

Б.С. Осипов, Е.В. Пономарева **ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ И СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ**



Б.С. Осипов, Е.В. Пономарева

**ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ
ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ
И СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ**



**Калининград
2006**

РОССИЙСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ им.
И. КАНТА

Б.С. Осипов, Е.В. Пономарева

ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ
И СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ

Учебное пособие

Издательство
Российского государственного университета им. И. Канта
2006

УДК 591.1(07)
ББК 28.673я73
28.707.3я73
О741

Рецензент

В.П. Лапицкий, д-р. биол. наук, профессор СПбГУ

Осипов Б.С., Пономарева Е.В.

О741 **Высшая нервная деятельность и сенсорные системы:**
Учебное пособие — Калининград: Изд-во РГУ
им. И. Канта, 2006. — 137 с.
ISBN 5-88874-704-1

Описаны общая и частная физиология сенсорных систем (возбуждение рецепторов, кодирование и проведение возбуждения по волокнам, возможные механизмы кодирования информации, ее обработка на разных уровнях нервной системы); даны современные представления о поведении и его классификации, факторах, организующих поведение (потребности, мотивации, память, эмоции и др.), пластических свойствах нервной системы (суммация, сенситизация, привыкание) и ее рабочих принципах (принцип доминанты А.А. Ухтомского), а также формах обучения (условное, оперантное и др. формы) и их классификации. Особенностью данного учебного пособия является достаточное насыщение его данными, полученными на беспозвоночных животных, что придает ему современную полноту излагаемых вопросов в соответствии с их изученностью.

Издание адресовано студентам, обучающимся по направлениям «Биология», «Психология», а также для специалистов, работающих в других дисциплинах.

УДК 591.1(07)
ББК 28.673я73
28.707.3я73

Печатается по решению Редакционно-издательского совета
Российского государственного университета им. И. Канта.

© Осипов Б.С., Пономарева Е.В., 2006

ISBN 5-88874-704-1

© Издательство РГУ им. И. Канта, 2006

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава 1. Сенсорная функция мозга	5
Глава 2. Физиология сенсорных систем	19
Глава 3. Поведение и его формы	57
Глава 4. Факторы организации поведения	79
Глава 5. Закономерности и механизмы условно- рефлекторной деятельности	99
Глава 6. Механизмы памяти	117
Глава 7. Интегративная деятельность мозга	129
Рекомендуемая литература	137

ВВЕДЕНИЕ

Учебный курс «Физиология высшей нервной деятельности и сенсорные системы» является одной из основных дисциплин при подготовке биологов (физиологов), а также специалистов некоторых гуманитарных специальностей (психологов, социологов, философов). Это объясняется тем, что само содержание высшей нервной деятельности (ВНД) — предмет рассмотрения в цикле этих гуманитарных дисциплин. Существуют учебники, в которых вопросы ВНД и сенсорных систем рассматриваются отдельно (Вартанян, 1999; Смит, 2005) или во взаимосвязи (Батуев, 2005; Зорина, Полетаева, 2001), а также анализируются данные, полученные на позвоночных животных и человеке. Поводом к написанию данного учебного пособия послужило то обстоятельство, что к настоящему времени получены важные данные и на высших беспозвоночных (моллюски, насекомые), которые также относятся к ВНД, на клеточном и молекулярном уровнях раскрывают ее системные феномены, и требуют освещения в литературе. В предлагаемом пособии мы попытались компенсировать этот недостаток в имеющихся учебниках.

Авторы выражают благодарность А.А. Овчинниковой за техническую помощь при подготовке рукописи.

Глава 1. СЕНСОРНАЯ ФУНКЦИЯ МОЗГА

1.1. Общие принципы конструкции сенсорных систем (СС)

Информацию о внешней и внутренней среде организма человек получает с помощью СС. Ранее И.П. Павловым было введено понятие «анализатор», которое включало рецептор, чувствительные пути и корковый отдел мозга, где обрабатывается информация. В настоящее время употребляется термин «СС» — это специализированные части нервной системы (НС), включающие периферические рецепторы (или органы чувств), отходящие от них нервные волокна (проводящие пути) и клетки центральной нервной системы (ЦНС), куда поступает информация из рецепторов (сенсорные центры). Каждая область мозга, в которой находится сенсорный центр (ядро) и осуществляется переключение нервных волокон, образует уровень СС. После переключения нервный сигнал по аксонам клеток сенсорных ядер передается следующим уровням, вплоть до коры больших полушарий (КБП) — экранной структуры, где находятся первичные проекционные зоны анализатора, окруженные вторичными сенсорными и ассоциативными полями. Кроме ядерных образований во всех отделах мозга, особенно в КБП, функционируют отдельные нервные клетки как диффузные элементы СС. Следовательно, СС — это анатомически организованная система ядерных образований, КБП и связей в структурах мозга, служащая для обнаружения и кодирования информации определенной модальности.

В сенсорных органах происходит преобразование внешнего стимула в нервный сигнал — рецепция. Нервный сигнал (генераторный потенциал) трансформируется в потенциал дейст-

Глава 1. Сенсорная функция мозга

вия (ПД) или группу таких потенциалов — в импульсную активность (ИА) (кодирование). По проводящим путям ПД достигает сенсорных ядер, на клетках которых происходит переключение нервных волокон и преобразование нервного сигнала (перекодирование). На всех уровнях СС одновременно с кодированием и анализом стимулов осуществляется декодирование сигналов, то есть считывание сенсорного кода. Декодирование происходит на основе связей сенсорных ядер с двигательными и ассоциативными отделами мозга. При этом в клетках двигательных систем вызываются процессы возбуждения (или торможения), результатом которых является движение — действие или его остановка — бездействие. Конечным проявлением активации ассоциативных функций также становится движение. В СС, таких как зрительная и слуховая, важная функциональная роль принадлежит так называемому дорецепторному звену (уровню). Это специально адаптированная для эффективной передачи внешнего стимула к нервным структурам система анатомических образований или вспомогательных структур. В зрении — это оптическая система глаза, а у органа слуха — наружное и среднее ухо, в коже — капсулы, окружающие нервные волокна. Функция этих структур — усиление, фильтрация, фокусирование, увеличение направленности к стимулу. Итак, основными функциями СС являются: рецепция сигнала → преобразование рецепторного потенциала в ИА нервных путей → передача нервной активности к сенсорным ядрам и преобразование ее в них на каждом уровне → анализ свойств сигнала → идентификация свойств сигнала → классификация и опознавание сигнала (принятие решения). В обычных условиях существования на организм воздействуют сложные комплексные раздражители, которые воспринимаются одновременно разными рецепторными аппаратами. Поэтому в норме СС осуществляют свою деятельность в тесном взаимодействии друг с другом. Вышеуказанные функции сенсорных систем и их взаимодействие реализуется благодаря следующим принципам функционирования.

Принцип многоканальности и многоуровневости. Например, в зрительной системе можно выделить чувствительные пу-

1.1. Общие принципы конструкции сенсорных систем (СС)

ти, пространственно распределенные в мозговых структурах и передающие информацию о перемещении предмета в поле зрения, о его цвете и др. Поканальность предполагает многоуровневый характер передачи и обработки сенсорных сообщений. Многоканальность наряду с более детальной обработкой информации подразумевает ее замедленную передачу в мозговые центры.

Принцип конвергенции и дивергенции. Надежность каналов связи еще более возрастает благодаря частичному взаимному перекрытию нейронов. Например, в сетчатке глаза даже на рецепторном уровне концевые разветвления одного и того же нейрона контактируют с несколькими нейронами более высокого уровня (дивергенция), в то же время нейрон высокого уровня получает импульсацию из нескольких нейронов предыдущего уровня (конвергенция). Четкая линейность проведения информации по независимым каналам СС, следовательно, не соблюдается. Поверхность, где находятся все без исключения периферические разветвления афферентного волокна первого чувствительного нейрона, называется периферическим рецептивным полем данного нейрона. Взаимное перекрытие рецептивных полей особенно проявляется в центральных ядрах СС. В мозговых структурах благодаря умножению числа нейронов предпосылка для широкой иррадиации нервных влияний гораздо больше, чем на периферии. Одновременно с этим действует принцип общего пути Ч. Шеррингтона, то есть схождение многих входов на одном нейроне как на «воронке». Этот принцип широко представлен в эфферентной части НС, когда множество чувствительных входов с разных этажей НС увеличивает требование ко все более точному выведению на «общий путь» биологически значимой информации. Итак, наличие в СС ряда уровней, каждый из которых работает по принципу дивергенции и конвергенции, — это наличие важнейших координационных аппаратов, где происходит обработка информации. Возможно, оба механизма необходимы для неискаженной передачи сведений об отдельных признаках и деталях наряду с объединением их при формировании целостного образа.

Принцип обратных связей. Деятельность СС должна рассматриваться не как процесс пассивного кодирования любого раздражения в частотно модулированную ИА, а как процесс активного восприятия и обработки наиболее биологически значимой информации. Это обеспечивается тем, что СС состоит из аппаратов управления процессом обработки и передачи информации с нижележащих уровней на вышележащие. Каждый из уровней работает на основе двух входов: входа информации (восходящий путь) и входа управления (нисходящий путь). Отсюда центральная организация СС в совокупности прямых и обратных связей представляется в виде системы образований из надстраиваемых нервных колец. Имеющиеся данные говорят о тормозном значении обратных связей, что вызвано высокой чувствительностью рецепторов (и, возможно, избыточностью поступающих сведений из рецепторов). На этом уровне СС начинается процесс активного восприятия и обработки сигналов.

Принцип кортикализации. Процесс формирования КБП связан с представительством всей совокупности СС, что говорит о функциональной многозначности коры и о том, что все корковые области — это корреляционные центры, среди которых нет чисто проекционных центров и нет места абсолютной локализации. Одной из общих черт корковой проекции СС является их множественный характер представительства в коре, что проявляется в первичных и вторичных проекциях. Первичные корковые проекции (зоны) возникают в онтогенезе человека рано, в них заканчиваются быстропроводящие сенсорные каналы. Эти зоны окружены вторичными зонами той же СС, ИА к которым поступает несколько позднее, чем к первичным зонам. Эти поля принимают интегрированную информацию в результате взаимодействия специализированных каналов данной СС. И, наконец, выделяют зоны перекрытия разных СС, где происходит межсенсорное взаимодействие. Эти зоны получили название третичных, или ассоциативных, полей. Так, в зрительной СС повреждение первичной проекционной зоны приводит к возникновению «физиологической» слепоты — исчезает вос-

1.1. Общие принципы конструкции сенсорных систем (СС)

приятие противоположной половины поля зрения (гемианопсия); повреждение вторичной зоны вызывает «психическую» слепоту (неузнавание предметов). Поэтому высшим отделом СС (например, зрительной) считают именно вторичные сенсорные поля, оставив за первичными релейную функцию.

