрос о существовании импринтинга у человека не может быть решен без продуманного и целенаправленного поиска, поскольку ярких примеров в виде сложного движения здесь ожидать не приходится, а длительный период детства невероятным образом затрудняет выявление ограниченных интервалов времени — критических периодов. Однако вся история изучения биологии человека свидетельствует о значительной преемственности в структурной и функциональной организации между животными и человеком и убеждает в отсутствии теоретических и методологических оснований для запрета перенесения существующих в настоящее время представлений об импринтинге на поведение ребенка, а быть может, и взрослого. Поскольку речь идет об эволюционно обусловленном способе наиболее ранней социализации, значимость разработки подобного вопроса применительно к человеку не требует особой аргументации. Знание факторов, существенных для оптимального развития системы некоторых социально направленных реакций человека (в первую очередь отношений ребенка и матери), и критических периодов их воздействия помимо чисто научной могло бы иметь и практическую ценность.

У многих млекопитающих запечатление детеныша матерью происходит в первые часы и даже минуты (например, у коз) после рождения, т.е. критический период в этой форме импринтинга максимально приближен к моменту родов. Некоторые авторы полагают, что и в случае человека можно говорить о взаимном запечатлении ребенком матери, и наоборот, именно в этот краткий период — в первые часы жизни. Однако никакими специальными исследованиями это не подтверждено. Лишь относительно недавно появились экспериментальные результаты, позволяющие обосновать представление о возможности импринтирования матерью своего новорожденного ребенка и свидетельства критичности ограниченного несколькими часами периода времени в формировании этой способности.

Об импринтировании ребенком матери пишут, в основном, оперируя результатами исследований реакций новорожденных на лицо человека или на изображение лиц в первые часы жизни, и полагают, что по механизму оно не отличается от импринтинга, описанного у животных. Естественно, что восприятие лиц сородичей особенно важно для таких социальных животных, как приматы и человек, и способность выделять индивидуальные черты особей своего вида из всего ряда сложных стимулов необходима как для молодых животных, так и для новорожденного. Но изучение этой способности у человека пока не дает оснований полагать, что механизм, лежащий в ее основе, идентичен импринтингу. Данные относительно сроков ее проявления весьма противоречивы, и не исключают возможности участия других механизмов. Тем не менее ранняя способность ребенка выделять из окружающего мира людей именно мать не вызывает сомнений, уточнения требуют лишь стимулы, которые играют решающую роль в обучении. По мнению ряда авторов, запечатление ребенком матери происходит путем импринтирования звуков биений ее сердца или «выучивания» по комплексу признаков, включающих обонятельные, зрительные, тактильные характеристики. Доказательств эти авторы также не приводят.

Латентное обучение. С импринтингом достаточно тесно связан феномен латентного обучения, в явном виде продемонстрированный на взрослых животных и выражающийся в ускорении обучения методом условных рефлексов на сенсорные стимулы после предварительного ознакомления с этими стимулами. Так, предварительное размещение крыс в лабиринте приводит к тому, что при последующем подкармливании в одном из выходов лабиринта крысы уже «узнают» его, если судить по маршруту их передвижения.

Подобно импринтингу латентное обучение не требует подкрепления. Однако теоретически вопрос о значимости подкрепления в данном случае может решаться и по-другому, если считать, что исследовательское поведение крыс в лабиринте обуславливается потребностями саморазвития.

Латентное обучение не выражается в немедленной реакции — именно это обстоятельство делает данный вид обучения скрытым, или «латентным» («обучение впрок»). В отличие от импринтинга латентное обучение не связано с каким-либо временным отрезком, т.е. критический период отсутствует. Многие авторы подчеркивают, что оно происходит в результате исследовательской активности животного и реализуется в виде установления взаимосвязи между индифферентными стимулами (или ситуациями), чтобы в дальнейшем проявиться при соответствующих обстоятельствах. Биологическое значение подобной способности трудно переоценить, поскольку она (возможно, в дополнение к другим фор-

мам обучения) обеспечивает освоение среды обитания, нахождение пищи, укрытий.

В качестве иллюстрации показательны данные, полученные в экспериментах Л. Метцгара (1967). Две группы мышей выпустили в лабораторное помещение и туда же поместили голодную сову. Животные первой группы до эксперимента уже были в этом помещении, причем с ними не проводилось никаких манипуляций. Животные второй группы оказались здесь впервые. Естественно, что значительно бóльшие потери обнаружились среди животных второй группы. Несмотря на очевидность результата, остается открытым вопрос о том, каким образом и чему обучились мыши при предыдущем посещении лаборатории.

Трудно представить себе специальные исследования латентного обучения, коль скоро неизвестны моменты его функционирования. Косвенные данные можно усмотреть в результатах содержания животных в сенсорно обогащенной среде, согласно которым в мозге животных разного возраста происходят изменения, выражающиеся в формировании новых синапсов, появлении у нейронов дендритных ветвлений высоких порядков, увеличении количества нейроглии, а в некоторых случаях — в появлении в определенных структурах мозга новых нейронов. Подобные изменения не могут не проявляться в изменении поведения животных по сравнению с сородичами, что и подтверждается экспериментами.

Есть основания полагать, что многие из тех способностей животных, которые некоторые исследователи считают врожденными, оказываются следствием функционирования механизмов латентного обучения в пренатальный период. Обнаружено, что эмбрионы млекопитающих и птиц способны реагировать на химические, звуковые, температурные и вибрационные воздействия.

В пренатальный период не только разные сенсорные системы (например, у млекопитающих — вестибулярная в сравнении со зрительной), но и разные каналы в пределах одной сенсорной системы активируются внешними воздействиями далеко не в равной мере. Следовательно, имеется возможность для опережающего развития одних «линий связи» по сравнению с другими, а именно тех, которые проводят информацию о воздействиях, характерных для среды обитания животного: температура, вибрация, для птиц — свет. Кроме того, это могут быть сигналы, исходящие от сородичей (в частности, звуковые), а у млекопитающих — из организма матери (химические, звуковые). В результате рождающийся организм уже располагает базой, обеспечивающей селективное восприятие им некоторых существенных воздействий. Например, показано, что у кроликов материнская диета на стадии, предшествующей родам, влияет на последующее пищевое предпочтение у подросших крольчат.

Таким образом, возможность влияния внешних стимулов в пренатальный период обуславливает готовность сенсорных систем избирательно реагировать на определенные раздражители и может сказываться на особенностях поведения в дальнейшем.

Вместе с тем поскольку значительная часть внешних стимулов в окружающей эмбрион среде исходит от особей своего вида, то и организация ответов на видоспецифические сигналы после рождения может обуславливаться процессами, происходившими в пренатальный период. Может быть именно поэтому, сколь бы ограниченными ни были возможности перцепции только что родившегося животного, они оказываются достаточными для восприятия влияний социума и развития на этой основе некоторых форм социального поведения. Так, выяснилось, что способность птенцов различать видоспецифические сигналы сразу после вылупления обусловлена восприятием звуков в пренатальный период. Эксперименты, проведенные Э.Гессом (1972), показали, что если находящиеся в инкубаторе утиные яйца «озвучивать» записью голоса человека, то в дальнейшем птенцы эффективнее импринтируют движущийся объект, сопровождающийся звуками человеческого голоса, а не видоспецифическими звуками взрослых сородичей.

Естественно задаться вопросом о том, в какой мере сказанное может быть отнесено к человеку. Существующие данные позволяют предположить, что некоторые воздействия, воспринимаемые плодом, определяют реакцию ребенка на эти стимулы в дальнейшем. Исследования, проведенные на новорожденных (спустя часы после рождения и на четвертые сутки), показали разную реакцию (мимическую и поворот головы) на запах аниса. Дети, «знакомые» с этим запахом (в рацион их матерей в последние две недели беременности входили изделия с анисовым сиропом), демонстрировали предпочтение этого стимула, другие же либо не реагировали, либо проявляли негативную реакцию. Показано также, что запах амниотической жидкости может оказывать успокаивающий эффект на новорожденного.

В случае предъявления новорожденным детям в возрасте двух дней донорского и материнского молока младенцы предпочитали последнее — они реагировали, совершая ориентировочные повороты головы в сторону данного раздражителя. Полагают также, что именно способностью плода слышать шумы организма матери и ее речь объясняется узнавание новорожденным материнского голоса в первые часы и дни жизни. При этом запись материнского голоса, пропущенная через систему особых фильтров, воспроизводящих свойства окружавшей плод среды, оказывается более эффективной, т.е. новорожденный предпочитает слышать голос матери так, как он воспринимался до рождения.

Реакции плода человека на звуковые стимулы могут быть зарегистрированы начиная с 23 — 30-недельного эмбрионального возраста. По их изменениям можно заключить, что, например, плод в возрасте 26 — 34 недель «различает» речевые звуки ([i] от [a]) и их сочетания ([babi] от [biba]). Более того, показано, что плод по-разному реагирует на «знакомый» (стихотворение, которое мать ежедневно читала вслух в период 33-й по 37-ю неделю беременности) и новый текст, а также на голос диктора (матери или другой женщины). Примечательно, что после рождения эти дети предпочитали слушать знакомое стихотворение, прочитанное матерью, всем другим вариантам (иной текст, другой диктор). Таким образом, «лингвистические предпочтения» новорожденных — предпочтение голоса матери голосу посторонней женщины, родного языка иностранному, слышанного в течение нескольких недель до рождения новому — могут быть результатом пренатального обучения.

Инсайт, или озарение. С позиций сопоставления с ассоциативным обучением инсайт рассматривают как быстрое появление адаптивного ответа (решение задачи) без предварительных проб и ошибок. Так, знаменитостью стала обезьяна по кличке Имо, которая однажды изящно решила задачу по очистке зерен злаков от песка (подробно об этом см. далее). Основополагающими в изучении этого феномена стали исследования В. Кёлера, проведенные в начале XX в. и обобщенные в его книге «Мыслительные способности антропоидов», вышедшей в 1925 г. Автор изложил результаты наблюдений за поведением шимпанзе и привел примеры внезапного решения предложенной им задачи за счет появления новой реакции. Так, шимпанзе по кличке Султан смог достать высоко подвешенное лакомство, поставив друг на друга ящики и взобравшись на них (рис. 8.2).

Однако в дальнейшем проведенные эксперименты дали противоречивые результаты. С одной стороны, реакции, аналогичные описанным, были выявлены у представителей приматов, не относящихся к антропоидам, хищных, птиц. Например, голубь, обученный в одном эксперименте подвигать коробку, размещая ее на зеленом пятне в центре камеры, а в другом — становиться на коробку, уже размещенную в центре, и клевать пластиковую модель банана, смог решить новую задачу: достать модель, подвинув под нее коробку в отсутствие «подсказки» — зеленого пятна (рис. 8.3). Вместе с тем выяснилось, что повторить эксперимент Кёлера на шимпанзе удастся далеко не всегда. Например, использование в качестве орудия для добывания лакомства длинной палки, составленной из двух коротких, ни разу не наблюдалось у животных, не имевших возможности манипулировать ими до эксперимента. Все эти данные поставили под сомнение трактовку самого Кёлера и его последователей, усмотревших в первых полученных

результатах свидетельство наличия у антропоидов инсайта как показателя высокого уровня мыслительных процессов, аналогичных известным у человека, связанных с пониманием ситуации и внезапным установлением причинно-следственных связей между событиями.

Многие специалисты скептически относятся к существованию инсайта как специальной формы обучения. Свидетельства способности животных к «установлению причинно-следственных связей» могут быть проиллюстрированы фактами, известными по результатам исследования ассоциативного обучения, когда заме-

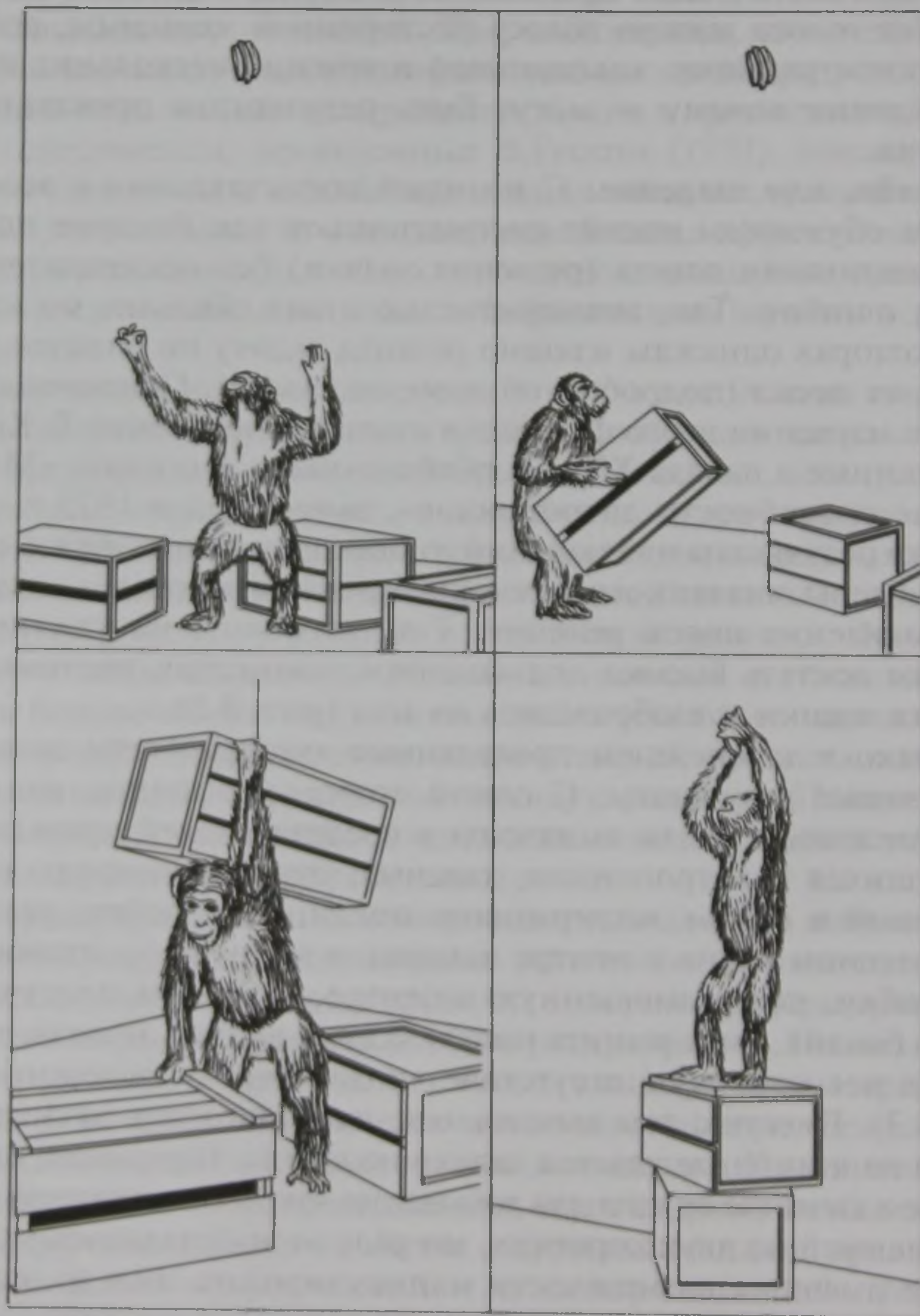


Рис. 8.2. Решение задачи путем инсайта

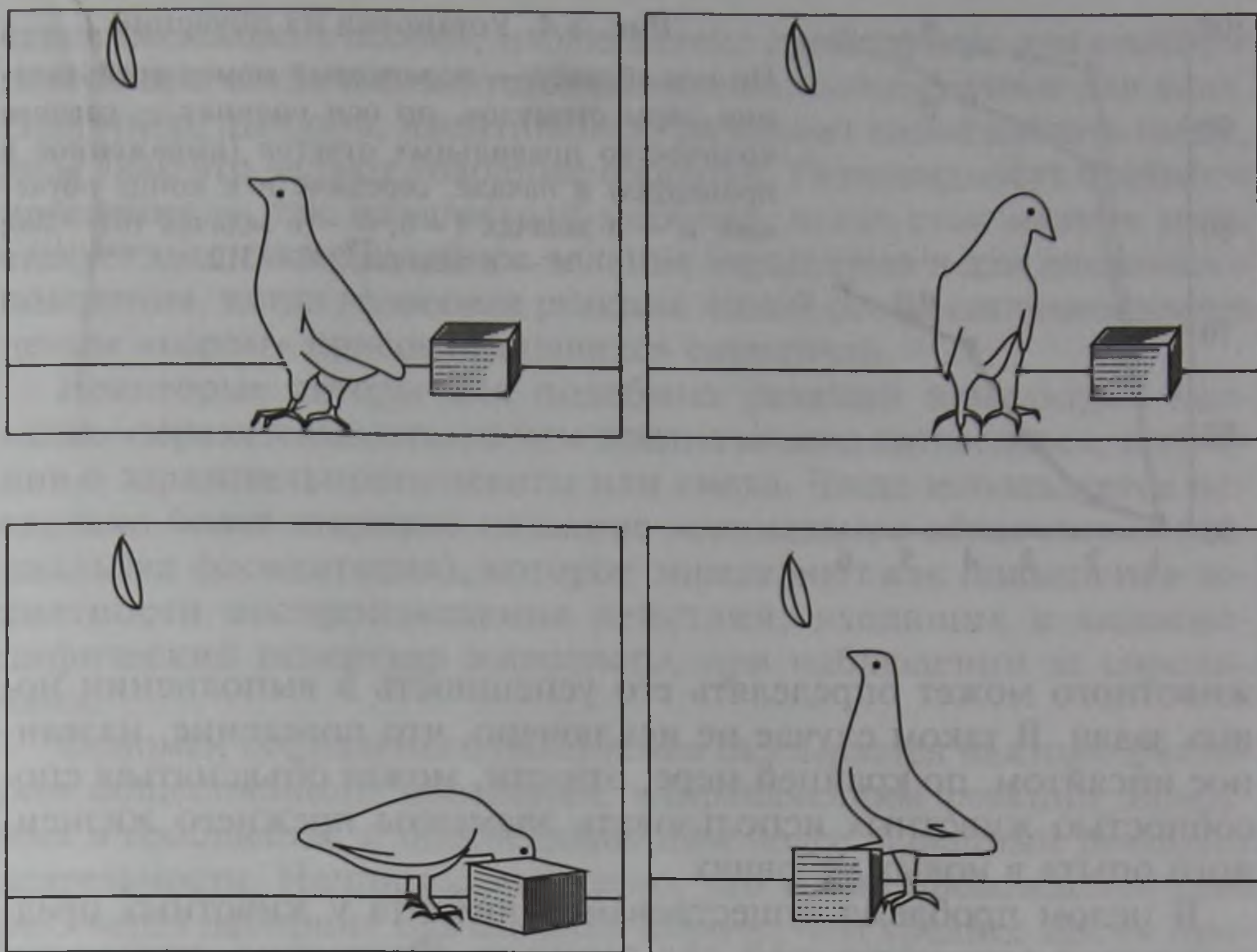


Рис. 8.3. «Инсайт» (?) у голубя (из G. Davey, 1989)

на обычного пищевого подкрепления новым приводит к нарушению выработанной реакции (обезьяны, собаки). Кроме того, использование понятия «новизна задачи» требует детального знания истории индивида. Тем не менее остается вероятность, что животное, столкнувшись с новой для него задачей, способно, не копируя уже усвоенное в результате предыдущего опыта, использовать комбинацию прежних навыков в новой ситуации.

Наличие именно такой способности было проверено в условиях экспериментов, впервые осуществленных Г. Харлоу на обезьянах (макаки-резусы) в 1949 г. и получивших название «установка на обучение». Харлоу обнаружил, что обезьяны обучаются более эффективно различать пару стимулов, если заставляют их решать задачи на различение сериями, одну за другой. Формирование установки на обучение выражалось во все более быстром достижении животным максимально возможного уровня правильных ответов в каждой из последующих задач (рис. 8.4). Отсюда понятно другое название этого феномена — «обучение учиться».

Дальнейшие эксперименты показали, что формирование установки на обучение характерно для представителей всех исследованных видов животных (млекопитающие от тупайи до человека и некоторые виды птиц). Следовательно, индивидуальный опыт

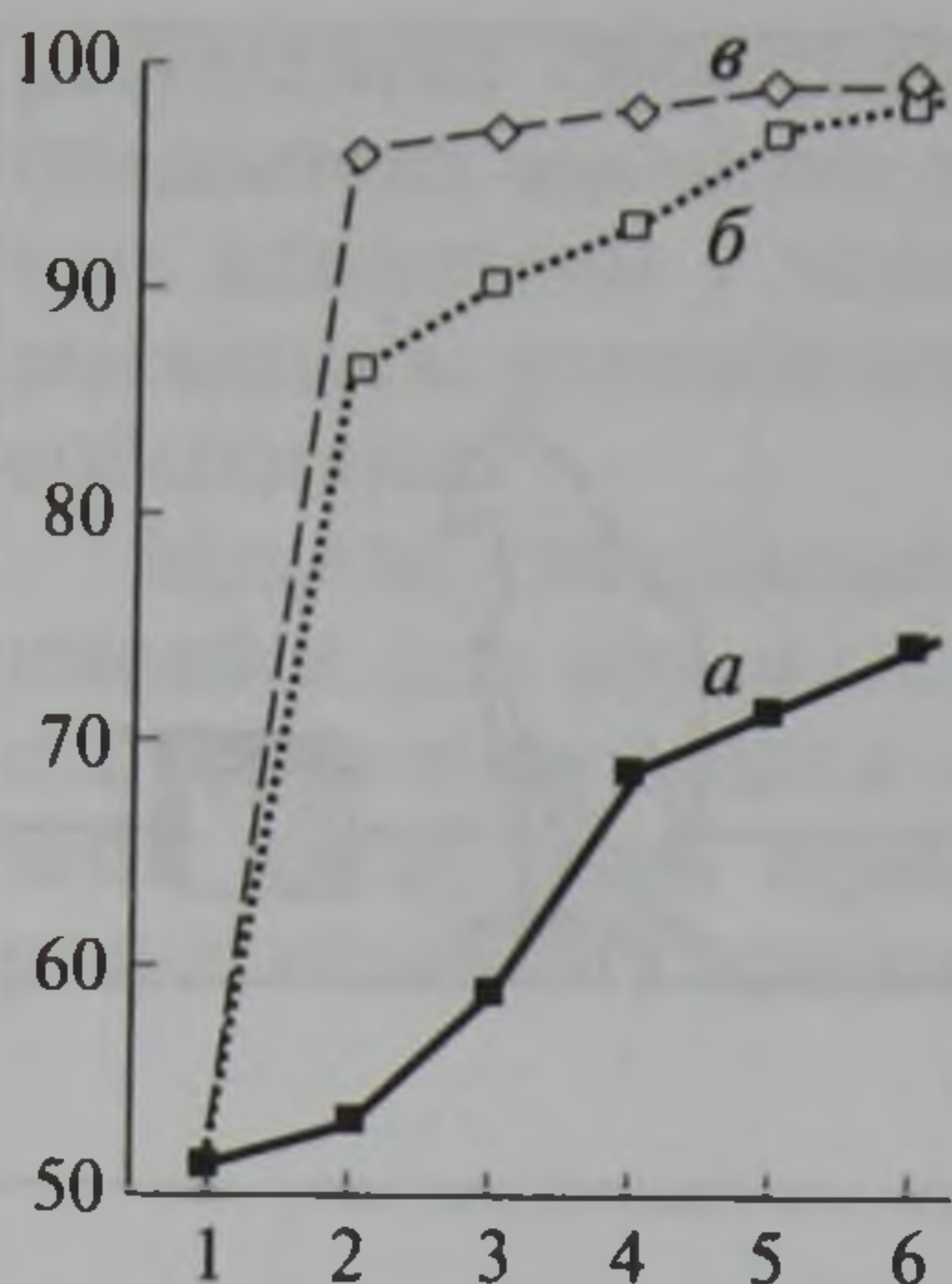


Рис. 8.4. Установка на обучение.

По оси абсцисс — порядковый номер предъявления пары стимулов, по оси ординат — среднее количество правильных ответов (выраженное в процентах) в начале, середине и к концу обучения: *а* — в задачах 1—8; *б* — в задачах 101—200; *в* — в задачах 257—312

животного может определять его успешность в выполнении новых задач. В таком случае не исключено, что поведение, названное инсайтом, по крайней мере, отчасти, может объясняться способностью животных использовать элементы прежнего жизненного опыта в новых условиях.

В целом проблема существования инсайта у животных представляется весьма трудной для решения. Феномены, описанные под этим названием, весьма разнообразны, и в настоящее время понятие «инсайт» остается весьма дискуссионным: часть исследователей отказывается видеть в нем самостоятельную форму обучения (считая результатом «обучения учиться»), другие настаивают на самостоятельности этого явления в ряду когнитивных форм обучения, подчеркивая необходимость для животного планировать собственные действия. Наконец, вполне вероятно, что под общим названием «инсайт» объединены явления, имеющие разную природу.

Имитация, или подражание. В основе феномена имитации лежит способность животного (наблюдателя) воспроизводить действия другой особи (демонстратора) без какого-либо подкрепления. Этот широко известный феномен по-разному определяется исследователями. Различия во взглядах на него вызваны широкой распространенностью подражания в мире животных, с одной стороны, и его значимостью для человека — с другой.

Некоторые авторы предлагают подразделять имитацию на разные виды в зависимости от конкретных проявлений и уровней сложности имитируемой реакции, другие — в зависимости от предполагаемых факторов, определяющих подражание. Существуют попытки противопоставить формы подражания у животных и человека.

Обучение путем наблюдения весьма распространено в мире животных. Одно из его проявлений — координированные дей-

ствия нескольких особей, наблюдаемые при стадном или стайном поведении, когда имитируется поведение, специфичное для вида. Например, цыплята, насытившись, начинают снова клевать пищу, видя, как это делают голодные собратья. Разновидность стайного поведения — так называемый моббинг, когда стая мелких птиц атакует хищника. Подобное явление характерно и для вокального поведения, когда голосовая реакция одной особи сопровождается целым «хором» присоединившихся сородичей.

Некоторые авторы для подобных реакций используют название «заразительность», с чем вполне можно согласиться, вспомнив о заразительности зевоты или смеха. Чаще используется несколько более широкое название «социальное облегчение» (социальная фасилитация), которое определяют как повышение вероятности воспроизведения действий, входящих в видоспецифический репертуар животного, при наблюдении за сородичами.

Феномен социального облегчения оказывается важным фактором общественного поведения, направляющим реакции животных в сообществе и обеспечивающим более успешный результат деятельности. Например, показано, что время прохождения стаи рыб через лабиринт оказывается короче, чем среднее время прохождения отдельных особей. Многие виды рыб в группе быстрее находят пищу, чем поодиночке.

Некоторые авторы относят эти явления не к обучению, а к инстинктивному поведению, полагая, что сородич-демонстратор или его действия выступают в качестве ключевого стимула. Однако в некоторых экспериментах показано, что подобная способность может приводить к модификации поведения, т.е. к обучению.

Так, две группы необученных рыб (гуппи) при помещении в аквариум модели хищника, скрываясь от него, следовали двумя разными путями, каждая группа повторяла действия предварительно обученного (по-разному для двух групп) сородича. При изъятии демонстратора каждая из групп тем не менее скрывалась быстрее по сравнению с контролем, причем большинство рыб повторяло «указанный» путь. В другом эксперименте показано, что рыбы способны повторять один из двух возможных путей к кормушке, а именно тот, которым они следовали при имитации действий обученной особи.

Часто животные могут наблюдать поведение уже обучившегося сородича. В этом случае особь, имитируя его действия, приобретает и включает в свой репертуар новые движения и комплексы движений (например, новые фрагменты песни у певчих птиц, навыки добывания пищи и т.д.). Такую форму подражания называют «традиционным обучением» по одной из классификаций или «истинной имитацией» — по другой.

Подобную особенность поведения широко используют люди, занимающиеся дрессировкой. Новое животное, наблюдая за работой дрессированного, в дальнейшем обучается быстрее. Если при этом животное-наблюдатель имеет возможность видеть, как демонстратор получает подкрепление, то говорят об имитационном обусловливании. Например, молодые лавраки (представители окунеобразных) научаются нажимать на педаль, чтобы получать пищу, после наблюдения за обученными животными.

Однако и при отсутствии видимого подкрепления возможно формирование реакции, подобной наблюдаемой, причем имитация как способ обучения может оказаться эффективнее, чем выработка условного рефлекса. Очень показательны выполненные в начале 1990-х гг. (и вызвавшие широкое обсуждение) исследования на осьминогах. Оказалось, что, лишь наблюдая за поведением сородича, предварительно обученного дифференцировке двух стимулов (но не получавшего подкрепления во время демонстрации), необученные животные способны воспроизвести «правильный» ответ. Примечательно, что для обучения осьминогов-демонстраторов выбору, например, красного шара и игнорированию белого (использовалось положительное пищевое и негативное электрическое подкрепление соответственно) потребовалось в среднем 17 сочетаний. Осьминоги-наблюдатели же освоили это различие, лишь наблюдая за четырьмя подходами обученной особи (рис. 8.5). Причем высокий уровень правильных реакций,

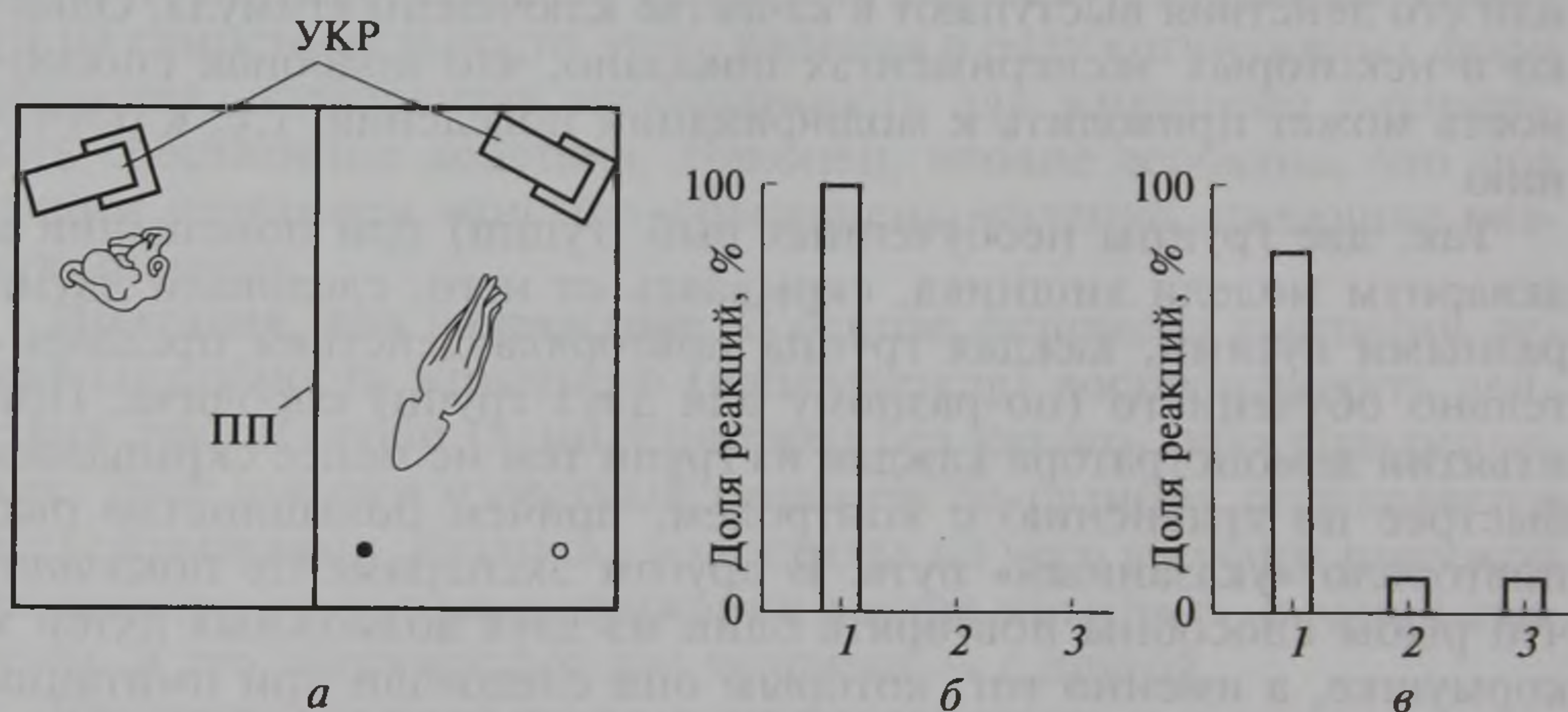


Рис. 8.5. Имитация у осьминога *Octopus vulgaris* (по G. Fiorito, P. Scotto, 1992).

Проведение эксперимента (а): необученное животное (слева) во время демонстрации покидает укрытие УКР и через прозрачную перегородку ПП наблюдает за действиями сородича (справа), направляющегося к красному шару. Соотношение различных реакций у обученных осьминогов при демонстрации (б) и осьминогов-наблюдателей в тесте, проведенном спустя 1 ч (в): 1 — правильный ответ; 2 — ошибочная реакция; 3 — отсутствие реакции. Данные по 30 парам животных

отмеченный у них при проведении теста спустя один час после демонстрации, сохранился при тестировании через пять дней. Удивительным представляется не сам факт обучения — осьминоги обладают весьма развитым мозгом, а то, что имитация обычно рассматривается как феномен, характерный для общественных животных, к которым осьминоги не относятся.

Важнейшей чертой имитации оказывается то, что именно этим способом навык, приобретенный какой-либо одной особью в ходе индивидуального развития, может стать достоянием других животных и в целом способствовать повышению адаптивности поведения сообщества.

Наибольшую ценность представляют данные о возможности распространения навыка в естественных условиях. Например, в Англии в 1940-е гг. синицы научились вскрывать бутылки с молоком и спивать сливки. Отмеченный впервые в одном из графств, этот навык вскоре широко распространился по соседним территориям.

Среди немногих документированных сведений о подобных явлениях наиболее известны результаты многолетних наблюдений за популяцией макак на островах Японии. В 1953 г. внимание исследователей привлекло необычное поведение молодой (около 1,5 лет) самки Имо, обитавшей на о-ве Кошима. Она, прежде чем съесть батат, поплескала на него водой («вымыла»?). Спустя девять лет в 1962 г. практически все члены популяции макак, обитавшей на этом острове, демонстрировали то же поведение. Исключение составили самые молодые (новорожденные и годовалые) и самые старые (старше 12 лет) особи. Таким же образом распространился и другой навык, впервые отмеченный у Имо двумя годами позднее. Вместо того чтобы собирать зерна (как и батат, предлагавшийся исследователями в качестве лакомства) с земли, животные забирали смесь песка и зерен на берегу, бросали ее в воду и собирали зерна уже с поверхности воды. Спустя семь лет около 40 % членов популяции поступали так же. Максимально широко это поведение было распространено среди 4—5- и 6—7-летних особей (около 80 и более 90 % соответственно) — животных, не являвшихся свидетелями первой демонстрации Имо. Эти результаты позволили авторам расценить подобное поведение как прекультурное, обеспечивающее передачу навыка последующим поколениям. Современные исследователи широко используют термин «культурная преемственность» (передача информации от поколения к поколению негенетическим путем) и по отношению к животным.

Имитацией часто объясняются и различия в использовании орудий при пищедобывательном поведении приматов одного и того же вида, но относящихся к разным популяциям. Навык распространяется в основном через молодых особей. Среди животных — свидетелей находки Имо (макак, которым в 1962 г. было

более 10 лет), очень немногие включили это поведение в свой репертуар. Успешность имитации может различаться в зависимости от пола, особенностей социальных связей в сообществе животных.

Роль имитации, хотя ее значение сохраняется и в старшем возрасте, наиболее ярко проявляется в ранний период развития детеныша. Способность к копированию (в разных формах) поведения взрослых позволяет молодым животным осваивать необходимые для выживания поведенческие реакции. Так, если молодых самок обезьян изолировали от матери, они впоследствии при появлении собственных детенышей проявляют ущербность в родительском поведении. Поэтому возможности модификации поведения за счет имитации особенно велики у животных с длительным периодом созревания, характерным для человека и человекообразных обезьян.

Имитационные способности у человека в форме социального облегчения проявляются вскоре после рождения, ранее всего — в первые часы и дни жизни — в лицевой экспрессии, а позднее — в вокализациях и жестах. Бодрствующие младенцы в возрасте 18 ч начинали капризничать, а капризничавшие — плакать при прослушивании записи плача другого ребенка. Новорожденные в возрасте трех дней достоверно чаще повторяли именно те мимические движения, которые им перед этим демонстрировал взрослый. Начиная с 12-недельного возраста дети могут имитировать гласные звуки. После того как младенцы видели запись лица женщины, произносящей один из трех гласных звуков ([a], [i] или [u]), он достоверно чаще присутствовал среди звуков, которые ими произносились. Очевидно, что столь ранняя готовность некоторых мышечных групп к выполнению сложных движений при определенных условиях — взаимодействии с взрослыми людьми — обеспечивает развитие чисто человеческих свойств: богатства мимических реакций, невербальной коммуникации, способности к речи.