Принцип двусторонней симметрии. Любая СС построена по принципу билатеральной симметрии, то есть рецепторные аппараты, их нервные проводники и центральные мозговые структуры — парные; и одна половина зеркально повторяет другую. Однако, как правило, этот принцип проявляется лишь в относительной степени, ибо даже первичный сенсорный путь может быть связан с обоими симметричными полушариями, связь с контралатеральным полушарием выражена сильнее благодаря большему числу направляющихся туда сенсорных волокон. Между симметричными отделами СС устанавливаются комиссуральные связи, обеспечивающие их взаимодействие. Основным механизмом парной деятельности СС является механизм функциональной асимметрии при действии различным образом локализованных в пространстве объектов. Парная деятельность СС заключается в сравнении пространственной модели ранее действовавшего стимула с новой пространственной локализацией того же стимула. Межполушарная асимметрия в пределах одной СС функционирует как саморегулирующаяся система с обратной тормозной связью, осуществляя функцию своеобразного компаратора, выполняющего сравнение рисунков возбуждения при раздражении симметричных рецепторов. Система каллозальных связей между ассоциативными полями обеспечивает единство обеих половин ассоциативной системы и создает высокую надежность ее функционирования.

Принцип структурно-функциональных корреляций. Неодинаковая степень кортикализации СС и большее развитие глубоких структур слуховой системы по сравнению со зрительной свидетельствуют о том, что зрительная сигнализация

Глава 1. Сенсорная функция мозга

для некоторых животных обладает наибольшей физиологической силой и степень ее кортикализации настолько высока, что любое повреждение коры прежде всего сказывается на появлении дефектов зрительного распознавания и в меньшей степени — на анализе звуковых сигналов. У дельфинов, летучих мышей слуховая система более важна для пространственной ориентации, чем зрительная система. Любая психофизиологическая функция мозга зависит от одновременной работы ряда СС, то есть является полисенсорной и поэтому не может быть локализованной в ограниченных отделах мозга. Сама же СС есть определенная локализованная анатомическая система, выполняющая специализированную функцию обнаружения и преобразования информации в нервный код, в котором заключена совокупность описания признаков воспринимаемого объекта или явления.

1.2. Закономерности обнаружения сигналов

Свойство реактивности, присущее всем живым структурам, проявляется в раздражимости. Раздражимость — способность организма к ответу, посредством которого достигается приспособление к условиям среды. Раздражителями могут быть любые физико-химические изменения среды, приводящие к сдвигам метаболизма. В отличие от раздражимости возбудимость — это способность воспринимать существенные для организма признаки раздражений и трансформировать их в специфическую сигнализацию. Специализация рецепторных элементов НС связана главным образом со свойствами превращать акт раздражения в совершенную и быстро действующую нервную сигнализацию, в своеобразный «физиологический код» в виде паттернов ИА. Следовательно, наиболее общим свойством рецепторов при действии раздражителя (они запускают нервную сигнализацию, рис. 1, 2) является генерация в них электрических процессов.

1.2. Закономерности обнаружения сигналов

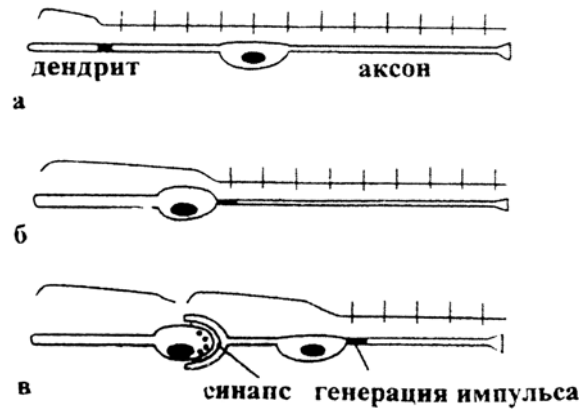


Рис 1. Последовательность кодирования в двух основных типах рецепторных клеток (по: Müller, 1998): а, б — первичночувствующие, в — вторичночувствующие клетки



Рис. 2. Кодирование и перенос информации в СС (по: Müller, 1998): схематично показаны основные процессы, происходящие при функционировании какой-либо СС — прием и кодирование информации, ее восприятие и передача. Рецепторная клетка (на схеме — вторичночувствующая) осуществляет прием и кодирование информации о воздействии стимула определенной модальности и далее передает ее на нервную клетку, осуществляющую доставку информации для дальнейшей ее обработки в ЦНС

На первом этапе восприятия рецепторы решают задачу обнаружения сенсорного воздействия и определяют его модаль-

Глава 1. Сенсорная функция мозга

ность, а сама сущность рецепции сводится к преобразованию энергии воздействующего стимула в изменения физико-химических параметров рецепторных элементов. Рецепторы превращают непрерывный отсчет величины потенциала (аналога внешнего стимула) в дискретный сигнал — ИА различной частоты, которая проводится по чувствительным волокнам в ЦНС. Отсюда нервный проводник (чувствительное волокно) может быть определен как канал связи, работающий на параметрах частотно-импульсной модуляции. Приспособление рецепторов к реагированию на определенные по энергии стимулы (световые, химические и др.) обуславливает специфичность рецепторов и их классификацию по данному признаку (модальность). Степень соответствия стимула специфичности рецепторов характеризует адекватность раздражения. В обнаружении сенсорных сигналов важную роль выполняют вспомогательные структуры рецепторных аппаратов, то есть всех дополнительных образований, которые окружают рецептирующий элемент (оптическая система глаза и др.). В свою очередь НС влияет на работу рецепторов разными способами (изменением кровотока и, соответственно, питания, свойств вспомогательных структур, функционального состояния рецепторов и отходящих от них чувствительных путей). О том, что животное может менять поток сенсорной информации, свидетельствуют реакции, определяющие ориентацию рецепторных поверхностей по отношению к источнику сигналов и изменяющие характеристики сигналов, проходящих через вспомогательные структуры к рецепторам (поворот головы, глаз, ушных раковин и т. д.). При длительном воздействии различными стимулами, как известно, ощущение постепенно уменьшается — возникает адаптация, характерная для различных СС. В основе ее лежат процессы, происходящие как в рецепторах, так и в ЦНС. Центральные управляющие влияния обнаружены почти на каждом уровне переработки информации, что приводит к изменению порогов обнаружения тех или иных сенсорных сигналов. Задача обнаружения сигнала сво-

1.2. Закономерности обнаружения сигналов

дится к выделению нервной сигнализации из собственного шума (фоновая активность нейронов), который хорошо выражен на разных уровнях СС. Для выделения сигнала из шума вводят критерий порога. При значении ИА больше порогового организм оценивает ее как сигнал. Известно, что физиологический порог, хотя генетически и детерминирован, но подвержен флуктуациям из-за изменения величины шума. Организм может не реагировать на собственные шумы в СС, но при этом уменьшается вероятность обнаружения им сигналов, и наоборот. Пороги восприятия эмоционально значимых и нейтральных сигналов также различны. Критерий наличия или отсутствия сигналов устанавливается под влиянием доминирующей потребности организма. Итак, обнаружение сенсорных сигналов зависит от факторов, связанных как с функционированием соответствующей СС, так и с интегративной деятельностью всего мозга.

1.3. Системная организация процессов кодирования информации

При воздействии сигналов на рецепторы возникают комбинации ИА, которые составляют материальную основу отображений в мозгу предметов и явлений внешнего и внутреннего мира. По своим физическим и химическим характеристикам они совершенно несхожи со свойствами отражаемых объектов. Комплекс внешних и внутренних раздражений и запускаемые ими в НС биофизические и биохимические превращения служат материальной основой функционального соответствия (изоморфности) между сигналом и его отображением в СС; благодаря этому обеспечивается восприятие внешнего и внутреннего мира. Под кодированием в НС обычно понимается установление вышеуказанного соответствия между определенными параметрами сенсорного стимула и характеристиками ИА нейрона и местом его расположения. Это соответствие

Глава 1. Сенсорная функция мозга

может быть установлено по таким характеристикам ИА, как ее частота, величина межимпульсных интервалов, степень их стабильности, распределение импульсов во времени (паттерн разряда нейрона) (рис. 3).

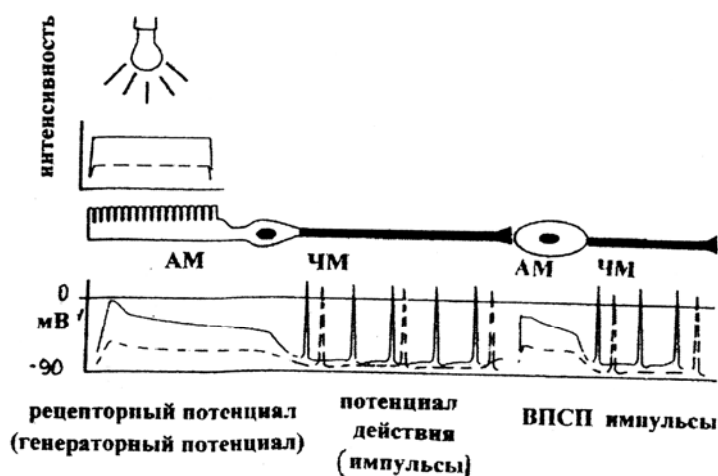


Рис. 3. Кодирование интенсивности раздражения на примере фоторецепторов насекомых (по: Müller, 1998):

АМ — амплитудная и СМ — частотная модуляция. Пунктирной линией показано соответствие ответов рецепторной клетки на меньшую интенсивность раздражителя (свет). Сплошной линией — бо́льшая интенсивность света, она вызывает бо́льшую амплитуду генераторного потенциала и бо́льшую частоту ПД. Последняя зависимость описывается логарифмической функцией Вебера — Фехнера

Для процесса кодирования важным является обнаружение зависимости частоты ИА нейрона от интенсивности сенсорных стимулов, которая имеет S-образный характер. Определение амплитудных характеристик осуществляется на основе нелинейной шкалы: наибольшие изменения частоты ИА у нейронов проявляются при изменении интенсивности сигнала только в средней части кривой (динамический диапазон). Эта зависимость позволяет организму при малой интенсивности

1.3. Системная организация процессов кодирования информации

сигналов улавливать незначительные их изменения, а при высоких — нечувствительность к таким же изменениям. Известно, что этот принцип «сжатия» был установлен Вебером при изучении зависимости субъективного ощущения от роста интенсивности стимула и имеет, согласно расчетам Фехнера, логарифмическую зависимость (закон Вебера — Фехнера), а для расширенного диапазона интенсивностей стимула и для широкого класса рецепторов — это уже степенная зависимость Стивенса. Принято считать, что анализ интенсивности стимулов определяется деятельностью нижних уровней СС, а возможность перестроек областей реагирования за счет совокупной деятельности ряда элементов СС ведет к расширению динамического диапазона.

Исследования показали, что, несмотря на потенциальную возможность широкой дивергенции, ИА передается по весьма определенным нервным путям, то есть по принципу меченой линии, или иначе: кодируется сенсорная информация номером канала (Соколов, 1981). Все это соответствует топической организации СС, заключающейся в пространственном расположении нейронов на разных уровнях СС согласно характеристикам их рецептивных полей; при этом расположенные рядом участки рецепторной поверхности проецируются на соседние участки одного и того же уровня СС. Важнейшим механизмом, лимитирующим иррадиацию возбуждения, являются ограниченные рецептивные поля нейронов и латеральное торможение. За счет этого механизма обеспечивается избирательный характер реагирования нейрона при воздействии на определенные участки рецептивной поверхности. Например, в соматической СС рецептивные поля кожи передних конечностей имеют меньшие размеры, чем задних. Следствием этого является большая протяженность коры больших полушарий (КБП), на которую проецируются передние конечности и голова, по сравнению с площадью проекции задних конечностей и туловища (соматотопия). В СС выявлена относительная про-

странственная упорядоченность нейронов, соответствующая организации рецепторной поверхности, то есть проведение возбуждения по связям «точка в точку». Топическая организация СС базируется на многоканальной передаче сигнализации в высшие этажи мозга, при этом обнаруживаются специализированные каналы по большому числу признаков, чем подразумевает принцип топической организации. Например, наличие быстро и медленно адаптирующихся элементов указывает на существование каналов, специализирующихся на восприятии стационарных и изменяющихся во времени стимулов. Особый интерес представляют каналы, связанные с восприятием и проведением информации о стабильных и строго определенных признаках сенсорного сигнала, — детекторы. Детектор — это нейрон, избирательно настроенный на определенный параметр сигнала за счет фиксированной системы связей его с рецепторами или другими нейронами более низкого уровня. Из группы нейронов-детекторов выделяют инвариантные детекторы, синаптические связи которых не являются постоянными, а меняются при возбуждении вспомогательного набора детекторов, чем обеспечивается механизм константности восприятия. Детекторы, свойства которых модулируются по ходу обработки информации в сложной рецепторной системе, получили название пластических детекторов. Значение таких детекторов заключается в организации пластических — наряду с жесткими — каналов связи, проведение и организация нейронных систем которых зависит от координирующей функции центрального торможения. Биологическая роль такой организации — обеспечивать «преднастройку» каналов СС для более полного и адекватного восприятия информации, возникающей при обследовании объекта. Для описания сложных стимулов рассматривается совокупная деятельность нейронов или их структурно-функциональных объединений (модулей). Характеристика отдельных составляющих сенсорных сигналов кодируется совокупной деятельностью нейронных объединений разных уровней СС.

1.4. Распознавание, декодирование информации

Прежде чем произойдет какая-либо приспособительная реакция, осуществляется процесс восприятия сигналов и отнесение сигнала к тому или иному классу, то есть его распознавание. Оно основано на выделении ряда физических характеристик сигнала, образующих область признаков данного класса сигналов. Сенсорная функция мозга заключается в определении сигнальной (биологической) значимости сенсорных стимулов на основании распознавания их физических характеристик. Под биологической значимостью понимается направленность реакции организма, которая определяется его доминирующей мотивацией, информацией, извлекаемой из окружающей среды и прошлого жизненного опыта. Для оценки биологической значимости сенсорных сигналов кроме оценки физических характеристик необходима и активация некой совокупности эффекторных аппаратов. Следовательно, извлечение биологически полезной информации с целью ее использования для формирования поведенческих актов основано по своей сути на процессе декодирования сенсорных сообщений. Декодирование — преобразование входной кодовой комбинации активности нервных элементов СС в реакцию исполнительных аппаратов. Тогда оценка биологической значимости сигнала сводится к установлению соответствующей закономерности взаимодействия нервных элементов сенсорных и двигательных систем мозга (Батуев, Куликов, 1984). Нервные образования, входящие в систему оценки биологической значимости, должны удовлетворять ряду требований: они должны быть связаны с различными СС и со структурами мозга, генерирующими мотивационные состояния, со структурами, воспринимающими полимодальную ИА и, наконец, со структурами, связанными с регуляцией целостных двигательных актов на основе избирательного характера реагирования. Этим требованиям удовлетворяют таламокортикальные ассоциативные системы мозга. Для них характерным является наличие полисенсорных нейронов,

Глава 1. Сенсорная функция мозга

способных реагировать на возбуждение различных сенсорных входов. Для целей определения биологической значимости механизмы конвергенции обеспечивают полифункциональность одного и того же сигнала, то есть зависимость его смысла от ситуации, в которой он возникает.

Степень значимости любого агента внешней среды зависит не только от определенной мотивации, но и от сопоставления этого агента с другими факторами среды, когда он выступает в контексте более сложного сенсорного комплекса (механизм одновременного гетеросенсорного сопоставления). Благодаря этому механизму реализуется наиболее полная сигнальная значимость фактора среды. Наконец, система, оценивающая биологическую значимость сенсорных стимулов, должна обладать избирательным характером реагирования на их отдельные значимые признаки и совокупность последних. Закономерности избирательного реагирования могут служить физиологическими предпосылками для трактовки механизмов сенсорного внимания. Внимание рассматривается в качестве одного из механизмов устранения избыточности сенсорных сообщений, который участвует как в избирательном подавлении, обеспечении сенсорных входов, так и в фильтрации информации, извлекаемой из систем памяти. Активный характер сенсорного восприятия отмечали И.М. Сеченов, И.П. Павлов, механизмом же этого процесса является доминантное состояние по А.А. Ухтомскому.

Следует подчеркнуть, что определение вектора поведения основано на взаимодействии биологически важных сенсорных воздействий, значимость которых определяется высшими интегративными системами мозга.

Глава 2. ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Контакт с внешним и внутренним миром возможен благодаря высокоспециализированным нервным аппаратам — сенсорным системам. Непосредственный субстрат, который принимает на себя воздействие предметов и явлений окружающей среды, — это вынесенные на периферию или находящиеся в тканях организма рецепторы и органы чувств. Проблема адекватности отражения и отображения — остро обсуждаемая проблема, особенно в связи с другой — проблемой информации. На каком этапе непрерывные физиологические преобразования исчерпывают свое назначение и порождают психический процесс? Считается, что весь процесс абстрагирования копии от ее носителя, порождающий субъективный (идеальный) образ, есть процесс психический. Иными словами: физиологические процессы головного мозга выступают как носители идеального содержания лишь в том случае, когда их результат соотносится человеком с объектом отражения. Именно отнесенность мозговых процессов к объективному миру и делает их психическими, идеальными.

СС как аппарат, через который информация поступает в мозг, функционирует посредством прямых и обратных связей, то есть как система самоорганизации и управления. Она выступает как активный сигнализатор мозга, сообщает ему наиболее существенную информацию, а обратные связи каждой СС осуществляют настройку рецепторных элементов и переключательных аппаратов к более адекватному и полному восприятию мира.

2.1. Физиология рецепторов

Рецепторные приборы обеспечивают каждый живой организм достаточным количеством информации, необходимой

Глава 2. Физиология сенсорных систем

для его существования, так как приспособлены к восприятию именно тех сигналов, которые наиболее важны для данного организма в данной среде обитания.

Рецепторы — это специализированные образования, выполняющие функцию преобразования энергии внешнего раздражителя в специфическую активность НС, в сигналы, несущие нервным центрам информацию о раздражающем агенте. В рецепторах происходит не энергетическое, а информационное преобразование разных форм физической энергии (химической, механической и др.) стимула в единообразный для всех СС нервный код, представляющий собой временную дисперсию последовательных ПД. Различают *экстерорецепторы* (воспринимают сигналы из внешней среды) и *интерорецепторы* (воспринимают сигналы внутренней среды), а из последних выделяют *проприорецепторы* — рецепторы опорно-двигательного аппарата, сигнализирующие о положении и перемещении тела в пространстве. Если же рецепторы активируются при контакте с объектом, то они называются *контактными* (кожные, вкусовые и др.); когда раздражители действуют на расстоянии (слух, обоняние и др.) их называют *дистантными*.

Наиболее употребительна классификация, в основу которой положена адекватность раздражителя. Это — *механорецепторы* (раздражителем является механическая энергия для рецепторов слуха, кожи, вестибулярного аппарата и др.), *хемотрецепторы* (раздражитель — химическая энергия для вкуса и обоняния, хемотрецепторы ЦНС, сосудов и тканей), *фоторецепторы* (раздражитель — электромагнитные волны определенного диапазона длины), *термотрецепторы* (раздражитель — температура и ее изменение во времени действует на рецепторы кожи, внутренних органов и нейроны гипоталамуса).

Рецепторные клетки, в свою очередь, делятся на первично- и вторичночувствующие. Первые снабжены специализированным воспринимающим раздражение периферическим отростком, по которому ИА проводится в соответствующие части ЦНС (рис. 1, *а* и *б*). Вторые же клетки не имеют ни периферического, ни центрального отростков, но снабжены жгутикообразными волоска-

2.1. Физиология рецепторов

ми, которые воспринимают стимул, а передача возбуждения осуществляется синаптическим механизмом на охватывающее конечное разветвление чувствительного нервного волокна (рис. 1, в). Все рецепторные клетки снабжены жгутиком или ресничками — датчиками информации. Эти структуры способны к автоматическому движению, выполняя роль подвижных антенн, имеют сходную цитохимическую и субструктурную организацию. В основе работы рецепторных клеток лежат два процесса: механохимический (автоматическое движение антенн) и специфический, который обеспечивает взаимодействие видов энергии со специфическими биологически активными веществами, локализованными в мембранах антенн и других органоидов клетки (зрительных пигментов в фоторецепторах, ацетилхолинэстеразы в клетках кортиевого органа и т. д.).