Сам факт повторения действий при имитации свидетельствует о сложных процессах сенсомоторной координации. Наблюдатель должен обладать способностью на основе зрительной информации воспроизвести собственные движения, сходные с увиденными. Для выяснения нейрофизиологического механизма процесса имитации представляют интерес так называемые «зеркальные» нейроны в вентральной премоторной коре у обезьян, в активности которых отражается как собственное движение по захвату пищи, так и наблюдение за аналогичным движением, выполняемым другими особями.

Имитация обеспечивает повышение уровня организации поведения не только молодого индивида, но и — в случае общественного поведения — всей популяции, поскольку дает возможность воспроизводить опыт, накопленный в предыдущем поколении.

Можно заключить, что выученное поведение, переданное от родителей потомству, представляет собой зачатки культуры в мире животных.

Имитация имеет особое значение как способ приобщения ребенка к достижениям человечества. Взаимосвязь имитации и культуры столь очевидна, что представление о наличии культурной эволюции получило широкое признание. Понятие «мим», введенное Р. Докинзом (1993) в качестве единицы культурного наследования, включено в Оксфордский словарь английского языка и определено как «элемент культуры, который может быть передан негенетическим путем, главным образом имитацией».

* * *

Таким образом, для животных и человека в настоящее время установлен ряд общих форм обучения, которые не могут быть сведены к условно-рефлекторному обучению. В целом понятие обучения включает разные по проявлениям и условиям формирования феномены, общая функциональная роль которых, выраженная в изменении поведения, заключается в расширении возможностей животного адаптироваться к условиям окружающей среды.

Вследствие неполноты имеющихся знаний о механизмах, лежащих в основе каждого из описанных в настоящей главе примеров, строгой классификации форм обучения не существует. Тем не менее можно выделить нечто общее, объединяющее все признанные формы обучения (и их многочисленные вариации). В основе любого проявления обучения лежит достигнутое так или иначе изменение субъективной биологической значимости какого-либо стимула или совокупности стимулов (чаще приобретение биологической значимости стимулом или совокупностью стимулов). Обучение может осуществляться в различных ситуациях и благодаря различным процессам. Рознятся также и признаки, по которым можно судить о том, что обучение состоялось. Тем не менее результат («выгода») — один: повышение адаптивности поведения (как отдельного индивида, так и сообщества) за счет обеспечения взаимодействия генетических и эпигенетических факторов. Вполне возможно, что в основе всех форм обучения, несмотря на разнообразие видов их классификации и используемых терминов, лежат проявления одного и того же свойства нервной системы, которым она обладает с момента своего появления.

УСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС И СЕНСОРНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ДВИЖЕНИЙ

Любая рефлекторная реакция обусловлена взаимодействием сенсорных и исполнительных (двигательных, эффекторных) систем мозга, т.е. процессами сенсомоторной координации. Роль различных мозговых структур в этих процессах зависит от способа формирования реакции (по условно- или безусловно-рефлекторному механизму); систематического положения животного; физических характеристик сенсорных сигналов; особенностей выполнения необходимого эффекторного акта; потребностей, обуславливающих возможность возникновения условно-рефлекторных реакций. Рассмотрение процессов сенсомоторной координации необходимо для понимания формирования рефлекторных реакций.

9.1. Процессы сенсомоторной координации

Формирование адекватных поведенческих реакций животных на сенсорные сигналы предопределяется установлением целесообразного согласования активности нервных элементов сенсорных и двигательных (эффекторных) систем мозга. По И. М. Сеченову, «чувствование и движение являются согласованными между собой в смысле достижения определенных целей». Под достижением определенных целей понимается удовлетворение текущих потребностей организма, успешность которого оценивается с помощью эмоций (П. В. Симонов, 1987). Мотивация как «определенная потребность», стремление к ее удовлетворению лежат в основе целенаправленных движений. Свойства произвольного двигательного акта определяются целью совершаемого действия (Э. Эвартс, 1982). Таким образом, наличие мотивации и стремление к ее устранению могут рассматриваться в качестве характерных признаков целенаправленных, произвольных движений.

Сенсорными называют процессы, возникающие вслед за предъявлением сенсорных сигналов и отражающие специфику их физических характеристик; *моторными* — предшествующие эффекторным реакциям и коррелирующие с особенностями их возникновения и протекания. Сущность процессов сенсомоторной координации менее очевидна. С точки зрения современной нейрофизиологии процессы сенсомоторной координации отражаются в избирательном характере реагирования нейронов на определенные сочетания стимула и движения.

Прямые экспериментальные доказательства реальности процессов сенсомоторной координации были получены при проведении опытов, в которых животное в ответ на каждый из двух сенсорных стимулов ($S1$ и $S2$) должно было совершать две разные двигательные реакции ($R1$ и $R2$). В нейрофизиологических опытах исследовалась активность каждого из нейронов при использовании всех сочетаний стимулов и реакций ($S1R1$, $S2R2$, $S1R2$, $S2R1$). Заранее можно было предположить, что «чисто сенсорные» реакции нейрона (или их компоненты) будут определяться физическими характеристиками сигналов и не будут зависеть от используемого движения; «чисто моторные» реакции (или их компоненты) будут зависеть от вида двигательной реакции ($R1$ или $R2$), но не от стимула, вызывающего то или иное движение; «сенсомоторные» реакции нейрона (или их компоненты) будут зависеть от конкретного сочетания сигнала и движения.

Оказалось, что большая часть «сенсорных реакций» проявляется в соответствующих сенсорных областях коры, большая часть моторных — в двигательных. Но и в сенсорных, и в ассоциативных, и в моторных областях обнаружен избирательный характер отражения определенного сочетания стимула и движения. Так, в слуховых отделах коры мозга обезьян у 9—17 % нейронов начальные фазы реакций зависели от характеристик акустических сигналов, а через 50—180 мс активность зависела от используемого сочетания звука и движения.

С помощью метода магнитоэнцефалографии установлено, что активность слуховой коры мозга человека уже через 90—110 мс зависит не только от частоты заполнения тонального стимула, но и от требуемого движения. Эти результаты не только свидетельствуют в пользу реальности сенсомоторных процессов, но и указывают на возможность участия одних и тех же нейронов различных областей коры в разных процессах, в разные временные интервалы после предъявления сенсорного сигнала. Еще одна отличительная особенность проявления процессов сенсомоторной координации в импульсной активности нейронов заключается в значительном разбросе латентных периодов, который обуславливает слабую корреляцию реакций нейронов как с началом действия сенсорных сигналов, так и с моментом формирования требуемого движения.

Возможность выделения как таковых процессов соотнесения сенсорных сигналов и определенных двигательных реакций, выявления значимости определенных мозговых структур в организации этих процессов следует и из данных о влиянии повреждения мозговых структур на дифференцирование сенсорных сигналов при отсутствии сенсорного и моторного дефицита. Так, билатеральное удаление локальных проекций передних конечностей в сенсомоторной области коры мозга кошек приводит к наруше-

нию дифференцирования ряда сенсорных сигналов при обучении животных реагировать на положительный стимул быстрым движением лапы.

Однако при использовании этими же животными для совершения двигательной условно-рефлекторной реакции не лапы, а морды, нарушения в дифференцировании сенсорных сигналов не выявляются. И наоборот, после локальных повреждений моторного представительства морды в коре животное способно успешно дифференцировать сигналы, совершая движение лапой, но не мордой. Таким образом, у этих животных не нарушается способность различать использованные сигналы, т.е. сенсорный дефицит не проявляется.

Нарушения дифференцирования сенсорных сигналов после повреждения сенсомоторной коры не обусловлены и моторным дефицитом, так как эти же животные без видимых затруднений успешно захватывают мясо как лапой, так и мордой, временные параметры используемых движений изменяются после операции незначительно и на короткое время.

Нарушения дифференцирования комплекса сенсорных сигналов от его компонентов после удаления сенсомоторной области коры были выявлены как в модели тормозного (животное нажимает на педаль при предъявлении комплекса и не реагирует при предъявлении компонентов), так и положительного (животное нажимает на одну педаль при предъявлении комплекса и на другую при предъявлении компонентов) дифференцирования. Эти данные позволяют исключить и вовлечение неких гипотетических механизмов внутреннего торможения из возможных вариантов объяснения полученных результатов. В целом результаты эксперимента могут рассматриваться в качестве доказательства причастности сенсомоторной области коры к соотношению сенсорных сигналов разной модальности с соответствующей двигательной реакцией, т.е. к процессам сенсомоторной координации.

Существование процессов сенсомоторной координации подтверждается и рядом психофизических исследований. В соответствии с классическими представлениями мозг осуществляет последовательную трансляцию сенсорных кодов в моторные. В этом случае предполагается, что сенсорные и моторные процессы протекают последовательно. Такое представление обычно используется при анализе простой сенсомоторной реакции (например, нажатие пальцем кнопки в ответ на акустический стимул). Однако при синхронизации движений с ритмически предъявляемыми звуками наблюдается опережающий (на 30 — 50 мс) запуск движений.

Есть данные о возможности конфликта между сенсорными и моторными процессами в связи с «занятостью» в какой-то промежуток времени общих мозговых систем. При наличии общих еди-

ных систем их использование для перцептивных процессов может нарушать протекание моторных, и наоборот. Исследования показали, что подготовка к определенному движению в связи с восприятием одного из двух сигналов влияет на оценку другого. Разрешение конфликта между восприятием и движением в каждый момент времени может определяться относительной значимостью каждого из них.

Таким образом, совокупность полученных к настоящему времени данных свидетельствует о реальности существования процессов сенсомоторной координации.

9.2. Структурно-функциональные основы сенсомоторной координации

Проблема сенсомоторной координации является узловой для изучения центральных механизмов сенсорной организации различных целенаправленных движений и условно-рефлекторных эффекторных реакций. Сущность проблемы может быть сведена к двум основным вопросам: «Каким образом один и тот же стимул может вызывать различные двигательные акты?»; «Каким образом одно и то же движение может формироваться при восприятии различных сенсорных сигналов?».

Данные вопросы априори предполагают адаптивный характер процессов сенсомоторной координации, их пластичность. При этом поведенческие акты могут обуславливаться не непосредственными сенсорными воздействиями, а извлечением из памяти их образов. С другой стороны, процессы сенсомоторной координации могут и не иметь видимых для внешнего наблюдателя проявлений в форме активации каких-либо эффекторных органов.

В каждой конкретной ситуации живой организм, исходя из доминирующей мотивации, выбирает среди множества сенсорных воздействий определенные и формирует соответствующие поведенческие реакции. Таким образом, в каждый момент времени реализуются определенные формы сенсомоторной координации.

Согласно классическим представлениям, распространенным в настоящее время, сенсорная организация произвольных движений обуславливается анализом внешних воздействий, осуществляемым первичными кортикальными зонами соответствующих анализаторов; сопоставлением поступающей от анализаторов информации с «хранящимися в памяти образами» в ассоциативных областях коры и последующей передачей сигнала на моторные области коры больших полушарий. При таком подходе в упрощенном виде кора больших полушарий как «орган условных рефлексов» представлялась совокупностью сенсорных, переключатель-

ных и моторных отделов аналогично спинному мозгу для ряда безусловных рефлексов.

Однако в настоящее время есть все основания говорить о параллельном и последовательном характере не только обработки сенсорной информации, но и ее использования, т.е. о возможности выхода информации, обработанной в специфических образованиях сенсорных систем, на источники нисходящих трактов к исполнительным аппаратам на всех уровнях центральной нервной системы (ЦНС).

Организация любого двигательного акта основана на координированном во времени и пространстве сокращении определенных групп экстрафузальных мышечных волокон. Активация различных мышечных групп предопределяется возбуждением и торможением соответствующих мотонейронов. Известно, что у высших позвоночных активация различных двигательных единиц может происходить при электрической стимуляции самых разных образований мозга, по-видимому, за счет выхода импульсных потоков на конечное число нисходящих трактов. Для срабатывания мотонейронов необходима пространственная суммация импульсации ряда нисходящих трактов (П.Г.Костюк, 1973). Основные нисходящие пути спинного мозга к мотонейронам — кортикоспинальный, руброспинальный, тектоспинальный, вестибулоспинальный, ретикулоспинальный. Все нисходящие тракты широко разветвляются в спинном мозге. При этом филогенетически более старые (вестибуло- и ретикулоспинальные) пути более разветвлены, чем новые (рубро- и кортикоспинальные). Все источники этих нисходящих путей получают входы из специфических образований различных сенсорных систем.

На рис. 9.1 представлена схема связей специфических образований слуховой и зрительной сенсорных систем с источниками нисходящих трактов к мотонейронам спинного мозга. В настоящее время в организации мозга можно выделить несколько уровней, на которых происходят взаимодействия сенсорных и моторных систем.

Нижние уровни ЦНС играют существенную роль в активации мотонейронов, иннервирующих мышцы среднего уха и глазного яблока. Для позных перестроек существенное значение имеет вестибулоспинальная система; за счет ретикулоспинальных путей, по-видимому, возникает реакция вздрагивания; некоторые рефлекторные двигательные реакции и позные перестройки, связанные с воздействием сенсорных стимулов, происходят при участии мозжечка. Ориентировочные движения в сторону источника телцептивных сенсорных сигналов предопределяются деятельностью тектоспинального пути; сенсорную организацию движений на основе приобретенного опыта связывают с базальными ганглиями и таламокортикальным уровнем.

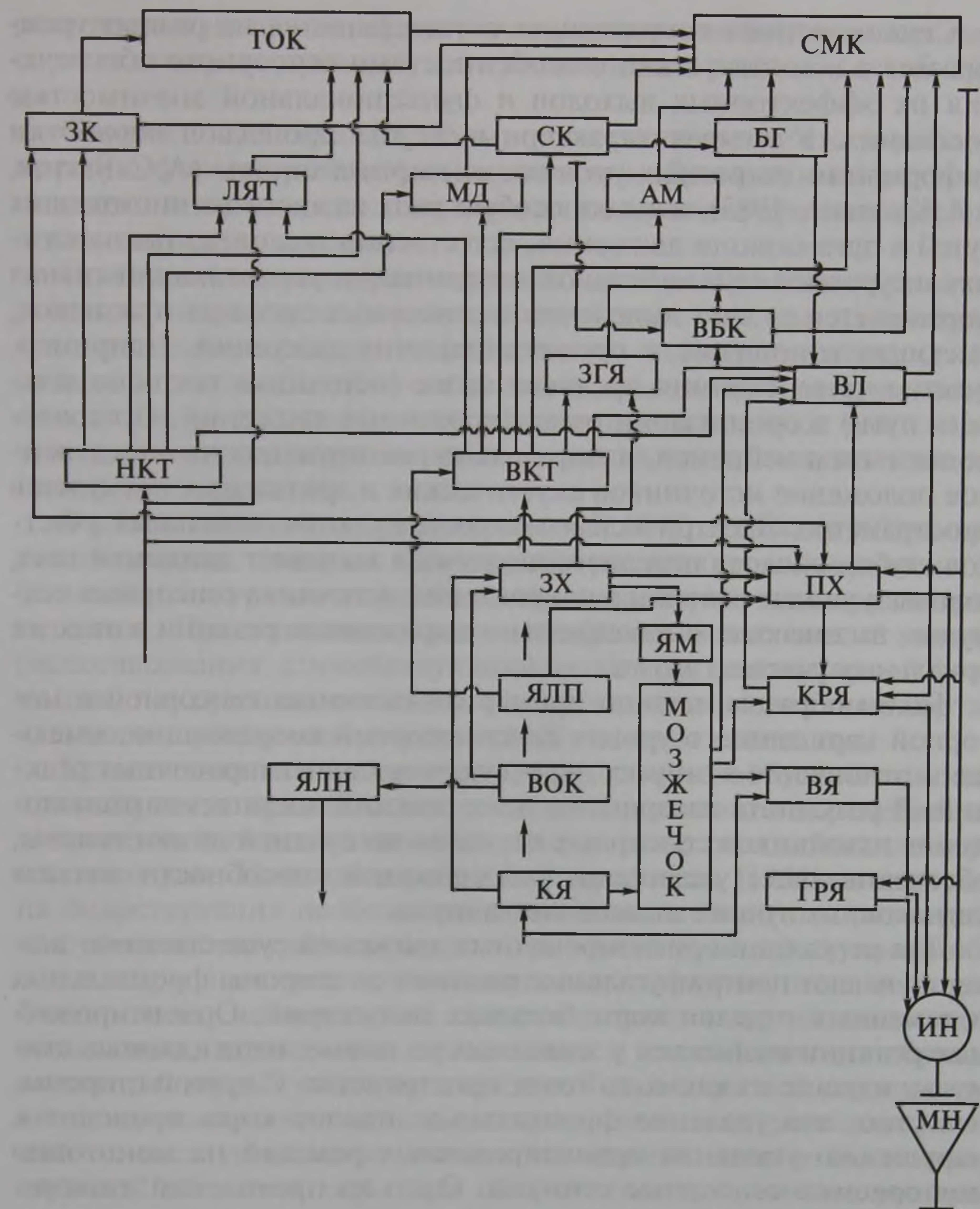


Рис. 9.1. Связи специфических образований слуховой и зрительной сенсорных систем с источниками нисходящих трактов к мотонейронам спинного мозга:

АМ — амигдала; БГ — базальные ганглии; ВБК — вентробазальный комплекс; ВКТ — внутреннее коленчатое тело; ВЛ — вентролатеральное ядро; ВОК — верхнеоливарный комплекс; ВЯ — вестибулярные ядра; ГРЯ — гигантоклеточное ретикулярное ядро; ЗГЯ — задняя группа ядер таламуса; ЗК — зрительная кора; ЗХ — задние холмы четверохолмия; ИН — интернейрон; КРЯ — красное ядро; КЯ — кохлеарное ядро; ЛЯТ — латеральное ядро таламуса; МН — мотонейрон; МД — медиодорсальное ядро таламуса; НКТ — наружное коленчатое тело; ПХ — передние холмы четверохолмия; СМК — сенсомоторная кора; СК — слуховая кора; ТОК — теменная область коры; ЯЛН — ядра лицевого нерва; ЯМ — ядра моста; ЯЛП — ядра латеральной петли

Сенсомоторная координация осуществляется на разных уровнях мозга в соответствии с особенностями сенсорного обеспечения их эффекторных выходов и функциональной значимостью последних. Учитывая характерные черты процессов обработки информации на разных уровнях сенсорных систем (А.С. Батуев, Г.А. Куликов, 1983), а также особую роль каждого из нисходящих путей в организации движений, естественно полагать, что на каждом из уровней сенсомоторной координации управляющий сигнал формируется за счет выделения в сенсорных сигналах признаков, имеющих отношение к организации этих движений. Например, участие четверохолмия среднего мозга (источника тектоспинального пути) в организации ориентировочных движений обусловлено наличием нейронов, избирательно реагирующих на определенное положение источников акустических и зрительных стимулов в пространстве. Электрическая микроstimуляция локальных участков глубоких слоев переднего двухолмия вызывает движения глаз, головы и ушных раковин в направлении источника сенсорных стимулов, вызывающего максимально выраженные реакции в этих же локальных участках мозга.

Таким образом, налицо пример согласования сенсорной и моторной карт данного уровня сенсомоторной координации, имеющего отношение к запуску перечисленных ориентировочных реакций. В результате совершения этих реакций достигается расположение источников сенсорных сигналов по средней линии головы, обеспечивающее увеличение разрешающей способности анализа сигналов, их лучшее выделение из шума.

Для регуляции ориентировочных движений существенное значение имеют центрифугальные влияния со стороны фронтальных и теменных отделов коры больших полушарий. Ориентировочные реакции возникают у животных на новые, неожиданные стимулы, идущие из каких-то точек пространства. С другой стороны, известно, что удаление фронтальных отделов коры приводит к нарушению угашения ориентировочных реакций на монотонно повторяемые сенсорные стимулы. Одно из проявлений динамического характера функциональной организации сенсорных входов фронтальной области коры — выраженность привыкания их электрических реакций при ритмической стимуляции, т.е. высокая реактивность нейронов фронтальной области коры в отношении новизны сенсорных сигналов. Привыкание (хабитуация) представляет собой уменьшение величины электрических реакций по мере ритмического повторения стимулов, одинаковых по физическим параметрам. Достаточно длительная подача стимулов, не сопровождающаяся подкреплением, приводит к уменьшению реакций, а затем и к полному их исчезновению (в первую очередь двигательных). Развитие привыкания зависит от частоты предъявления сигналов и уровня их интенсивности. Незначительные, но

различные изменения физических параметров действующих сенсорных стимулов приводят к восстановлению реакции (дехабитуации).

Феномен привыкания обычно рассматривают как наиболее простую форму проявления негативного обучения и широко используют в качестве модели обучения на разных уровнях организации живых организмов.

Привыкание может рассматриваться как обучение, поскольку уменьшение реакции на повторное действие стимула происходит, если система сохранила информацию о характеристиках предыдущего стимула. Ослабление реакции, вызванной новым стимулом, по мере его повторения обычно рассматривают как свидетельство потери стимулом значимости для организма, его превращения в некий «шум».

В соответствии с представлениями Е. Н. Соколова (1969) о «нервной модели стимула» повторение раздражителей приводит к фиксации на уровне коры больших полушарий всех параметров сигналов. Предъявление нового стимула вызывает некий сигнал рассогласования, способствующий активации ретикулярной формации, т. е. привыкание в этом случае является следствием кортикального торможения ретикулярной системы активации.

Естественно возникает вопрос о причинной обусловленности привыкания и прежде всего о месте первичного возникновения декремента (последовательного уменьшения) реакций на сенсорные стимулы. Начиная с работ В. В. Артемьева (1951), в которых на бодрствующих необездвиженных кошках было показано резкое уменьшение суммарных электрических реакций слуховой области коры при повторении звуковых стимулов, подавляющее большинство исследований свидетельствует о принципиальной возможности проявления привыкания в специфических образованиях различных сенсорных систем. Так, в слуховой системе наличие привыкания показано для суммарных электрических реакций на всех уровнях начиная с кохлеарных ядер и заканчивая слуховой областью коры при обеспечении постоянства условий стимуляции на входе. При этом привыкание проявляется не одновременно на всех уровнях ЦНС, а последовательно, начиная с кортикального (Я. А. Альтман, 1960).

Принципиальным представляется даже не сам отмеченный выше факт проявления привыкания реакций фронтальных областей коры, а то, что двустороннее ее удаление у кошек препятствует развитию привыкания первичных ответов в специфических кортикальных проекциях. Билатеральное удаление роstralных отделов коры у кроликов и взрослых кошек (в отличие от котят) приводит к нарушению угашения ориентировочной реакции.

Из вышеизложенного можно сделать вывод о значении фронтальной области коры для угашения ориентировочных реакций.

Для ориентации во внешней среде необходимо пространственное соотнесение локализации сенсорных стимулов и положения воспринимающего субъекта, т.е. пространственных координат источника сенсорных стимулов относительно внутренней системы координат организма. Формирование последней, так называемой «схемы тела», осуществляется на основе обработки и взаимодействия информации от кожных, мышечных, суставных, вестибулярных рецепторов. Согласно имеющимся данным для формирования схемы тела особое значение имеют теменные ассоциативные области коры больших полушарий. Поэтому инвариантный характер локализации источника сенсорных сигналов (например, независимо от положения головы) предопределяется, по-видимому, анализом как пространственных характеристик стимулов, так и оценкой «схемы тела» при участии теменных отделов коры больших полушарий.

Установленная в экспериментах избирательность реагирования нейронов моторной области коры на расположение или движение источника звуковых сигналов около средней линии головы может обуславливать участие этой области коры в обеспечении точности двигательной ориентировочной реакции на звук. Таким образом, в норме даже относительно простые движения, например ориентировочные, формируются на основе взаимодействия различных мозговых систем.

Организация быстрых моторных реакций требует не только сокращения определенной группы мышц, но и сопутствующих позных перестроек. Позные перестройки позволяют совершать движения конечностей за счет перераспределения силы тяжести между другими точками опоры и удержания центра тяжести в пределах, необходимых для сохранения равновесия. Поэтому для возникновения многих движений необходимы предшествующие позные перестройки, в организации которых существенную роль играют руброспинальные и вестибулоспинальные нисходящие пути.

9.3. Пластичность процессов сенсомоторной координации

Сенсомоторная координация осуществляется на разных уровнях мозга, однако пластичность ее процессов, носящая (по времени перестроек нейронной активности) первичный характер, является особенностью кортикального уровня организации движений.

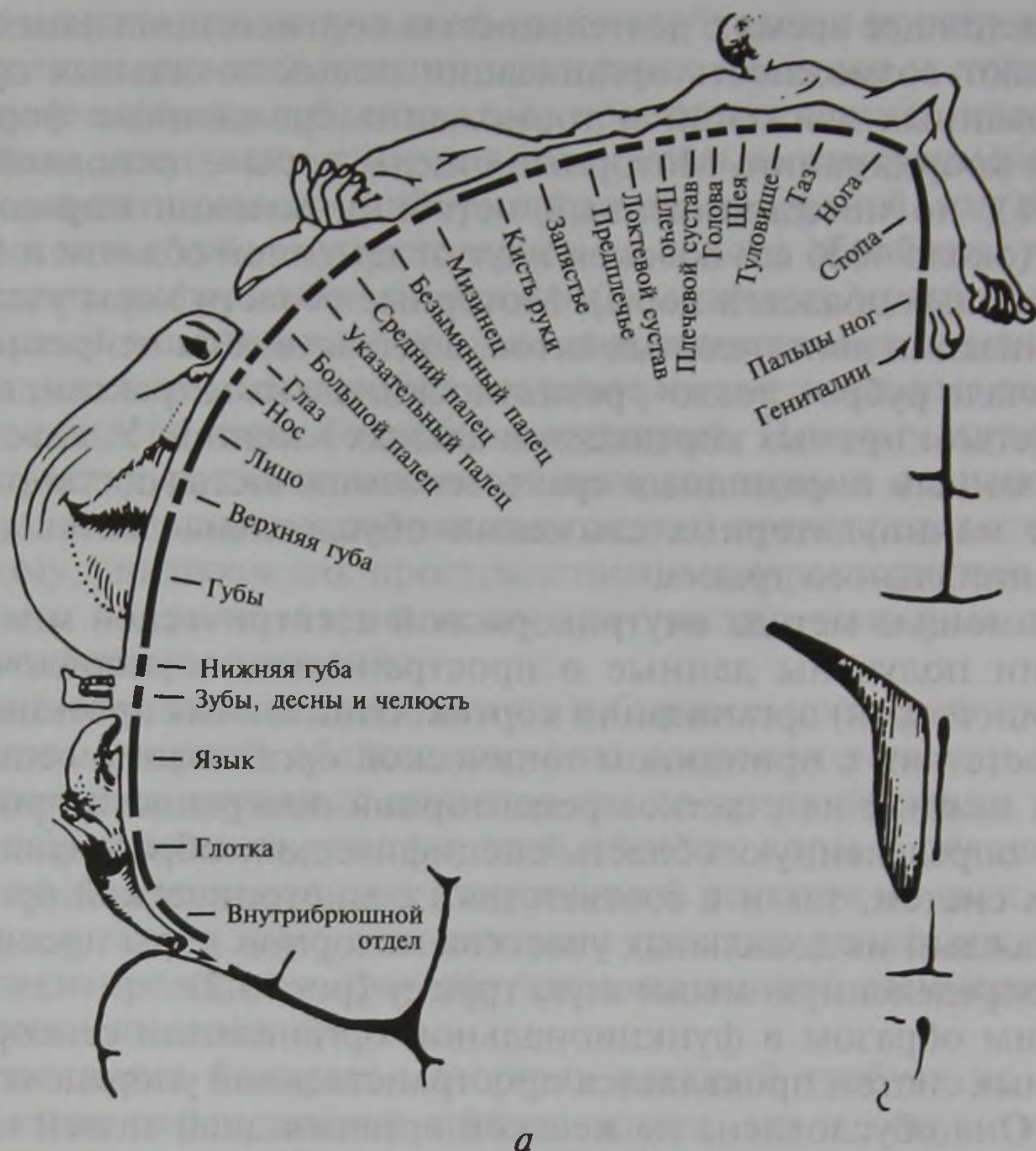
Согласно классическим представлениям, к двигательным, или моторным, областям коры относят те ее участки, электрическая стимуляция которых приводит к сокращению определенных мышц в результате активации кортикоспинальных волокон, идущих в составе пирамидного тракта.

В настоящее время с деятельностью кортикоспинальных путей связывают возможность организации новых локальных специализированных движений и торможение врожденных форм моторной координации. Моторные отделы коры — основной (около 50 %), но не единственный источник волокон пирамидного тракта (около 40 % его волокон идут от теменной области и 10 % — от сенсорных областей коры). Моторные области коры участвуют в организации двигательных актов, воздействуя на нейроны, дающие начало рубро-, текто-, ретикулоспинальным трактам, а также посредством прямых кортикоспинальных влияний. У животных с перерезанным пирамидным трактом возможность восстановления тонких манипуляторных движений обусловлена деятельностью руброспинального тракта.

С помощью метода внутрикорковой электрической микроstimуляции получены данные о пространственно упорядоченной (миотопической) организации кортикоспинальных проекций. Как в соответствии с принципом топической организации сенсорных систем каждый из участков рецепторной поверхности проецируется в определенную область специфических образований сенсорных систем, так и в соответствии с миотопической организацией каждый из локальных участков моторной коры проецируется на определенную мышечную группу (рис. 9.2).

Таким образом в функциональной организации сенсорных и моторных систем проявляется пространственная упорядоченность мозга. Она обусловлена не жесткой организацией связей мозга, а механизмами тормозного взаимодействия между группами (ансамблями, модулями) нейронов. Подобно тому как активация одних сенсорных элементов приводит к торможению других, так и возбуждение одних моторных элементов сопровождается торможением других.

Согласно экспериментальным данным, нейронные модули моторной области коры представляют собой локальные источники управляющих сигналов для определенных мышечных групп, афференты которых проецируются на эти же самые локальные участки коры по таламокортикальным путям. Таким образом в функциональной организации моторной коры проявляется соответствие соматической сенсорной и моторной «карт». Это соответствие имеет существенное значение при формировании новых двигательных навыков. Соматическая афферентация от исполнительных аппаратов позволяет контролировать правильность формирования движения, выполняя функцию контура обратной связи. Время, необходимое для проведения соматической информации от исполнительных аппаратов, обуславливает замедленный характер формируемых движений на начальных этапах обучения (например, при обучении письму, разучивании гамм и т.д.). При большой скорости выполнения новых движений особое значение



а

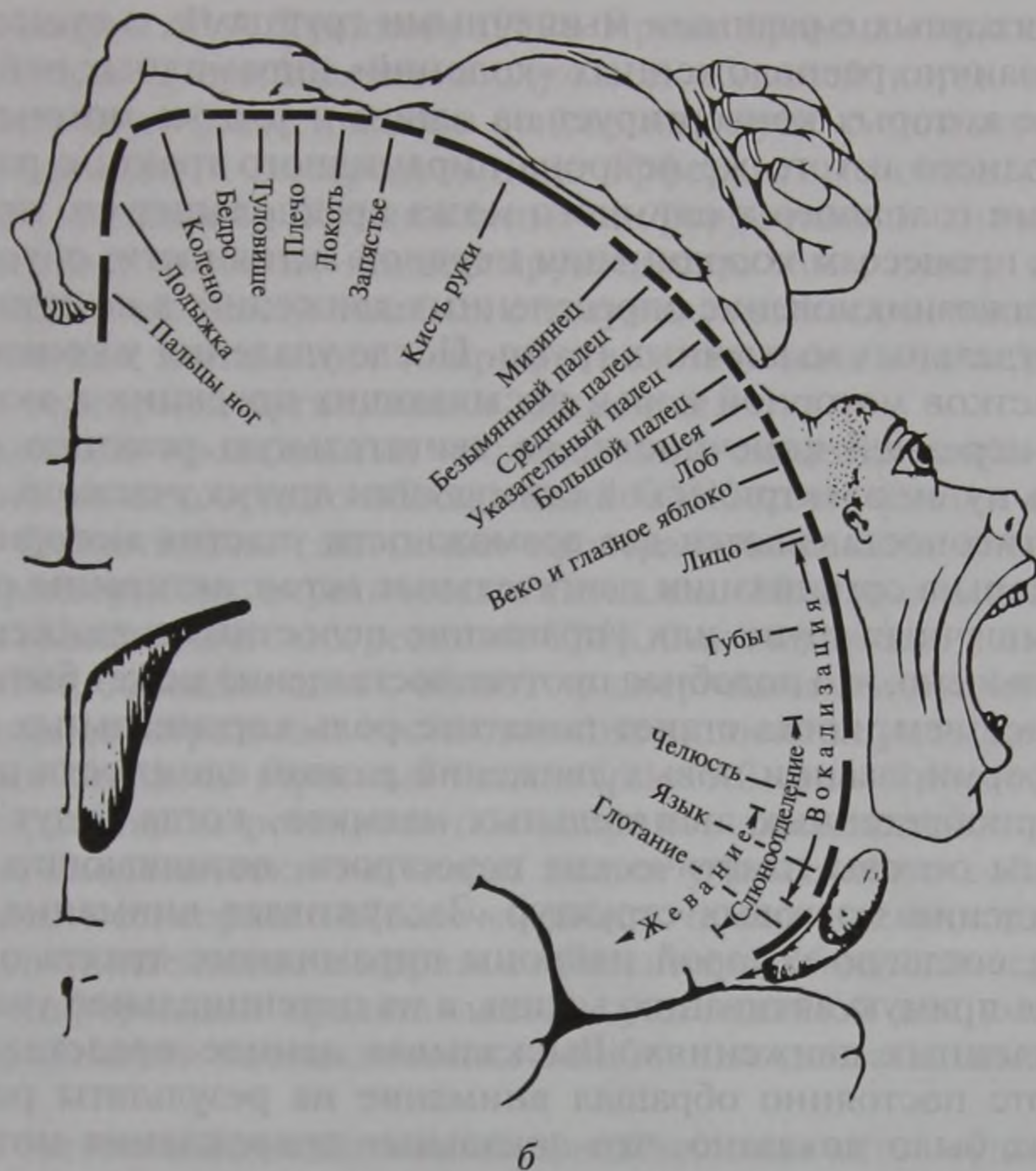
Рис. 9.2. Соматотопическая (а) и миотопическая (б) организация пост- и (по W. Penfield,

Схематично над границами коры поперечного среза мозга изображены

имеет моторное программирование, проявляющееся в установлении соответствия между импульсной активностью нейронов моторной коры, базальных ганглиев, мозжечка и последующей миографической активностью тех или иных мышечных групп.

Активация кортикальных нейронов наблюдается и при высокоавтоматизированных движениях в случае возникновения неожиданных воздействий на рецепторы. Так, при передвижении животного по ступенькам тредбана (устройства, в котором животное вынуждено идти по горизонтально перемещающейся поверхности) резкое изменение активности нейронов моторной коры возникает, если в какой-то момент ступенька, на которую ставится конечность, начинает проваливаться.

Таким образом, соматическая система и сенсорная система скелетно-мышечного аппарата обеспечивают возможность сенсорной коррекции при формировании новых и реализации приобретенных двигательных навыков.



прецентральной извилины соответственно коры головного мозга человека (T. Rasmussen, 1950).

относительные размеры областей представительства отдельных участков тела

Активация пирамидного тракта оказывает возбуждающее влияние на сгибательные моносинаптические рефлекторные реакции спинного мозга и тормозное на разгибательные. Последнее свидетельствует о роли кортикальных влияний в ослаблении позных реакций для возможности осуществления фазных движений. В то же время эксперименты с перерезкой пирамидного тракта показали, что кортикальные участки, контролирующие сокращение дистальных мышц конечностей, посылают импульсацию и к проксимальным мышечным группам через «экстрапирамидную» систему. Такая связь представляется важной для осуществления позных перестроек, предваряющих фазные движения как в норме, так и при электрической стимуляции моторной коры. Однако вопрос о значении связей локальных участков моторной коры с определенными мышечными группами для организации движений остается открытым. Имеются сведения о наличии в моторных ядрах спинного мозга окончаний кортикоспинальных воло-

кон, связанных с разными мышечными группами, о существовании мозаично расположенных «колоний» пирамидных нейронов, влияние которых конвергирует на одном и том же мотонейроне. Связь одного и того же нейрона пирамидного тракта с разными уровнями головного и спинного мозга предполагает его причастность к процессам координации нервной активности, обуславливающим возникновение определенных движений, а не активацию лишь отдельных мышечных групп. После удаления у кошек и собак участков моторной коры, посылающих проекции к мотонейронам передней конечности, ее двигательную реакцию можно вызвать путем электрической стимуляции других участков. Обычно противопоставляются две возможности участия моторных отделов коры в организации двигательных актов: активация отдельных мышечных групп или управление целостными движениями. Не исключено, что подобное противопоставление может быть снято в дальнейшем, когда станет понятнее роль кортикальных областей в формировании новых движений разной сложности и контроле приобретенных двигательных навыков, когда будут лучше известны основы пластических перестроек, возникающих после повреждения мозговых структур. Заслуживает внимания точка зрения, согласно которой нейроны пирамидного тракта определяют не прямую активацию мышц, а их потенциальное участие в определенных движениях. Высказывая данное представление, Э. Эвартс постоянно обращал внимание на результаты работ, в которых было показано, что локальные повреждения моторной коры не приводят к параличу отдельных мышечных групп, но нарушают их вовлечение в формирование одних движений без изменения других. На основании этих данных возникло предположение о множественном представительстве в коре больших полушарий одних и тех же мышечных групп. У хищных и приматов выявлено несколько миотопически организованных участков коры, электрическая стимуляция каждого из которых, независимо от наличия остальных, приводит к сокращению одних и тех же мышечных групп.