Акт рецепции всегда активен, что выражается движениями структур рецептора, способствующими непрерывному поиску стимула и контакта рецептора с ним. В результате взаимодействия стимула с рецептором в последнем реализуется следующая физико-химическая цепочка превращений: (1) внешний стимул активирует высвобождение ионов Ca^{++} → (2) ионы Ca^{++} переводят аденилатциклазу из неактивной формы в активную → (3) аденилатциклаза действует на АТФ, превращая его в циклический АМФ → (4) циклический АМФ активирует протеинкиназу → (5) протеинкиназа изменяет конформацию белковых молекул → (6) изменение конформации микротрубочек и белковых молекул ведет к изменению избирательной проницаемости мембраны рецепторной клетки и появлению ионных токов → (7) появление ионных токов приводит к генерации первичного электрического ответа рецептора — рецепторного потенциала (РП). В первичночувствующих рецепторах РП генерирует ПД, которые и распространяются к нервному центру. В рецептивных клетках вторичночувствующих рецепторов РП способствует выделению медиатора, действующего на нервное окончание сенсорного нейрона, вызывает появление в нем локального электрического ответа — генераторного потенциала. Он генерирует ПД, которые и проводятся к нервному центру. Следовательно, в первичночув-

Глава 2. Физиология сенсорных систем

ствующих рецепторах оба потенциала — рецепторный и генераторный — совпадают, а во вторичночувствующих они генерируются в разных структурах. Функции рецепторов находятся под управляющим влиянием организма, которое может быть опосредованным (гуморальным) и прямым (нервным) — как правило, тормозным (гамма-аминомасляная кислота как медиатор).

Рецептивные поля являются важной характеристикой рецепторов. Выделяют макро- и микрорецептивные поля. Поля первого типа представляют собой чувствительную поверхность, где все афферентные волокна первого порядка оканчиваются определенной СС. Второй тип — рецептивные поля, образуемые одиночными нервными волокнами первого порядка, а также других порядков. Установлено, что пространственная оценка сенсорных стимулов в качестве механизма использует перекрытие рецептивных полей. Также известно, что при длительном воздействии стимулов ощущение постепенно уменьшается — возникает адаптация, процесс, характерный для разных СС.

2.2. Кодирование видов информации

Количество и качество информации определяется не только физическими характеристиками стимулов, но и состоянием организма в данный момент времени, доминирующей потребностью и др. Информативными параметрами раздражителей для разных СС могут быть их разные свойства и качества. И тем не менее можно выделить параметры стимула, которые являются основными для всех СС (модальность, пространственные характеристики, интенсивность, скорость и др.).

Модальность — понятие не физическое, а субъективное (свет, звук, температура и т.д.), это совокупность сходных сенсорных впечатлений, обеспечиваемых определенным органом, качественное своеобразие сенсорного раздражителя. Модальность кодируется в рецепторах и связана с их специфичностью к тому или иному виду стимула. Окончательная обработка информации о стимуле происходит в ЦНС.

2.2. Кодирование видов информации

Кодирование пространственных характеристик объекта (размер, форма, местоположение и др.) может передаваться упорядоченными структурами нервных окончаний — рецептивным полем, его размерами и конфигурацией. Например, локализацию источника звука можно установить по неодинаковой силе возбуждения рецепторов правой и левой стороны; зрительная оценка удаленности объекта осуществляется за счет бинокулярного зрения.

Интенсивность стимула и ее кодирование. Каждая СС настроена на восприятие интенсивности стимула в определенном диапазоне. Существуют стимулы малой, подпороговой, интенсивности, не возбуждающие рецепторы; пороговые стимулы вызывают слабое возбуждение (например, в глазу максимальная чувствительность составляет один квант света, но чувствительность разных фоторецепторов отличается в 10^7 раз). Порог ощущения всегда выше порога возбуждения рецептора. Сила стимула оценивается количеством ПД, возникающих в рецепторах.

Кодирование временных характеристик осуществляется ответами рецепторов на начало или окончание действия раздражителя, а иногда на то и другое. Интервалы времени большой продолжительности (минуты, десятки минут) кодируются с помощью иных механизмов, например с привлечением биоритмов.

Кодирование скорости движения осуществляется, как правило, скоростью последовательного возбуждения рецепторов внутри рецептивного поля. Информация от таких рецепторов поступает к центральному нейрону — детектору скорости.

2.3. Зрительная система

Зрительное восприятие — сложный многоступенчатый акт, который начинается формированием изображения на сетчатке и заканчивается возникновением зрительного образа в структурах головного мозга. Зрительная СС состоит из периферического отдела (глаз с его оптическим, глазодвигательным и сетчаточным аппаратами), подкоркового отдела (наружное колленчатое

Глава 2. Физиология сенсорных систем

тело, верхние бугры четверохолмия и некоторые другие образования) и зрительной коры. Все уровни зрительной системы соединены друг с другом проводящими путями. Оптическая система глаза человека — диоптрический аппарат — состоит из роговицы, передней камеры глаза, радужной оболочки, хрусталика, задней камеры глаза и стекловидного тела (рис. 4).

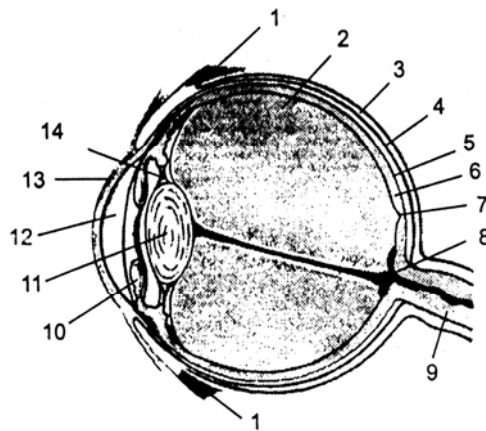


Рис. 4. Строение глазного яблока (по: Батуев, 2005):

- 1 — мышца, 2 — стекловидное тело, 3 — белочная оболочка,
4 — сосудистая оболочка, 5 — пигментный слой, 6 — сетчатка,
7 — желтое пятно, 8 — слепое пятно, 9 — зрительный нерв,
10 — радужная оболочка, 11 — хрусталик, 12 — передняя камера,
13 — роговица, 14 — связки хрусталика

Эта неточно центрированная система линз создает перевернутое, сильно уменьшенное изображение на сетчатке. Зрительная (оптическая) ось пересекает сетчатку в центральной ямке (fovea — место наибольшей остроты зрения). Большая часть преломления света происходит при переходе светового потока из воздуха в роговицу. Четкость изображения различно удаленных предметов на сетчатке достигается изменением кривизны поверхности хрусталика (аккомодация). Эластичный хрусталик окружен сумкой, от нее веером расходятся волокна ресничного пояса, которые со-

2.3. Зрительная система

единены с ресничными мышцами и наружным сосудистым слоем сетчатки и передают натяжение стенки глаза сумке хрусталика. При аккомодации на ближнюю точку ресничная мышца сокращается и противодействует эластическим силам сосудистой оболочки, кривизна хрусталика увеличивается, фокусное расстояние падает. Сокращение ресничной мышцы, а также круговой мышцы, суживающей зрачок, регулируется парасимпатическими нервными волокнами, идущими в составе глазодвигательного нерва. Сокращение мышцы, расширяющей зрачок, с радиальными волокнами, иннервируемой симпатическими волокнами, увеличивает диаметр зрачка. Диаметр зрачка зависит также от расстояния до фокусируемого объекта (при фокусировке зрения на ближнюю точку зрачки сужаются). Сетчатка глаза человека состоит из нескольких слоев, образуемых разными клетками (рис. 5).

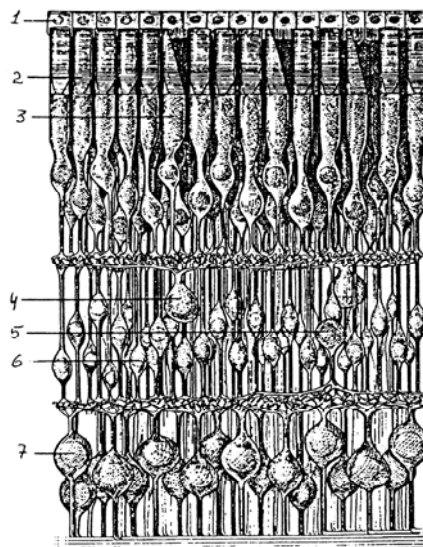


Рис. 5. Поперечный разрез сетчатки (по: Хьюбел, 1990):
1 — пигментная клетка, 2 — палочка, 3 — колбочка,
4 — горизонтальная клетка, 5 — амакриновая клетка,
6 — биполярная клетка, 7 — ганглиозная клетка

Глава 2. Физиология сенсорных систем

Зрительный пигмент палочек (родопсин) состоит из белка опсина и альдегида витамина А₁ (ретинала). Максимум поглощения молекулы родопсина находится около 500 нм. В колбочках сетчатки человека обнаружены три типа пигмента йодопсина, имеющих сходную с родопсином структуру, с максимумами поглощения 425, 535 и 570 нм. Поглощение кванта света молекулой зрительного пигмента приводит к ее распаду на ретиналь и опсин, что составляет первую ступень трансдукции сигнала. Наружные сегменты фоторецепторов содержат многоступенчатую систему ферментативного усиления сигнала, которая включает активацию одной обесцвеченной молекулой зрительного пигмента нескольких сот молекул белка трансдуцина, затем фосфодиэстеразы и последующий гидролиз (перевод в нециклическую форму) десятков тысяч молекул циклической формы гуанозинмонофосфата (цГМФ). Понижение цитоплазматической концентрации цГМФ приводит к уменьшению ионной проницаемости мембраны и генерации РП. Фоторецепторы позвоночных животных отвечают на освещение гиперполяризационным сдвигом мембранного потенциала, что является следствием уменьшения на свету проницаемости мембраны фоторецепторов для ионов натрия. В темноте мембрана фоторецепторов деполяризована (от -20 до -40 мВ). Фоторецепторные клетки беспозвоночных отвечают на освещение деполяризацией (у некоторых животных — также ИА).

Переработка сигнала начинается в клетках сетчатки. В сетчатке различаются два направления потока сигналов: 1) главное: рецепторы — биполярные — ганглиозные клетки; 2) латеральное: по слоям горизонтальных и амакриновых клеток. Во всех клетках, кроме ганглиозных, переработка сигнала происходит путем медленных изменений мембранных потенциалов, что определяет количество высвобождаемого медиатора. Мембрана ганглиозных клеток способна генерировать ПД, которые проводятся в ЦНС по их аксонам, составляющим зрительный нерв. Результат переработки сигналов в сетчатке находит отражение в функциональной организации рецептив-

2.3. Зрительная система

ных полей ганглиозных клеток. Различают поля с on- и off-центрами (рис. 6).

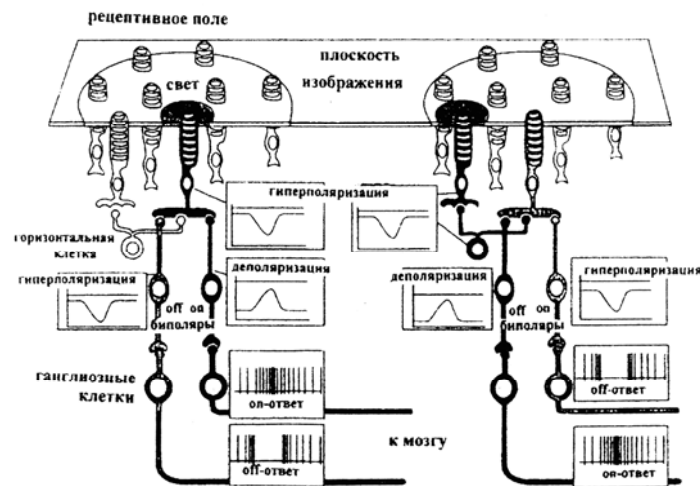


Рис. 6. Рецептивные поля в сетчатке позвоночных и трансформация из амплитудной модуляции в частотную в слое нейронов сетчатки (по: Müller, 1998); обратите внимание на антагонистическое отношение биполяров: реакции on- и off- биполяров при освещении центра и периферии рецептивного поля

Суммарный ответ ганглиозной клетки зависит от соотношения освещенных площадей центра и периферии ее рецептивного поля. Рецептивные поля соседних ганглиозных клеток могут значительно перекрываться, что может быть основой явления одновременного контраста.

Ответы ганглиозных клеток на цветовые стимулы. Через биполярные, горизонтальные и амакриновые клетки сигналы от трех разных типов колбочек направляются таким образом, что создают в слое ганглиозных клеток одну нейронную систему для ахроматического зрения (светлотемная система) и две цветоспецифичные антагонистические системы (рис. 7).

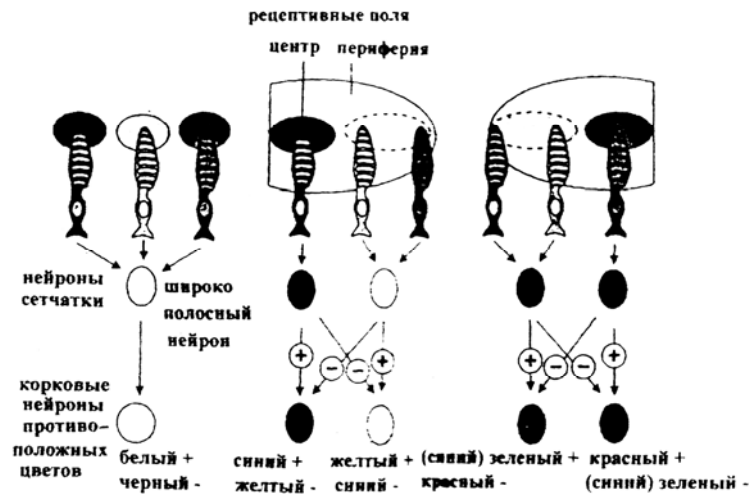


Рис. 7. Анализ цвета (по: Müller, 1998):

гипотетическая схема переработки информации оставляет открытым вопрос, на какой ступени — сетчатка, НКТ или первичная зрительная кора — происходит взаимное торможение информационных потоков в цепях нейронов. В зрительной коре выявляются специфические нейроны, реагирующие на оппонентные цвета. Нейроны, антагонистически реагирующие на голубой — желтый, были открыты и в сетчатке. В системе красный — зеленый нейроны сетчатки реагируют менее дифференцированно по схеме: красный против остальных цветов, зеленый против остальных цветов. Расположение колбочек на рисунке в каждой триаде слева направо (обозначены различными тонами серого) соответствует положению максимумов их световой чувствительности в области коротких, средних и длинных волн

Соответственно различают три класса цветоспецифичных клеток. Клетки свето-темновой системы реагируют качественно одинаково (свойства on- и off-центров) при разных длинах волн монохроматического светового стимула в пределах видимого спектра (400—700 нм). Стимулы из красной области спектра вызывают активацию ганглиозных клеток красно-зе-

2.3. Зрительная система

ленной системы при действии на центр их рецептивного поля и торможение — при действии на периферию (монохроматические стимулы из зеленой области спектра оказывают противоположное действие). Ганглиозные клетки желто-синей системы при стимуляции центра их рецептивного поля желтым светом возбуждаются, синим — тормозятся; наоборот: желтый свет на периферии тормозит их, синий — возбуждает.

Нейронная переработка сигналов в ЦНС. Подобно ганглиозным клеткам сетчатки нейроны наружного колоччатого тела (НКТ) обладают простыми концентрическими рецептивными полями. В трех из шести слоев нейронов доминирует представительство одного глаза, в трех других — второго (рис. 8)

Информация о цвете представлена тремя классами нейронов, соответствующим трем системам ганглиозных клеток.

Рецептивными полями с концентрическими возбуждающими и тормозными зонами обладают лишь некоторые нейроны первичной зрительной коры (поле 17, по Бродману), в основном в пределах IV слоя. У остальных нейронов on- и off-зоны расположены параллельно друг другу. Нейроны с простыми полями активируются полоской света определенной ориентации. Нейроны со сложными рецептивными полями возбуждаются перемещающимся по сетчатке стимулом. Для активации нейронов со сверхсложными рецептивными полями (встречаются в основном в пределах 18-го и 19-го полей) необходимо проецировать движущиеся контуры со специфической пространственной ориентацией и размерами. Нейроны с простыми полями отвечают только на стимуляцию сетчатки одного глаза (монокулярные клетки). В других корковых нейронах происходит бинокулярная суммация сигналов, причем во многих случаях сигналы от одного какого-либо глаза доминируют.

Нейроны зрительной коры распределены не только по горизонтальным слоям, параллельным поверхности коры, но и по перпендикулярным ей — вертикальным. Рецептивные поля нейронов такого вертикального слоя (колонки) занимают один и тот же участок сетчатки. Поля нейронов соседних колонок

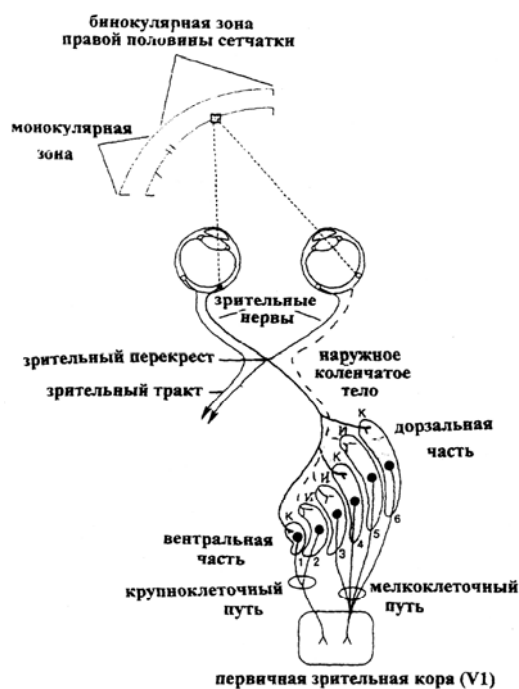


Рис. 8. Наружное коленчатое тело (НКТ) — важная подкорковая область для переработки зрительной информации (по: Kandel u. a. 1996): входы из правой половины сетчатки каждого глаза проецируются в правое НКТ и дают полное представление левого поля зрения. Волокна из левой половины сетчатки каждого глаза проецируются в левое НКТ. Височная область не представлена в контрлатеральных входах. НКТ содержит шесть слоев клеток. Волокна от контрлатеральной (К) назальной половины сетчатки оканчиваются в слоях 1, 4 и 6 каждого коленчатого тела, волокна от ипсилатеральной (И) височной половины сетчатки — в слоях 2, 3 и 5. Слои 1 и 2 — крупноклеточные, 3—6 — мелкоклеточные; нейроны всех слоев проецируются в первичную зрительную кору, и каждый слой содержит нейрональное представление контрлатеральной половины поля зрения. Входы в этом представлении, или нейрональной карте, организованы так, что сохраняют пространственное упорядоченное расположение фоторецепторов сетчатки.

2.3. Зрительная система

частично перекрываются. Нейроны глазодоминантной колонки получают сигналы преимущественно от одного глаза. Каждая глазодоминантная колонка дифференцируется на более узкие вертикальные колонки, имеющие рецептивные поля с одинаковой осевой ориентацией — ориентационные колонки. Часть клеток, простых и сложных, получает сигналы от сетчатки обоих глаз — бинокулярные клетки.

Психофизика зрительного восприятия. Восприятие черного, белого и серого цветов зависит не только от количества света, падающего на каждый рецептор в единицу времени, но также от относительной освещенности соседних участков сетчатки. Это субъективное восприятие яркости определяется активацией антагонистических темновой и светловой систем. Им соответствуют ганглиозные клетки сетчатки с off- и on-центром.

Острота зрения максимальна в области центральной ямки сетчатки и снижается к ее периферии. На измеряемую величину остроты зрения влияет яркость рассматриваемого знака. Наилучшая она в фотопических условиях (фотопическое зрение обеспечивается в основном колбочками при дневном свете), когда видны также цвета и лучше временно разрешенное. В условиях ясной ночи зрение обеспечивается в основном палочками (скотопическое зрение). В сумерках не преобладает ни одна рецепторная система (мезотопическое зрение). Чувствительность зрения изменяется при переходе от света к темноте и наоборот (темновая и световая адаптации), этот процесс занимает определенное время. Световой стимул, проецирующийся на место выхода зрительного нерва из сетчатки, не виден (слепое пятно), однако в поле зрения это место заполнено: на него экстраполируется изображение окружающего участка.