Особая роль в сенсорной организации движений принадлежит фронтальным отделам коры, которые у хищных включают сенсомоторную кору (СМК).

Для понимания роли СМК в сенсорной организации целенаправленных движений, наряду с ее способностью воздействовать на исполнительные аппараты посредством кортикофугальных волокон, принципиальное значение имеет наличие полисенсорной конвергенции к ее нейронам (т.е. способность одних и тех же нейронов реагировать на стимулы разных модальностей).

Исходя из нейрогистологических исследований, полисенсорность нейронов СМК обусловлена наличием прямых и опосредованных связей со специфическими образованиями различных сен-

сорных систем (Г.А. Куликов, 1989). Кроме прямых корково-корковых путей из зрительной и слуховой областей коры, в СМК могут выходить классические сенсорные пути с таламического уровня (прямые и опосредованные эфферентные связи сенсорных ядер таламуса). Установление информативной значимости афферентных потоков, конвергирующих по этим путям в СМК при восприятии телецептивных стимулов, является необходимым условием для понимания нейрофизиологических основ участия СМК в сенсорной организации движений.

Результаты проведенных исследований свидетельствуют о селективности сенсорного обеспечения СМК мозга кошки в отношении биологически значимых пространственных и спектральных характеристик акустических сигналов. Максимальная выраженность электрических реакций СМК была выявлена в диапазонах частот, совпадающих с областью энергетически наиболее выраженных спектральных составляющих видоспецифических акустических сигналов взрослых кошек (рис. 9.3, рис. 9.4). Известно об избирательном реагировании нейронов фронтальной области коры на биологически значимые запахи у кроликов и собак. Селективность сенсорного обеспечения источников нисходящих трактов к исполнительным аппаратам относительно биологически значимой информации представляется существенной для уменьшения вероятности возникновения ошибочных двигательных реакций.

Для организации адаптивных поведенческих актов существенна пластичность (т.е. способность изменяться в зависимости от текущих потребностей животного) селективности сенсорного обеспечения кортикального уровня организации движений. Именно доминирующая мотивация как центрально спроецированная господствующая потребность определяет значимость сенсорного сигнала в данной ситуации, в данный момент времени, для данного животного. Так, в период лактации у кошек наблюдается «настройка» функциональной организации слухового входа в СМК на более высокий диапазон звуковых частот, который соответствует сигналам котят первого месяца жизни. Именно в этот период у кошек возникают целенаправленные поисковые движения на писк котят. По данным нейрогистологических исследований, из кортикальных областей преимущественно фронтальная ассоциативная область коры связана со структурами лимбической системы, обеспечивающей анализ состояния внутренней среды организма. В соответствии с результатами нейрофизиологических исследований при мотивационных воздействиях из всех корковых структур первично и преимущественно активизируются фронтальные отделы.

Возможность пластических перестроек в сенсорном обеспечении СМК мозга кошки проявляется и в возрастании ответов от-

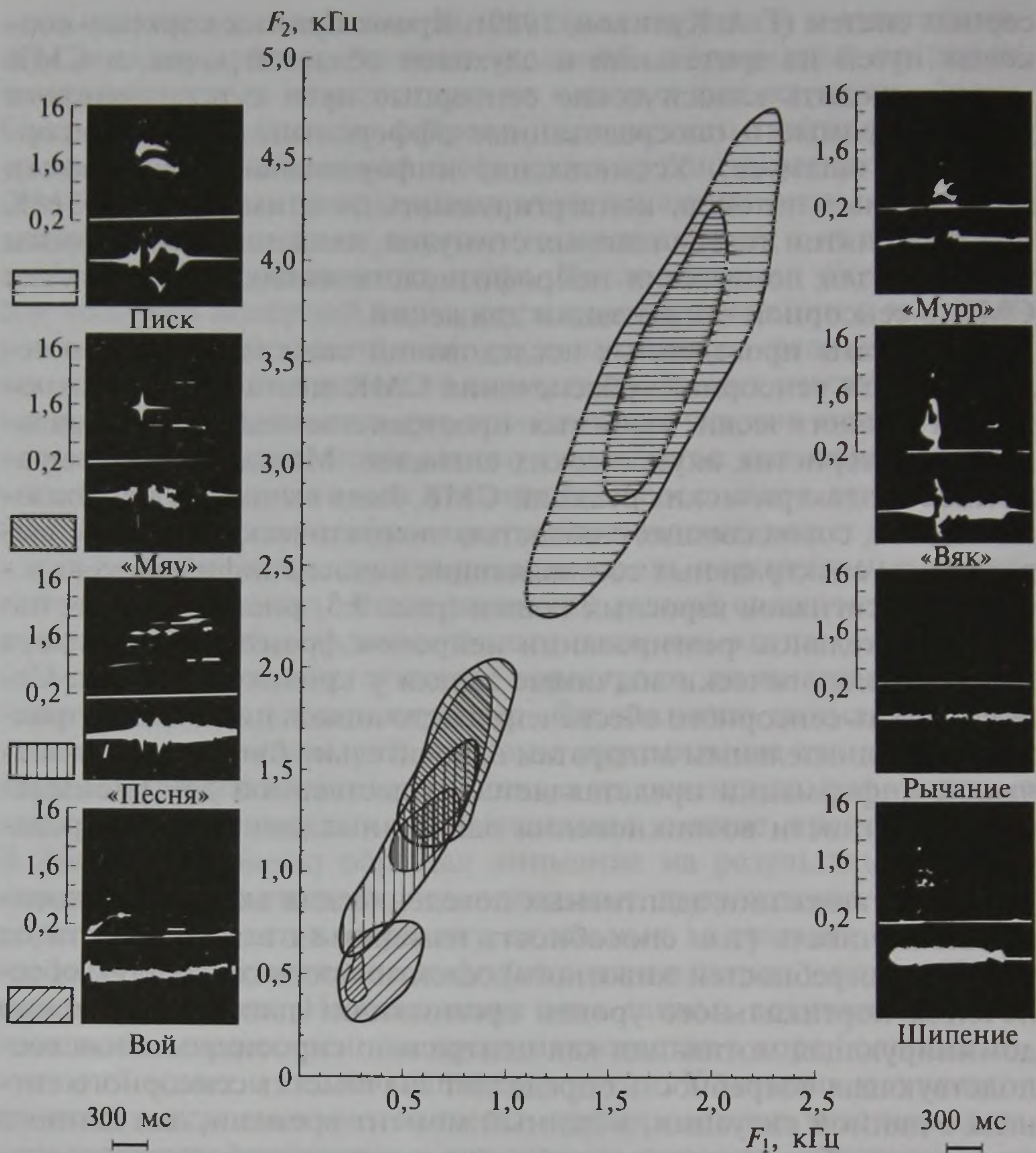


Рис. 9.3. Области видоспецифических акустических сигналов кошек в плоскости их первой (F_1) и второй (F_2) энергетически наиболее выраженных спектральных составляющих (формант) (по Г.А. Куликову, 1989).

Слева и справа представлены динамические спектрограммы и осциллограммы типичных видоспецифических акустических сигналов (слева — голосовых, справа — широкополосных). Вертикальные шкалы — значения спектральных составляющих (кГц). Редкой штриховкой показаны области содержания 75 % сигналов соответствующего типа; плотной штриховкой — области, содержащие 50 % сигналов соответствующего типа (только для голосовых сигналов; для широкополосных форманты не могут быть определены)

дельных нейронов на условные раздражители по мере выработки условно-рефлекторных двигательных реакций, т.е. при приобретении ранее индифферентным стимулом определенной сигнальной значимости (рис. 9.5). Показано, что однонаправленные и

наиболее выраженные изменения проявляются в реакциях тех пирамидных выходных нейронов СМК, которые имеют (в соответствии с миотопической организацией) отношение к формируемому движению. При изучении кортикальных механизмов про-

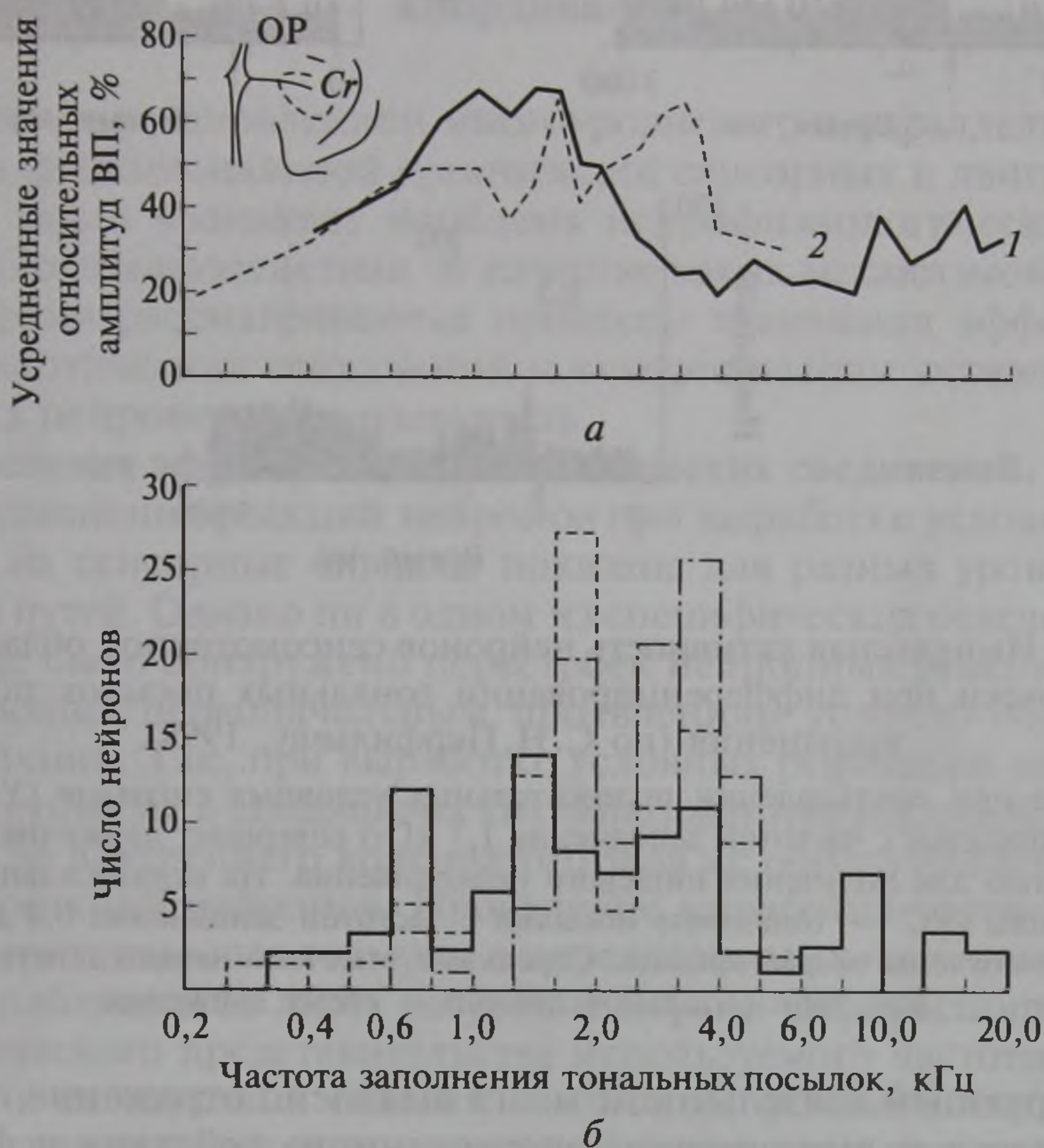


Рис. 9.4. Отражение спектральных характеристик акустических сигналов в электрических реакциях фронтальной области коры мозга кошки (по Г.А. Куликову, 1989).

Усредненные зависимости амплитуды вызванных потенциалов (ВП) фронтальной области коры от частоты заполнения тональных посылок (а): ОР — схема фронтальной области коры, на которой пунктиром указана область регистрации электрических реакций; Cr — крестовидная борозда; 1 — данные, полученные при одинаковом уровне звукового давления у барабанной перепонки; 2 — данные, полученные при одинаковом уровне звукового давления у входа в наружный слуховой проход. За 100 % принималась максимальная величина амплитуды ВП, обнаруженная при каком-либо определенном значении частоты заполнения тональных посылок в опыте. Распределение нейронов фронтальной области коры согласно значениям частот тональных посылок (б), при которых выявлены минимальные пороги стимуляции (штриховая линия), максимальная выраженность проявления реакций (штрихпунктир) или максимальное число импульсов (сплошная линия) в реакциях при надпороговой стимуляции; штрихпунктирные и штриховые линии — данные, полученные при одинаковом уровне звукового давления у входа в наружный слуховой проход, непрерывные линии — данные, полученные при одинаковом уровне звукового давления у барабанной перепонки

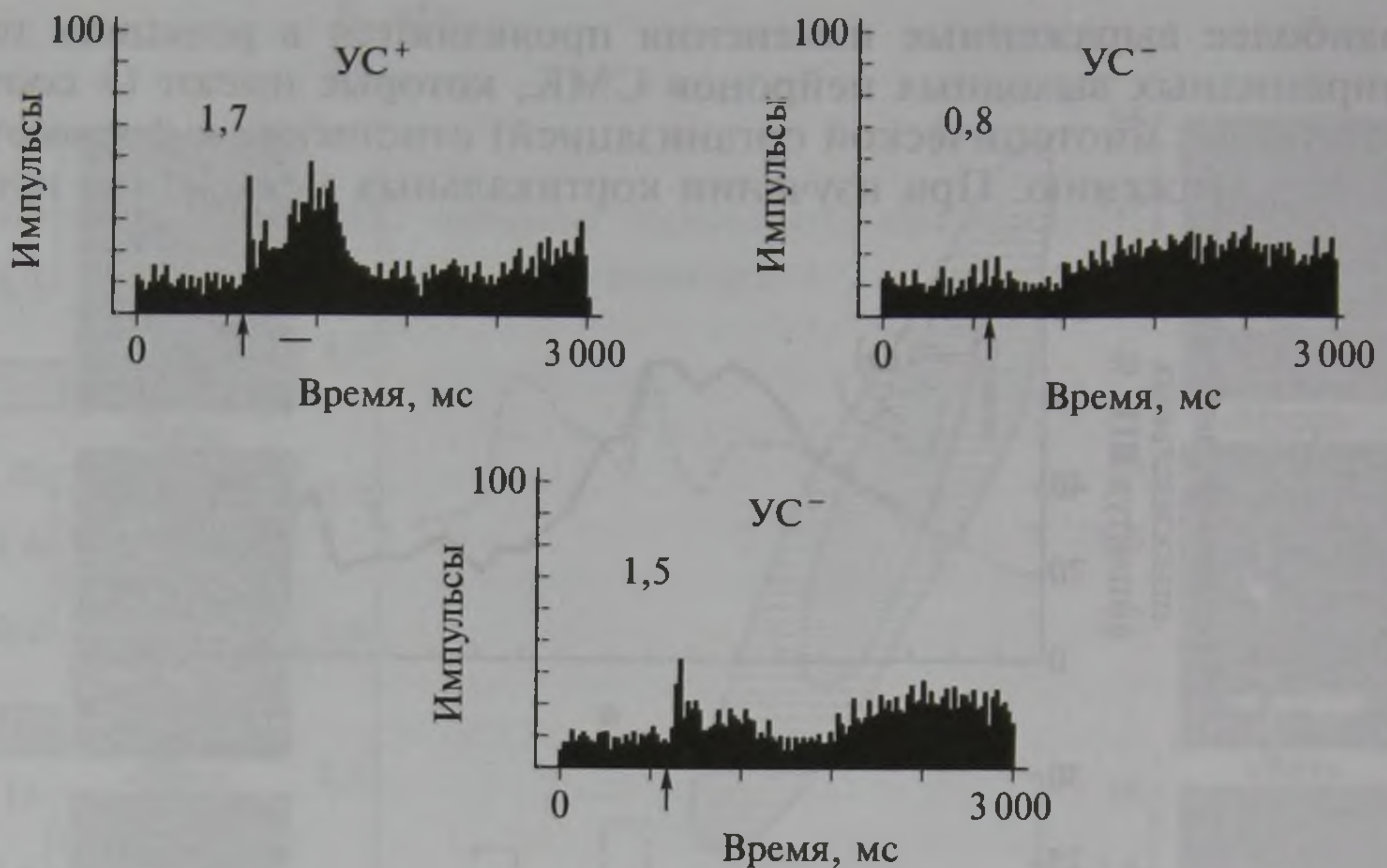


Рис. 9.5. Импульсная активность нейронов сенсомоторной области коры мозга кошки при дифференцировании тональных посылок по частоте заполнения (по С.Н.Перфильеву, 1998).

Животное при предъявлении положительных условных сигналов ($УС^+$ — тональные посылки с частотой заполнения 1,7 кГц) совершает движение передней конечностью для получения пищевого подкрепления. На отрицательные условные сигналы ($УС^-$ — тональные посылки с частотой заполнения 0,8 и 1,5 кГц) животные обучены не реагировать. Стрелками отмечено начало действия сигналов, горизонтальной линией — время движения

граммирующей деятельности мозга выявлено отражение предуготовленности к выполнению определенного действия в фоновой импульсной активности тех нейронов СМК, которые непосредственно участвуют в организации соответствующих движений.

В целом для СМК, с одной стороны, характерна селективность реакций нейронов в отношении значимых сенсорных сигналов, а с другой — избирательная активность нейронов, причастных к организации соответствующего двигательного акта.

Организация конкретных форм сенсомоторной координации может рассматриваться в широком понимании как процесс принятия решения. При данном подходе становится понятным механизм устранения избыточных степеней свободы для выбора определенного поведенческого акта. Однако в этом случае процесс принятия решения оказывается следствием формирования сенсомоторной системы, а не критическим пунктом в ее организации. В соответствии с классическими представлениями о последовательном характере обработки и использования сенсорной информации для построения двигательных актов принятие решения обычно рассматривается как критический этап поведения, которо-

му предшествует переработка сенсорной информации и вслед за которым развертывается программа поведенческой деятельности.

9.4. Нейрофизиологические основы сенсомоторной координации

В связи с установлением многоуровневого и параллельного характера функциональной организации сенсорных и двигательных систем мозга возникает проблема нейрофизиологических механизмов их взаимодействия. В качестве таких механизмов в настоящее время рассматриваются процессы изменения эффективности синаптических соединений и синхронизации активности отдельных нейронов и их элементов.

Изменения эффективности синаптических соединений. Возможность изменения реакций нейронов при выработке условных рефлексов на сенсорные сигналы показана для разных уровней сенсорных путей. Однако ни в одном из специфических отделов ствола мозга не было обнаружено перестроек нейронных реакций, предшествующих первоначальным проявлениям условно-рефлекторной реакции. Так, при выработке условных рефлексов на акустические стимулы в специфических образованиях слуховой системы вплоть до внутреннего коленчатого тела не обнаруживается изменения реакций нейронов. Проявление выработки условных рефлексов на тональные стимулы с определенными частотами заполнения наблюдается лишь на уровне коры в виде расширения тонотопического представительства используемого частотного диапазона в ее слуховых отделах. Подобный феномен выявлен и в других специфических сенсорных областях коры при разных экспериментальных условиях. Однако далеко не всегда перестройки сенсорных карт, выявленные в нейрофизиологических экспериментах на тех или иных уровнях сенсорных путей, согласуются с поведенческой значимостью их повреждения.

Необходимо отметить, что при решении задачи на обнаружение слабых акустических стимулов активность нейронов слуховой системы не коррелирует с проявлением или пропуском условно-рефлекторных двигательных реакций. В то же время в коре мозжечка и его зубчатом ядре поздние фазы реакций нейронов, за которыми через 50 мс следует мигательная реакция (движение век при задуве воздуха в глаз), зависят от обнаружения условного акустического сигнала. В соответствии с полученными данными сделан вывод о «незаинтересованности» структур слухового пути в процессах принятия решения и о возможности участия мозжечка в установлении новых форм слуходвигательной координации (возникновении двигательных реакций на акустические стимулы, ранее этих реакций не вызывавшие) у млекопитающих.

Корреляция импульсных реакций нейронов с выполнением или пропуском условно-рефлекторного движения в ответ на слабый акустический сигнал выявлена и в сенсомоторной области коры мозга кошки (рис. 9.6).

Результаты изучения последствий удаления различных структур мозга свидетельствуют об отсутствии какого-либо одного мозгового образования, целостность которого была бы критична для выработки условных рефлексов вообще. Однако для выработки конкретного условного рефлекса в зависимости от характеристик используемых сенсорных сигналов, типа эффекторной реакции и формы подкрепления сохранность разных мозговых образований может иметь решающее значение. В качестве общего признака мозговых структур, значимых для формирования условно-реф-

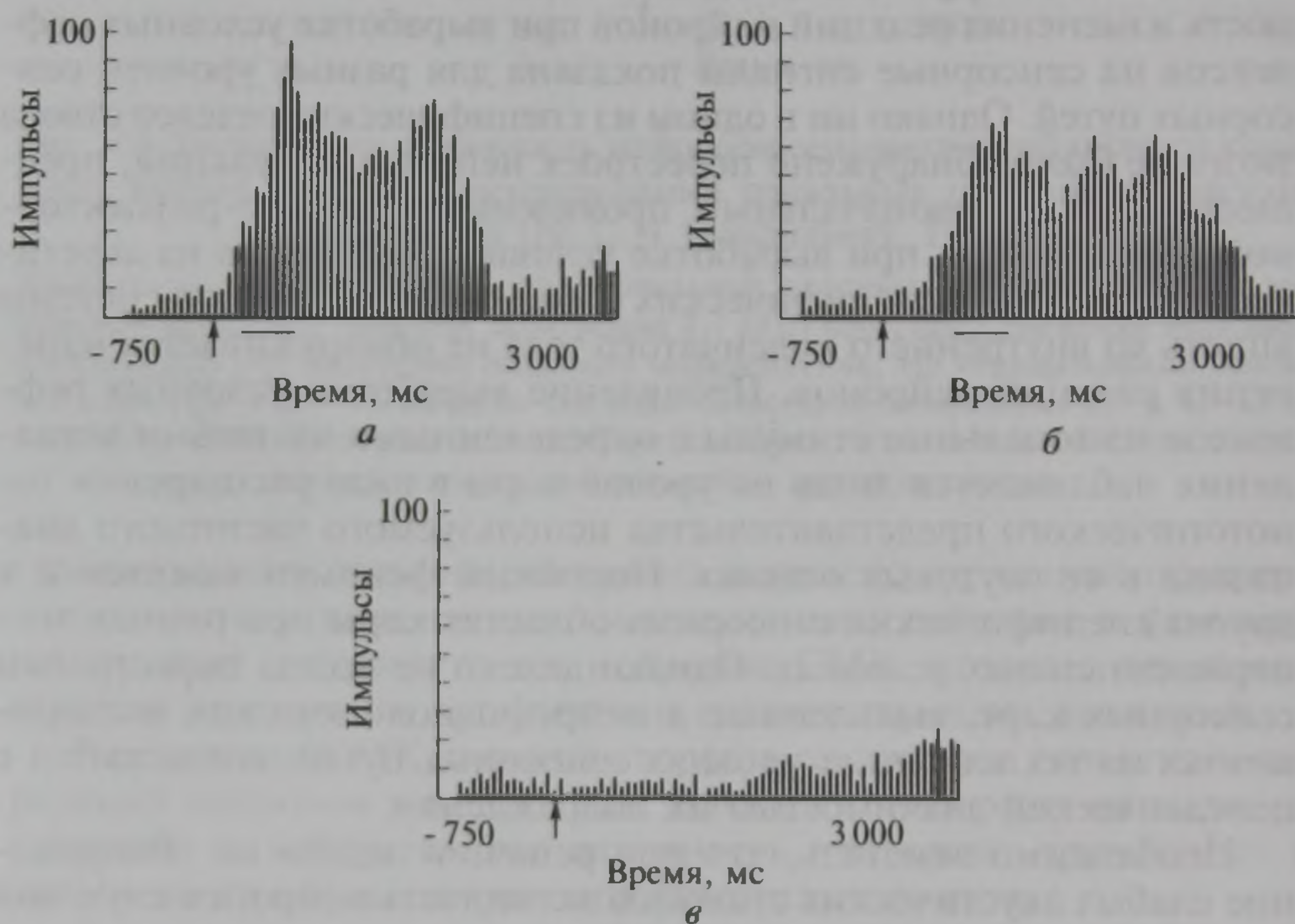


Рис. 9.6. Реакции нейрона сенсомоторной коры мозга кошки (перистимульные гistogramмы активности нейрона) при обнаружении или пропуске условного акустического сигнала с частотой 1,7 кГц (по С. Н. Перфильеву, 1998):

a — при предъявлении условного тонального стимула с обычным уровнем звукового давления (70 дБ); *б* — при предъявлении условного тонального стимула с пороговым уровнем звукового давления (45 дБ) в случае формирования животным условно-рефлекторного движения; *в* — при предъявлении условного тонального стимула с пороговым уровнем звукового давления (45 дБ) при отсутствии условно-рефлекторного движения; стрелками отмечено начало действия стимула, горизонтальными линиями — время движения

литорных реакций, можно выделить полисенсорность входящих в их состав нейронов и потенциальную возможность активации соответствующих исполнительных аппаратов. Именно у этих нейронов проявляются первичные и однонаправленные изменения импульсных реакций на стимулы, приобретающие определенную сигнальную значимость.

Изменение эффективности синаптической передачи при выработке или угашении условных рефлексов проявляется соответственно в усилении или ослаблении нейронных реакций. К настоящему времени установлена возможность изменения эффективности синаптических контактов за счет пресинаптических (увеличение количества выделяемого медиатора) и постсинаптических механизмов (увеличение количества рецепторов в постсинаптической мембране).

Одно из перспективных направлений исследования первичных изменений нейронной активности при выработке условных рефлексов — выяснение причин локализации этих изменений в тех мозговых структурах, которые получают информацию не только о самом сигнале, но и о выполнении условно-рефлекторной эффекторной реакции. Установлено, что первичное изменение активности возникает у нейронов, имеющих отношение к организации формируемого движения. Так, в работах Ч. Вуди (Ch. Woody, 1982) показано, что изменения активности нейронов, значимые для выработки условно-рефлекторных мигательных реакций на звук, проявляются в тех участках моторной области коры, выходные элементы которых имеют отношение к сокращению соответствующих мышц. На другой модели Л. В. Черенкова (2003) доказала, что однонаправленные и наиболее выраженные условно-рефлекторные изменения, возникающие в ответ на сенсорные сигналы, проявляются в реакциях тех пирамидных выходных нейронов сенсомоторной коры мозга кошки, которые, с одной стороны, имеют отношение (в соответствии с миотопической организацией) к формируемому быстрому движению дистальных отделов передней конечности, а с другой (в соответствии с соматотопической организацией) — избирательно реагируют на рецепторные образования задействованного эффекторного органа. На рис. 9.7 представлены перистимульные гистограммы реакций двух нейронов сенсомоторной области коры мозга кошки на комплекс (звук + свет) и его компоненты. Один из этих нейронов расположен в проекции дистальных отделов контралатеральной передней конечности, другой — в проекции морды животного. Видно, что реакция на сенсорные сигналы проявляется у первого нейрона лишь при реализации условно-рефлекторного движения передней лапой, а у второго — головой.

Можно сделать заключение, что в основе условно-рефлекторных процессов сохранения информации лежит пространственно

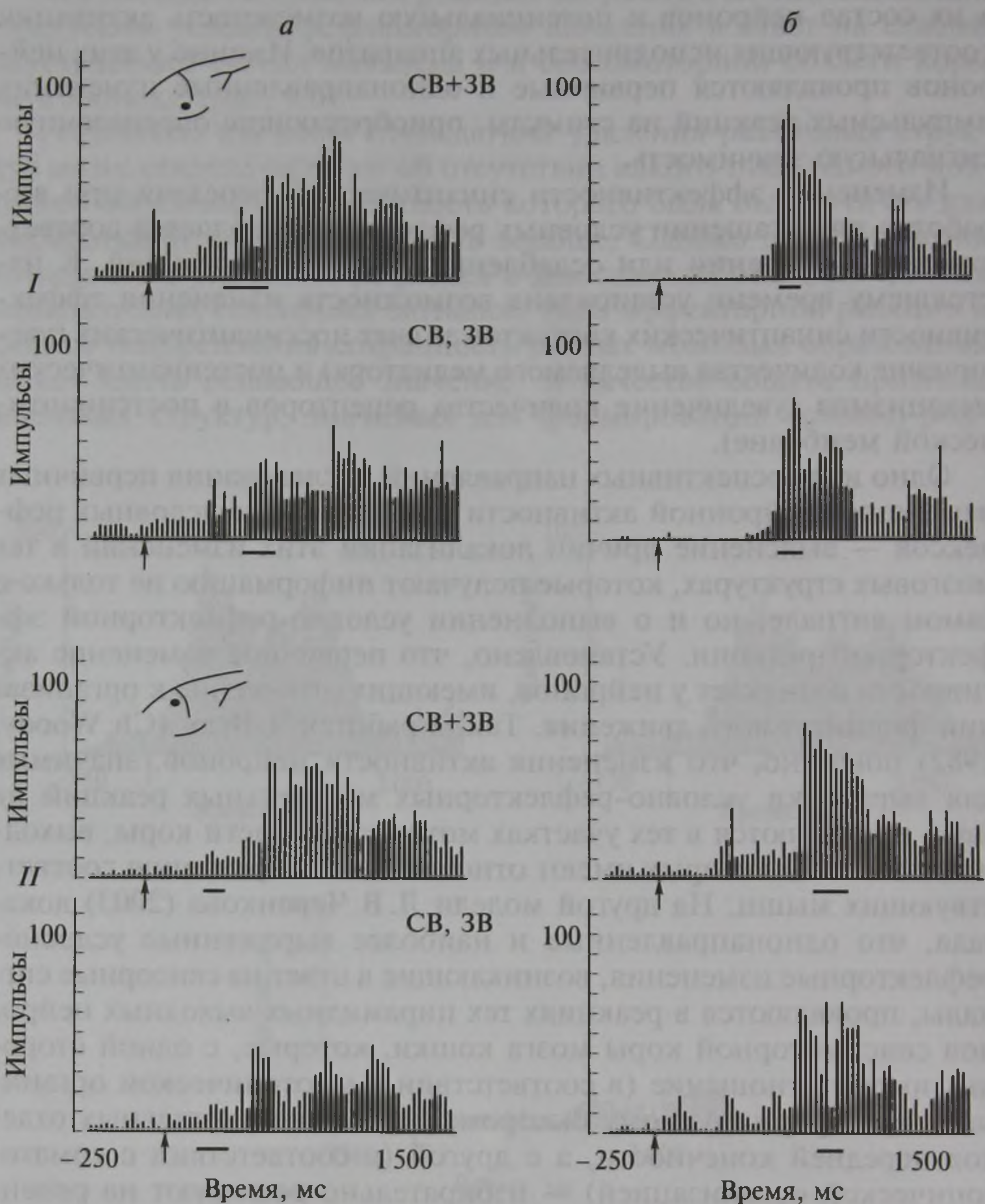


Рис. 9.7. Реакции нейронов сенсомоторной коры мозга кошки на слухозрительный комплекс (св + зв) и его компоненты (св, зв) при движении лапой и головой (по Л. В. Черенковой, 1997).

Представлены перистимульные гистограммы реакций двух нейронов (по оси ординат — усредненное число импульсов за 25 мс) при движении лапой (а) и головой (б). Активность 1-го нейрона (I) зарегистрирована в проекции лапы, 2-го (II) — в проекции головы (отмечены точками на схеме участков СМК). Стрелками отмечено начало действия стимула, горизонтальными линиями — время движения

упорядоченное изменение эффективности синаптических соединений. Другими словами, механизмы памяти связаны с организацией системы, а не с наличием специализированных блоков хранения информации.

Таким образом, пластичность процессов сенсомоторной координации проявляется в изменении эффективности синаптических соединений и импульсной активности тех групп нейронов, которые имеют отношение к формированию адекватных двигательных реакций на сенсорные сигналы.

Синхронизация активности нейронных объединений. Нейроны с общими мишенями выходов объединяются в ансамбли, структурно-функциональные блоки, модули разных размеров и степени сложности. Пространственное усреднение активности нейронов в этих объединениях обеспечивает стабильность сенсорной реакции и описания сигналов, несмотря на вероятностный характер реакций отдельных элементов. Общий выходной сигнал нейронов такого объединения на определенный сенсорный стимул может не зависеть от уменьшения или увеличения количества импульсов отдельных нейронов. Устранение вариативности ответов кортикальных нейронов может достигаться пространственным усреднением реакций 50—70 одновременно работающих элементов. Особенности реакций отдельного нейрона обычно исследуют путем многократного предъявления сигнала, получая усреднение ответа по времени. Исследования начиная со второй половины XX в. свидетельствуют о возможности изменения синхронизации активности расположенных рядом нейронов в зависимости от использованных сенсорных сигналов и внутреннего состояния животных. Установлено, что приобретение сенсорными стимулами сигнальной значимости сопровождается усилением корреляционной связи активности нескольких нейронов.

Следовательно, эффективность выходного сигнала того или иного нейронного объединения зависит не только от количества активированных элементов, но и от выраженности их содружественной работы. В свою очередь, синхронизация активности разнесенных ансамблей и объединений нейронов, расположенных не только в одной, но и в разных областях коры, может обеспечивать процессы интеграции еще более высокого уровня. Как в специфических образованиях сенсорных систем одни и те же нейроны могут обуславливать описание сходных признаков различных сложных сигналов, так и в моторных системах нервные элементы имеют отношение к определенным характеристикам разных движений. И в тех и в других системах функциональное объединение нейронных групп обусловлено синхронизацией их активности. Более того, известна роль синхронизации активности сенсорных и моторных областей коры в подготовке и реализации целенаправленных движений.

Анализируя проблему синхронизации активности различных нейронных объединений, следует обратить внимание на данные о специфике ритмики их активности для разных форм поведения в соответствии с текущими потребностями организма (К. В. Судаков, 1971, 1996). Если при этом учесть выявленную принципиальную возможность связи временной структуры импульсации с усилением выделения комедиатора в синаптическую щель, то открываются новые пути объяснения изменений эффективности синаптических соединений.

Таким образом, процессы изменения эффективности синаптических соединений и синхронизации активности отдельных нейронов могут быть реальными нейрофизиологическими механизмами сенсомоторной координации.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПСИХИЧЕСКИХ ФУНКЦИЙ МОЗГА ЧЕЛОВЕКА

Люди привыкли считать себя венцом природы и отделяться от нее представлением о наличии у человека лишь ему присущих высших психических функций, обусловленных специфичностью нашего мозга. Однако многие особенности, которые ранее считались свойственными исключительно человеку и связывались с его особым социальным развитием, как теперь оказалось, в той или иной степени присущи животным. Общность нейробиологических основ психической деятельности человека и животных не отрицает наличия у человека качественно новых свойств по сравнению с другими высшими животными, но обосновывает необходимость их дальнейшего поиска и ставит вопрос о правомерности ныне существующих критериев специфичности человека. Для физиологов все актуальнее становится проблема биологических предпосылок психических функций мозга человека — проблема увлекательная и нацеливающая на дальнейшее познание природы вообще и места человека в ней. Кроме того, ее разработка может существенно повлиять на развитие методов воспитания и обучения.

10.1. Асимметрия коры больших полушарий

Согласно широко распространенному еще недавно мнению, бесспорным проявлением специфичности мозга человека считалась структурная и функциональная асимметричность коры больших полушарий. Правое полушарие связывают с пространственно-синтетической деятельностью, левое — с речевой и аналитической. Именно после обнаружения в XIX в. связи между нарушениями речевой деятельности и левосторонними поражениями мозга стало формироваться представление об асимметрии у человека коры больших полушарий. Возникла на первый взгляд весьма стройная картина: специфическая для человека речевая деятельность и лежащая в ее основе специфическая асимметричность мозга. И в настоящее время нет сомнений в функциональной асимметричности кортикальных и стволовых структур мозга человека. Однако накоплены убедительные доказательства функциональной асимметрии мозга животных (В.Л. Бианки, 1985). Они основаны на данных об особенностях ряда обследованных мозговых структур левой и правой половин, на различиях последствий односто-

ронных функциональных выключений или повреждений полушарий головного мозга. Как и у людей, у животных, по-видимому, имеются достоверные межполовые отличия в степени асимметрии мозга.

Наиболее сложна для анализа проблема осознания событий во внутренней или внешней среде. Если считать, что сознание — это знание, которое может быть передано другим членам сообщества (П. В. Симонов, 1987), то представляется естественным соотношение осознаваемого восприятия и осознания в целом с речевой деятельностью.

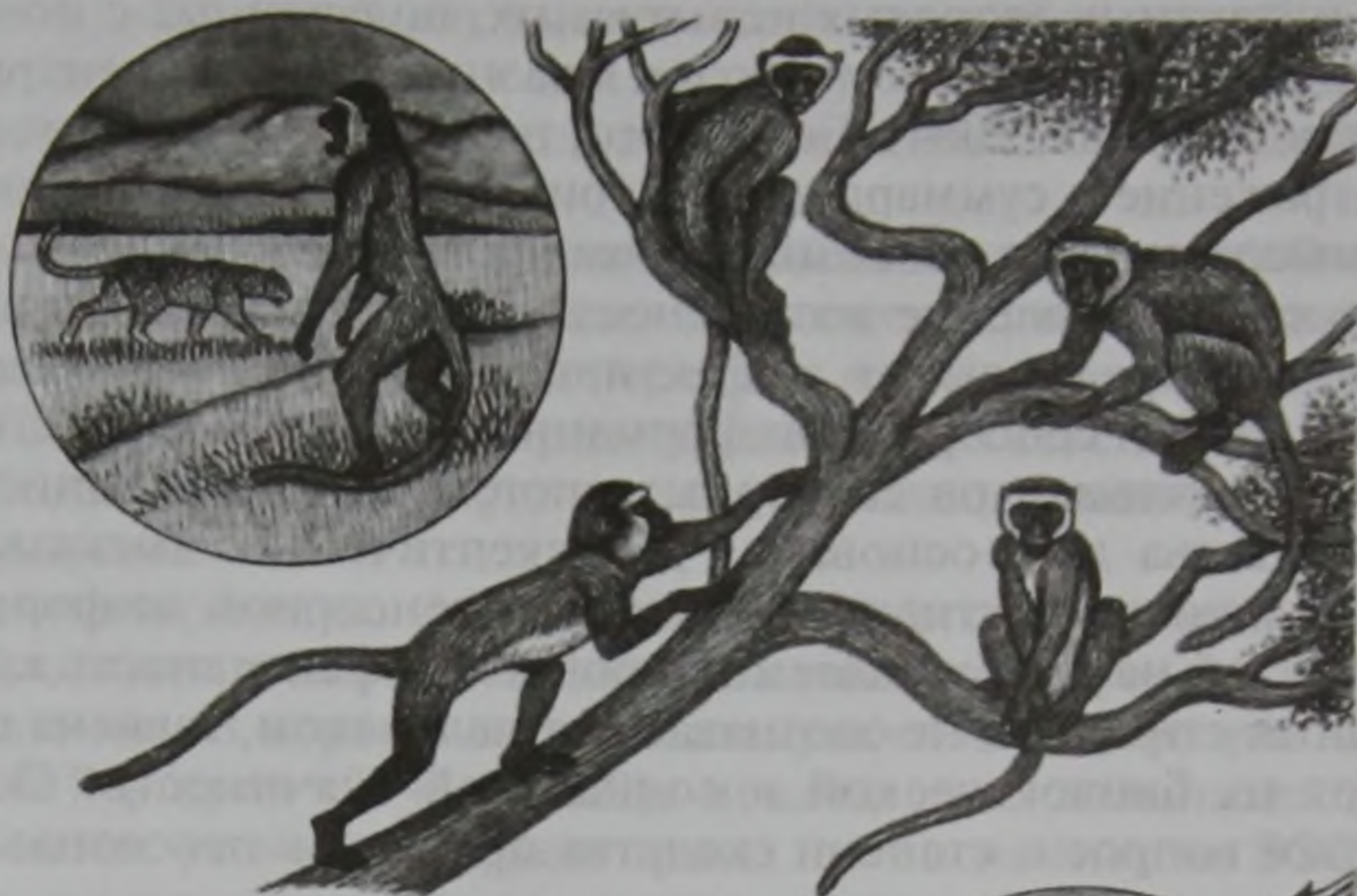
Следует отметить, что, по данным многочисленных исследований, человек может воспринимать поступающую информацию неосознанно. В первую очередь следует отметить результаты работ Г. В. Гершуни (1945 — 1950), показавшего возможность возникновения условно-рефлекторных вегетативных и ЭЭГ-реакций на звуковые стимулы подпороговой интенсивности. Наиболее значительными для понимания мозговых механизмов неосознаваемого восприятия были работы Р. У. Сперри, получившего в 1981 г. Нобелевскую премию «за открытия, касающиеся функциональной специализации полушарий головного мозга» (А. Д. Ноздрачев и др., 2002). Так, в ходе изучения особенностей восприятия у пациентов с перерезанными связями между полушариями было обнаружено, что такие пациенты не могут дать словесный отчет об информации, поступающей из левой части поля зрения обоих глаз и, таким образом, адресованной правому полушарию. Однако испытуемые могли использовать данную информацию в неречевых тестах, в частности для организации правильных двигательных реакций. Например, предъявление карикатуры в левой части поля зрения обоих глаз (обуславливающее поступление зрительной информации у пациентов с перерезанным мозолистым телом в правое полушарие) может вызвать у человека смех. Следовательно, правое полушарие осуществляет анализ зрительного изображения. Однако больной не может правильно объяснить причину смеха. Если же карикатура предъявлялась в правой части поля зрения (поступление информации в левое полушарие), человек не только смеялся, но и мог вербально объяснить причину смеха. Таким способом удалось выявить не только возможность неосознаваемого восприятия, но и особые роли левого и правого полушарий коры мозга в процессах обработки информации на осознаваемом и неосознаваемом уровнях соответственно.

Однако при критическом анализе этих данных может возникнуть естественный вопрос о возможности перенесения на здоровых людей результатов, полученных на пациентах, подвергшихся операции по перерезке мозолистого тела. Поэтому особенно важны доказательства реальности феномена неосознаваемого воспри-

ятия у интактных здоровых испытуемых, полученные с помощью различных методических подходов в разных научных центрах (см. Э.Костандов, 1983, 2004). Более того, на здоровых людях установлено отражение в суммарных электрических реакциях мозга анализа смысла слов на неосознаваемом уровне (Э.Костандов, 1983). Однако само выявление возможности неосознаваемого восприятия еще не предполагает эффективного влияния на поведение человека любой сенсорной информации, отраженной в активности нервных элементов сенсорных систем. Игнорирование этого обстоятельства дает основания для скептических высказываний относительно эффективности влияния сенсорной информации, воспринятой на неосознаваемом уровне. Эффективность влияния сенсорных стимулов, не осознаваемых человеком, зависит прежде всего от их биологической и социальной значимости. Остается открытым вопрос о степени сходства процессов неосознаваемого восприятия у людей и животных.

10.2. Проблема специфичности речевой деятельности человека

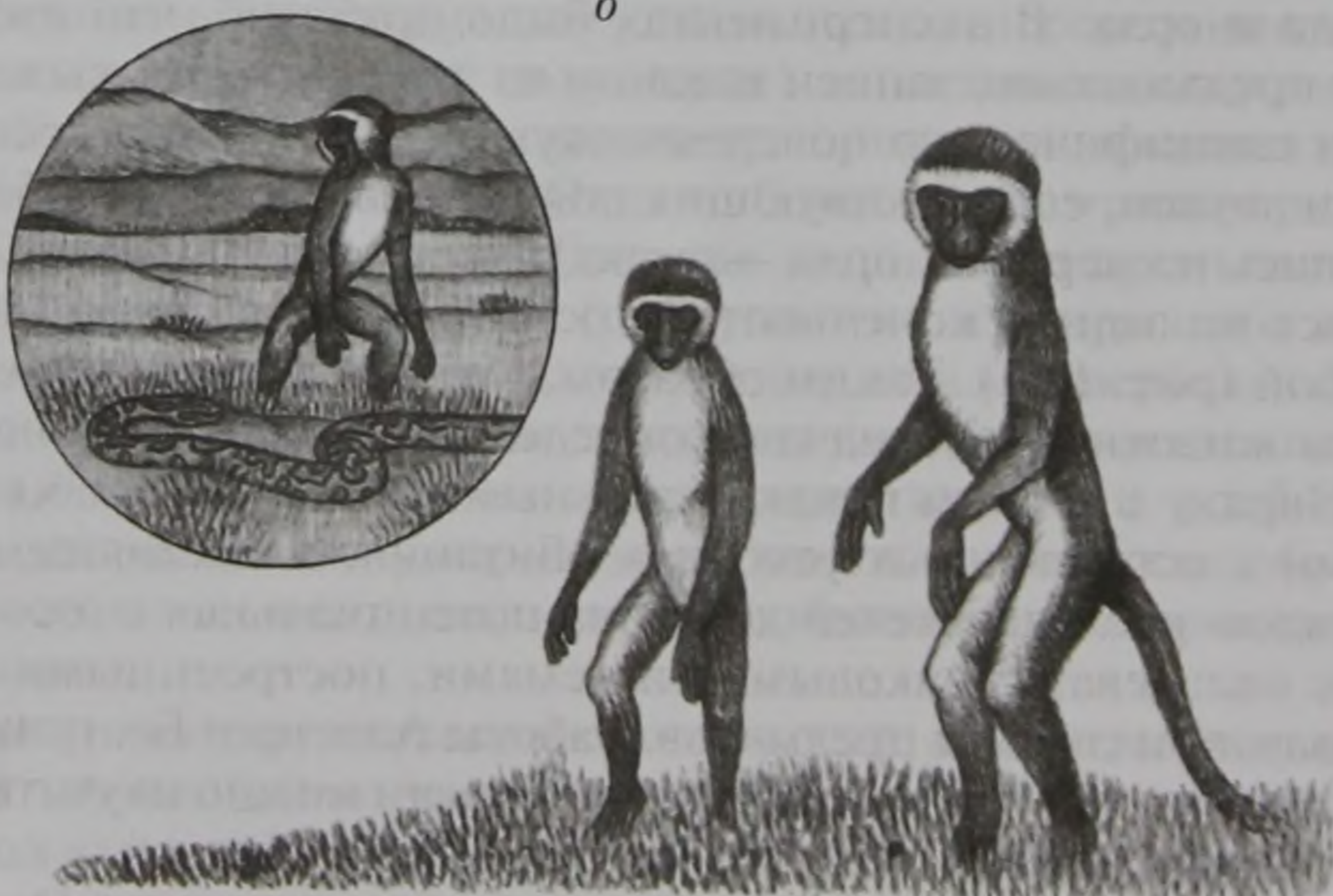
В настоящее время нет оснований признавать существование языка у животных. Видоспецифические акустические сигналы животных отражают, как правило, не предметы и события внешнего мира, а внутреннее состояние. Как крики детей первых дней жизни, так и писк слепых котят отражают состояние дискомфорта. Частота их проявления не зависит от присутствия матери. Известное исключение — специфичные по звучанию сигналы опасности обезьян, издаваемые при появлении трех хищников: змеи, леопарда и орла. В экспериментах было показано, что изолированное предъявление записи каждого из этих сигналов вызывает у обезьян специфическую поведенческую реакцию. При воспроизведении звуков, соответствующих появлению леопарда, обезьяны забирались на деревья, орла — вглядывались в небо, змеи — становились на задние конечности и осматривали травяной покров под собой (рис. 10.1). Таким образом, в этом случае акустические сигналы животных обозначают определенные события внешнего мира. Наряду с такими исключительными явлениями, обнаруживаемыми в естественных условиях обитания, к настоящему времени рядом исследователей доказана потенциальная способность обезьян овладевать знаковыми системами, построенными на использовании названий предметов. Работы Аллена и Беатрикс Гарднер показали, что человекообразных обезьян можно научить языку жестов американских глухонемых. Знаковые системы, которым обучают обезьян, состоят из нескольких сотен знаков. При этом животные могут употреблять знаки с переносом значения, созда-



a



b



c

Рис. 10.1. Реакции обезьян на крики тревоги.

Различные крики тревоги издаются обезьянами (верветками) в ответ на появление по меньшей мере трех основных хищников: леопарда (а), орла (б) и змеи, например африканского питона (в). Обезьяны выбирают способ спасения в зависимости от специфики издаваемых криков (по Р. М. Сифарт, Д. Л. Чини, 1993)

вать новые знаки и их комбинации. В целом считается, что знаковые системы, которыми в состоянии пользоваться обезьяны, сопоставимы с уровнем развития речи 2—3-летнего ребенка. Для этого возраста характерно продуцирование предложений, состоящих из двух-трех слов, отсутствие высказываний, связывающих причину со следствием. Подобного уровня может достигнуть (в результате длительного обучения) «маугли» — ребенок, лишенный нормального развития в результате изоляции от людей. Анализ данных по развитию поведения таких детей после возвращения к людям показал, что лишь в одном из шести наиболее полно описанных случаев произошло полное восстановление и последующее благополучное развитие поведения, включая становление речи. Этот ребенок был найден в возрасте около 4 лет, и предполагаемый период его изоляции составлял менее года. Другие дети, хотя и демонстрировали прогресс в развитии (они научились ходить, смеяться, пользоваться столовыми приборами и т. д.), не смогли освоить язык. Наиболее точно документированы данные по освоению речи Жени — девочкой, находившейся в изоляции с 1,5 до 13 лет. Несмотря на специальное обучение языку и изначально казавшиеся многообещающими результаты, ее лингвистическое развитие осталось дефектным по многим признакам.

Дальнейшие исследования детенышей обезьян, обученных человеком пользоваться знаковой системой для общения между собой и передавать ее потомкам, вероятно, помогут выяснить, в какой степени речь представляет собой проявление принципиально нового способа деятельности мозга человека.

Проведенные в разных странах исследования восприятия младенцами речевых сигналов, в частности способности к категориальному восприятию основных гласных звуков и сочетаний согласный-гласный, показали, что новорожденные уже располагают механизмами восприятия различительных признаков речевых сигналов. К таким акустическим признакам для тянутых гласных относятся положения первого и второго максимумов в их спектре (так называемые 1-я и 2-я форманты — см. подразд. 11.4); для сочетаний звонких и глухих согласных с гласными (например, [ba] и [pa]) — время начала звучания голоса (интервал между смычкой губ в приведенном примере и началом вибрации голосовых складок). Для различения [ba] и [da] существенны изменения начальных частот 2-й и 3-й формант. Представленные на

рис. 10.2 спектрограммы четырех слогов, начинающихся с различных смычных согласных (названных так потому, что их произнесение требует прерывания потока воздуха, проходящего через речевой тракт), показывают основные различия в акустических характеристиках. Четыре записи различаются изменением формант во времени. Согласные в парах слогов, представленных на рис. 10.2 в одном ряду, различаются начальной частотой формант, соответствующей определенному участку речевого тракта, в котором возникает сужение. Высшая форманта звука [bah], например, начинается с частоты 2 кГц, которая затем растет, в то

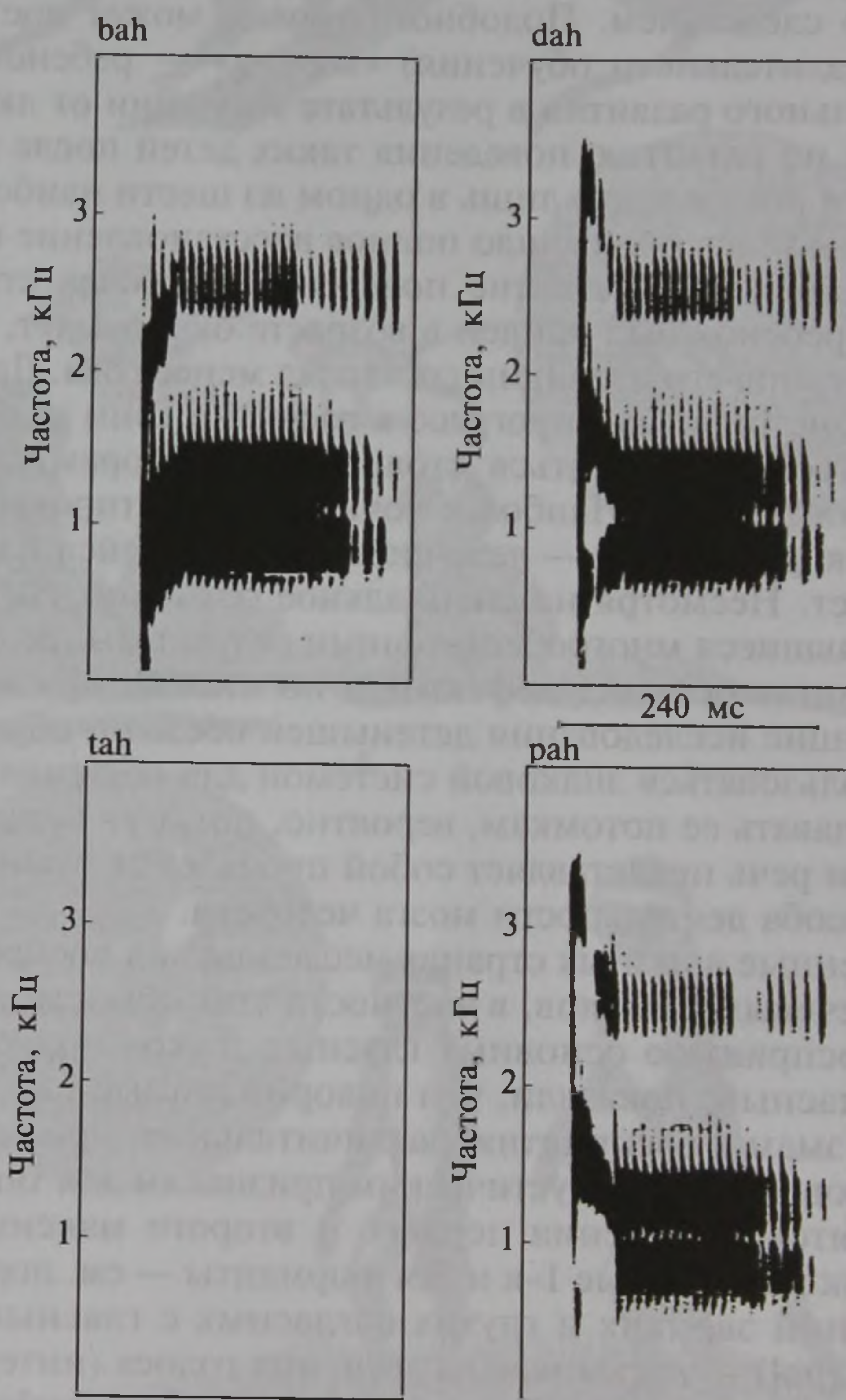


Рис. 10.2. Динамические спектрограммы четырех слогов
(по П. Д. Эймас, 1985)

время как 3-я форманта звука [dah] начинается с частоты 3 кГц, которая затем падает. Согласные в парах слогов, представленных на рисунке в одном столбце, различаются временем начала фонации — интервалом между концом смычки и началом вибрации голосовых складок. В спектрограммах для [bah] и [dah] время начала фонации равно нулю: периодические ряды пиков, указывающие на вибрацию голосовых складок, возникают одновременно у всех трех формант. В спектрограммах для [pah] и [tah] разрыв между появлением низшей форманты и началом периодических колебаний в двух высоких формантах означает задержку начала фонации. У младенцев в возрасте 1 и 4 мес выявлена способность к категориальному восприятию звука по времени начала фонации, реагированию на изменения начальных частот 2-й и 3-й формант.

Для изучения биологических врожденных предпосылок развития системы восприятия речи большое значение имеет сходство границ категориального восприятия различительных признаков речевых сигналов у разных млекопитающих.

У млекопитающих (насекомоядные, хищные, приматы) выявлены сходные с человеком фонемные границы для кардинальных гласных (гласные [α], [u], [e], [o], [ʊ], характерные для большинства языков). Совокупность имеющихся данных свидетельствует о существовании врожденных основ перцептивного разделения гласных на различные группы. Различение сочетаний гласных со звонкими и глухими согласными на основе времени включения голоса обусловлено особенностями звучания пары акустических стимулов, разделенных или не разделенных интервалом 30—40 мс. Таким образом, и у младенцев, развивающихся в разных языковых средах, и у обследованных представителей животных имеется способность выделять ряд общих акустических признаков, на основе которых осуществляется различение соответствующих речевых звуков. При этом в функциональной организации слуховой системы животных не выявлено каких-либо особенностей, объясняющих выделение подобных акустических признаков.

Влияние языковой среды приводит к устранению отличий в восприятии между речевыми звуками, которые не относятся к родному языку, и увеличению контрастности восприятия звуков, которые для него специфичны. Например, японские младенцы, в отличие от взрослых, не испытывают затруднений в различении [r] и [l].

В целом в настоящее время уже нет сомнений в наличии врожденных механизмов, на основе которых под влиянием внешней среды формируется восприятие речи.

Установлено и существование врожденных основ генерации речевых звуков. Об их реальности свидетельствует сходство физических характеристик акустических сигналов у новорожденных

детей разных национальностей. Например, по данным исследований, у арабских и американских младенцев в первые месяцы развития формируются согласные, присутствующие в обоих языках, но нет еще специфичных для каждого из языков. Однако уже к 6-му месяцу жизни начинают проявляться особенности генерируемых звуков, связанные с языковым окружением. Скорее всего влияние среды основано на имитации — форме обучения, столь характерной для детенышей приматов. Так, установлена корреляция физических характеристик одинаковых речевых звуков у новорожденных и матерей. Кроме того, имитация проявляется успешнее, если ребенок не только видит движения губ, но и слышит возникающие звуки.

Переход от криков новорожденных к лепету, по-видимому, обеспечивает формирование избыточного (для каждого из языков) набора звуков. На основе этого набора с помощью имитации речевых сигналов взрослых осуществляется отбор и шлифовка собственных речевых звуков, исчезают звуки, не характерные для родного языка.

Для понимания соотношения роли врожденных факторов и влияния внешней (социальной) среды в формировании речи особо информативными представляются исследования становления речи у детей с нарушениями слуха. У этих детей отсутствуют возможности влияния обратной акустической связи на генерацию и характеристики звуковых сигналов, а также имитации звуковых сигналов на основе слухового восприятия. Тем не менее у детей с нормальным и нарушенным слухом характер звуков, независимость перехода от гласноподобных к согласноподобным при лепетании оказались сходными, что свидетельствует о наличии врожденных механизмов в генерации звуков. Однако у детей с нормальным слухом выявлено большее разнообразие звуков. В целом формирование звуков, специфичных для родного языка, происходит к концу первого года жизни — в течение второго.

10.3. Проблема специфичности перцептивных возможностей у животных

Исследования обучения позволили выявить некоторые достаточно неожиданные способности животных, касающиеся процессов обработки информации. Так, у животных обнаружена способность к категориальному восприятию, т. е. они могут реагировать не на конкретные сенсорные сигналы с определенными физическими характеристиками, а на сигналы с определенными характеристиками в рамках какой-либо области признаков (как люди, распознающие различные гласные звуки независимо от особенностей произношения). Возможность выработки у животных услов-

ных рефлексов на соотношение раздражителей (например, выбор из двух фигур большей, независимо от их абсолютных размеров) служит обоснованием для представления о способности животных к абстрагированию. Голуби дифференцируют фотографические снимки двух участков местностей, снятых в различных ракурсах, что позволяет предполагать наличие у птиц целостного характера зрительного восприятия.

Способность животных распознавать сложные фигуры независимо от их пространственной ориентации говорит о возможности формирования поведенческих актов на основе образов. Наконец, установлено, что животные могут оценивать и использовать информацию о своем собственном состоянии. Уже это краткое перечисление свидетельствует о наличии у животных неких процессов обработки и использования информации, которые еще совсем недавно считались свойственными лишь человеку.

РЕЧЕВАЯ СИСТЕМА

Речевая система человека представляет собой совокупность периферических органов и центральных мозговых структур, обеспечивающих порождение (замысел), генерацию (воспроизведение), восприятие и понимание акустических и визуальных эквивалентов предметов и явлений окружающего мира. Способность человека использовать слова и складывать из них фразы, а также понимать слова и фразы, произнесенные другими людьми, лежит в основе коммуникативной функции речи (как устной, так и письменной).

Для развития членораздельной речи в эволюционной перспективе потребовались такие структурные особенности периферической системы генерации звуков, которые отсутствуют у других представителей животного мира, в том числе у человекообразных обезьян. В процессе эволюции изменилась ротоглоточная полость, опустилась гортань, поднялось и прогнулось вверх нёбо, увеличилась подвижность языка, изменился прикус. Таким образом расширились возможности произнесения различных звуков — артикуляции.

Вместе с тем изменился мозг как система программирования и реализации координированных движений, приводящих к фонации (голос) и артикуляции, для которых необходимы взаимодействие многочисленных мышц ротовой полости, глотки и гортани, регуляция дыхания и контроль правильности работы мышц в процессе воспроизведения речи.

Речь является одновременно результатом направленной координации функционирования речевых органов и способности создавать и классифицировать представления о предметах, действиях, событиях и их связях. Другими словами, мозг вырабатывает понятия и планирует их применение до того, как человек произносит правильно выбранное слово и фразу, т.е. мозг планирует, создает программу высказывания. Формирование речи в процессе онтогенеза идет параллельно с развитием понятийных возможностей и структур сознания. Умение обозначать предметы, явления, действия и правильно понимать их названия означает способность абстрагироваться от них, классифицировать окружающую действительность, упорядочивать ее свойства и особенности. Механизмы и структуры мозга, управляющие как звуковой, так и письменной речью, служат основой коммуникативной деятельности человека.

11.1. Первая и вторая сигнальные системы

Речь (звуковая и письменная) как способность к знаково-символическому отражению предметов и явлений окружающего мира, а также собственных состояний с использованием разных уровней обобщения является уникальной особенностью человека. И. П. Павлов ввел понятия первой и второй сигнальной систем как различных способов психического отражения действительности. Первая сигнальная система — то, что «мы имеем в себе как впечатление, ощущение и представление от окружающей внешней среды» (Павлов И. П. Полн. собр. соч. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1951. — Т. III. — Кн. 2. — С. 345). Вторая сигнальная система — слово, «слышимое и видимое», «сигнал сигналов», посредством которого осуществляются обобщение и абстракция, характеризующие «специально человеческое высшее мышление».

Говоря о второй сигнальной системе как о слове, произносивом, слышимом и видимом, И. П. Павлов подчеркивал, что физиологической основой второй сигнальной системы являются кинестетические раздражители (импульсы от мышц, связок, суставов, обеспечивающие ощущение расположения тела в пространстве), поступающие в мозг от органов речи в процессе освоения языка.

Именно речь стала той исключительной способностью высшей нервной деятельности человека, которая обусловила его прогрессивное развитие. По выражению И. П. Павлова, «слово сделало нас людьми». Оно резко расширило диапазон и качество восприятия внешнего мира и самовыражения, возможность передачи другим людям эмоциональной и смысловой информации об окружающей среде и собственных состояниях с помощью звуковых и буквенных конструкций. В результате развития речи как системы знаковых образований, обобщающих множество сигналов первой сигнальной системы, появился язык — новая система отображения мира.

Только у человека признаки, лежащие в основе классификации предметов и внешнего мира, связаны со словами родного языка и получают вербальные (словесные) наименования.

В случаях, когда человек владеет несколькими языками, количество наименований увеличивается, но в основе описания предметов и событий остаются совокупности одних и тех же понятий, закрепленных в памяти субъекта. Слово как новый способ отражения действительности не только представляет собой результат ассоциации между предметом и его названием, но и всегда связано с наиболее существенными свойствами предметов и явлений.

11.2. Основные функции речи

Обычно выделяют следующие функции речи: коммуникативную, побуждающую, регулирующую, программирующую, мыслительную.

Коммуникативная функция речи включает способность говорить, т.е. передавать окружающим те или иные сообщения и понятия, и способность понимать и превращать в понятия слова и фразы, произнесенные другими людьми. Таким образом, коммуникативная функция речи обеспечивает общение между людьми с помощью языка.

Побуждающая функция речи тесно связана с коммуникативной и обеспечивает ответные действия человека, определяемые полученной посредством речи информацией. В значительной степени эта функция реализуется благодаря эмоциональной выразительности речи.

Регулирующая функция речи проявляется как в виде влияния на сознательное поведение других людей, так и во владении собственным поведением. В последнем случае внутренняя речь служит механизмом управления собственными действиями.

Программирующая функция речи состоит в построении логических, смысловых конструкций, основанных на грамматических и лексических структурах, которое обеспечивает переход от замысла (внутренняя речь) к высказыванию (внешняя, экспрессивная речь).

Для реализации этих функций в мозге должны существовать области, ответственные за восприятие, запоминание, хранение (и извлечение) различных знаний (память), формирование лексических и грамматических структур и превращение грамматических форм в определенные движения, которые осуществляются периферическим аппаратом речи в виде правильного произнесения слов и фраз.

Мыслительная функция речи заключается в том, что благодаря слову возможна перестройка мышления и интеллектуальных функций, поскольку они формируются и совершенствуются с помощью слова, которое переводит субъективный смысл в систему знаков.

11.3. Речь как координированная активность речевого тракта

Предпосылкой для генерации звуковой речи было развитие и совершенствование в процессе эволюции *периферического аппарата звукогенерации* — диафрагмы, легких, бронхов, трахеи, гор-

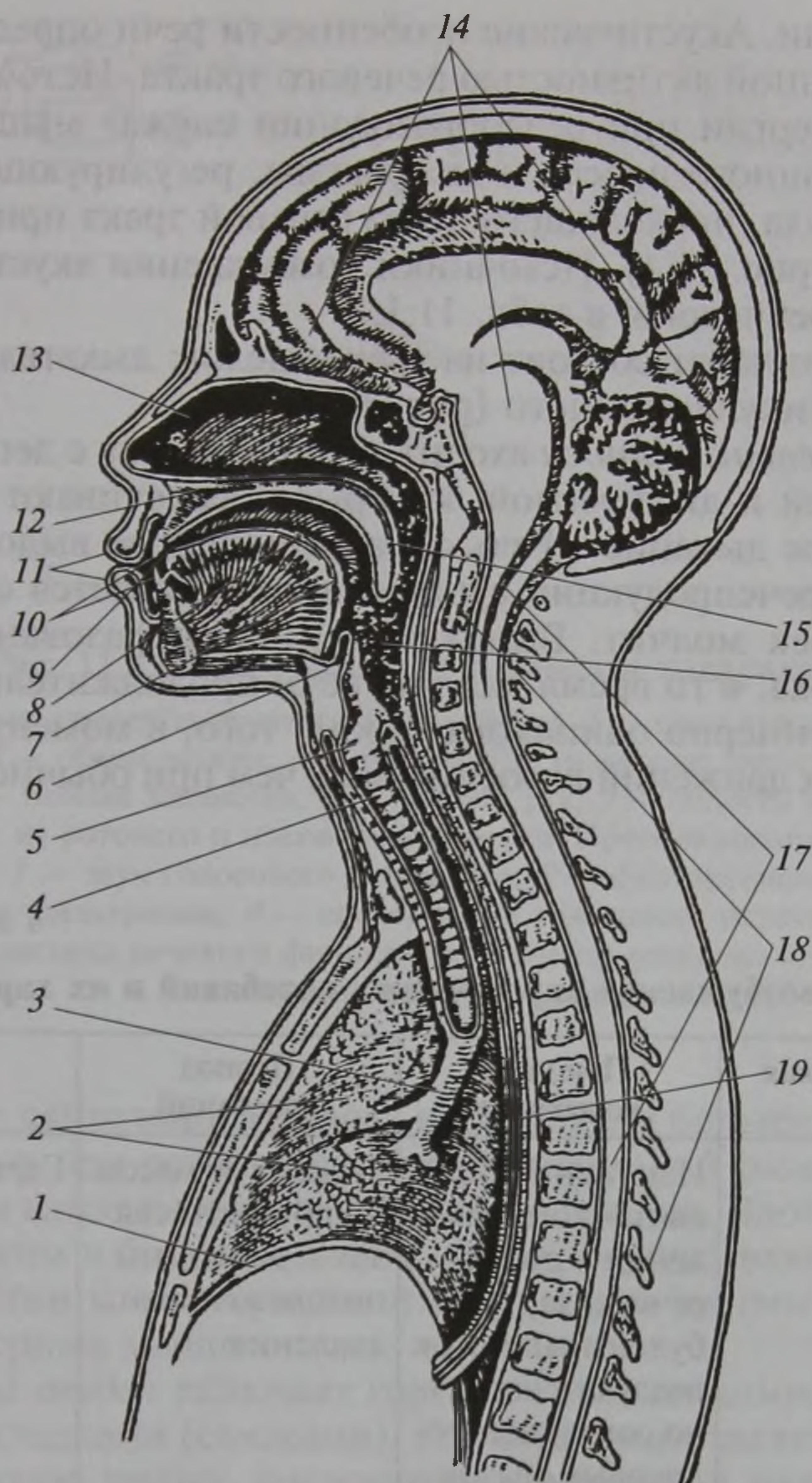


Рис. 11.1. Строение периферического аппарата речи:

1 — диафрагма; 2 — правое легкое; 3 — правый бронх; 4 — трахея; 5 — гортань; 6 — надгортанник; 7 — корень языка; 8 — спинка языка; 9 — кончик языка; 10 — резцы; 11 — губы; 12 — твердое нёбо; 13 — носовая полость; 14 — головной мозг; 15 — мягкое нёбо; 16 — глотка; 17 — спинной мозг; 18 — позвоночник; 19 — пищевод

тани, голосовых связок, носоглотки, нижней челюсти (рис. 11.1). Важная роль принадлежит координации голосового и артикуляционного аппаратов.

В ходе эмбрионального развития у человека волокна голосовых связок соединяются с волокнами кольцевой мускулатуры гортани, что создает условия для усвоения движений, приводящих к

звуковой речи. Акустические особенности речи определяются координированной активностью речевого тракта. Источником акустической энергии при речеобразовании служат мышцы грудной клетки, брюшного пресса и диафрагмы, регулирующие давление потока воздуха, проходящего через речевой тракт при дыхании на выдохе (см. рис. 11.1). Источники возбуждения акустических колебаний перечислены в табл. 11.1.

Речевой аппарат состоит из трех отделов: дыхательного, голосового и артикуляционного (рис. 11.2).

В *дыхательный отдел* входит грудная клетка с легкими, бронхами, трахеей и диафрагмой, которые обеспечивают специфическое «речевое дыхание». Речь образуется в фазе выдоха. Дыхание в процессе речепродукции существенно отличается от обычного, когда человек молчит. Выдох при голосообразовании намного длиннее вдоха, в то время как вне речи продолжительность вдоха и выдоха примерно одинакова. Кроме того, в момент речи число дыхательных движений вдвое меньше, чем при обычном (без речи) дыхании.

Таблица 11.1

Источники возбуждения акустических колебаний и их характеристики

Анатомическая область	Причина колебаний	Период колебаний	Спектр
Голосовые связки	Изменения под-связочного давл-ения в процес-се выдоха; тур-булентный поток воздуха у частич-но сомкнутых го-лосовых связок	Зависит от массы и упругости свя-зок и величины подсвязочного давления	Гармонический
Речевой тракт — зона между го-лосовыми связ-ками и губами	Турбулентный поток воздуха в зоне сужения	Зависит от степе-ни сужения по-перечного сече-ния речевого тракта и места сужения	Гармонический и (или) неперои-дический
Губы, язык, ро-товая полость, верхняя и ниж-няя челюсти, твердое и мягкое нёбо, мышцы губ и лица	Переходный процесс в рече-вом тракте при размыкании губ	Зависит от сте-пени участия го-лосовых связок и места размы-кания	Непериодиче-ский, широко-полосный

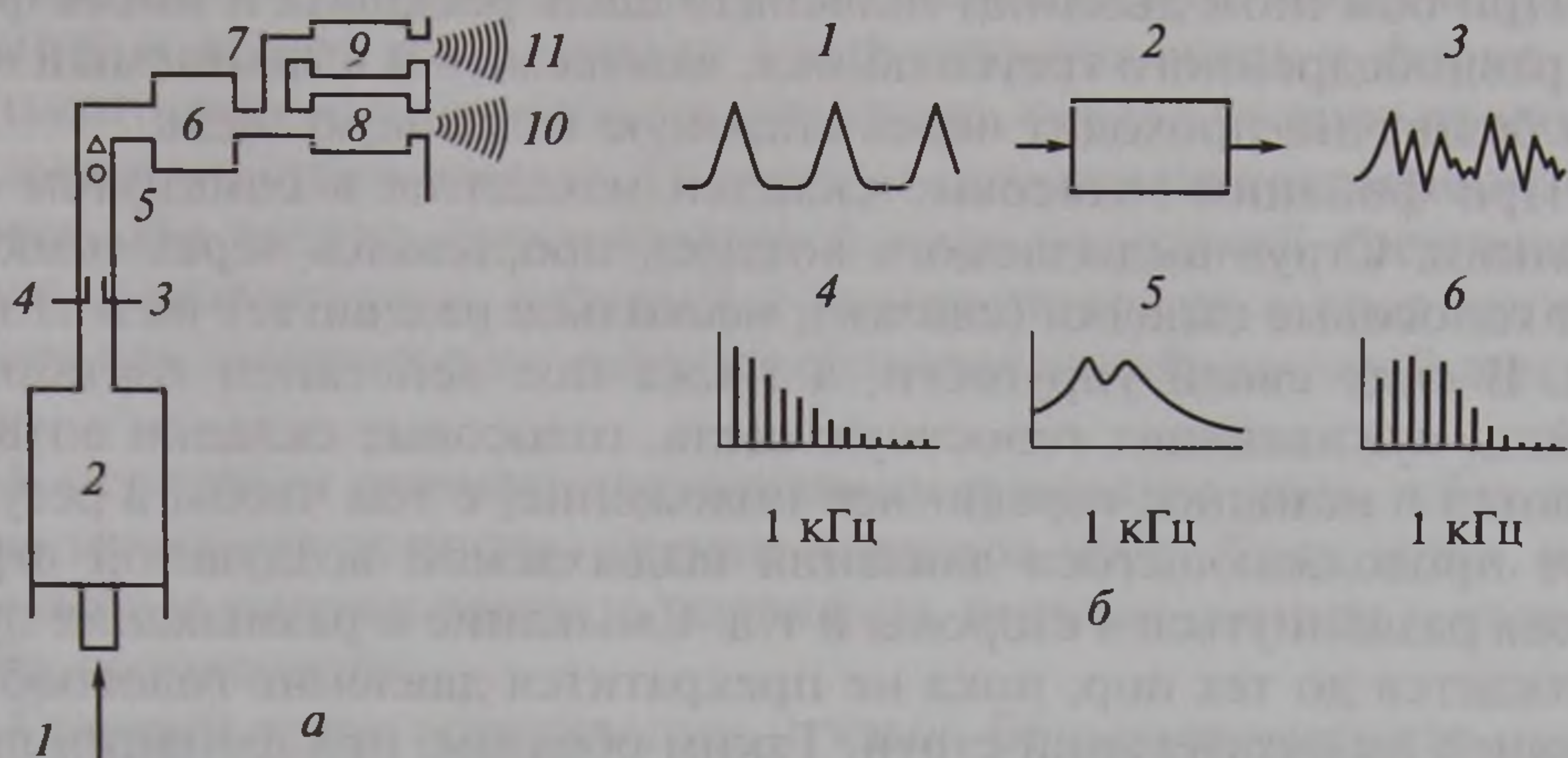


Рис. 11.2. Звукогенерация в речевом аппарате.