Временные характеристики зрительного восприятия определяют по частоте слияния мельканий, которая зависит от освещенности и размеров стимула (в скотопических условиях — 22 Гц, колбочковая система имеет более высокую частоту).

Возможность цветоразличения объясняют две главные теории цветового зрения. *Трихроматическая теория* Юнга — Гельмгольца постулирует существование трех независимых приемников в фотопическом зрении и подтверждается результатами исследований по смешению цветов (на основе трех опорных цветов) и различной спектральной чувствительностью рецепторных потенциалов разных колбочек. *Оппонентная теория* цветов Геринга постулирует существование антагонистических нейронных процессов для оппонентных цветов — зеленый/красный и желтый/зеленый — в дополнение к системе черный/белый. Эта теория подтверждается организацией рецептивных полей цветоспецифических нейронов сетчатки и НКТ, а также опытами по сенсорной психологии. Полагают, что обе теории правильны на разных уровнях зрительной системы.

Бинокулярное зрение обеспечивается слиянием монокулярных изображений объекта. Различие (диспаратность) двух изображений служит предпосылкой для восприятия глубины (стереоскопии). Простое бинокулярное зрение (рассмотрение одновременно только одного объекта) осуществляется лишь в том случае, когда изображения бинокулярно фиксируемого объекта (два глаза — один мир) падают на совершенно определенные, корреспондирующие, точки сетчатки. Все такие положения в пространстве падают на трехмерную изогнутую поверхность (гороптер), включающую фиксационную точку. Для каждой фиксационной точки имеется свой гороптер. Горизонтальная диспаратность рецептивных полей — расхождение в горизонтальной плоскости между изображениями на двух сетчатках (отклонения от точно корреспондирующих точек сетчатки). Степень диспаратности определяет силу восприятия глубины. Когда определенная горизонтальная диспаратность превышена, восприятие бинокулярно видимого объекта как единого целого уступает место двоящемуся образу. В хорошо структурированном мире двоения предметов, лежащих за пределами гороптера, не возникает из-за низкой остро-

2.3. Зрительная система

ты зрения на периферии сетчатки и бинокулярного тормозного механизма в центральных отделах зрительной системы, подавляющего восприятие того или другого из двух диспаратных изображений.

2.4. Слуховая сенсорная система

Слух — это чувство звука, который состоит из продольных волн сжатия среды. Колебания среды создают звуковое давление (выражается в децибелах). Сила звука — количество энергии, проходящей за единицу времени через единицу поверхности (измеряется в Вт/м²). Физическому значению звукового давления соответствует субъективно воспринимаемая громкость (выражается в фонах). Звук, образованный одной частотой колебаний, — тон. Молодой и здоровый человек способен слышать в частотных пределах 20—16000 Гц. Наружное ухо млекопитающих собирает звук и проводит его через наружный слуховой проход к барабанной перепонке. Косточки среднего уха (молоточек, наковальня и стремечко) передают колебания барабанной перепонки внутреннему уху. Косточки осуществляют согласование импедансов, поглощая энергию с большей площади барабанной перепонки и концентрируя ее на малой площади стремечка, где оно переходит через овальное окно на мембрану, окружающую улитку. Улитка сужается конусообразно, образуя основание у овального окна и вершину — на конце. Круглое окно улитки закрыто мембраной, предотвращающей вытекание перилимфы и обеспечивающей уравнивание давлений при смещении стремечка (из-за несжимаемости жидкости внутреннего уха). Базилярная (основная) мембрана более узкая у основания улитки и шире у ее вершины. Колебательное движение эндолимфатического канала (средняя лестница со связанными с ней вестибулярной, или рейснеровой, основной и текториальной мембранами) передается в виде бегущей волны вдоль основной мембраны от овального окна к вершине (рис. 9).

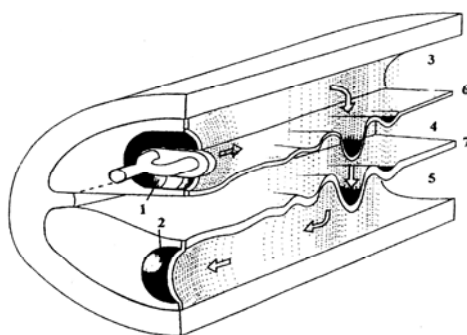


Рис. 9. Передача звуковой энергии от овального (1) к круглому (2) окну через вестибулярную (3), среднюю (4) и барабанную (5) лестницы (по: Müller, 1998): звуковая волна вызывает колебания разделительных мембран — рейснеровой (6) и базилярной (7), чьи амплитуды изображены сильно увеличенными

Представленная форма колебаний гипотетична. Положение максимума амплитуды волны на мембране зависит от ее частоты. Смещения пиков для высоких частот направлены к основанию, для низких — к вершине (рис. 10).

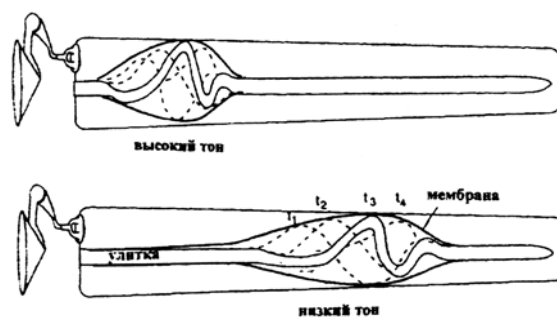


Рис. 10. Движение волны проходит через рейснерову и базилярную мембраны (по: Müller, 1998): амплитуды обозначены сильно увеличенными. Форма волн гипотетична и отражена из измерений на базилярной мембране неживых препаратов. Для анализа звука имеет значение, что место максимальной амплитуды зависит от частоты звука; t_1 — t_4 отмечают положения максимума волны колебания базилярной мембраны

2.4. Слуховая сенсорная система

В точке максимума колебаний движения основной мембраны, на которой находятся рецепторные клетки, смещают в сторону погруженные в текториальную мембрану их волоски (стереоцилии). Полагают, что деформация стереоцилий сопровождается изменением мембранного потенциала рецепторных волосковых клеток, что вызывает выброс медиатора из их базальной части. Так как вторичночувствующие волосковые клетки лишены аксона, то слуховые сигналы передаются в ЦНС нейронами второго порядка — биполярными клетками спирального ганглия улитки. Периферические волокна этих клеток образуют синаптические контакты с волосковыми рецепторными клетками. Более многочисленные наружные волосковые клетки получают лишь около 5% волокон, остальные волокна иннервируют внутренние клетки, поэтому основной поток слуховой информации идет через них. Волосковые клетки остро настроены: для них выявляется наилучшая частота, порог чувствительности к которой минимален. Такая частотная настройка вместе с механизмом двухтонового подавления (усиления контраста) и свойствами бегущей по основной мембране волны образуют фильтр преобразования звука в улитке. Нервные волокна слухового нерва возбуждаются синхронно с низкочастотными колебаниями только до 1 кГц. Поэтому звуковая частота не может кодироваться частотой импульсации, но прежде всего — положением возбуждающихся клеток на основной мембране (топотопическая организация). Частота импульсов обеспечивает кодирование интенсивности стимула. В отсутствии стимуляции слуховые волокна обладают значительной спонтанной активностью, то есть рецепторные волосковые клетки, синапсы и слуховые волокна приспособлены к реакциям на пороговые стимулы и их небольшие изменения (что наблюдается также в большей части других сенсорных систем). Кроме афферентных волокон, несущих сенсорную информацию, к волосковым клеткам приходят и образуют с ними синаптические контакты также эфферентные волокна, идущие от клеток ядер оливы в стволе мозга и образующие синаптические связи с волосковыми клетками. Стимуляция эфферентных волокон вызывает угнетение ответов волосковых клеток, защищая их от избыточного возбуждения.

Первичные афферентные волокна раздваиваются, посылая один отросток к вентральным кохлеарным ядрам, другой — к дорсальным. Каждое слуховое нервное волокно в кохлеарном ядре делится на множество концевых ветвей, распределенных строго упорядоченным образом. Вся тонотопическая последовательность рецепторов проецируется через слуховые волокна на различные участки кохлеарного ядра. Таким образом, одна улитка имеет в кохлеарном ядре множественное представительство. Типы клеток и синапсов специализированы в разных частях ядра, что служит морфологической основой для разных видов переработки сигналов. Между каждой частью кохлеарного ядра и разными центрами ствола мозга существуют разнообразные и сложные отношения.

Нейроны вентрального кохлеарного ядра посылают волокна к ипси- и контрлатеральным оливарным комплексам, которые таким образом получают афференты от обеих ушей (что обеспечивает сравнение акустических сигналов, приходящих с двух сторон тела). Волокна дорсального кохлеарного ядра имеют окончания в ядре латерального лемниска. После синаптического переключения слуховой тракт проходит через нижние бугры четверохолмия и медиальное коленчатое тело (МКТ) — главное таламическое релейное ядро для слуховой информации — в первичную слуховую кору (поле 41 — по Бродману, височные извилины верхних частей височных долей, большая часть скрыта в сильвиевой борозде). Некоторые отделы МКТ проецируются в соседнюю вторичную слуховую кору (поле 42). В слуховой коре млекопитающих находится соответствующее представительство самой улитки или мест локализации тонов вдоль улитки (тонотопия). Области одинаковых частот (функциональные единицы) имеют форму полосок, а не колонок.

2.5. Гравитационная сенсорная система

О положении тела в гравитационном поле информируют статорецепторы. Эта информация — основа для активной ориента-

2.5. Гравитационная сенсорная система

ции тела в поле притяжения Земли, для поддержания равновесия тела и для стабилизации глаз по отношению к вертикали. Линейные компоненты ускорения движения тела воспринимаются вместе с ускорением Земли с помощьюстатоорганов, функции которых могут выполнять разные структуры. Например, у насекомых, живущих в воздухе, движения частей тела (головы, брюшка) фиксируются по углу отклонения суставов, что составляет основную информацию для ориентации этого насекомого в гравитационном поле. Другие типы животных используют силу тяжести минеральных частиц (статолиты), помещенных в определенные клетки или органы (статоцисты), или представленных в виде зернистого песка (статоконии). В органах слуха у позвоночных эти минеральные частицы обозначаются также как отолиты и отоконии. Рецепторные волосковые клетки отолитового органа и полукружных каналов несут на своей поверхности киноцилию (ресничка, содержащая кольцо из 9 пар микротрубочек) и короткие, расположенные сбоку от нее стереоцилии (тонкие отростки, заполненные цитоплазмой) (рис. 11).