Функциональные элементы речевого аппарата (а): 1 — сила дыхательных мышц и диафрагмы; 2 — объем легких; 3 — трахея; 4 — голосовые связки; 5 — гортань; 6 — глотка; 7 — нёбная занавеска; 8 — полость рта; 9 — полость носа; 10 и 11 — звукоизлучение из ротового и носового отверстий. Преобразования звука в речевом тракте (б): 1 — звук голосового источника; 2 — фильтрующая система; 3 — звук речи после фильтрации; 4 — спектр звука голосового источника; 5 — частотная характеристика речевого фильтра; 6 — спектр речевого звука после прохождения по речевому тракту

Для более длительного выдоха необходим и большой запас воздуха. Поэтому при речепродукции примерно в 3 раза увеличиваются объемы вдыхаемого и выдыхаемого воздуха. Вдох становится более коротким и более глубоким, выдох осуществляется при активном участии мышц брюшной стенки, диафрагмы и внутренних межреберных мышц.

Голосовой отдел включает гортань с находящимися в ней голосовыми складками (связками). Гортань представляет собой широкую короткую трубку, состоящую из хрящей и мягких тканей. Она расположена в переднем отделе шеи и спереди и с боков прощупывается через кожу.

Сверху гортань переходит в глотку, а снизу — в дыхательное горло (трахею). На границе гортани и глотки находится надгортанник. Он состоит из хрящевой ткани, имеющей форму язычка или лепестка. Надгортанник служит клапаном: опускаясь при глотательном движении, он закрывает вход в гортань и предохраняет ее полость от попадания пищи и слюны.

У мужчин гортань крупнее, а голосовые складки длиннее и толще, чем у женщин. Длина голосовых складок у женщин равна 18—20 мм, а у мужчин колеблется от 20 до 24 мм. У детей до начала периода полового созревания различий в величине и строении гортани между мальчиками и девочками не отмечается.

При обычном дыхании голосовая щель раскрыта и имеет форму равнобедренного треугольника, вдыхаемый и выдыхаемый воздух беззвучно проходит через широкую голосовую щель.

При фонации голосовые складки находятся в сомкнутом состоянии. Струя выдыхаемого воздуха, прорываясь через сомкнутые голосовые складки (связки), несколько раздвигает их в стороны. В силу своей упругости, а также под действием гортанных мышц, суживающих голосовую щель, голосовые складки возвращаются в исходное срединное положение, с тем чтобы в результате продолжающегося давления выдыхаемой воздушной струи снова раздвинуться в стороны и т.д. Смыкание и размыкание продолжается до тех пор, пока не прекратится давление голосообразующей выдыхательной струи. Таким образом, при фонации происходят колебания голосовых складок. Эти колебания совершаются в поперечном, а не в продольном направлении, т.е. голосовые складки перемещаются кнутри и кнаружи, а не кверху и книзу гортани (рис. 11.3).

В результате колебаний голосовых складок в струе выдыхаемого воздуха над ними возникают звуковые колебания, воспринимаемые как звуки голоса. Качество голоса зависит от структур, расположенных выше голосовых связок, представляющих собой фильтр частот колебаний голосовых связок (см. рис. 11.2, *а*).

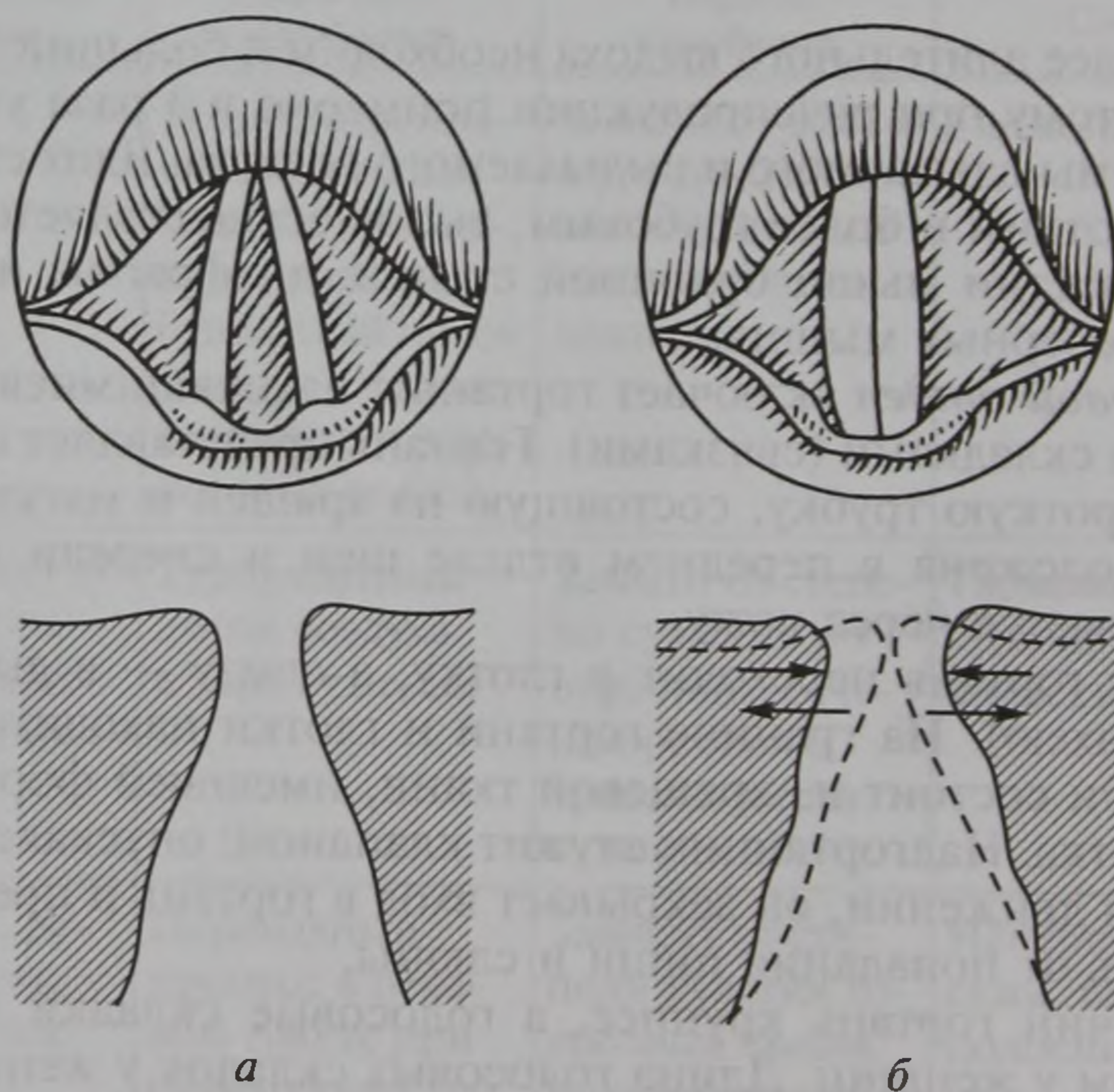


Рис. 11.3. Схема действия голосовых связок:

а — дыхание; *б* — голосообразование. Стрелки — направления движения голосовых связок

При шепоте голосовые складки смыкаются не на всем протяжении: в задней части между ними остается щель в форме маленького равностороннего треугольника, через которую проходит выдыхаемая струя воздуха. Голосовые складки при этом не колеблются. Но трение струи воздуха о края маленькой треугольной щели вызывает шум, который и воспринимается в виде шепота. Голос как акустическое явление обладает силой, высотой и тембром.

К основным органам *артикуляции* относятся язык, губы, верхняя и нижняя челюсти, твердое и мягкое нёбо. Язык, губы, мягкое нёбо и нижняя челюсть подвижны, верхняя челюсть и твердое нёбо неподвижны.

Главный орган артикуляции — язык. Большую часть его массы составляют мышцы. При сомкнутых челюстях он заполняет почти всю ротовую полость. Передняя часть языка подвижна, задняя фиксирована и называется корнем языка. В подвижной части различают кончик, передний край (лезвие), боковые края и спинку. Сложная система мышц языка, разнообразие точек их прикрепления обеспечивают возможность в больших пределах изменять форму, положение и степень напряжения языка. Такая подвижность имеет большое значение, поскольку язык участвует в образовании всех гласных звуков (кроме губных). Важная роль в образовании звуков речи принадлежит также нижней челюсти, зубам, твердому и мягкому нёбу.

Перечисленные органы образуют щель и смычки, возникающие при приближении или прикосновении языка к нёбу, зубам, а также при сжатии губ или прижатии их к зубам.

Громкость и отчетливость речевых звуков обеспечивают *речевые резонаторы* надставной трубы, которая включает полости, расположенные выше гортани и функционирующие как система фильтров: ротовую, носовую и глотку.

У человека рот и глотка имеют одну общую полость. Это создает возможность произнесения членораздельных звуков. Надставная труба благодаря своему строению может менять объем и форму. Например, глотка может быть сжатой или, наоборот, очень растянутой. Изменения формы и объема надставной трубы служат для образования звуков речи и определяют их частотный спектр (см. рис. 11.2, б) за счет явления резонанса. В результате резонанса одни речевые звуки усиливаются, другие — заглушаются. Возникает специфический речевой тембр. Например, при произнесении звука [а] ротовая полость расширяется, а глотка сужается и вытягивается. При произнесении звука [і], наоборот, ротовая полость сжимается, а глотка расширяется.

Надставная труба при образовании звуков речи функционирует не только как резонатор, но и как *шумовой вибратор*. Функцию вибратора выполняют голосовые складки, щели между губа-

ми, между языком и твердым нёбом, между губами и зубами, а также прерываемые струей воздуха смычки между этими органами.

С помощью шумового вибратора образуются глухие согласные. При включении колебаний голосовых складок образуются звонкие и сонорные согласные. Ротовая полость и глотка принимают участие в произнесении всех звуков русского языка. Если у человека правильное произношение, то носовой резонатор участвует только в произнесении звуков «м» и «н» и их мягких вариантов. При произнесении остальных звуков нёбная занавеска, образуемая мягким нёбом и маленьким язычком, закрывает вход в полость носа.

Выделяют три источника звуков речи: голосовой и два шумовых — турбулентный и импульсный. Турбулентный источник возникает в результате сужения в каком-либо месте речевого тракта при прохождении через него воздушной струи. Импульсный источник образуется при резком раскрытии смычки произносительных органов (губ). Щелевые согласные ([v], [f], [s]) формируются с участием турбулентного источника, а взрывные ([b], [p]) — импульсного.

Взаимодействие голосового источника и голосового тракта обеспечивает модулирование создаваемых голосовыми связками импульсов звука положением языка, челюсти, щек и губ. Речевой звук зависит от формы полости рта. Другими словами, размеры речевого тракта и модуляция частот звуков определяют индивидуальные качества голоса и служат для опознания речи говорящего. Полости рта и глотки — основные фильтры речевых частот.

Первый отдел периферического речевого аппарата (дыхательный) обеспечивает подачу струи воздуха, второй (голосовые связки) — образование голоса, третий (речевой тракт) функционирует как резонатор, который дает речевому звуку силу и окраску. Для произнесения слов в соответствии с задуманным планом в коре головного мозга производится отбор команд для организации речевых движений, называемых артикуляторной программой. Артикуляторная программа реализуется в дыхательной, фонационной и резонаторной системах. Речевые движения осуществляются настолько точно, что в результате возникают определенные звуки речи и формируется устная (экспрессивная) речь.

11.4. Речь как акустическое явление

Важнейшими *акустическими характеристиками* речи, обуславливающими восприятие слушателем речевой информации, является *спектр звука* и его *динамика во времени*. Спектром речевого звука называется его представление в координатах «частота — амплитуда», т.е. зависимость амплитуды основного тона голоса и

его обертонов от их частоты. Наименьшая частота звука при его прохождении через сомкнутые края голосовых складок в процессе фонации (вокализации) называется *частотой основного тона голоса*, измеряется в герцах (Гц).

Обертоны — ряд дополнительных тонов, возникающих при звучании основного тона и придающих звуку особый оттенок или тембр. Голосовой источник (гортань, голосовые связки) формирует звук с линейно уменьшающейся амплитудой обертонов.

Частота основного тона воспринимается на слух как высота голоса человека и позволяет идентифицировать личность по голосу. Изменения частоты основного тона во времени определяют интонацию голоса — ударение, вопрос, повествование, восклицание, а также индивидуальные и эмоциональные особенности речи. Частота основного тона голоса мужчин находится в пределах 80 — 220 Гц, а женщин — 160 — 440 Гц, т.е. женские голоса в два раза выше мужских, хотя встречаются исключения. Даже когда мужской и женский голоса имеют одинаковую частоту основного тона, они различаются слушателями по половой принадлежности за счет обертонов.

Резонаторная система речевого тракта (ротовая полость, глотка) обладает свойством усиливать отдельные полосы частот звука, порождаемого голосовыми связками. Носовой резонатор акустически связан с ротовым через носоглоточный проход, ширина которого зависит от активности мягкого нёба. Носовой резонатор также влияет на спектральные характеристики речевых звуков. В результате прохождения звуковых колебаний от голосовых связок через ротоглоточный резонатор их спектр преобразуется: максимумы акустической энергии сосредоточены в частотных полосах, соответствующих резонансному усилению речевого тракта, минимумы — в частотных полосах, где акустическая энергия подавляется.

Максимумы акустической энергии на спектрах звуков называют *формантными максимумами* или *речевыми формантами*. Каждый звук речи имеет несколько формант — F_n , но наиболее выражены первые две — F_1 и F_2 . На основе речевых формант человек опознает звук речи, причем особенно важны для опознания первые две форманты. Формантные частоты речевых звуков, как гласных, так и согласных, у разных людей отличаются на 20 % — в зависимости от структурно-функциональных особенностей речевого аппарата.

Для удовлетворительного восприятия речи достаточно, чтобы полоса частот голоса составляла 100 — 3 000 Гц. Этот диапазон обеспечивает практически полную разборчивость фразовой речи. Однако для высококачественной передачи и восприятия речи, а тем более музыки необходим более широкий частотный диапазон — от 20 Гц до 16 — 20 кГц.

Существуют две основные теории голосообразования — миоэластическая и нейрохронаксическая. *Миоэластическая теория* гласит, что голос образуется в результате колебаний голосовых связок, возникающих на выдохе под влиянием давления воздуха, проходящего через сомкнутую голосовую щель. Турбулентный поток воздуха под связками способствует появлению их стабильных колебаний. Таким образом, миоэластическая теория поддерживает точку зрения о «пассивном» голосообразовании.

Нейрохронаксическая теория постулирует «активный» механизм образования голоса. Колебания голосовых связок обеспечиваются благодаря сокращению мышечных волокон, входящих в их состав, а также мышц гортани. Сокращения возникают под влиянием импульсов, поступающих к ним по возвратному нерву и веточкам ларингеального (гортанного) нерва, ядро которого расположено в продолговатом мозге (обоюдное ядро).

Обе теории имеют фактические основания, хотя нейрохронаксическая теория встречает много возражений и не находится в сфере внимания исследователей в настоящее время. Однако повреждение возвратного и ларингеального нервов вызывают нарушение голоса, что позволяет говорить о важной роли иннервации волокон голосовых связок и мышц гортани в голосообразовании.

Для распознавания звуков речи большое значение имеет распределение по частотному диапазону всех формант, имеющих в спектрах гласных и некоторых согласных. Существует связь между спектральными и артикуляционными признаками звуков речи.

Помимо формантного состава звуков речи на их звучание (и восприятие) оказывает влияние соотношение энергий в формантах.

Средний уровень разговорной речи при измерении на расстоянии 1 м колеблется от 60 до 80 дБ относительно стандартного нулевого уровня, за который принято звуковое давление $2 \cdot 10^{-5}$ Па. Разница между наиболее слабыми и наиболее сильными речевыми звуками составляет 47 дБ. Эта разница называется *динамическим диапазоном речи*. Интенсивность гласных звуков значительно больше, чем согласных.

Эффективность восприятия речи зависит от ее *громкости*. Для того чтобы сигнал был хорошо разборчив, он должен превышать уровень средних и громких шумов приблизительно на 30 дБ. В случае слабых шумов (до 40 дБ над порогом их восприятия) достаточно превышения 20 дБ.

Особая форма коммуникации человека — *вокальная речь*, которая имеет специфические акустические особенности. В определенном смысле она представляет собой разновидность экспрессивной речи, несущей невербальную информацию эмоционально-эстетического характера. Особенно богатый певческий голос обусловлен выраженной третьей формантой F_3 , частота которой

находится в диапазоне 2—3 кГц. Она называется *высокой певческой формантой*. Высокая певческая форманта придает голосу «полетность». Благодаря наличию высокой певческой форманты голос певца хорошо воспринимается на фоне звуков оркестра и шумов. Для певческого голоса важен также диапазон от 300 до 600 Гц, называемый *низкой певческой формантой*. Она придает голосу «мягкость», «глубину», «округлость». Большое значение для певческого голоса имеют *вибрато* и *тремоло* — амплитудная и частотная модуляции голоса.

11.5. Информационное содержание речевых звуков

Речевой сигнал поставляет слушателю информацию двух видов: собственно речевую, или *лингвистическую* (языковую, семантическую, вербальную), носителем которой является слово, и не зависящую от значений слов *экстралингвистическую* (внеязыковую).

Экстралингвистическую информацию подразделяют на несколько видов в зависимости от ее функций: индивидуально-личностная — о возрасте, половой принадлежности и других индивидуальных характеристиках личности говорящего; эмоциональная (заключенная в невербальной форме) — об эмоциональном состоянии говорящего, его отношении к окружающим событиям и людям, к предмету разговора; эстетическая — о качественной оценке в полярных терминах («приятно — неприятно», «нравится — не нравится» и т.д.); социально-групповая — о принадлежности говорящего к определенному социальному слою, национальности, положению в обществе (начальник — подчиненный и т.д.); пространственная — о местоположении говорящего, расстоянии до него, перемещении его в пространстве относительно слушателя; медицинская — о состоянии здоровья говорящего и, в частности, его голосового аппарата.

Все перечисленные виды экстралингвистической информации передаются чисто акустическими средствами: громкостью, высотой, тембром, темпом, диапазоном изменений основной частоты (мелодикой) голоса. Экстралингвистическая информация существует в речи независимо от лингвистической.

Звуки речи, замещение которых изменяет смысл слова, принято называть *фонемами*. Например, слова «зов», «ров», «шов» отличаются только первыми звуками, слова «бак», «бук», «бок» — вторыми, а слова «воз», «вол», «вор» — третьими звуками (фонемами). Обычно фонемы определяются лингвистами как минимальные единицы для характеристики языка.

Для речи характерна сегментно-просодическая организация, т.е. речь содержит метрически значимые элементы, организованные

в виде ударных и безударных слогов. Дискретные элементы — гласные и согласные звуки — образуют целостный звуковой поток, в результате чего устная речь становится средством коммуникации.

Интерпретация слова может определяться не лингвистическими фонемами, а содержанием предложения. Так, слова, совершенно идентичные по составу и звучанию (например, «коса» — «коса», «ласка» — «ласка»), имеют разное смысловое значение в зависимости от контекста, в котором они представлены.

Слова складываются из фонем, сочетание слов регламентируется правилами грамматики, синтаксические правила позволяют применять знаки, указывающие на ранние и поздние семантические (смысловые) события. Благодаря правилам языка между звуковым образом (формой) и понятием (значением) устанавливается взаимозависимость, которая в процессе обучения фиксируется в памяти.

11.6. Звукопродукция в раннем возрасте

Все органы периферического речевого аппарата иннервируются черепно-мозговыми нервами, которые берут начало в ядрах ствола мозга, прежде всего тройничным, лицевым, языкоглоточным, блуждающим, добавочным и подъязычным.

Тройничный нерв иннервирует мышцы, приводящие в движение нижнюю челюсть; лицевой — мимическую мускулатуру, в том числе мышцы рта; языкоглоточный и блуждающий — мышцы гортани и голосовых складок, глотки и мягкого нёба. Кроме того, языкоглоточный нерв обеспечивает чувствительность языка, а блуждающий иннервирует мышцы органов дыхания и сердца; добавочный нерв иннервирует мышцы шеи, а подъязычный снабжает двигательными нервами мышцы языка и сообщает ему возможность разнообразных движений.

Анатомические органы речи новорожденного отличаются от таковых у взрослых. Длина речевого тракта новорожденного 7 — 9 см, у взрослых она составляет около 17 см. В ротовой полости младенца короткий и широкий язык занимает значительное место, что ограничивает его движения. При артикуляционных движениях язык плотно примыкает к деснам, губы смыкаются слабо, а мягкое нёбо мало поднимается. Носовые ходы новорожденного узкие и развиты слабо. Верхняя граница гортани у младенцев расположена несколько выше, чем у взрослых. До трехлетнего возраста величина и форма гортани одинакова у детей обоих полов. Голосовая щель узкая и располагается высоко — на уровне III шейного позвонка (до 5 — 7-летнего возраста). Голосовые складки толстые и короткие (длина 4 — 5 см), располагаются наклонно.

У взрослых мужчин и женщин они в 3—5 раз длиннее и располагаются горизонтально.

У младенцев мышцы гортани, управляющие движениями голосовых складок, развиты слабо. Наиболее интенсивный рост и развитие гортани, голосовых складок, мышц шеи наблюдается в течение первого года жизни. Второй пик развития отмечается в период полового созревания и заметно сказывается на частоте основного тона, которая обратно пропорциональна длине свободных краев голосовых складок. Мимические и скуловые мышцы у младенцев развиты слабо. В то же время круговая мышца рта и щечная мышца, обеспечивающие акт сосания, а также мышцы, опускающие нижнюю и поднимающие верхнюю губу, хорошо развиты.

Иннервация мышц шеи и лица у новорожденного хорошо сформирована, но еще продолжается миелинизация ряда нервных волокон. Лицевой и тройничный нервы, обеспечивающие чувствительной и двигательной иннервацией акт сосания, миелинизированы. Позднее миелинизируются языкоглоточный и блуждающий нервы, иннервирующие язык, мышцы гортани и органы дыхания. Именно они изменяют ширину голосовой щели и степень натяжения голосовых связок, что необходимо для фонации. Звуки младенцев зависят от частоты дыхания, которая у детей выше, чем у взрослых.

Первые звуки новорожденных — это крики и плач во время рождения, связанные с запуском многих систем жизнеобеспечения организма. В период родов прекращается трансплацентарное кровообращение (при пережатии пуповины), происходит раздражение кожных рецепторов (вследствие изменения температуры и влажности), изменяется концентрация газов в крови и в результате стимуляции рецепторов аорты и сонной артерии происходит активация дыхательного центра. Все это ведет к развитию первого вдоха, который сопровождается криком.

В течение первых недель жизни основными вокализациями младенца являются плач и различные звуки (кряхтенье, покашливания, чмокание), сопровождающие вегетативные реакции ребенка. В период новорожденности (с момента рождения и до двух месяцев) ребенок произносит так называемые квазивокализации.

С двух месяцев жизни звуковая продукция у детей становится более разнообразной, возникает гуление. Гласноподобные звуки все больше связываются с согласноподобными. С двух-трех месяцев, наряду с уже имеющимися звуками, в голосовых реакциях встречаются закрытые звуки [u], [i], согласный звук [r], а у некоторых детей появляются даже сложные комплексы звуков, например «агу» и т. п.

Согласные звуки [b], [p], [t], которые образуются губами и передней частью языка, встречаются чаще всего. Сосательный реф-

лекс служит одной из важнейших моторных предпосылок для последующего развития речи.

К трем месяцам звуковой репертуар младенца дополняется длинными мелодическими сочетаниями и короткими спокойными вокализациями. Этот период выделяют в особую «стадию экспансии», которую называют «вокальной игрой». Ребенок произносит первые слоговые цепочки и последовательности, интонационный рисунок издаваемых им звуков очень разнообразен.

Стадия гуления наблюдается также и у глухих детей. Гуление не зависит от речи окружающих, ребенок произносит разные звуки, напоминающие бульканье, фырчанье и др. Многие звуки младенца вообще очень трудно описать, так как они отсутствуют в речи; их практически невозможно воспроизвести взрослому человеку. В период усвоения языка ребенок постепенно теряет способность издавать эти звуки и звукосочетания.

В возрасте трех месяцев развивается более сложный моторный контроль дыхания и фонации. В пятимесячном возрасте ребенок уже хорошо различает интонацию обращенной к нему речи, а к шести месяцам начинает реагировать на свое имя. После 7—10 месяцев дети могут выделять слова из беглого речевого потока родного языка.

Переход гуления в лепет, для которого характерны звукосочетания типа согласный-гласный, проходит постепенно. Разделение стадий гуления и лепета достаточно условно, так как они могут сосуществовать. С конца пятого месяца появляется повторяющийся лепет, когда в звуках младенцев можно выделить сочетания, состоящие из последовательно присоединенных одних и тех же слогов.

После шести месяцев ребенок произносит сочетания звуков, которые часто могут создавать иллюзию слов. Такие квазислова возникают в результате многократного повторения случайных комбинаций звуков. «Болтая», ребенок демонстрирует весь свой «репертуар». Он произносит слоги «ба», «да», «тя», «ма», последовательно соединяет гласные звуки, фрикативные ([ц], [ч]), смычно-губные, меняя силу звука и высоту тона. На этой стадии развития звукосочетания приобретают слоговую структуру, сходную с речью взрослых, т.е. возникает так называемый канонический лепет.

У глухих детей отмечается лишь повторяющийся лепет, канонический лепет у них не развивается, поскольку для его формирования необходима слуховая обратная связь, лежащая в основе естественной координации артикуляторных движений и фонации.

В возрасте 10—12 месяцев наряду с лепетными звуками у ребенка появляются первые слова, которые он связывает с определенными предметами. Ребенок повторяет слова, которые состоят из различных согласных и гласных, например «Ма-ня», «дай» и

др. Возникает способность к подражанию звукам: малыш произносит вслед за взрослыми новые слоги, которых не было в лепете. В этом возрасте ребенок не только понимает названия многих предметов, ситуаций, объектов, лиц, но и использует определенные «детские слова», например «брр» — для обозначения машины.

Выработка тонких артикуляторных движений у детей в значительной мере связана с периодами повторения звуков и подражания. Она требует прислушивания к звукам голоса взрослого и произнесения их ребенком под контролем слухового восприятия. Данная способность к звуковой имитации знаменует важнейший этап развития, указывая на возможность согласованной работы зрительной, слуховой и моторной систем. Для формирования этой способности у ребенка должны быть развиты слух, артикуляция и зрение, он должен проявлять внимание к звукам речи и владеть известным количеством звуков.

Выделяют два вида звуковой имитации (вокализации): повторение и звукоподражание. При повторении ребенок многократно произносит собственные звуки, сопровождая их, как правило, однотипным движением. Подражание «провоцируется» — младенец повторяет звуки, произнесенные взрослым или другим ребенком.

Понимать слова дети начинают гораздо раньше, чем их произносить. В течение первого-второго годов жизни дети учатся ассоциировать слова с объектами, понимать значение обращенных к ним слов и начинают произносить некоторые слова. Время появления первых словесных форм у разных детей различно. Уже в конце первого года у некоторых малышей можно зарегистрировать первые слова, у части детей даже в норме период первых слов наступает позже. Различна и скорость увеличения словарного запаса.

Первые слова не являются врожденными или универсальными, а представляют собой результат «лепетной» практики и освоения взрослых речевых форм посредством имитации. Не все фонемы, продуцируемые в лепете, встречаются в словах. Поэтому звуки лепета и первых слов отличаются по соотношению фонем.

Закрепление речевых навыков требует продолжительного времени: речь оглохших детей постепенно оскудевает. Чем позже наступает глухота, тем меньше она сказывается на речевом развитии. С 18 месяцев обнаруживаются различия в словарном составе речи мальчиков и девочек: показано, что у девочек он шире.

Строгое соответствие между степенью физиологического развития артикуляционного аппарата и особенностями фонации в раннем возрасте установить трудно. Так, к моменту рождения тройничный нерв полностью обеспечивает иннервацию мышц, участвующих в акте сосания, в том числе и челюстно-подъязычной мышцы языка. Сокращение последней приводит к смещению языка

в передневерхнем направлении, что требуется при артикуляции звука [i]. Однако гласный [i] у детей появляется довольно поздно.

Более позднее появление согласноподобных звуков по сравнению с гласными обусловлено неспособностью артикуляторного аппарата, в первую очередь языка младенца, к тонким движениям.

11.7. Нарушение доречевого развития

Речь связана с разными уровнями головного мозга (кора, подкорковые и стволые образования, отходящие от них нервы, идущие к мышцам речевых органов), с особенностями вокального и дыхательного аппаратов. Все уровни речевой системы тесно связаны между собой. При поражении любого уровня наблюдаются специфические формы расстройств речи. Так, уже на ранних этапах онтогенеза в вокализациях новорожденных могут выявляться изменения, свидетельствующие об отклонении от нормального хода развития.

Нарушение голоса может быть первым и зачастую единственным признаком ранней стадии неврологического или другого заболевания. У детей с врожденными повреждениями фронтальных отделов полушарий мозга отмечается нарушение сроков наступления лепета и появления первых слов. При неправильном развитии гортани отсутствует или слабо выражен лепет, речь появляется позже и нарушается артикуляция.

У младенцев с различными видами патологии, например с недостаточным весом при рождении, родовой травмой, заболеваниями нервной системы (асфиксией, бактериальным менингитом), частота основного тона голоса F_0 и первой форманты отличается от таковой у детей без патологии. Минимальные значения F_0 у детей с различными заболеваниями в среднем бывают на 100—200 Гц выше, чем у здоровых, у которых они составляют 350—420 Гц. При хромосомных нарушениях у младенцев в возрасте одного месяца максимальная частота F_0 может достигать 1 100—1 340 Гц, а при метаболических нарушениях (гипербилирубинемия) — 2 120 Гц. При дисфункции эндокринных желез, которая отражается на строении гортани, F_0 младенцев, наоборот, значительно снижена.

В развитии речи важную роль играют полноценное речевое окружение, соматическое здоровье и нормальный слух. Акустическая обратная связь позволяет оценить конечный результат процесса речеобразования. Поэтому изменение нормального хода речевого развития может быть связано с нарушением как артикуляции, так и слуха. Известно, что глухие от рождения дети в первые месяцы произносят те же звуки, что и здоровые. Однако к

пяти-шести месяцам эти звуки постепенно исчезают и, например, дети в возрасте 8 — 13 месяцев по характеру вокализации соответствуют 4 — 6-месячным нормально слышащим младенцам.

Отставание в речевом развитии наблюдается и у детей, обладающих нормальным слухом, если они по каким-либо причинам в первые годы жизни находятся в условиях речевой депривации (резкого ограничения, вплоть до полного отсутствия, речевых контактов), например в случаях, когда ребенок с нормальным слухом воспитывается в семье глухонемых или при вынужденной афонии (отсутствии голоса) вследствие трахеотомии. В последнем случае, при воспитании в нормальном речевом окружении ребенок после операции способен произносить в основном лабиальные (губные) звуки, характерные также для глухонемых детей в этом возрасте.

Наряду с безусловной важностью отлаженной моторики речевого аппарата оказывается необходимым и нормальное развитие моторных систем всего организма, особенно мелкой моторики рук. Слабослышащие дети легче обучаются звуковой речи при параллельной тренировке тонких движений пальцев рук.

Важное влияние на нормальное развитие речи оказывает зрение, которое позволяет ребенку оценить артикуляторные движения говорящего с ним взрослого. Ребенок внимательно следит за движением губ взрослых. Это особенно важно на стадиях имитации и подражания. Слепые от рождения дети начинают поздно говорить, поскольку стадия имитации наступает со значительным отставанием и зрительный контроль отсутствует.

11.8. Условия формирования речи

Существуют различные представления о механизмах, лежащих в основе освоения речи. По мнению одних исследователей, развитие речи происходит по типу формирования условных рефлексов высших порядков. Согласно другим представлениям, речь рассматривается как врожденная способность. Наиболее продуктивна точка зрения, согласно которой речь генетически детерминирована, но ее развитие возможно только при стимулирующем и модифицирующем влиянии окружающей звуковой среды. Особое значение имеет имитация ребенком слышимых звуков и речевых конструкций взрослых.

В раннем онтогенезе обучение речи несомненно осуществляется путем имитации ребенком голоса взрослого, несмотря на различия в строении речевых органов и соответственно в частотных характеристиках звуков речи. Обязательное условие имитационного голосообразования младенца — его визуальный контакт со взрослым. В процессе имитации реализуются два важных механизма.

Во-первых, устанавливается взаимосвязь между расположением органов артикуляции и соответствующими акустическими характеристиками имитируемых звуков. Во-вторых, осуществляется полимодальная зрительно-акустико-моторная интеграция. Таким образом, формируется эталон правильного произнесения звука и по мере повторных имитаций этот эталон закрепляется в памяти.

К десяти месяцам жизни распределение согласноподобных звуков, места их артикуляции и интонационные контуры вокализации становятся приближенными к родному языку. По-видимому, речевое развитие детей идет от языковой общности к языковой специфичности.

В период лепета возрастает метаболическая активность в слуховых и зрительных областях коры. В период появления первых слов усиливается метаболизм в лобных областях. В период формирования грамматики повышается метаболическая активность во всех областях коры. «Словарный взрыв», или начало связной речи, сопровождается активным синаптогенезом в различных областях коры головного мозга.

Речевая асимметрия отмечается уже в раннем возрасте. У детей первого года жизни в процессе воздействия речью (на любом языке) преимущественно активизируется левое полушарие. У детей второго года жизни четко выраженная активация левого полушария наблюдается только при воздействии звуков родного языка.

11.9. Речь как функция мозга

Управление речевыми функциями осуществляют высшие отделы мозга человека — кора больших полушарий, значительные участки сенсорных и моторных областей которой специализированы к восприятию, интерпретации, запоминанию и воспроизведению речи. В управлении речевыми функциями принимают участие также подкорковые образования мозга, которые связаны с эмоциями и памятью.

Кора больших полушарий головного мозга человека содержит три важнейших для речевой функции сенсорных поля: зрительное (в области шпорной борозды на медиальной поверхности затылочных долей правой и левой стороны, поле 17 по Бродману), слуховое (в зоне поперечных извилин Гешля, составляет часть первой височной извилины каждой височной доли и глубоко проникает в латеральную сильвиеву борозду, поле 41 по Бродману), соматосенсорное (в задней центральной извилине каждой стороны, поля 1 — 3 по Бродману).

В передней центральной извилине правого и левого полушарий (поля 4 и 6 по Бродману) расположено первичное моторное поле, которое управляет мышцами лица, конечностей и туловища.

Именно оно определяет произвольную двигательную активность человека, в том числе речь и письмо.

Помимо первичных, существуют также вторичные сенсорные, ассоциативные и моторные поля, расположенные в непосредственной близости от первичных зон. Среди них — височная область, отвечающая за понимание речи, а также важнейшая интегративная часть мозга — лобная доля, регулирующая программное обеспечение речи, сосредоточенное в третьей лобной извилине и префронтальной коре. Взаимодействие перечисленных корковых зон осуществляется за счет транскортикальных ассоциативных связей, корково-таламических и соответствующих им таламо-корковых связей.

Ни одна сколько-нибудь сложная форма психической деятельности не формируется и не реализуется без прямого или косвенного участия речи. Ее важнейшая структурная единица — слово как носитель определенного *значения* (обобщенного и устойчивого отражения предметного содержания) и *смысла* (индивидуального значения слова в конкретной ситуации). Носителем значения всегда служит чувственный образ; материальные носители смысла — моторный (артикуляционный), звуковой (голосовой) и графический (письмо) компоненты речи. У взрослого человека материальный носитель почти не осознается, а ведущая роль принадлежит содержанию слова и его значению. Лишь в некоторых случаях, например при специальной литературной деятельности, обучении языку, некоторых речевых расстройствах, слово может обессмысливаться, утрачивать значение, а его материальный носитель, наоборот, выступает на первый план, начинает осознаваться.

Существуют два относительно самостоятельных видах речи:

- экспрессивная (громкая, выразительная, направленная вовне) — начинается с мотива и замысла (программы, динамической схемы высказывания), проходит стадию внутренней речи, обладающей свернутым характером, и переходит в стадию высказывания (разновидность экспрессивной речи — письменная речь, осуществляемая самостоятельно или под диктовку);

- импрессивная (понимающая) — начинается с восприятия речевого высказывания через слуховую или зрительную (чтение) системы, проходит стадию декодирования (выделения информативных элементов) и завершается формированием во внутренней речи общей смысловой схемы восприятия сообщения, ее соотношением с различными семантическими (смысловыми) структурами и включением в определенный контекст (собственно пониманием), без которого даже грамматически правильные конструкции могут оставаться непонятными.

Звуковая речь состоит из следующих элементов:

- фонемы — индивидуальные звуковые единицы, соединение которых в определенном порядке образует морфемы;

- морфемы — наименьшие значимые единицы слов, сочетание которых образует слово (в знаковых языках эквивалент морфемы — визуомоторный знак);
- синтаксис — допустимые сочетания слов в предложениях (обычно называется грамматикой);
- лексика — совокупность всех слов данного языка (каждая лексическая единица содержит всю информацию о морфологических и синтаксических вариантах словоупотребления, но не включает понятийного знания);
- семантика — значения, соответствующие всем лексическим единицам и всем возможным предложениям;
- просодия — голосовая интонация, которая может изменять буквальный смысл слов и предложений;
- речь — связь предложений в повествование.

П. Брока (1861) и К. Вернике (1874) отчетливо показали, что в случаях локальной патологии мозга возникают структурно-дифференцированные нарушения речи, а не общее снижение речевых возможностей. Эти же открытия стали первыми предпосылками для целого направления в исследованиях мозга, связанного с поиском «центров» тех или иных психических функций. Был сделан важнейший вывод о том, что речевая деятельность требует совместной работы разных зон коры, обеспечивающих специфический вклад в общий речевой процесс (рис. 11.4).

Прямое сопоставление сложных психических действий, к числу которых относится и речь, с отдельными локальными очагами мозговых поражений некорректно, поскольку последние связаны с речевыми расстройствами сложными и часто опосредованными путями. Отделы коры, обеспечивающие речемыслительные функции, обладают высокой степенью полифункциональности. Критическое значение для восприятия и порождения речи имеет не вовлеченность какой-либо одной зоны, а сохранение возможности взаимодействия множества слухоречевых зон при обязательном участии одной или нескольких зон, представляющих собой так называемые жесткие звенья системы (термин предложен Н. П. Бехтеревой в 1980-е гг. и используется при рассмотрении нейрофизиологического обеспечения функций, осуществляемых с участием множества отделов мозга) (рис. 11.5).

Из клинического опыта известно, что наиболее выраженные речевые расстройства возникают при левосторонних поражениях коры. Эти данные традиционно трактовали как свидетельство доминирующей роли левого полушария в осуществлении речевых функций. Однако ряд фактов указывает на очевидное значение взаимодействия полушарий для обеспечения речи. Например, описаны случаи отсутствия речевых двигательных расстройств при повреждении зоны Брока (задней трети нижней лобной извилины левого полушария, отвечающей за программирование речево-

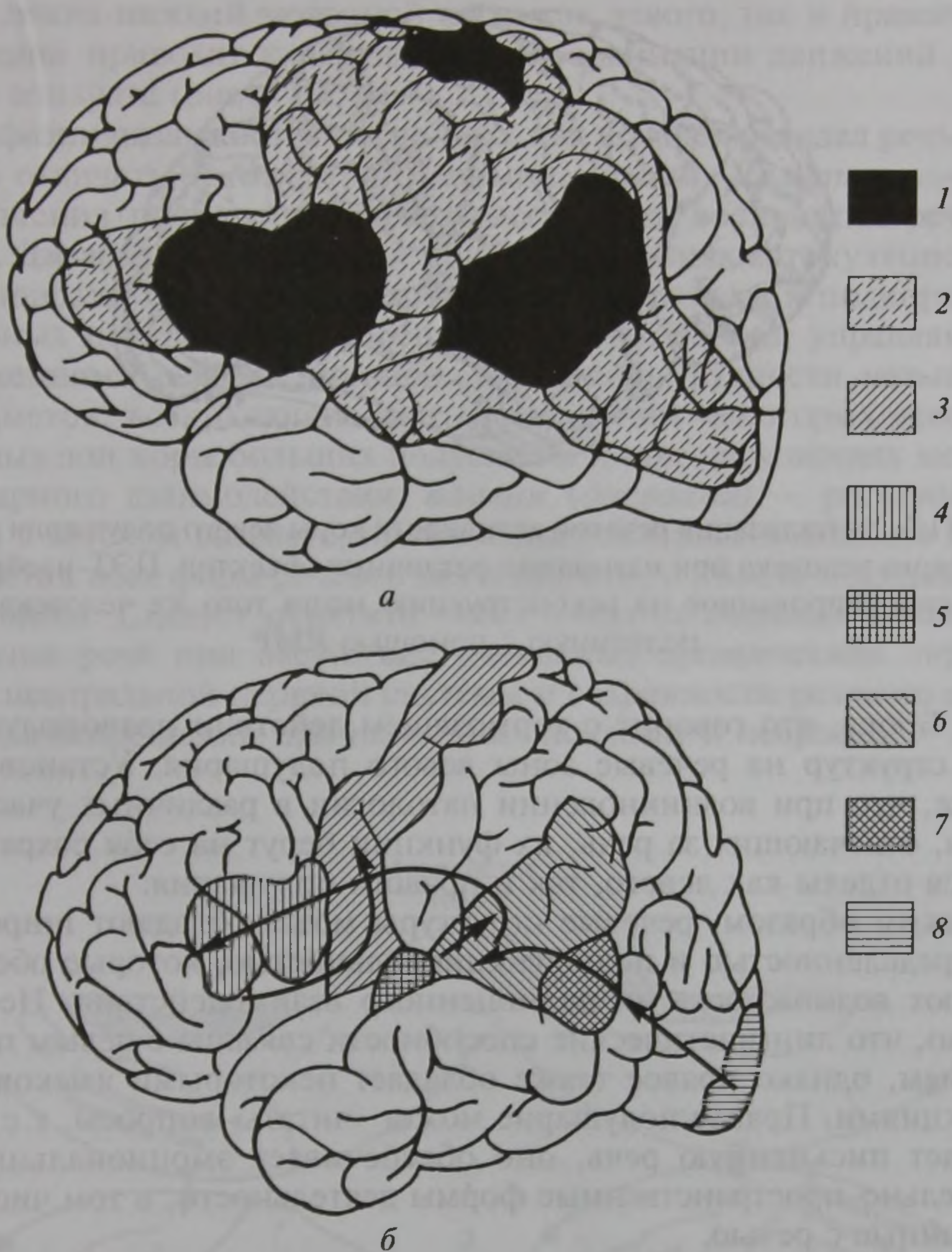


Рис. 11.4. Области мозга левого полушария, прямо или опосредованно связанные с осуществлением речевых функций (а), и ассоциативные волокна, связывающие различные сенсорные и речевые зоны коры головного мозга (б):

1 — зоны мозга, патологические изменения которых приводят к глубоким расстройствам речи (афазия); 2 — зоны мозга, повреждение которых приводит к менее выраженным расстройствам речи, компенсируемым или носящим динамический характер; 3 — моторная кора; 4 — зона Брока; 5 — первичная и вторичная слуховая кора; 6 — зона Вернике; 7 — угловая извилина; 8 — первичная зрительная кора

го высказывания). В частности, у больных с нарушенной двигательной активностью (кататонией) обнаружено восстановление речи после удаления в правом полушарии зоны, симметричной



Рис. 11.5. Визуализация речевой активности коры левого полушария мозга здорового человека при назывании различных объектов. ПЭТ-изображение, спроецированное на реконструкцию мозга того же человека, выполненную с помощью ЯМР

зоне Брока, что говорит о тормозящем действии правополушарных структур на речевые зоны левого полушария. Установлено также, что при возникновении патологии в различных участках коры, отвечающих за речь, их функции берут на себя сохранившиеся отделы как левого, так и правого полушария.

Таким образом, речевые структуры мозга обладают широкой распределенностью и полифункциональностью, которые обеспечивают возможность их полноценного взаимодействия. Несомненно, что лингвистические способности связаны с левым полушарием, однако правое также обладает некоторыми языковыми функциями. Правое полушарие может «читать» вопросы, т.е. понимает письменную речь, оно обеспечивает эмоциональные и зрительно-пространственные формы деятельности, в том числе и связанные с речью.

11.10. Афазии — ключ к пониманию речевых функций мозга

При локальных повреждениях левого полушария, но сохранности элементарных форм слуха и движений речевого аппарата, обеспечивающего членораздельное произношение, возникают афазии — системные расстройства устной речи. На рис. 11.6 показаны нарушения, возникающие при повреждении речевых зон левого полушария: афазия, аграфия (нарушение письма), акалькулия (нарушение счета), апраксия (нарушение праксиса — определения свойств предмета с помощью прикосновения, ощупывания), аномия (неспособность называть предметы), агнозия. По-

вреждения нижней моторной коры как левого, так и правого полушарий приводят к нарушениям координации движений речевого аппарата (рис. 11.4, 11.7).

Афазии развиваются после того, как человек овладел речью; их надо отличать от дизартрий, аномий, алалий. *Дизартрии* — это нарушения произношения без расстройств восприятия речи на слух. Дизартрии появляются при повреждениях артикуляционного аппарата, связанных с нарушениями корковых и подкорковых нервных центров, ядер черепно-мозговых нервов, управляющих движениями речевых органов. *Аномии* — трудности называния предметов, возникающие при повреждении некоторых ассоциативных зон коры больших полушарий и при нарушениях межполушарного взаимодействия; *алалии* (*дислалии*) — расстройства речи в детском возрасте, проявляющиеся в виде исходного недоразвития всех форм речевой деятельности, а иногда и *мутизма* — молчания. Следует отметить также отказ от общения и использования речи при отсутствии очевидных органических поражений центральной нервной системы и сохранности речевого аппарата, возникающий при некоторых психозах и неврозах.

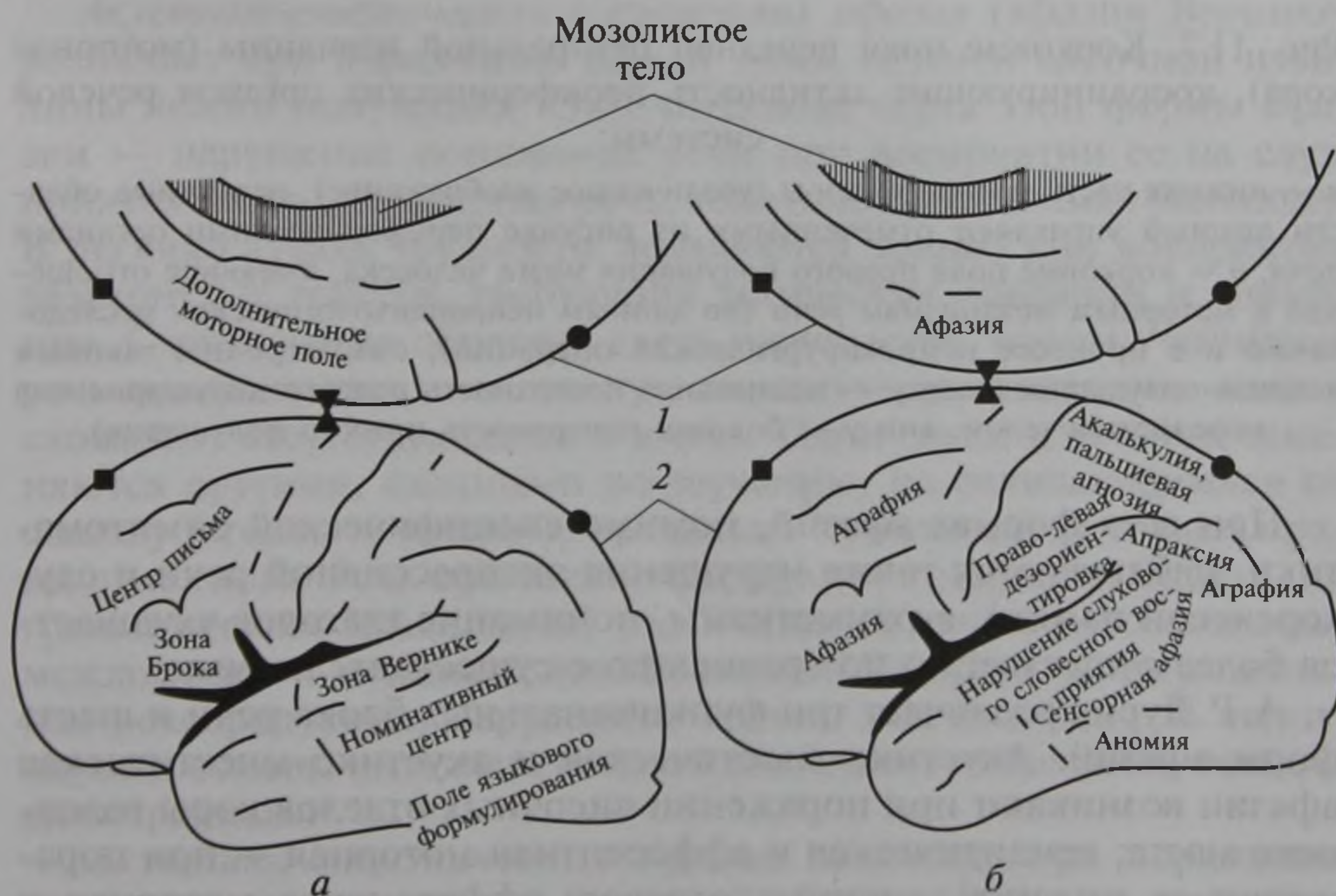


Рис. 11.6. Речевые зоны левого полушария мозга (а) и нарушения речи (б), выявленные при повреждении этих зон (по данным нейропсихологических исследований и в процессе нейрохирургических операций):

1 — медиальная поверхность левого полушария мозга под мозолистым телом;
2 — боковая поверхность левого полушария

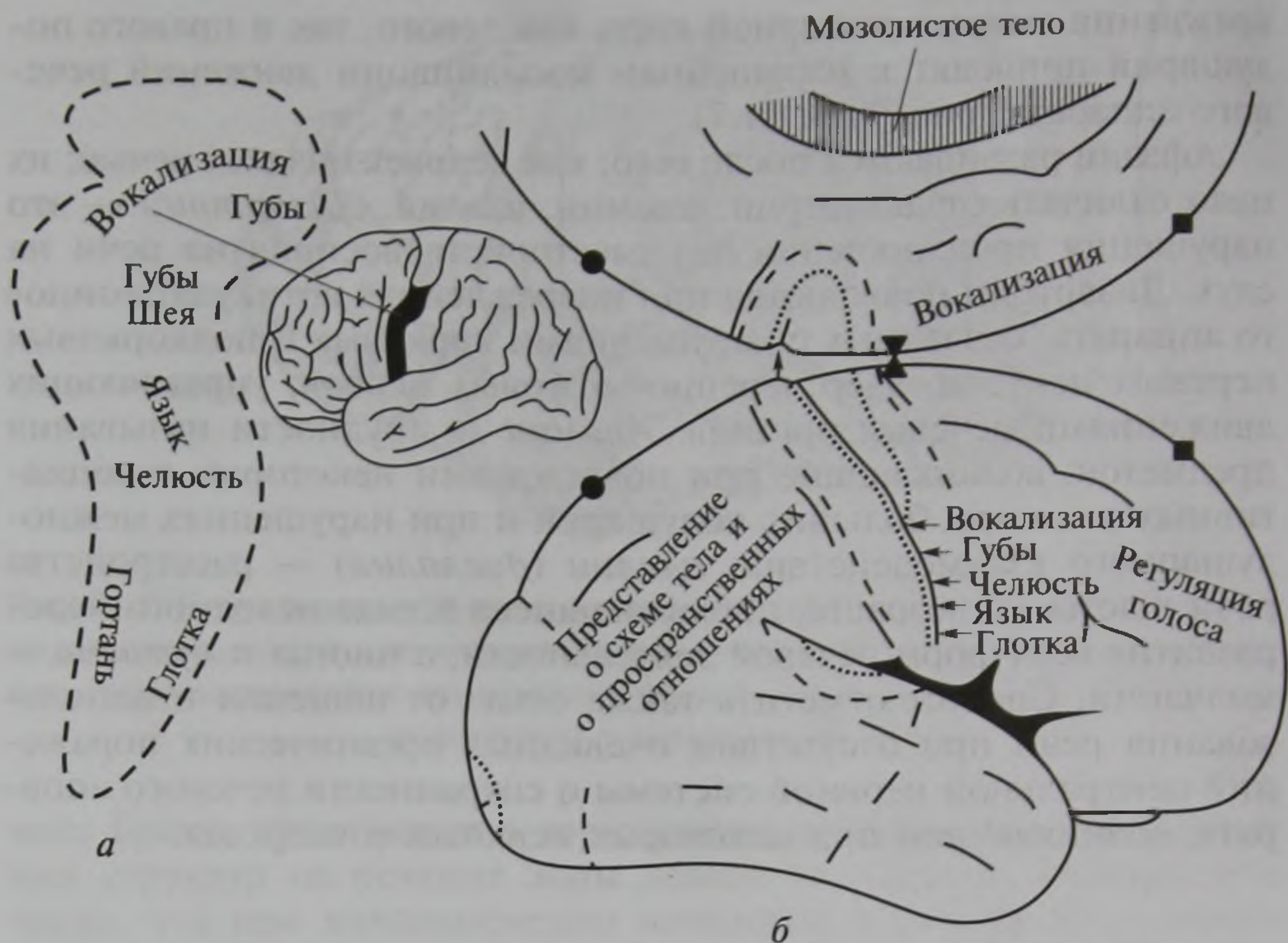


Рис. 11.7. Кортиковые поля передней центральной извилины (моторная кора), координирующие активность периферических органов речевой системы:

а — нижняя часть моторной коры (увеличенное изображение), различные области которой управляют отмеченными на рисунке периферическими органами речи; *б* — корковые поля правого полушария мозга человека, имеющие отношение к моторным механизмам речи (по данным нейропсихологических исследований и в процессе нейрохирургических операций), симметричны таковым в левом полушарии (вверху — медиальная поверхность правого полушария под мозолистым телом, внизу — боковая поверхность правого полушария)

При всех формах афазий, помимо специфической симптоматики, наблюдаются также нарушения экспрессивной речи и слухоречевой памяти, аграмматизмы, понимание глаголов ухудшается более существенно по сравнению с существительными.

А. Р. Лурия различает три функциональных блока речи и шесть форм афазий. Акустико-гностическая и акустико-мнестическая афазии возникают при поражении височных отделов коры головного мозга; семантическая и афферентная моторная — при поражении ее нижних теменных отделов; эфферентная моторная и динамическая — при поражении премоторных и заднелобных отделов.

Первый функциональный блок, принимающий участие в формировании речевых функций, включает подкорковые структуры мозга и ретикулярную формацию, которые поддерживают тонус и

активацию коры головного мозга. При их поражении возникают нарушения внимания, памяти и кратковременные речевые расстройства, обусловленные снижением активации заднелобных и височных отделов мозга. Для этих расстройств характерно непостоянство речевых нарушений, которые то возникают, то исчезают.

Верхневисочные и нижнетеменные зоны входят во второй функциональный блок, который отвечает за парадигматические (связанные с порождением понятий) отношения. Парадигматическая организация языка (речи) основана на системе противопоставлений. Например, звуки «б» и «п», «д» и «т» противостоят друг другу по звонкости, а в лексике слово «кошка» противопоставляется слову «корова», но вместе — это «домашние животные», которые противопоставляются «диким животным». Третий функциональный блок включает задне-лобные отделы мозга, контролирующие синтагматические (связанные с порождением высказываний) соотношения. Синтагматический принцип речи реализуется при построении предложений. В его основе не противопоставления, а переход от одного слова к другому, например «кошка сидит», «машина едет», т.е. организация слитного высказывания.

Акустико-гностическая (сенсорная) афазия (афазия Вернике) возникает при поражении задней трети верхней височной извилины левого полушария. Отличительная черта этой формы афазии — нарушение понимания речи при восприятии ее на слух, понятна лишь ситуативная речь, тематически знакомая больному. В легких случаях трудности появляются только при восприятии развернутых текстов, требующих логических операций и внимания. Слухоречевая обратная связь нарушается, поэтому активная речь превращается в «словесную крошку», насыщенную «квази-словами», отсутствующими в языке. Одни звуки или слова заменяются другими, сходными по звучанию, но отличающимися по смыслу («голос — колос»), правильно произносятся только привычные слова. Речь при сенсорной афазии становится бедной, но грамматически правильной, увеличивается количество глаголов, междометий и вводных слов. Возможна логоррея — сверхактивная речепродукция, нарушается письмо под диктовку. В легких случаях основы интеллектуальной деятельности больного остаются сохранными.

Акустико-мнестическая афазия возникает при поражении средних и задних отделов височной области. В основе акустико-мнестической афазии лежит снижение слухоречевой памяти. В процессе восприятия каждого слова и его осознания больной утрачивает предыдущее слово, не может воспроизвести длинные предложения. Во время поиска нужного слова возникают паузы, заполняемые вводными словами, ненужными подробностями и

персеверациями (непроизвольными повторами слов и слогов). Грубо нарушается повествовательная речь, пересказ перестает соответствовать образцу. Лучшая передача смысла в таких случаях обеспечивается избыточной интонированностью и жестикуляцией, а иногда речевой гиперактивностью. Больной лучше запоминает элементы речи, находящиеся в начале и конце стимульного материала. Часто страдает номинативная функция речи (присвоение названий объектам), улучшающаяся при подсказке первых звуков слов. Интервал предъявления слов в разговоре с таким больным должен удовлетворять условию «пока не забыл». Страдает и понимание логико-грамматических речевых конструкций. Частным случаем является собственно амнестическая (номинативная) афазия, возникающая в результате повреждения ассоциативной зоны коры, расположенной между затылочной и височной областями — в угловой извилине левого полушария. Эта афазия проявляется в трудностях называния предмета. По услышанному слову больной не может опознать предмет или назвать предмет при его предъявлении. Забытое название предмета заменяется его назначением или описанием ситуации, в которой он встречается. В ряде случаев возникает оптическая алексия (нарушение чтения), которая может проявляться в виде неузнавания отдельных букв или целых слов (вербальная алексия), а также нарушений письма, связанных с дефектами зрительно-пространственного гнозиса (познания пространственных отношений внешнего мира с помощью зрения).

Амнестико-семантическая афазия возникает при изолированном поражении теменно-затылочных (или задних нижнезатылочных) отделов полушария головного мозга. При этой афазии сохраняется плавная синтагматическая организация речи, артикуляция не нарушена, не отмечается никаких поисков звукового состава слова, не происходит снижения слухоречевой памяти или нарушения фонематического восприятия. В то же время наблюдаются специфические амнестические трудности при поисках нужного слова или произвольном назывании предмета. Больные обращаются к описанию функций и качеств этого предмета синтагматическими средствами, т.е. заменяют слово целой фразой (например, «это то, чем пишут»). Нарушается понимание сложных смысловых и грамматических взаимоотношений слов, выраженных предлогами или флексиями. Этот дефект получил название импрессивного аграмматизма. Понимание обычных фраз, передающих «коммуникацию событий», сохраняется, но возникают затруднения в выполнении требуемых действий, например в расположении тех или иных предметов по инструкции. Больные не могут ориентироваться в сравнительных словосочетаниях, утрачивают способность понимать метафоры, пословицы, поговорки, крылатые слова, не обнаруживают в них переносный смысл.

Афферентная кинестетическая моторная афазия возникает при поражении вторичных зон постцентральных и нижнетеменных отделов коры головного мозга, расположенных сзади от центральной (Роландовой) борозды. Вторичные поля постцентральных и нижнетеменных отделов тесно связаны с первичными полями, для которых характерно четкое соматотопическое строение. Импульсы, поступающие от лица, губ, языка, глотки, локализованы в нижних постцентральных отделах коры.

Проекция тела, как известно, построена не по геометрическому, а по функциональному признаку. Чем большее значение имеет та или иная область периферических тактильно-кинестетических рецепторов того или иного активного органа и чем большей степенью свободы обладает тот или иной двигательный сегмент (сустав, фаланга пальца, язык, губы и т.д.), тем большую территорию занимает его представительство в соматотопической проекции коры.

Существенно, что соматотопическая проекция органов, участвующих в артикуляции звуков, значительно больше представлена в левом полушарии.

В соответствии с классификацией А. Р. Лурия существуют два вида афферентной кинестетической моторной афазии. Первый характеризуется нарушением пространственного симультанного (одновременного) синтеза движений различных органов артикуляционного аппарата и полным отсутствием ситуативной речи. Второй, называемый также «проводниковой афазией», отличается значительной сохранностью ситуативной, клишеобразной речи. В то же время затруднены повторения названий предметов и других произвольных видов речи. Этот вид афферентной моторной кинестетической афазии характеризуется преимущественно нарушением дифференцированного выбора способа артикуляции и симультанного синтеза звуковых и слоговых комплексов, входящих в слово.

Динамическая афазия возникает при поражении заднелобных отделов левого полушария, входящих в состав третьего функционального блока — блока активации, регуляции и планирования речевой деятельности.

Основной речевой дефект при этой форме афазии — трудность, а иногда и полная невозможность активного развертывания высказывания.

При динамической афазии правильно произносятся отдельные звуки, повторяются без артикуляционных трудностей слова и короткие предложения, однако коммуникативная функция речи все же оказывается нарушенной.

При грубой выраженности расстройства отмечается не только речевая, но и общая аспонтанность, безынициативность, возникает выраженная эхолалия (повторение звуков, слов чужой речи),

а иногда и эхопраксия — механическое повторение не только слов, но и движений собеседника.

Эфферентная моторная афазия (афазия Брока) возникает при поражении премоторных отделов лобной доли, снабжаемых передними ветвями левой средней мозговой артерии. Эта афазия сопровождается, как правило, кинетической апраксией, выражающейся в трудностях усвоения и воспроизведения двигательной программы речи.

Поражение премоторных отделов мозга вызывает патологическую инертность речевых стереотипов, приводящих к звуковым, слоговым, лексическим перестановкам и персеверации, к повторам слов.

Персеверации обусловлены невозможностью переключения с одного артикуляционного акта на другой. Они затрудняют, а иногда делают полностью невозможными устную речь, письмо и чтение.

Премоторные отделы доминантного по речи полушария завершают процесс кодирования речевого высказывания. С одной стороны, они осуществляют последовательное переключение сформированных в постцентральных отделах артикуляционных и лексических комплексов на эфферентные пути, передающие информацию к ядрам моста мозга и продолговатого мозга, которые регулируют двигательные функции периферического аппарата речи; с другой стороны — завершают процесс планирования и грамматического оформления замысла высказывания, программируемого в лобных отделах мозга.

Глобальная афазия возникает при массивных поражениях левой лобной доли и проявляется в глубоком нарушении порождения сложных мотивов, замыслов и программ поведения, отсутствии интереса к окружающему. Больной не формулирует никаких просьб, не задает вопросов. Спонтанная речь может совсем отсутствовать.

Сложные формы афазии, называемые также «комплексными афазиями» (афферентно-эфферентная, эфферентная с динамическим компонентом, сенсомоторная и т. п.), обусловлены поражением рядом лежащих речевых зон или образованием нескольких очагов поражения в результате травмы или нарушения мозгового кровообращения. При «комплексных» афазиях прежде всего следует преодолевать расстройства более низкого уровня, например апраксию артикуляционного аппарата и нарушение фонематического слуха.

Из приведенных данных, характеризующих симптоматику нарушений при разных формах афазий, можно сделать заключение о роли различных отделов левого полушария в речевых функциях. Именно афазии позволяют понять корковую систему организации речевых функций и их связей с мышлением и сознанием.

11.11. Структурно-функциональное взаимодействие речевых зон мозга

Речь, как функция мозга, глубоко асимметрична. Лингвистические способности человека определяются преимущественно левым полушарием. Взаимосвязанные речевые зоны, расположенные в задней височной области (зоне Вернике), нижней лобной извилине (зоне Брока), премоторной области левого полушария и дополнительной моторной коре, действуют как единый речевой механизм совместно с двигательной корой обоих полушарий, управляющей координированной активностью артикуляционного аппарата. Пути осуществления кооперации различных областей коры головного мозга в процессе реализации речевых структур показаны на рис. 11.4, б. При восприятии устной речи информация из первичной слуховой коры поступает в зону Вернике, расположенную в задней части первой височной извилины на границе с теменной областью. Туда же при чтении информация приходит из зрительной области коры через угловую извилину, которая связывает зрительную форму слова с его акустическим аналогом в зоне Вернике. Зона Вернике обеспечивает понимание смысла поступающего сигнала — слова — устного или письменного; отсюда информация по длинным ассоциативным волокнам в составе дугообразного пучка идет в заднюю часть третьей лобной извилины — зону Брока, в которой формируется детальная программа артикулированной речи. Из зоны Брока программа передается в нижнюю часть прецентральной извилины, где находится лицевая проекция моторной коры, управляющая речевой мускулатурой и связанная с зоной Брока короткими ассоциативными волокнами. Аналогичный путь восприятия письменной и жестовой речи существует и у глухих людей.

С развитием различных техник исследования мозга уточняются и расширяются знания о мозговом обеспечении речи. Так, есть основания считать, что функция называния объектов выполняется различными областями мозга — в зависимости от принадлежности объекта к тому или иному классу по функциональному назначению (см. рис. 11.5). Предполагают, что некоторые области мозга служат «посредниками», связывающими понятия и слова, например функция называния для общих понятий локализована в задних левых височных областях, а для специализированных, конкретных понятий — в передних левых височных областях.

Схемы речевых корковых полей левого и правого полушарий построены на основе анализа различных речевых расстройств при очаговых поражениях мозга, данных точечного электрического раздражения коры мозга во время нейрохирургических операций. Карты речевых областей, построенные для правого полушария,

существенно отличаются от карт левого полушария. Симметричны лишь зоны иннервации речевой (лицевой) мускулатуры (см. рис. 11.7).

Взаимодействие речевых корковых зон осуществляется не только по горизонтали с помощью корково-корковых связей и взаимодействий, но и по вертикали, через таламические ядра (неостриатум, палеостриатум и ограда).

Неостриатум (хвостатое ядро и скорлупа) является местом конвергенции информации от всех сенсорных систем, т. е. выполняет интегративные и ассоциативные функции. Синтезируемый в черной субстанции дофамин поступает к синапсам хвостатого ядра и регулирует механизм взаимодействия между нео- и палеостриатумом (бледным шаром). В случае нарушения взаимодействия (в том числе и опосредованного дофамином) наблюдаются различные двигательные нарушения и нарушения координации речи как моторного процесса. Нарушения речи связаны с одной из функций хвостатого ядра, а именно с регуляцией перехода от одного движения к другому и созданием условий для реализации как изолированных движений, так и их последовательности.

Дисфункция палеостриатума — бледного шара — помимо общих гиподинамических нарушений приводит к монотонной, лишенной интонаций речи. При повреждении ограды левого полушария также наблюдаются различные расстройства речи.

В регуляции голоса участвует лимбическая система мозга (рис. 11.8). Различные структуры лимбической системы оказывают влияние на вокализацию и соответственно на интонационные характеристики голоса и речи, в целом на ее эмоциональный характер. Пути реализации этих влияний можно представить следующим образом: от передней лимбической коры через таламо-гипоталамические ядра в центральное серое вещество и двойное ядро продолговатого мозга, управляющее функциями гортани и голосовых связок. Есть также более прямой путь: лимбическая кора — центральное серое вещество — двойное ядро — ларингиальный нерв (рис. 11.8, в).

Существенное влияние на речевые функции оказывает также мозжечок.

Речевая функция, таким образом, непосредственно связана с участием различных структур мозга. Как организована связь подкорковых образований с классическими корковыми речевыми зонами, на сегодняшний день не ясно. Карта речевых областей мозга расширяется и дополняется.

Функциональная асимметрия полушарий мозга в связи с механизмами речи схематически проявляется следующим образом. Тональный слух идентичен для обоих полушарий. Участие левого полушария необходимо для обнаружения и опознания артикулированных звуков речи, а правого — для опознания интонаций,

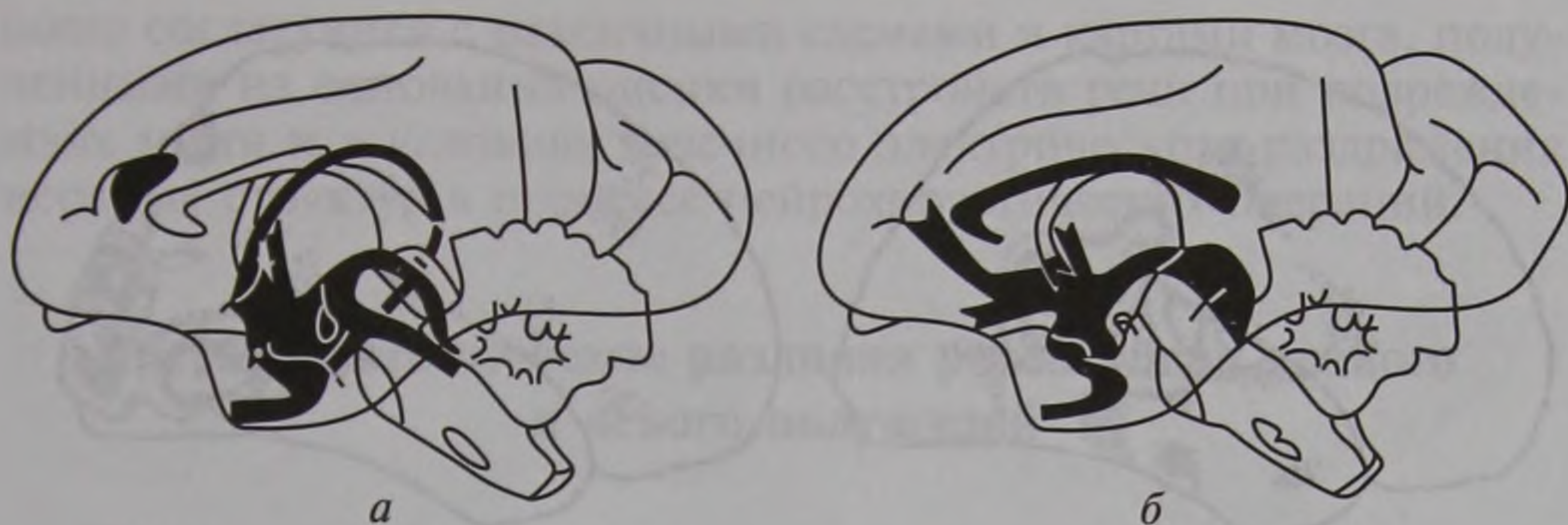


Рис. 11.8. Структуры мозга, управляющие речеголосовыми реакциями: *а, б* — их расположение в мозге (по данным, полученным на основании изучения вокализаций у обезьян при электрическом раздражении структур, указанных на рис. 11.8, *в*); *в* — их взаимосвязи (на основании экспериментальных данных, полученных на животных, и клинических данных, полученных при исследовании больных людей с соответствующей локализацией патологических изменений в мозге). Сплошные линии со стрелками — связи между корковыми и подкорковыми структурами, идентифицированные морфологическими методами и подтвержденные электрофизиологическими данными; штриховые линии — идентифицированные связи между подкорковыми структурами лимбической системы мозга и центральным серым веществом. Раздражение структур мозга, связанных с нижележащим уровнем штриховыми линиями, обеспечивает эмоционально-аффективную модуляцию голосовых реакций

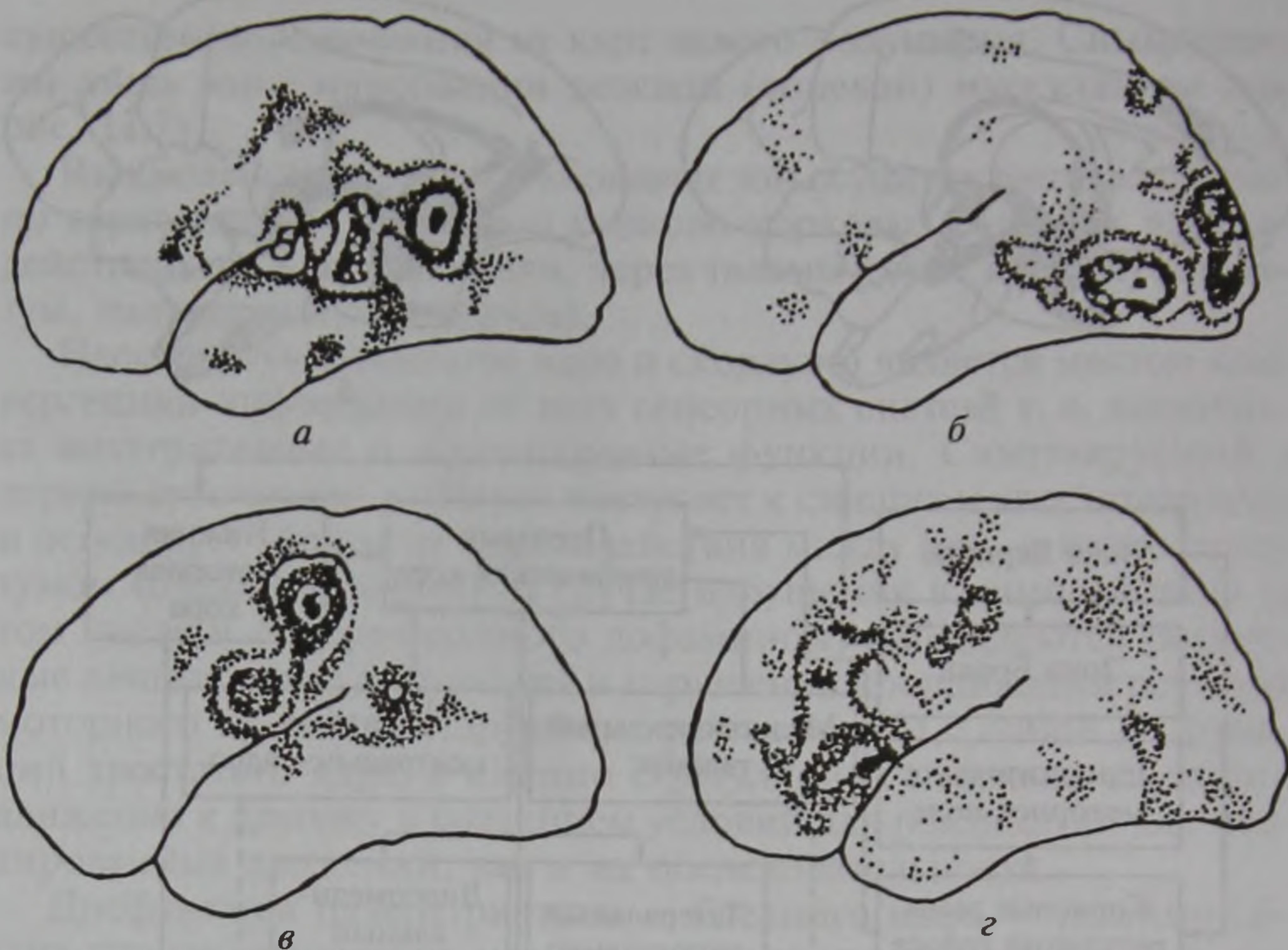


Рис. 11.9. Позитронно-эмиссионное картирование областей мозга, максимально активированных при выполнении различных речевых функций: *а* — восприятие на слух; *б* — зрительное восприятие слов; *в* — произнесение слов; *г* — словообразование

транспортных и бытовых шумов, музыкальных мелодий. Восприятие и генерация звуков речи, а также более высокий уровень общей речевой активности (измеряемый количеством слов в связной речи в единицу времени) обеспечиваются левым полушарием, а улучшение выделения сигнала из шума — правым. Правое полушарие не способно реализовать команду для продуцирования речи, но оно обеспечивает понимание устной речи и написанных слов. Правое полушарие отвечает за понимание конкретных имен существительных, в меньшей степени — отглагольных существительных, еще в меньшей степени — глаголов. Оно обеспечивает понимание эмоционального содержания интонаций, опознание по голосу, участвует в модуляции частот голоса.