Вся группа волосков каждой рецепторной клетки определенным образом ориентирована. В макулах отолитового органа каждая группа рецепторов имеет характерную ориентацию. Естественными стимулами для рецепторных клеток макул служат смещения содержащей кристаллы кальцита желеобразной отолитовой мембраны, в которую входят реснички. При любом положении головы или действии линейного ускорения каждая из отолитовых мембран занимает определенное положение относительно подлежащего сенсорного эпителия, что создает определенную картину возбуждения нервных волокон. Для полукружных каналов стимулами являются смещения желеобразной купулы под действием тока эндолимфы, возникающего при угловом ускорении (вращении). Волосковые клетки — не имеющие аксонов вторичночувствующие клетки — деполяризуются при наклоне волосков в направлении от стереоцилий к киноцилиям и гиперполяризуются при смещении в противоположную сторону (рис. 12).

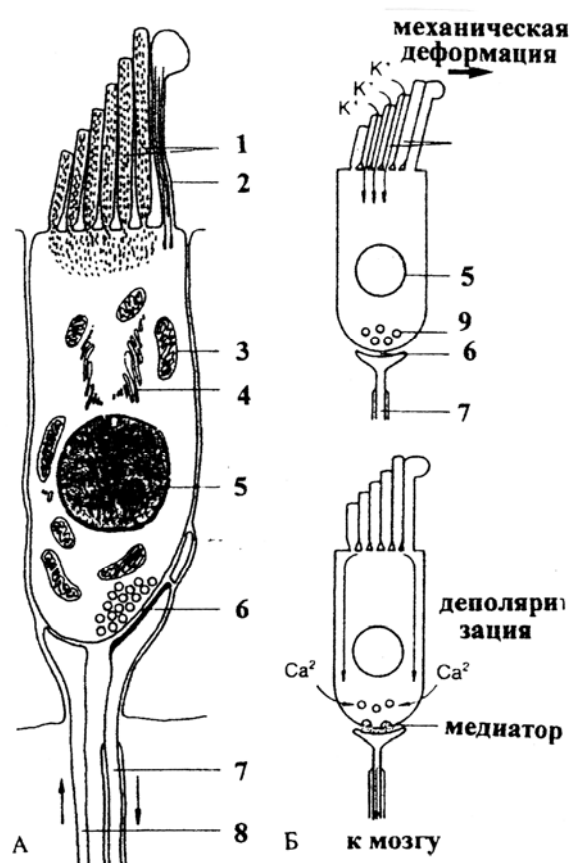


Рис. 11. Механорецептор позвоночных (волосковая клетка из мешочка внутреннего уха (А) (по: Reichert, 1992): механическая деформация (Б) стереоцилии вызывает рецепторный потенциал в клетке и высвобождает медиатор; 1 — стереоцилии; 2 — киноцилия; 3 — митохондрия; 4 — аппарат Гольджи; 5 — ядро; 6 — синапс афферентного нейрона; 7 — афферентный аксон; 8 — эфферентный аксон; 9 — синаптические везикулы

2.5. Гравитационная сенсорная система

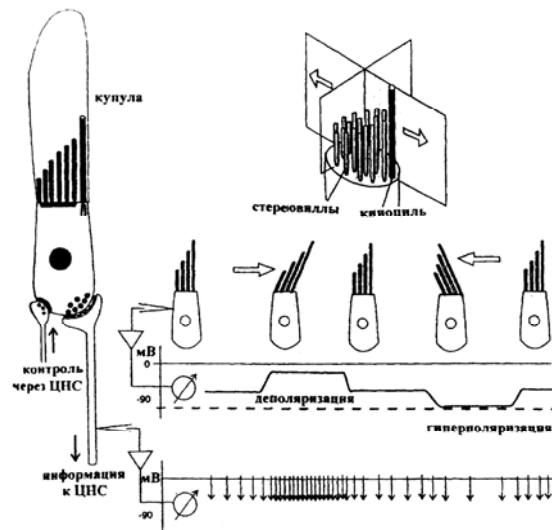


Рис. 12. Волосковые клетки позвоночных и их бидирекционный способ функционирования (по: Müller, 1998)

Градуальная реакция рецепторов передается на окончания сенсорных волокон через химические синапсы. Афферентные волокна (около 20 000) вступают в ЦНС в составе VIII черепно-мозгового нерва и оканчиваются в стволе мозга на клетках вестибулярных ядер. Нервные волокна, выходящие из вестибулярных ядер, образуют связи с другими отделами ЦНС, что служит основой для рефлексов, обеспечивающих равновесие. Вестибуло-спинальный тракт оказывает влияние в основном на γ -мотонейроны мышц-разгибателей и α -мотонейроны. Мишенями вестибулярных волокон являются мотонейроны шейного отдела спинного мозга; ядра глазодвигательного нерва, обеспечивающие движения глаз, вызываемые вестибулярной активностью; вестибулярные ядра противоположной стороны мозга; мозжечок; ретикулярная формация (РФ), воздействующая на мотонейроны через ретикуло-спинальный путь; таламус и постцентральная извилина коры, обеспечивающая сознательную обработку вести-

булярной информации и ориентацию в пространстве; гипоталамус, участвующий в возникновении ощущения укачивания.

Вестибулярные рефлексы подразделяют на статические и статокинетические. Статические рефлексы обеспечивают взаиморасположение конечностей по отношению друг к другу, а также положение тела в пространстве — соответственно позы и позиционные рефлексы. Статокинетические рефлексы — реакции на двигательные стимулы, сами выражаются в движениях.

2.6. Соматовисцеральная чувствительность

Внутри кожи располагаются рецепторы трех модальностей: механорецепторы, терморецепторы и ноцицепторы. Они не сгруппированы в органы чувств, а располагаются в разных частях тела. Аfferентные волокна не сходятся в специализированные нервы, а включаются в многочисленные нервы тела.

Механорецепция — процесс обнаружения механических стимулов, действующих на покровы (кожу), распознает четыре вида воздействия: давление, прикосновение, вибрация, щекотание. Ощущения прикосновения и давления можно вызвать только в тактильных точках — местах локализации соответствующих рецепторов. У позвоночных животных такие рецепторы представляют инкапсулированные нервные волокна группы Аβ и Аδ. По способности к адаптации механорецепторы разделяют на следующие:

— очень быстро адаптирующиеся: тельца Пачини (реагируют на стимул 1—2 импульсами) — датчики вибрации (ускорения);

— быстро адаптирующиеся, или динамические: рецепторы волосных фолликулов, тельца Мейснера (разряд прекращается спустя 50—500 мс после начала действия стимула) — датчики скорости;

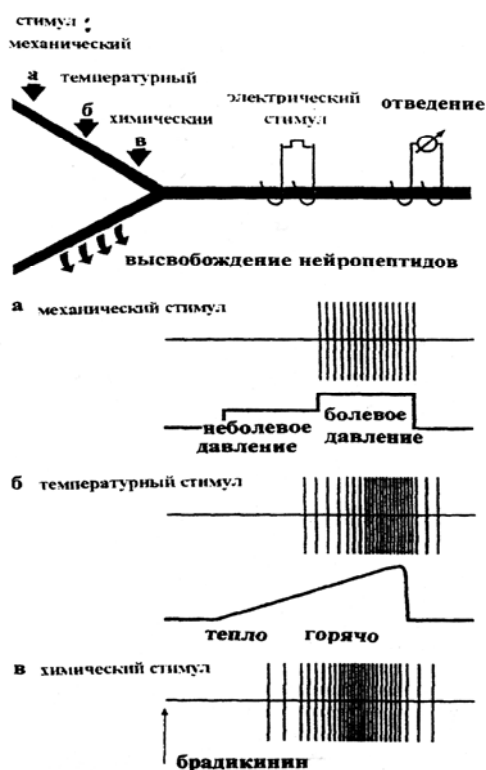


Рис. 14. Схематичное изображение отведения, идентификации и раздражения одного полимодального болевого рецептора (по: Dudel u. a., 1996):

сверху показан ход эксперимента. Внеклеточный отводящий электрод лежит проксимально от стимулирующего электрода, которым может быть идентифицировано отдельное нервное волокно и установлена скорость проведения. На частях рисунка *а*, *б*, *в* можно видеть следствие болевого раздражения в рецептивном поле болевого рецептора, а именно: *а* — после болевого раздражения механическим надавливанием, *б* — после болевого раздражения горячим, *в* — после инъекции брадикинина в артерию, несущую кровь к изучаемой области. Неболевое раздражение давлением и теплом не приводит к раздражению болевого рецептора

2.6. Соматовисцеральная чувствительность

Ноцицепция (чувство боли) выполняет в организме особую защитную функцию, опыт не дает указаний на наличие адаптации к боли. Качества боли: соматическая (поверхностная возникает в коже, глубокая исходит от мышц, костей, суставов или соединительной ткани, головная боль) и висцеральная (внутренние органы). Различают раннюю и позднюю поверхностную соматическую боль. Болевыми рецепторами (ноцицепторами) являются свободные нервные окончания, которые могут быть чисто механо-, хемо- и термочувствительными, а также полимодальными (рис. 14).

Проецируемая боль — боль проецируется на область, иннервируемую раздражаемыми афферентными волокнами. Отраженная боль — ощущение, вызываемое ноцицептивным раздражением внутренних органов, локализуемое в поверхностных участках.

Проприоцепция — ощущение положения конечностей, чувство движения и сопротивления ему, чувство силы. Проприоцепторы: у беспозвоночных (ракообразные) — рецепторы растяжения, у позвоночных — собранные в веретена интрафузальные мышечные волокна, суставные рецепторы, сухожильные органы Гольджи (рис. 15, 16).