Функциональные различия и локализация областей мозга, участвующих в тех или иных речевых процессах, подтверждаются и современными способами картирования мозга (ПЭТ, ЯМР). Известны отличия в активности и локализации областей мозга, которые участвуют в процессах восприятия слов на слух, чтения, произнесения слов, словообразования (рис. 11.9). В целом данные позитронно-эмиссионного и магнитно-резонансного картирования хо-

рошо согласуются с различными схемами и картами мозга, полученными на основании оценки расстройств речи при повреждениях мозга и в условиях точечного электрического раздражения нервных структур в процессе нейрохирургических операций.

11.12. Анатомические различия речевых зон правого и левого полушарий

Помимо функциональных имеются также структурные различия правого и левого полушарий мозга (табл. 11.2).

Асимметрия правой и левой половины мозга обнаружена не только у взрослых, но и у новорожденных. Вызванные потенциалы на речевые звуки более выражены в левом полушарии, чем в правом. Это значит, что анатомическая асимметрия — не результат, а предпосылка развития речевой асимметрии.

В то же время процесс становления речевых функций в онтогенезе ребенка обладает значительной пластичностью. Известны случаи, когда при повреждении речевых зон в левом полушарии у младенцев правое берет на себя выполнение их функций. В ранний период жизни мозг обладает огромными возможностями функциональной перестройки и компенсации нарушений. Чем старше человек, тем меньше возможности перестройки и адаптации при повреждении речевых зон левого полушария.

Таблица 11.2

Процентное соотношение анатомических различий между полушариями среди праворуких, леворуких и амбидекстров — людей, одинаково владеющих правой и левой рукой
(по А. М. Galaburda et al., 1978; М. Le May, 1977).

Анатомическая асимметрия	Праворукие			Леворукие и амбидекстры		
	да	нет	обратное соотношение	да	нет	обратное соотношение
Сильвиева борозда выше справа	67	25	8	20	70	10
Задний рог бокового желудочка длиннее слева	60	30	10	38	31	31
Лобная доля больше (шире) справа	61	20	19	40	33	27
Затылочная доля больше (шире) слева	66	24	10	36	48	26

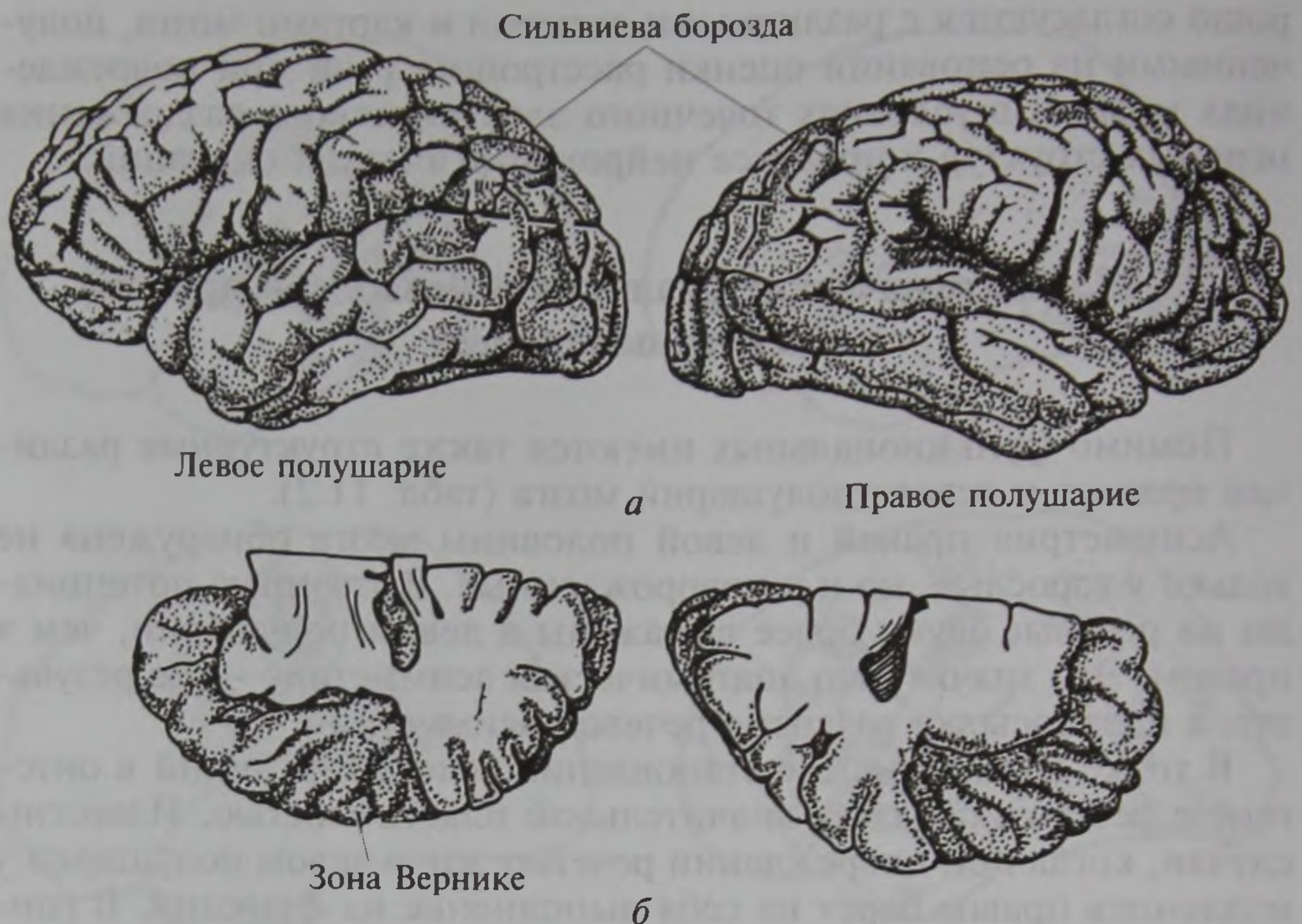


Рис. 11.10. Анатомические различия левого и правого полушарий мозга:

а — несимметричное расположение сильвиевой борозды в правом и левом полушариях; *б* — височная доля мозга (ее задняя часть — *planum temporale* — гораздо больше в левом полушарии)

Длина и ориентация сильвиевой борозды справа и слева неодинаковы, а задняя ее часть (*planum temporale*), входящая в состав зоны Вернике, существенно больше в левом полушарии (рис. 11.10).

Клеточная организация коры зон Вернике и Брока справа и слева также различна, причем не только у взрослого, но даже у плода человека. Обнаружены биохимические различия полушарий: дофамин, ацетилхолин, гамма-аминомасляная кислота преобладают в левом полушарии, а норадреналин и серотонин — в правом.

11.13. Половые различия в речевых способностях полушарий мозга

Психофизиологические исследования выявили, что женщины (в среднем) превосходят мужчин по вербальным способностям. В тестах по определению коэффициента интеллектуальности (IQ) различия выявляются уже в детском возрасте. Девочки начинают говорить и читать раньше мальчиков, они, как правило, не испыты-

вают трудностей при обучении чтению. Отмечено, что среди дислексиков (людей, испытывающих затруднения при чтении или неспособных обучиться читать) преобладают лица мужского пола — их в четыре раза больше. Это не значит, что среди мужчин отсутствуют прекрасные ораторы, чтецы и актеры. Фактически отмечено лишь статистическое преобладание вербальных способностей у женщин.

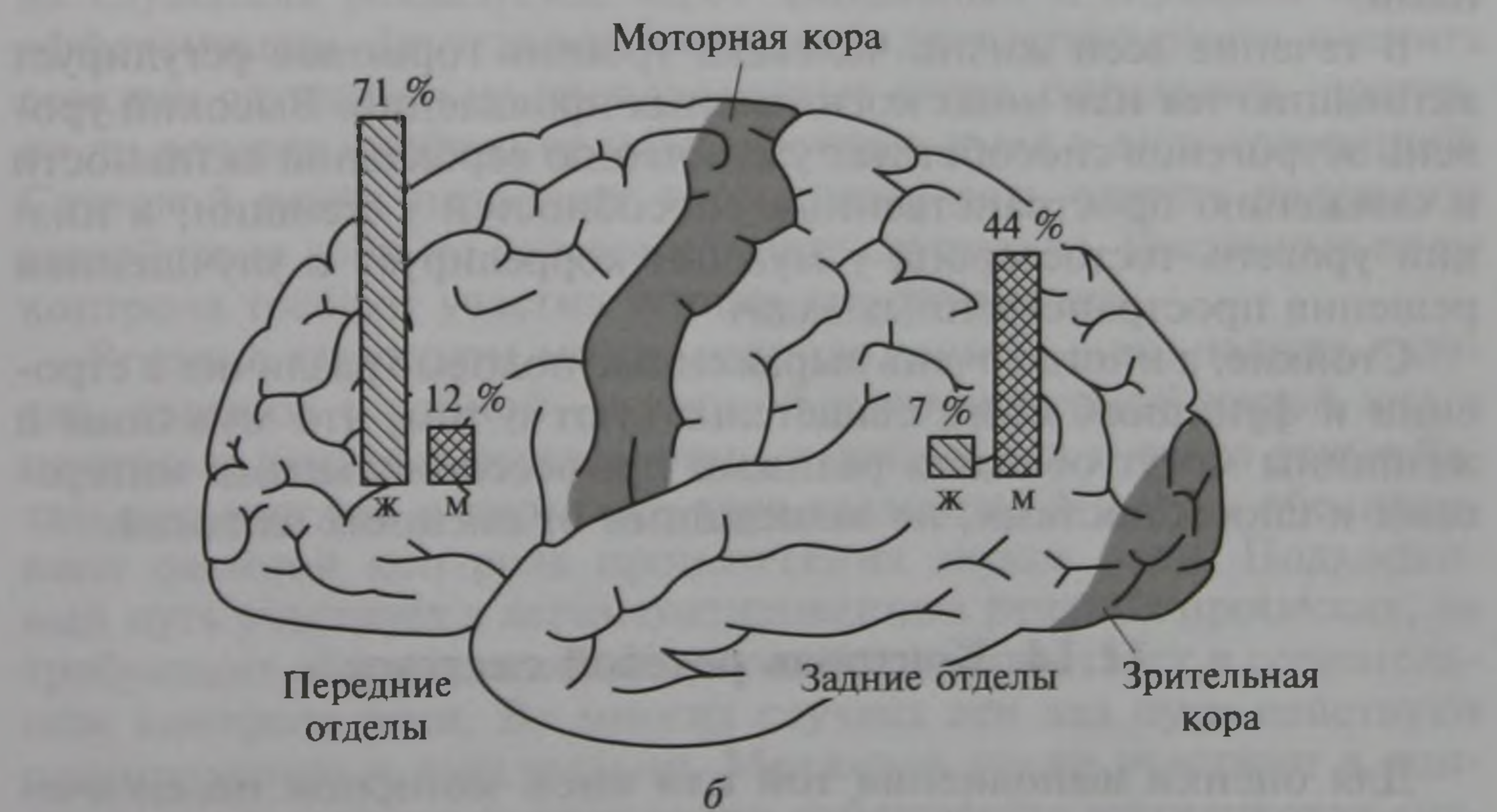
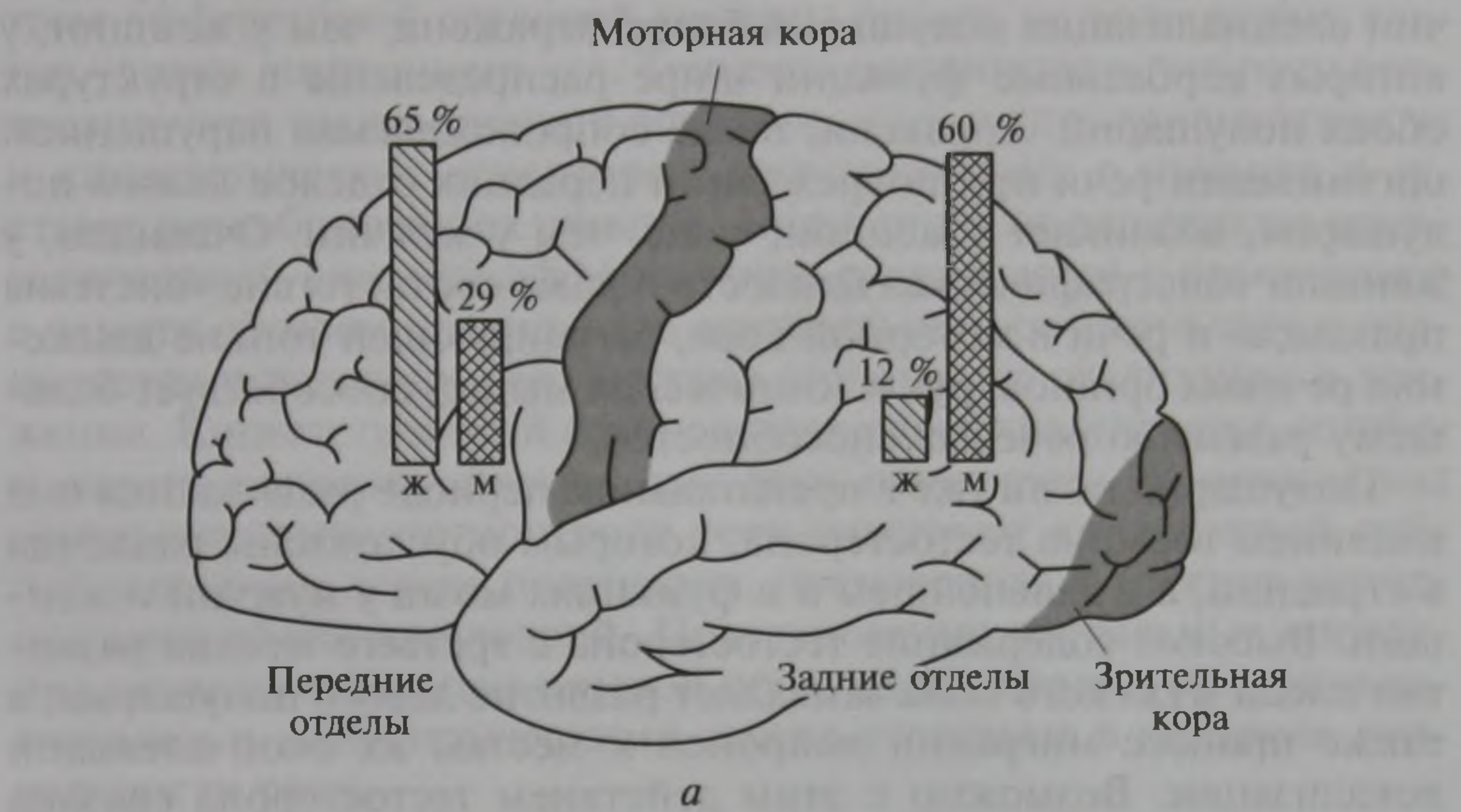


Рис. 11.11. Частота проявления афазии (а) и апраксии (б) при повреждении передних (лобных) и задних (височно-теменных) отделов левого полушария коры головного мозга у женщин (ж) и мужчин (м)

Известно, что у мужчин поражение левого полушария вызывает афазию в три раза чаще, чем у женщин. Однако при повреждении лобной доли мозга, наоборот, афазия у женщин развивается чаще, чем у мужчин (рис. 11.11, а). Вербальные способности, оцениваемые по шкале Векслера (стандартный тест, позволяющий определить коэффициент интеллекта), у мужчин ухудшаются в случаях патологии значительно больше, чем у женщин. Для женщин сторона мозга, в которой развивается поражение, не имеет столь критического значения, как для мужчин. Вероятно, у мужчин специализация полушарий более выражена, чем у женщин, у которых вербальные функции шире распределены в структурах обоих полушарий. Апраксия, также сопровождаемая нарушением организации речи при повреждении передних отделов левого полушария, возникает у женщин чаще, чем у мужчин. Очевидно, у женщин топографическая близость и даже соответствие «системы праксиса» и речи в моторной коре, регулирующей тонкие движения речевых органов, рук и мимических мышц, способствует большему развитию речевых способностей.

Полушария мозга уже в пренатальном периоде развиваются под влиянием гормона тестостерона, которым обусловлены различия в строении, а в дальнейшем и в функциях мозга у мужчин и женщин. Высокое содержание тестостерона с третьего месяца развития плода мужского пола замедляет развитие левого полушария, а также процесс миграции нейронов к местам их окончательной локализации. Возможно с этим действием тестостерона связана большая частота леворукости у мужчин по сравнению с женщинами.

В течение всей жизни человека уровень гормонов регулирует активацию тех или иных когнитивных проявлений. Высокий уровень эстрогенов способствует увеличению вербальной активности и снижению пространственных способностей у женщин, а низкий уровень тестостерона у мужчин коррелирует с улучшением решения пространственных задач.

Стойкие, а иногда очень выраженные половые различия в строении и функциях мозга свидетельствуют о том, что мужчины и женщины могут обладать разными профессиональными интересами и способностями, не зависящими от внешних влияний.

11.14. Контроль речевой системы

Для оценки выполнения той или иной моторной поведенческой программы, в том числе программы речи, необходим контроль ее реализации как в процессе выполнения, так и по конечному результату. Такую оценку мозг человека осуществляет благодаря системам с обратными связями. У человека существуют

три сенсорных канала получения информации об успешной реализации речевого процесса: слуховой, проприоцептивный, зрительный.

Точность воспроизведения речи, т. е. соответствие акустической формы речевого сигнала его акустическому образу, сформированному в процессе обучения, контролирует слуховая обратная связь. Она осуществляется особым отделом слуховой эфферентной системы, который начинается в слуховой височной зоне и проходит в центробежном направлении параллельно путям и центрам афферентной слуховой системы вплоть до волосковых клеток улитки внутреннего уха. Точность воспроизведения речи контролируется также оценкой афферентации от проприоцептивных и кинестетических рецепторов, расположенных в мышцах и суставах речеобразующих органов. Полученная от рецепторов соматосенсорной системы афферентация сравнивается с хранящимся в памяти образом правильного двигательного речевого акта и оценивается по степени соответствия эталона его реализации в движении. Кинестетический контроль позволяет предупредить ошибку и внести поправку до того, как звук произнесен. В механизмах проприоцептивного контроля речи участвуют кора третьей лобной извилины левого полушария, премоторная и нижняя моторная кора обоих полушарий. Поверхностные тактильные ощущения, возникающие при речевой продукции наряду с проприоцептивными и кинестетическими, также участвуют в контроле правильности речи.

Контроль конечного результата влияния экспрессивной речи на слушателя реализуется через зрительный и слуховой каналы афферентации. Зрительное восприятие дает возможность оценить реакции слушателя на произнесенные слова, определить, достигло ли речевое сообщение цели, которую имел в виду говорящий. Слуховой канал позволяет говорящему дать оценку результата воздействия речи по речевому ответу слушателя. Указанные виды контроля требуют участия многих структур мозга.

Речевые структуры мозга, расположенные в его задних отделах, связаны с лобной, моторной и премоторной корой как с помощью длинных ассоциативных связей, так и через левые базальные ганглии и передние ядра таламуса. Эти пути обеспечивают двойной контроль произнесения звуков речи. Подкорковый путь участвует в автоматизированных речевых процессах, не требующих обдумывания. Кортикальный путь участвует в сознательном контроле речи. Во многих случаях эти два пути действуют одновременно и параллельно. Мозжечок также участвует в контроле речи: при его повреждении наблюдается мозжечковая дизартрия.

Раздельный контроль исполнения (качества речевой продукции) и конечного результата (смыслового содержания выска-

зывания) дает человеку возможность выявить причины неудачи речи как способа коммуникации. Двойной контроль речевого процесса с помощью обратных связей позволяет отделить плохое осуществление двигательной программы, лежащей в основе реализации речи как акустического явления, от полной неадекватности речевого акта стоящей перед ним цели, например невозможности изменить поведение партнера или получить ответ на вопрос.

Говорящий и слушающий в процессе генерации и восприятия звуковой речи составляют единую систему. Коммуниканты как части этой системы осуществляют в процессе общения ряд общих функций. К их числу относятся, например, анализ акустических свойств речи, выделение речевого сообщения из шума, понимание смысла высказывания и его эмоционально-аффективного содержания. В диалоге, во всяком случае на определенных ограниченных временных отрезках слухоречевого взаимодействия, одна сторона (говорящий) выполняет одновременно две, а другая (слушающий) — одну функцию.

Говорящий реализует семантическую программу речи в определенной грамматической и акустической форме. Параллельно он осуществляет двойной контроль качества речевой продукции, используя акустическую обратную связь, проприоцептивный и зрительный контроль параллельно. Для слушателя главной задачей является понимание смысла высказывания. Аналогичное разделение функций происходит и в письменном диалоге.

11.15. Непроизвольный контроль речи

Соматосенсорные и речедвигательные центры мозга совместно контролируют, при каком положении органов речи произошла ошибка. Затем от речедвигательных центров коры посылается информация (импульс), которая обеспечивает корректировку артикуляции. Импульс от периферических рецепторов в корковый центр сообщает о достигнутом соответствии замыслу. Так осуществляется обратная связь и формируются динамические стереотипы благодаря многократному восприятию и произнесению различных элементов речи — фонетических, лексических, грамматических. Происходит автоматическая регуляция работы органов речи.

Для говорящего собственная речь служит сигналом обратной связи. Собственная речь воспринимается не только воздушным, но и костно-тканевым путем, при котором колебания голосовых связок достигают рецепторов внутреннего уха, минуя воздушный путь проведения звуков. Таким образом, звуковые колебания поступают во внутреннее ухо по двум каналам.

Действие звуковых колебаний, проведенных по костно-тканевому пути, на внутреннюю поверхность барабанной перепонки (из среднего уха) уменьшает силу звуковых колебаний, поступающих по воздуху. Это защитный механизм, предохраняющий рецепторы от громкости собственного голоса. Другой защитный механизм — сокращение стремянковой мышцы при звукогенерации, изменяющее коэффициент передачи колебаний по цепи косточек среднего уха. Данные механизмы весьма важны для ораторов и певцов.

На восприятие собственного голоса влияют также непроизвольные механизмы регуляции речевого процесса, находящиеся вне сферы сознания и не поддающиеся волевому контролю. Регулирование голоса с помощью акустической обратной связи проявляется в трех эффектах.

Непроизвольное увеличение громкости собственной речи при усилении окружающего шума — *эффект Ломбарда* — обеспечивает необходимый уровень разборчивости речи для слушателя.

Эффект Томатиса — непроизвольное изменение частотных характеристик голоса говорящего на фоне увеличения тех или иных частот при восприятии собственного голоса через систему микрофон-усилитель — наушники. Если «усилить» в этой системе высокие частоты голоса, то в спектре голоса говорящего или поющего увеличивается доля высоких частот. Увеличение низких частот голоса в акустическом тракте приводит к увеличению количества и силы низких частот голоса. Происходит «самоимитация» за счет включения технических средств усиления в акустический тракт. Эффект Томатиса широко используется в подготовке певцов для коррекции частотного состава их голоса.

Эффект Бернарда Ли связан с наличием временной задержки слышимого собственного голоса относительно его произнесения. При искусственной временной задержке слышимого голоса у человека возникает непроизвольное заикание. Наиболее отчетливый эффект искусственного заикания возникает при временной задержке около 200 мс. Он использовался для изучения степени потери слуховой функции, выявления симуляции глухоты и исследования механизмов естественного заикания.

Непроизвольные эффекты, возникающие при восприятии собственной речи, реализуются на уровне корково-подкорковых проприоцептивно-речевых, слухоречевых связей, обеспечивающих соответствующие рефлекторные реакции. Для того чтобы речь человека была членораздельной и понятной, движения речевых органов должны быть координированными и точными. Вместе с тем эти движения должны быть автоматическими, т.е. совершаться без специальных произвольных усилий: говорящий не задумывается о том, какое положение должны занять язык, рот, когда надо вдохнуть и т.д.

11.16. Незвуковые формы коммуникации

Одна из широко распространенных разновидностей речевой коммуникации — *язык жестов*. Это формальный язык, использующий зрительно-пространственные возможности человеческого мозга, со сложным словарем и грамматической структурой. Каждый знак представляет собой «букву», «слог» или «слово» — в зависимости от типа жестового языка. Клинические наблюдения свидетельствуют о том, что у нормально слышащих и говорящих людей, пользующихся языком жестов, повреждение левого полушария в областях, связанных со звуковой речью, приводит к неспособности активно пользоваться языком жестов и понимать его. У глухонемых, которые начали пользоваться языком жестов в раннем детском возрасте, левое полушарие доминирует и при решении зрительно-пространственных задач. Значит, языковые функции реализуются сходными механизмами независимо от используемой формы речи — звуковой, письменной или жестовой.

Существует также «*язык телодвижений*», который используется не столько для коммуникации, сколько для «обсуждения» и «установления» межличностных отношений (движения, сопутствующие речи, позы, взгляды).

Большинство жестов, поз, мимики являются врожденными. Связь их с речью обусловлена тесными взаимодействиями различных структур мозга, которые участвуют в управлении движениями — не только речью, но и локомоцией и позой. Поскольку речевая функция левого полушария связана с двигательной активностью ведущей правой руки, возможно, что специализация левого полушария в отношении речи связана с развитием двигательных навыков руки, тонкими манипуляциями и выразительными жестами. В то же время, вероятно, асимметрия полушарий составляет часть генетической программы человека.

11.17. Билатеральная (полушарная) организация речи и мышление

Изучение взаимодействия полушарий при организации речевых функций обусловлено возможностью клинического и физиологического исследования людей с повреждениями мозга, в особенности тех, у кого полушария оказались отделенными друг от друга (*расщепленный мозг*).

Правое и левое полушария выполняют разные функции, но совместно обеспечивают целенаправленное поведение. Полушария связаны между собой несколькими пучками волокон, самый мощный из которых — *мозолистое тело*. Правое полушарие кон-

тролирует и регулирует сенсорно-моторные и двигательные функции левой половины тела, а левое — правой. Различия в функциях левого и правого полушарий головного мозга были обнаружены у людей с расщепленным мозгом после травм или хирургических операций, выполненных в лечебных целях при тяжелых формах эпилепсии. Именно в этих исследованиях обнаружено, что каждое полушарие обладает собственными ощущениями, восприятием, мыслями и идеями, характеризуется разной эмоциональной оценкой идентичных событий. Каждое полушарие располагает собственной цепью воспоминаний и усвоенных знаний, недоступных для другого полушария. В определенных отношениях каждое полушарие имеет отдельное, особое мышление: левое — речевое, правое — зрительно-пространственное. Левое полушарие обрабатывает информацию аналитически и последовательно, правое — одновременно и целостно. Каждое полушарие вносит свой уникальный вклад в речь и мышление. Ниже приведены два примера различных функций правого и левого полушарий.

Хотя левое полушарие отвечает за речь и язык, правое полушарие обладает способностью понимать речь, но не может ее программировать. Таким образом, если схематизировать функции полушарий, то оказывается, что левое и правое полушария в равной степени способны к распознаванию стимулов внешнего мира, но пользуются разными способами или стратегиями решения задачи и имеют разные возможности выражения результатов решения.

Мышление — процесс познавательной деятельности человека, характеризующийся обобщенным и опосредованным отражением внешнего мира и внутренних переживаний. Доречевой этап формирования и организации мышления у детей (до двух лет) состоит в построении сенсомоторных схем. Сенсомоторная схема — это выполнение организованной последовательности действий, составляющих определенную форму поведения (ходьба, еда, речь и т.д.), основанное на соотнесении сенсорной информации с моторными (мышечными) актами. В формировании сенсомоторных схем ведущая роль принадлежит таламокортикальным системам головного мозга. Таким образом, в раннем детском возрасте формируется первая сигнальная система, на основе которой развивается вторая сигнальная система (речь). С развитием речи и появлением способности мысленно активировать сенсомоторные схемы, не совершая действия, формируется *первая фаза человеческого мышления* (в возрасте от 2 до 7 лет).

Основная особенность первой фазы человеческого мышления — способность ребенка высказывать результат действия, не производя его фактически. В этот период ребенок уже хорошо знает, что случится, если, например, бросить чашку со стола на пол или дернуть кошку за хвост, или прыгать по лужам и т.д. Действие,

однако, остается основным элементом мышления ребенка в возрасте 2—5 лет, хотя он может с помощью речи описать действие. Если попросить ребенка дать определение какому-либо бытовому предмету или понятию, то его ответ будет содержать действие: стул — это то, на чем сидят, стол — это то, на чем едят, прогулка — это то, где бегают, и т. д. Речь первоначально базируется также на сенсомоторной схеме: «слушаю — повторяю». При развитии речи до 5 лет сенсомоторная схема получает название — слово. Именно в этот период дети говорят «сами с собой» при совершении действия, предваряя или сопровождая его высказыванием. После 5 лет слово для ребенка становится отображением общих свойств предмета. В возрасте от 2 до 7 лет бурное развитие претерпевают височная и моторные области коры головного мозга обоих полушарий, причем левое развивается быстрее.

Вторая фаза (7—10 лет) характеризуется способностью к логическому рассуждению и использованию конкретных речевых понятий в пределах реальных событий; активизируются преимущественно корково-корковые и корково-таламические ассоциативные связи.

Третья фаза развивается в возрасте 11—15 лет, возникает способность к формальным операциям, к абстракциям, к оценке гипотез. Расширяется семантическое поле слова. Подросток начинает оперировать смыслами на основе знаний предметного содержания слов. Завершается формирование длинных ассоциативных связей лобной коры с другими отделами мозга, в первую очередь с височными и теменными.

Мысленное моделирование человеком различных событий составляет сущность его мышления. Человек оценивает свои действия, ведущие к поставленной им цели, условия, влияющие на результат. Когда дети в процессе развития мышления проговаривают события и действия, разговаривают сами с собой или с окружающими предметами, они объединяют образную, моторную (двигательную) и смысловую картины на основе развития речи. Благодаря речевому описанию последовательность событий может моделироваться в любом направлении, мысленные действия могут совершаться в разных точках выбора решения. Например, человек может начинать рассмотрение цепи событий и действий с желаемого результата и двигаться назад — в направлении начальных действий, мысленно определять, какие из них ведут к цели. Он может также, напротив, использовать путь от начала событий к результату, находить условия, которые следует соблюсти для достижения цели. И в первом и во втором случае человек может пользоваться как речевыми, так и мысленными символами.

Два полушария мозга обладают специализированными мыслительными и речевыми функциями, но в интактном мозге они взаимодействуют и обуславливают высокую приспособляемость че-

ловека к условиям среды, огромную пластичность его поведения, обеспечивая целостное восприятие внешнего мира и самого себя. Известны разные типы мышления, но все они основаны на понятийных системах мозга, развивающихся в детском и подростковом возрастах и зависящих, в частности, от обучения, условий, традиций и т. д.

Поражения височных долей обоих полушарий нарушают понятийную систему мозга. Дефекты левого полушария вблизи силвиевой борозды препятствуют правильному образованию слов и предложений. Эта мозговая система наиболее детально изучена нейробиологами, установлено, что ее повреждение связано и со знаковой функцией речи. Глухонемые, страдающие очаговым поражением левого полушария, иногда теряют способность воспро-

Таблица 11.3

Различия в речемыслительной деятельности правого и левого полушарий

Характеристики речемыслительной деятельности	Левое полушарие	Правое полушарие
Принцип организации речемыслительной деятельности	Синтагматический	Парадигматический
Роль в формировании высказывания	Грамматическое оформление и обеспечение логической последовательности	Формирование замысла и обеспечение целостности
Формальные операции	Внутриязыковые трансформации	Связь слова и предмета (денотата)
Основа лексикона	Слова-концепты	Сенсорно-образное отображение мира
Используемые слова	Чаще отвлеченные существительные и другие части речи	Чаще конкретные существительные
Принцип ассоциирования	Конкретизация и оценка слова-стимула	Тождество или оппозиция к слову-стимулу
Способность к порождению и восприятию метафор и дальних ассоциативных связей	Отсутствует	Есть
Способ решения силлогизмов	По законам формальной логики	С опорой на жизненный опыт

изводить или понимать язык жестов, хотя зрительная кора у них функционирует нормально: человек видит знаки, но не может их интерпретировать. И напротив, глухонемые с поражением правого полушария (т.е. не затрагивающим участки, ответственные за образование слов и предложений), утрачивая способность осознавать объекты в левой половине своего поля зрения или же правильно воспринимать пространственные взаимоотношения между предметами, продолжают употреблять и понимать знаковую речь. Таким образом, независимо от сенсорного канала, через который поступает лингвистическая информация, левое полушарие — основа речемыслительной деятельности. Оно содержит посреднические механизмы, осуществляющие перевод сенсорных качеств в слово, а слова — в смысл.

Именно в левом полушарии находятся структуры, обеспечивающие употребление слов и предложений, использование различных лексических элементов и грамматики. Совокупности нервных структур, представляющих понятия, распределены по многим сенсорным и моторным областям обоих полушарий.

На основе исследований пациентов, проходивших лечение с использованием унилатеральных электросудорожных припадков, были выявлены особенности речемыслительной деятельности каждого полушария головного мозга (табл. 11.3).

11.18. Речь и сознание

Сознание человека — это способность к отделению себя («Я») от других людей и окружающей среды («не Я»), адекватному отражению действительности и регуляции отношений между личностью и окружающей средой, а также возможность передавать собственное знание другим людям, делать его общим знанием посредством речи, научных и художественных произведений, технических устройств и т.д.

Сознание базируется на коммуникации между людьми, развивается по мере приобретения и накопления индивидуального жизненного опыта и связано с речью и языком, посредством которых человек «организует» свой опыт и которые служат способами выражения этого опыта. Развитие и использование речи и языка принципиально важны для адаптации человека к социальной жизни, оптимизации контактов с другими людьми. Язык человека и речь (устная и письменная) позволяют объединять, сохранять и передавать будущим поколениям информацию обо всем накопленном в индивидуальном и общественном сознании опыте.

Мозг человека получает сигналы (информацию) от различных сенсорных систем. Каждый сенсорный сигнал является носителем информации. В зависимости от индивидуального опыта (па-

мать), эмоционального фона, мотивации и потребностей, а также функционального состояния (в континууме бодрствование — сон) человек принимает решение о действии, соответствующем его нравственным и социальным представлениям (личный и коллективный опыт), об адекватности поведения, в основе которого лежат сложнейшие условные и безусловные рефлексy.

На базе биологических витальных потребностей (питание, оборона, размножение и т. д.), социальных потребностей («для себя», «для других»), идеальных потребностей (познание, творчество) и, наконец, потребностей преодоления (воли) создаются *подсознание* (автоматизированные навыки и нормы поведения), *самосознание* (диалог с самим собой), *сознание* (знание, которое может быть передано другим) и *сверхсознание* (творческая интуиция). Таким образом, поведение человека основывается на взаимодействии рефлекторных механизмов, речи и мышления, языка и сознания.

Важные заключения о природе сознания, роли языка и речи сделаны на основе исследований больных с расщепленным мозгом. Были обнаружены поразительные факты. Например, у одного такого оперированного больного действовали две сферы сознания. Когда вопрос: «Кем бы вы хотели быть?» адресовали левому полушарию, то больной отвечал: «Чертежником». Когда тот же вопрос обращали к правому полушарию, то составленный из букв ответ был: «Автомобильным гонщиком». Больной имел два «я», резко отличных друг от друга. Исследователи расщепленного мозга пришли к выводу о возможности сосуществования двух сознаний, мирно уживающихся в здоровом мозге и разделяющихся при ряде заболеваний. В процессах сознательного восприятия участвуют корковые проекции органов чувств, структуры, обеспечивающие произвольное и непроизвольное внимание, память и пр.

Участие сенсорной коры каждой модальности является необходимым, но не достаточным условием для проявления сознательного восприятия, определяемого человеком как ощущение, образ предмета, явления или события. В условиях сна или наркоза вызванные сенсорной стимуляцией корковые потенциалы регистрируются, но сознательное восприятие стимулов отсутствует. Для того чтобы стимул был осознан, необходим приток активирующих воздействий из ретикулярной формации в кору мозга. Повреждение верхней части ствола мозга, включающей ретикулярную формацию, приводит к стойкой потере сознания. Следовательно, активность ретикулярной формации регулирует состояние сознания (первый функциональный блок по А. Р. Лурия, см. подразд. 11.10).

Для сознательного восприятия внешних раздражителей необходимо участие, как минимум, двух потоков возбуждения в нео-

кортексе: от специфической сенсорной проекции и от неспецифической системы ретикулярной формации. Информация о физических параметрах объекта восприятия передается по специфической сенсорной системе, неспецифическая активация определяет уровень бодрствования. Эмоциональная окраска восприятия зависит от активности лимбической системы, в которую поступают сенсорные сигналы по нескольким параллельным путям. Наиболее эмоционально значимые сигналы фиксируются и хранятся в памяти (височные отделы мозга и его распределенные структуры).

Связи лимбической системы с верховным центром регуляторных функций и эндокринной системы — гипоталамусом — служат основой включения непроизвольных бессознательных рефлекторных реакций в процесс сознательного восприятия. Например, в минуты опасности сложные двигательные действия сопровождаются различными вегетативными реакциями (учащением пульса, потоотделением и т.д.), которые регулируются симпатическим отделом автономной нервной системы. Эфферентное звено как рефлекторного, так и сознательного восприятия — действие, которое можно разделить на две категории: приближение и избегание. В движении проявляются все факторы, составляющие поведение человека: осознанное восприятие сигналов и ситуации, мотивация к действию и рефлекторные реакции. Результатом той или иной ситуации может быть не только действие, но и бездействие человека. В основе бездействия лежат те же процессы, что и в основе действия.

Представление о нервном субстрате сознания базируется на некоторых фактах, известных из нейрофизиологии. Кора головного мозга человека — самая сложная по структуре и функциям система, наиболее поздно развившаяся в эволюции животного мира. Сознание как способность к абстрактному суждению о мире и о себе, к разделению всего на «Я» и «не-Я» может быть соотнесено с сочетанной функцией коры головного мозга и систем ее активации.

Многократное поступление информации в корковые системы (модули) и ее циркуляция в замкнутых цепях обеспечивают электрические и химические изменения в нейронах и синапсах, необходимые для организации долговременной памяти. Переработка информации происходит в параллельных каналах (нейронных цепях, модулях). Обширные связи различных областей мозга между собой делятся условно на закрепленные, запрограммированные генетически и развивающиеся в результате сенсорного притока и моторного опыта. В мозге, помимо жестко закрепленных, организованы «распределенные» системы получения и обработки информации, участвующие в обучении, опосредованном речью. Любой модуль может входить в любую систему обработки информации и ее передачи в различные отделы мозга.

Распределенные системы мозга располагают полной информацией как поступающей из внешнего мира, так и сигнализирующей о внутренних состояниях организма (память, эмоции, потребности и т.д.). Сравнение «внутренних» данных, сохраняемых в нервной системе памятью (о текущем состоянии, последней эмоции, мотивации, потребности) с информацией об окружающем мире, поступающей через сенсорные системы, составляет предполагаемую основу сознания и его связей с речью, языком. Связь сознания с речью особенно четко проявляется в экстремальных, сложных условиях жизнедеятельности: в высокогорье, в процессе выхода из наркоза при хирургических вмешательствах, в состоянии алкогольного и наркотического опьянения и т.д. Измененные состояния сознания закономерно проявляются в изменениях речи, речевых структурах, смысловых сочетаний, понятий и соответственно поведения. Дальнейшие исследования патологии речи при различных психических отклонениях, нарушениях состояния сознания возможно дадут новый материал для понимания соотношения сознания и речи.

ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОБЛЕМА

Еще Э.Дюбуа-Реймон в качестве одной из семи принципиально неразрешимых мировых загадок (не знаем и не познаем) указал на причины возникновения психических процессов. Основатель экспериментальной психологии В.Вундт считал, что физиологическими исследованиями невозможно проникнуть в тайну психики, потому что психические процессы развиваются параллельно телесным и не определяются ими.

Психофизиологическая проблема в кратком виде сводится к вопросу И.П.Павлова: «Каким образом материя мозга производит субъективное явление?».

Основная сложность при естественно-научной разработке психофизиологической проблемы заключается в необходимости объяснить специфические особенности психических процессов отражения механизмами деятельности нервной системы. К этим специфическим особенностям относятся предметность восприятия и его проецируемость во внешнее пространство, целостность, активность и недоступность психических процессов прямому чувственному наблюдению (Л.М.Веккер, 1974).

Предметность восприятия и его проецируемость во внешнее пространство отмечал еще И.М.Сеченов, который писал, что «когда на наш глаз падает свет от какого-нибудь предмета, мы ощущаем не то изменение, которое он производит в сетчатке глаза, как бы следовало ожидать, а внешнюю причину ощущения — стоящий перед нами, то есть вне нас, предмет». Другими словами, при действии сенсорных сигналов мы воспринимаем не состояние экстероцепторов, а характеристики источника сигналов, находящегося во внешнем пространстве.

Целостность восприятия проявляется во влиянии целого на восприятие его частей. Так, в зависимости от нашего восприятия изображения на рис. 12.1 как лица молодой или старой женщины, один и тот же элемент мы видим как подбородок первой или кончик носа второй. Этот рисунок позволяет продемонстрировать и активный характер восприятия: «мы не слышим, а слушаем, не видим, а смотрим», как писал И.М.Сеченов (1883).

Парадоксальная специфичность психического заключается в том, что его характеристики формулируются не в терминах состояния субстрата, свойством которого оно является, а в терминах свойств его источника — объекта (Л.М.Веккер, 1974). Сложности в объяснении свойств отражения объективного мира, специфич-

Рис. 12.1. Различия в восприятии одних и тех же элементов. Лицо в двойственном изображении



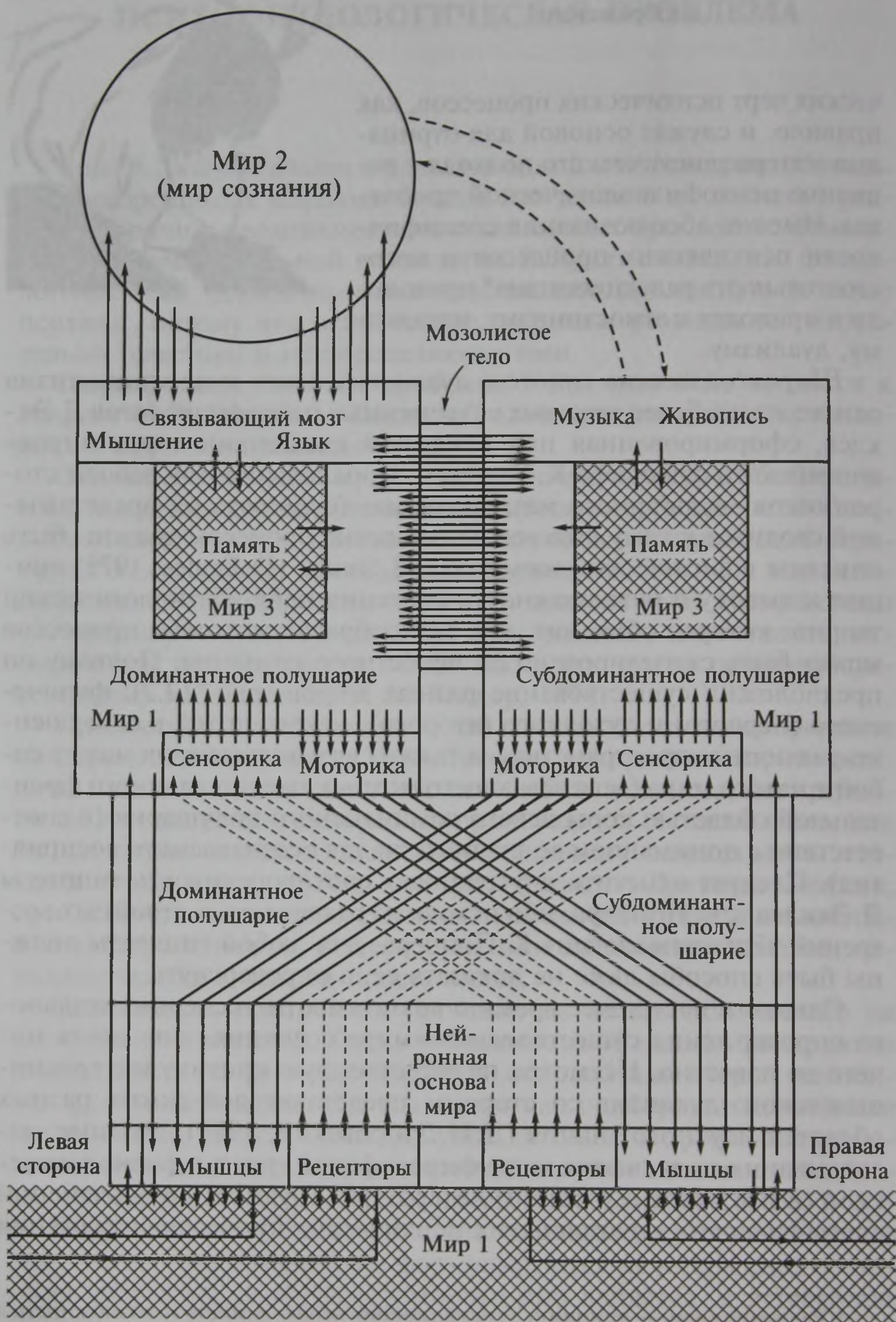
ческих черт психических процессов, как правило, и служат основой для отрицания материалистического подхода к решению психофизиологической проблемы. Именно абсолютизация специфичности психических процессов и несостоятельность редукционизма* приводят и приводят к агностицизму, идеализму, дуализму.

Широко известна гипотеза дуалистического интеракционизма одного из наиболее крупных современных нейрофизиологов Д. Экклса, сформированная под влиянием концепции «трех миров» английского философа К. Поппера. Проанализировав работы сторонников «вульгарного материализма» (сущность их представлений сводится к тому, что все психические процессы должны быть описаны в физических терминах), Д. Экклс (D. Eccles, 1979) пришел к выводу о невозможности создания нейрофизиологической теории, которая объяснит, как разнообразие мозговых процессов может быть синтезировано до целостного сознания. Поэтому он предположил существование разных миров (рис. 12.2): физического (первого) и духовного (второго), находящихся в совершенно различных пространствах, а также связывающего их между собой третьего мира («связывающего мозга»), представленного фронтальной областью коры левого доминантного полушария (в соответствии с пониманием ее значимости для осознаваемого восприятия). Следует отметить внутреннюю противоречивость гипотезы Д. Экклса и К. Поппера, ибо исходя из развиваемых стройных воззрений «Эпистемологии» К. Поппера, для любой гипотезы должны быть способы даже не доказать ее, а опровергнуть.

Однако в настоящее время о возможности экспериментального опровержения существования «мира сознания» вне мозга ничего не известно. Несмотря на естественную критику интеракционистского дуализма со стороны представителей самых разных областей научного знания (Д. И. Дубровский, 1980), сходные высказывания появляются как в философской, так и в физиологической (в том числе и учебной) литературе. Трудности в объяснении специфических характеристик психических процессов отражения

* Редукционизм — принцип, утверждающий необходимость и возможность в процессах познания сведения (редукции) сложных интегративных систем и явлений к более простым (элементарным) системам и явлениям.

Формы взаимодействия между полушариями



с позиций нейрофизиологии обусловили разделение сенсорной физиологии на объективную и субъективную.

Следует отметить, что особенности даже таких психических явлений, как ощущение и восприятие, не могут быть выведены из нейродинамических процессов, протекающих в специфических отделах сенсорных систем. Многочисленные исследования этих отделов показали наличие соответствия между физическими характеристиками действующих сенсорных сигналов и временной структурой импульсных реакций нейронов и/или местом их расположения (см. т. 1. «Физиология сенсорных систем»).

Получены данные о многомерной пространственной упорядоченности нейронов, чувствительных к сенсорным стимулам с определенными значениями отдельных физических характеристик. Например, в отделах слуховой области коры, ответственных за восприятие определенных частот, показана пространственная упорядоченность нейронов, чувствительных к пространственным признакам расположения источника звуковых сенсорных сигналов. Однако становится все более очевидным, что для целостного характера восприятия недостаточно анализа физических характеристик сенсорных сигналов нейронами специфических образований сенсорных систем. В настоящее время даже решение такой задачи, как обнаружение сенсорных сигналов, не может быть выведено из процессов, протекающих в соответствующих сенсорных путях. Так, в нейрофизиологических работах показано отсутствие различий между реакциями нейронов специфических отделов сенсорных систем на слабый стимул в случаях его обнаружения или пропуска. Из психофизиологических исследований известно, что на суждение испытуемого о наличии или отсутствии сигнала влияют инструкция, установка, значимость сигналов и многие другие факторы, в целом обуславливающие принятие решения.

Из процессов, протекающих на любом из уровней сенсорных систем, не выводятся такие особенности сенсорных образов, как предметность, проецируемость во внешнее пространство и т.д.

Существенное отличие физических явлений от ментальных заключается в публичной наблюдаемости. Однако что считать наблюдаемостью? Если реакции отдельных нейронов еще не позволяют давать однозначную интерпретацию процессов отражения, то представление о дистрибутивном характере описания сенсорных сигналов в активности многих нейронов (или их совокупностей) в настоящее время уже позволяет предполагать принципиальную возможность наблюдения ментальных явлений. Такая воз-

мжность может служить основанием для утверждения, что сенсорный образ формируется в тех отделах мозга, в которых пространственно-временное распределение активности обеспечивает описание сигналов. По анализу активности сотен нейронов, одновременно регистрируемой в разных отделах коры больших полушарий, можно предсказать формирование определенных поведенческих актов.

Активный характер восприятия как специфическую особенность психических процессов отражения весьма часто связывают с деятельностью обратных (эфферентных, центрифугальных) путей в пределах соответствующей сенсорной системы. Так, в монографии В. Д. Кейделя «Физиология органов чувств» (W. D. Keidel, 1975) возможность прислушивания то к мужскому, то к женскому голосу объясняется за счет нисходящих тормозных воздействий оливо-кохлеарного пучка. Однако показано, что для нисходящих путей в сенсорных системах, в том числе и оливо-кохлеарного пучка, характерны малочисленность аксонов, входящих в их состав, и широкое ветвление в тех образованиях, где эти пути заканчиваются. Такая структурная особенность нисходящих связей по сравнению с восходящими уже сама по себе свидетельствует о малой вероятности локального воздействия на определенные сенсорные каналы обработки и проведения информации. Отсутствуют и прямые физиологические доказательства справедливости предположения о причастности центрифугальных путей сенсорных систем к механизмам селекции значимых сигналов. Более того, на животных и людях показано, что (при контроле постоянства интенсивности действующих сигналов) отвлечение или привлечение внимания к стимулу не влияет на амплитуду ответов сенсорных образований ствола мозга.

Таким образом, в целом понять особенности психических процессов отражения на основе деятельности специфических образований сенсорных систем не представляется возможным. Более того, становится все более явной условность понятия «специфические отделы сенсорных систем», связанная с расплывчатостью критериев, по которым те или иные образования мозга относили к сенсорным, моторным или ассоциативным, а кортикальные области — к тем или иным сенсорным системам. Однако и в настоящее время возникновение образов и такой психический процесс отражения, как ощущение, однозначно связывают с нейронной активностью соответствующих кортикальных центров, оставляя без внимания всю проблематичность наличия специфических кортикальных проекций у вестибулярной системы и сенсорных систем вкуса и обоняния.

Психические процессы отражения представляется естественным сопоставлять не с изолированными нервными процессами, протекающими в тех или иных отделах центральной нервной си-

стемы, а с установлением целесообразного согласования активности нервных элементов сенсорных и моторных систем.

Если под предметом исследований физиологии понимать функции и процессы, осуществляющиеся в различных живых системах, то с полным основанием можно утверждать, что в головном мозге не существует таких нейродинамических процессов, которые были бы принципиально недоступны современным физиологическим исследованиям. На протяжении всей истории физиологии XX в. мозг — материальный субстрат управления поведением — становился предметом непосредственного физиологического анализа.

Особенно впечатляющие результаты достигнуты в области нейрофизиологии мозга, которая не только помогла понять многие интимные механизмы его работы, но и выработала новую систему знаний, позволившую в значительной мере преодолеть кастовую замкнутость отдельных физиологических школ и направлений. Накоплено множество фактов, касающихся нейрофизиологических коррелятов разных форм поведения, т.е. отражения в импульсной активности нейронов или их совокупностей специфики проявления поведенческих актов.

Основным путем решения проблемы соотношения деятельности мозга и психики, в соответствии с информационной теорией А. М. Иваницкого (1986), должно быть исследование, построенное на параллельном изучении физиологических и психологических показателей в одном эксперименте. Отношения между психикой и мозгом аналогичны отношениям между информацией и ее носителем.

Обработка информации мозгом основана на импульсной активности нейронов, т.е. на физико-химических процессах, предопределяющих возникновение потенциалов действия, благодаря которым осуществляются процессы кодирования. Под кодированием понимается установление соответствия между характеристиками действующих сенсорных сигналов и временной структурой импульсной реакции нервных клеток (временной способ кодирования) и/или местом их расположения (пространственный способ кодирования).

В соответствии с информационной теорией «психика — это информация, составляющая содержание определенным образом организованных мозговых процессов». Однако не все информационные процессы в нервной системе (например, у спинальной лягушки) могут быть связаны с психическими. Поэтому возникает вопрос о поиске, выборе тех нервных процессов, которые имеют определяющее значение для разработки психофизиологической проблемы на основе информационной теории. В соответствии с классическими принципами рефлекса и доминанты перспективным представляется рассмотрение процессов сенсомотор-

ной координации, т.е. установления целесообразного согласования активности элементов сенсорных и моторных систем. Подобный подход позволяет раскрыть predeterminedность таких отмеченных выше специфических особенностей психических процессов отражения, как их предметность, целостность, активность, проецируемость во внешнее пространство. Например, наши движения проецируются во внешнее пространство и формируются в соответствии со свойствами и структурой источника сенсорных сигналов, а не их носителей.

Целостность восприятия проявляется не в возникновении набора двигательных реакций на отдельные составляющие сигнала (явления, предмета внешней среды), а в формировании целостной реакции на сигнал или его отдельные значимые составляющие (ключевые признаки). Активный характер восприятия отражается не в перестройке функциональной организации специфических образований сенсорных систем, а в изменении взаимодействия сенсорных и двигательных систем мозга. Именно процессы сенсомоторной координации обеспечивают селективность сенсорного обеспечения формирования поведенческих актов, благодаря которой выходных элементов двигательных систем мозга достигают лишь релевантные (в данной ситуации, для данного момента времени) сообщения. При этом остальная информация, вероятно, сохраняется, так как согласно результатам психофизиологических исследований подпороговые стимулы и надпороговые, находящиеся вне внимания, могут впоследствии проявляться как сознательно воспринятые или отражаться в сновидениях.

Подход, основанный на анализе процессов сенсомоторной координации, представляется продуктивным, если вспомнить (см. гл. 9), что сущность сенсорной функции мозга заключается в определении биологической значимости (смысла) сенсорных сигналов и формировании программы активизации определенных мышечных групп и что человек и животные реагируют на предметы в целом, а не на отдельные элементы (предметность, целостность); реакции predeterminedются не всеми, а лишь значимыми воздействиями (активность восприятия) и направлены во внешнее пространство (проецируемость во внешнее пространство). Таким образом, выявленная психологами специфика восприятия согласуется не с процессами, протекающими в определенных образованиях сенсорных систем, а именно с формированием двигательных реакций.

Имеется ряд нейрофизиологических данных, свидетельствующих о вовлечении двигательных систем мозга в процессы, которые традиционно рассматриваются в качестве когнитивных. В частности, в вентральной премоторной коре у обезьян выявлена группа так называемых «зеркальных» нейронов, в активности

которых отражается как собственное движение по захвату пищи, так и процесс наблюдения за аналогичным движением, выполняемым другими особями, что может иметь непосредственное отношение к имитации как форме обучения, имеющей ведущее значение для развития речи.

Наиболее сложен для анализа процесс осознания событий, протекающих во внутренней или внешней среде. Если считать, что сознание — это знание, которое может быть передано и стать достоянием других членов сообщества, то представляется естественным соотнести осознаваемое восприятие и осознание в целом с речевой деятельностью и рассматривать обусловленность высших психических функций мозга человека существованием языка в его взрослой форме.

Поскольку невозможно объяснить восприятие речевых сигналов на основе деятельности исключительно слуховой системы, перспективным может быть исследование механизмов согласования деятельности слуховой и двигательной систем мозга, т. е. процессов слуходвигательной координации. У высших позвоночных они во многом обуславливаются деятельностью фронтальной ассоциативной области коры. Согласно многочисленным клиническим исследованиям, повреждения префронтальных отделов коры вызывают у человека нарушения в регуляции движений с помощью речи, возможно, связанные с затруднениями в определении смысла речевых сообщений.

Возникновение и развитие адаптивной системы определения значимости акустических сигналов, по-видимому, имеет отношение к эволюционным преобразованиям слуховой функции мозга, лежащим в основе формирования речевой деятельности человека. Поэтому естественно допустить существование у животных и человека связанных с деятельностью фронтальных отделов коры базисных нейрофизиологических механизмов определения смысла сенсорных сообщений. Особая роль фронтальной области коры в речевой деятельности, а также ее значимость в организации новых быстрых и точных движений соответствует и логике модифицированной моторной теории речи А. М. Либермана.

Эта теория предполагает, что в процессе восприятия речевых сигналов человек определяет параметры управляющих моторных сигналов, необходимых для производства сообщения, подобного услышанному. Действительно, артикуляционные движения по своей сути являются быстрыми, точными и формируются на основе обучения. Однако, возможно, сущность определения смысла речевых сигналов заключается в том, что информация адресуется не столько к артикуляционному аппарату, сколько к тем центральным отделам, активация которых может обусловить возникновение адекватной реакции организма.

Такое предположение подкрепляется наличием у людей разнообразных форм невербальной коммуникации, возможностью неосознанного восприятия речевых сигналов. Оно также согласуется с представлениями о возникновении речи на основе первоначального объединения жестов, мимики, звуковых сигналов во взаимосвязанный комплекс элементов экспрессивных форм поведения. В соответствии с данными представлениями первоначальное существование озвученной последовательности движений, сформировавшейся на основе имитации, столь характерной для приматов, может обеспечить возможность целенаправленного обмена информацией и в дальнейшем — возникновение речевой деятельности. Основная функция тех или иных компонентов эмоциональных реакций, используемых в качестве знаков, заключалась в модификации поведения воспринимаемого субъекта. В связи с возникновением речи следует обратить внимание и на феномен эмоционального резонанса у животных (сопереживания у людей) и его зависимость от интактности фронтальных областей коры. По мнению К. Э. Фабри, для процесса антропогенеза важнейшее значение имело отсутствие у обезьян антагонистических отношений между локомоторной и манипуляционной функциями передних конечностей, обусловившее свободу последних.

Экспериментально установленная невозможность независимой регуляции речевых сигналов и движений пальцев позволяет думать о наличии общих (по крайней мере отчасти) центральных механизмов их организации. Так, например, испытуемые не способны одновременно производить устный счет и движение пальцем с разным ритмом. По мнению Ф. Лайбермана, язык основан не на генетически передаваемых знаниях, он представляет собой «обученное умение», обусловленное деятельностью функциональной языковой системы, распределенной по самым разным отделам мозга и перекрывающейся с сенсомоторными системами, первоначально вовлеченными в выполнение других задач. Ф. Лайберман и К. Лешли предположили, что нейронные механизмы, которые обеспечивают способность человека к синтаксису, первоначально были приспособлены для моторного контроля.

Значимость двигательных структур в восприятии речевых сигналов была выявлена в многочисленных экспериментальных исследованиях. Так, при стимуляции в пределах или около кортикальной области, обычно идентифицируемой как центр Брока, наблюдаются затруднения не только в формировании определенных артикуляционных движений, но и в восприятии сочетаний согласных с гласными. При восприятии глаголов, связанных с движением ног (гулять, пинать), рук (писать, шипать), губ (сосать, говорить), наблюдается преимущественная активация тех

локальных участков моторной области коры, которые в соответствии с миотопической организацией приурочены к соответствующим мышечным группам. Установлен сходный характер изменения активности зон Брока и Вернике у глухих людей при их взаимодействии с помощью языка глухонемых и у нормально слышащих при восприятии устной речи.

Для анализа проблемы развития речевой деятельности с точки зрения процессов слуходвигательной координации важными представляются работы Н.П. Бехтеревой и ее сотрудников, которые показали, что у людей при восприятии, удержании в памяти и произнесении слов структура импульсных реакций нейронных популяций, отражающая акустические и смысловые характеристики слова, проявляется в ряде неслуховых мозговых образований, причастных к организации движения. В связи с рассмотрением физиологических основ осознаваемого восприятия принципиально, что при выходе человека из комы возможность возобновления с ним речевого контакта возникает при синхронизации электрической активности в височных и фронтальных областях, т.е. при реализации процессов сенсомоторной координации.

Определение смысла (декодирование) речевых сообщений имеет биологические основы. Известно, что младенцы разных национальностей и ряд обследованных видов млекопитающих обладают способностью выделять общие акустические признаки, на основе которых осуществляется различение соответствующих кардинальных гласных и их сочетаний с согласными (см. гл. 10). Существование врожденных основ для генерации речевых звуков следует из общей для разных языков закономерности смены стадий в развитии вокализаций, а также из сходства физических характеристик акустических сигналов у новорожденных детей разных национальностей.

В ходе проведенных исследований развития речи получены данные о наличии в вокализациях младенцев значительного разнообразия фонетических единиц. При этом первые появляющиеся речеподобные элементы совпадают со звуками, сопровождающими эмоциональные реакции и врожденные поведенческие акты, что может обуславливать известную универсальность фонетического репертуара на доречевой стадии развития.

Для анализа взаимосвязи развития речи в фило- и онтогенезе (при всей неоднозначности и сложности такого подхода) на основе процессов слуходвигательной координации представляется существенным, что у детей в возрасте 11 — 24 месяцев развитие жестов и слов происходит совместно. Обнаружено сходство развития жестов речи глухонемых детей со становлением устной речи. Таким образом, формирующаяся в эволюции система определения значимости акустических стимулов может быть врожденной основой для развития речевой деятельности.

Конечно, сказать, что процессы сенсомоторной координации могут составлять ткань психических процессов — еще не значит решить психофизиологическую проблему. Однако исследования сенсомоторной координации, возможно, — тот путь, без которого трудно представить экспериментальное изучение восприятия и процесса интерпретации информации мозгом при формировании поведенческих актов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Анохин П. К.* Биология и нейрофизиология условного рефлекса. — М. : Медицина, 1968. — 557 с.
- Батуев А. С.* Введение в физиологию сенсорных систем / А. С. Батуев, Г. А. Куликов. — М. : Высшая школа, 1983. — 247 с.
- Бернштейн Н. А.* О построении движений. — М. : Медгиз, 1947. — 255 с.
- Бернштейн Н. А.* Современные искания в физиологии нервного процесса. — М. : Смысл, 2003. — 330 с.
- Бианки В. Л.* Асимметрия мозга животных. — Л. : Наука, 1985. — 295 с.
- Блум Ф.* Мозг, разум и поведение / Ф. Блум, А. Лейзерсон, Л. Хофстедтер. — М. : Мир, 1988. — 246 с.
- Веккер Л. М.* Психика и реальность: единая теория психических процессов. — М. : Смысл, 2000. — 685 с.
- Дьюсбери Д.* Поведение животных. Сравнительные аспекты. — М. : Мир, 1981. — 480 с.
- Зорина З. А.* Зоопсихология. Элементарное мышление животных / З. А. Зорина, И. И. Полетаева. — М. : Аспект Пресс, 2001. — 320 с.
- Костандов Э. А.* Психофизиология сознания и бессознательного. — СПб. : Питер, 2004. — 167 с.
- Крушинский Л. В.* Биологические основы рассудочной деятельности. — М. : Изд-во МГУ, 1977. — 269 с.
- Мак-Фарленд Д.* Поведение животных. Психобиология, этология и эволюция. — М. : Мир, 1988. — 520 с.
- Меннинг О.* Поведение животных. Вводный курс. — М. : Мир, 1982. — 360 с.
- Ноздрачев А. Д.* Нобелевские премии по физиологии и медицине за 100 лет / Ноздрачев А. Д. [и др.]. — СПб. : Гуманистика, 2002. — 688 с.
- Павлов И. П.* Лекции о работе больших полушарий головного мозга. Полн. собр. трудов. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1947. — Т. 4. — 351 с.
- Подкопаев Н. А.* Методика изучения условных рефлексов. — М. ; Л. : Изд-во АН СССР, 1952. — 108 с.
- Резникова Ж. И.* Интеллект и язык животных и человека. — М. : Академкнига, 2005. — 518 с.
- Сеченов И. М.* Физиология нервных центров (1891). Избранные произведения. Т. 2. Физиология нервной системы. — М. : Изд-во Ин-та истории естествознания и техники, 1956. — С. 662—844.
- Симонов П. В.* Мотивированный мозг. — М. : Наука, 1987. — 237 с.
- Соколов Е. Н.* Механизмы памяти. — М. : МГУ, 1965. — 175 с.
- Соколова Л. В.* Развитие учения о мозге и поведении (Становление психофизиологии). — СПб. : Изд-во СПбГУ, 1995. — 176 с.
- Ухтомский А. А.* Избранные труды. — Л. : Наука, 1978. — 358 с.
- Хайнд Р.* Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. — М. : Мир, 1975. — 856 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	3
Глава 1. Физиология высшей нервной деятельности: вчера, сегодня	5
1.1. Рефлекторная теория Р.Декарта	5
1.2. Спор о душе в середине XIX в.	9
1.3. Создание И.П.Павловым физиологии высшей нервной деятельности	13
1.4. Развитие учения о высшей нервной деятельности	23
Глава 2. Физиологические методы исследования высшей нервной деятельности	25
2.1. Условия образования временных связей	25
2.2. Общий обзор методов физиологии ВНД	27
2.3. Методика выработки условных слюноотделительных рефлексов у собаки (классическая методика условных рефлексов)	30
2.4. Методики инструментальных условных рефлексов	34
2.5. Методы физиологического исследования высшей нервной деятельности человека	35
Глава 3. Безусловные и условные рефлексы. Механизмы выработки условных рефлексов	39
3.1. Определения безусловных и условных рефлексов	39
3.2. Удовлетворение потребностей как основа подкрепления при выработке условных рефлексов	41
3.3. Уровни рефлекторных поведенческих реакций	43
3.4. Классификация условных рефлексов	46
3.5. Физиологический механизм образования условного рефлекса	50
Глава 4. Доминанта и условный рефлекс	54
4.1. Учение А.А.Ухтомского о доминанте	55
4.2. Доминанта и внимание	57
4.3. Доминанта в норме и патологии	59
Глава 5. Торможение условно-рефлекторной деятельности	61
5.1. Классификация процессов торможения условно-рефлекторной деятельности	61
5.2. Безусловное торможение	62
5.3. Условное торможение	64
5.4. Условное торможение как «основа культуры животных и человека»	70
5.5. Физиологические механизмы условного торможения	70

5.6. Запредельное торможение	72
5.7. Взаимодействие разных видов торможения при условно-рефлекторной деятельности	73
Глава 6. Детерминизм и неопределенность в высшей нервной деятельности	76
6.1. Принципы рефлекторной теории Сеченова — Павлова	76
6.2. Динамический стереотип	78
6.3. Системность в высшей нервной деятельности	79
6.4. Взаимодействие процессов возбуждения и торможения при условно-рефлекторной деятельности	80
6.5. Основные положения теории функциональных систем	84
Глава 7. Сон и гипноз	90
7.1. Регулирование цикла «сон — бодрствование»	90
7.2. Гипотезы механизмов сна	92
7.3. Стадии (фазы) сна и их физиологические механизмы	95
7.4. Изменения вегетативных, соматических и психических процессов во время сна	98
7.5. Нарушения сна у человека	99
7.6. Гипноз	100
Глава 8. Формы обучения	103
8.1. Ассоциативные формы обучения	103
8.2. Неассоциативные формы обучения	104
Глава 9. Условный рефлекс и сенсорная организация движений	122
9.1. Процессы сенсомоторной координации	122
9.2. Структурно-функциональные основы сенсомоторной координации	125
9.3. Пластичность процессов сенсомоторной координации	130
9.4. Нейрофизиологические основы сенсомоторной координации	139
Глава 10. Биологические основы психических функций мозга человека	145
10.1. Асимметрия коры больших полушарий	145
10.2. Проблема специфичности речевой деятельности человека	147
10.3. Проблема специфичности перцептивных возможностей у животных	152
Глава 11. Речевая система	154
11.1. Первая и вторая сигнальные системы	155
11.2. Основные функции речи	156
11.3. Речь как координированная активность речевого тракта	156
11.4. Речь как акустическое явление	162
11.5. Информационное содержание речевых звуков	165
11.6. Звукопродукция в раннем возрасте	166
11.7. Нарушение доречевого развития	170

11.8. Условия формирования речи	171
11.9. Речь как функция мозга	172
11.10. Афазии — ключ к пониманию речевых функций мозга	176
11.11. Структурно-функциональное взаимодействие речевых зон мозга	183
11.12. Анатомические различия речевых зон правого и левого полушарий	187
11.13. Половые различия в речевых способностях полушарий мозга	188
11.14. Контроль речевой системы	190
11.15. Непроизвольный контроль речи	192
11.16. Незвуковые формы коммуникации	194
11.17. Билатеральная (полушарная) организация речи и мышление ...	194
11.18. Речь и сознание	198
Глава 12. Психофизиологическая проблема	202
Список литературы	213

Учебное издание

**Андреева Надежда Геннадьевна,
Вартанян Инна Арамаисовна,
Куликов Геннадий Аркадьевич,
Самойлов Владимир Олегович**

**ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ
И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ**

В двух томах

ТОМ 2

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Учебник

**Редактор *И. В. Пирогова*
Технический редактор *О. Н. Крайнова*
Компьютерная верстка: *Н. А. Рогоза*
Корректоры *В. А. Жилкина, Г. Н. Петрова***

Изд. № 101108521. Подписано в печать 19.09.2008. Формат 60×90/16.
Гарнитура «Таймс». Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 14,0.
Тираж 2 500 экз. Заказ № 3731

Издательский центр «Академия». www.academia-moscow.ru

Санитарно-эпидемиологическое заключение № 77.99.02.953.Д.004796.07.04 от 20.07.2004.
117342, Москва, ул. Бутлерова, 17-Б, к. 360. Тел./факс: (495)330-1092, 334-8337.

Отпечатано с электронных носителей издательства.

ОАО «Тверской полиграфический комбинат», 170024, г. Тверь, пр-т Ленина, 5.

Телефон: (4822) 44-52-03, 44-50-34, Телефон/факс: (4822) 44-42-15

Home page - www.tverpk.ru Электронная почта (E-mail) - sales@tverpk.ru



ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ И ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

В двух томах

Том 2

Физиология
высшей нервной
деятельности

ISBN 978-5-7695-4950-2



9 785769 549502

Издательский центр «Академия»
www.academia-moscow.ru