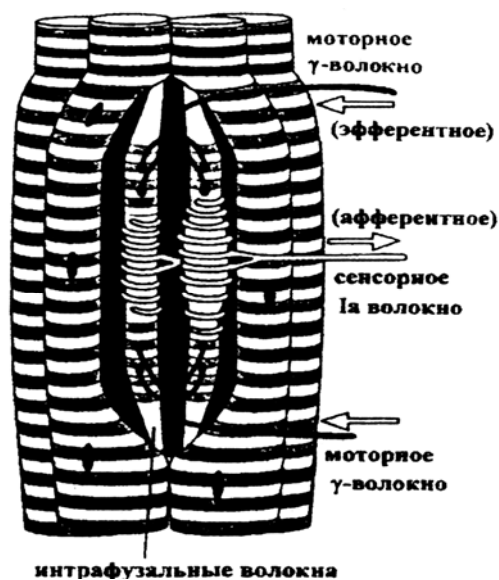


Рис. 15. Мышечное веретено расположено между поперечно-полосатыми мышечными волокнами (по: Müller, 1998): мышечное веретено (интрафузальное волокно) — один из органов чувств для измерения длины мышцы (степени мышечного растяжения)

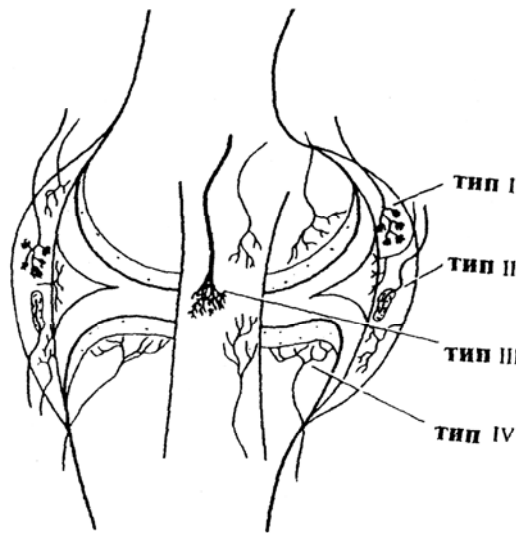


Рис. 16. Механосенсорные рецепторы в коленном суставе (по: Shepherd, 1993):

тип I — рецепторы подобны окончаниям Руффини в коже; *тип II* — в форме уплощенных телец Пачини; *тип III* — подобны сухожильным органам Гольджи и *тип IV* — безмякотные нервные окончания, подобные окончаниям болевых волокон

Интрафузальные мышечные волокна имеют сенсорную (первичные и вторичные афферентные окончания) и осуществляемую γ -волокнами моторную (эфферентную) иннервацию (фузимоторные волокна). Первичные окончания информируют ЦНС об изменяющемся растяжении мышцы и скорости ее растяжения (динамическая фаза сокращения), вторичные реагируют на постоянное растяжение мышцы (статическая фаза). Эфферентная иннервация обеспечивает настройку чувствительности веретен для разной длины мышцы (рис. 17).

Сухожильные органы Гольджи располагаются в зоне соединения мышечных волокон с сухожилием, слабо реагируют на растяжение мышцы, но возбуждаются при ее сокращении. Рецепторы суставных сумок меняют частоту своих разрядов в соответствии с положением сустава в покое и со скоростью его движения. Гистологически выделяют несколько типов

2.6. Соматовисцеральная чувствительность

этих рецепторов, которые, очевидно, представляют собой видоизмененный вариант соответствующих рецепторов в коже.

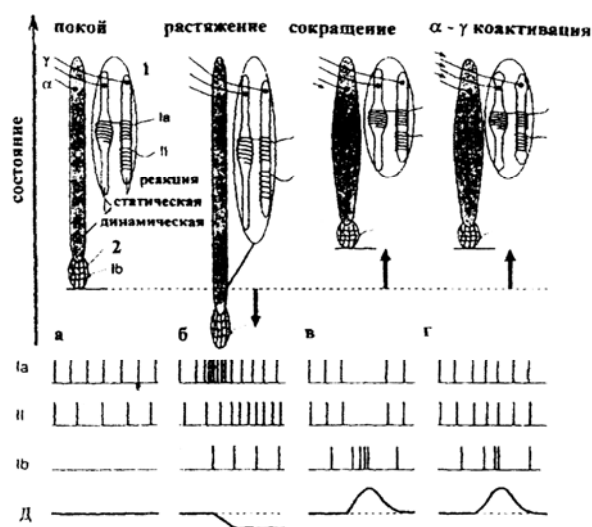


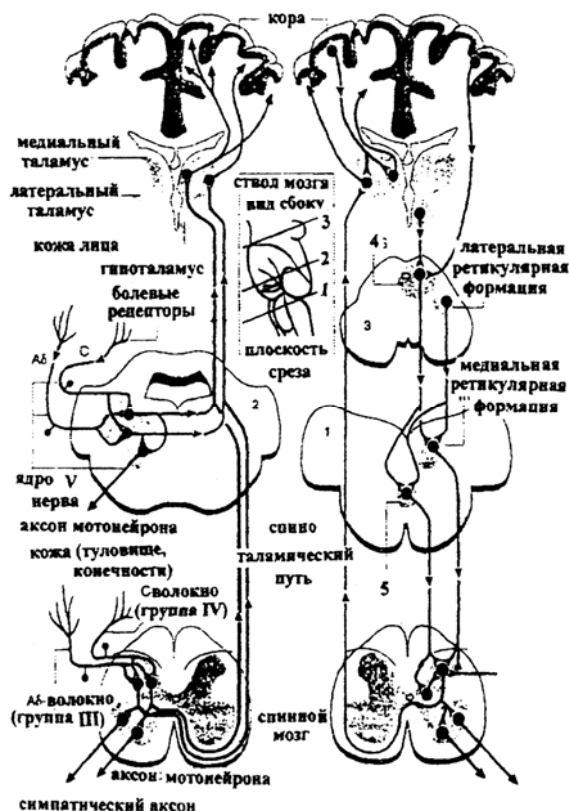
Рис. 17. Схема расположения (вверху) и активность (внизу) мышечных веретен (Ia, II) и сухожильного органа (Ib) при различных состояниях и примерах активности (по: Dudel u. a., 1996): слева направо: а — покой; б — растяжение; в — вызванное сокращение экстрафузальной мускулатуры без активации интрафузальных мышечных волокон; г — сокращение экстрафузальных волокон (α) и коактивирование интрафузальных волокон (γ). Д — длина мышцы.

Восходящие пути. Болевые и температурные сигналы проводятся по волокнам спино-таламического пути (так же идут волокна, проводящие некоторую часть тактильных сигналов и информации о суставах). На своем пути в стволе мозга они отдают многочисленные коллатерали к РФ, нейроны которой образуют систему полисинаптических восходящих связей (как и спино-таламический путь) с неспецифическими ядрами таламуса (рис. 18).

Эти нейроны составляют часть восходящей ретикулярной системы, связанной с активацией и сознанием. Спиноталамический и спиноретикулярный пути входят в состав неспецифической (экст-

Глава 2. Физиология сенсорных систем

ралемнисковой) системы, образующей диффузные связи практически со всеми областями коры больших полушарий (рис. 19, а).



чески со всеми областями коры больших полушарий (рис. 19, а).

Рис. 18. Схематический обзор восходящих болевых путей (слева) и нисходящих систем путей, которые модулируют болевой приток (справа) (по: Dudel u. a., 1996):

из систем восходящих путей показаны только спино-таламический путь и присоединяющиеся к нему тригемино (тройнично)-таламические входы. Другие пу-

ти, относящиеся к восходящему проведению болевой информации (например спино-ретикулярный, спино-цервикальный пути) для простоты не указаны. От латерального таламуса берут начало специфические таламокорковые пути, они оканчиваются преимущественно в соматосенсорной коре. Эфференты медиальных ядер таламуса диффузны. Они оканчиваются не только в широких ареалах фронтальной коры, но также идут к подкорковым структурам, особенно лимбической системы (не указано, как и мощные ретикулярные входы этих ядер). Нисходящие системы оказывают преобладающее влияние на спинальном уровне или на соответствующие тригеминальные структуры (не указано). На

2.6. Соматовисцеральная чувствительность

вставке в середине схемы показаны положения плоскости срезов ствола мозга, вид сбоку: 1 — краниальный край нижней оливы, 2 — середина моста, 3 — нижняя часть среднего мозга, 4 — околородное серое вещество, 5 — большое ядро шва

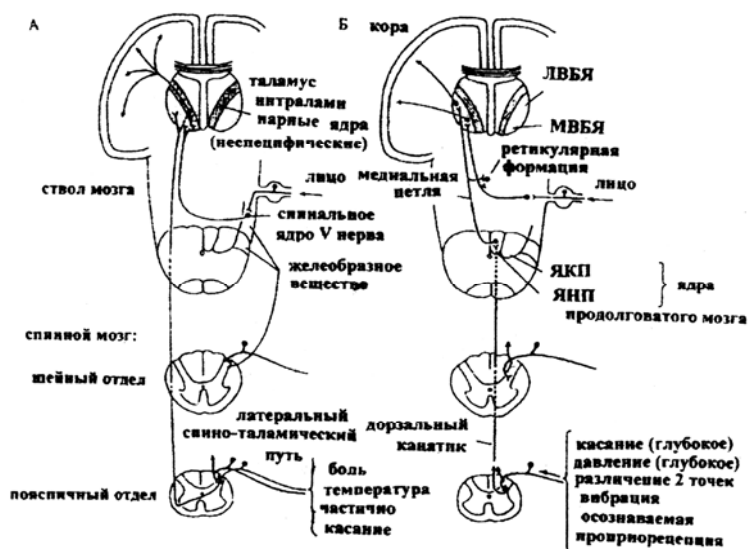


Рис. 19. Восходящие пути соматосенсорной системы
(по: Shepherd, 1993):

а — путь переднебокового канатика (спиноталамический путь);
б — путь заднего канатика (путь медиальной петли); ЯКП — ядро клиновидного пути, ЯНП — ядро нежного пути, ЛВБЯ и МВБЯ — латеральное и медиальное вентро-базальные ядра, соответственно

Самая точная и сложная информация о прикосновении и давлении проводится по волокнам лемнисковой системы (пути дорсальных канатиков Голля и Бурдаха) — специфическая соматосенсорная система (рис. 19, *б*), для которой характерна соматотопическая организация, то есть упорядоченное пространственное (топографическое) картирование, или проекция кожи во всех переключательных ядрах. Сомат-

Глава 2. Физиология сенсорных систем

тосенсорная кора, куда проецируются волокна клеток специфических ядер таламуса, характеризуется соматотопией, или топографическим представительством (соматосенсорный гомункулус) (рис. 20).

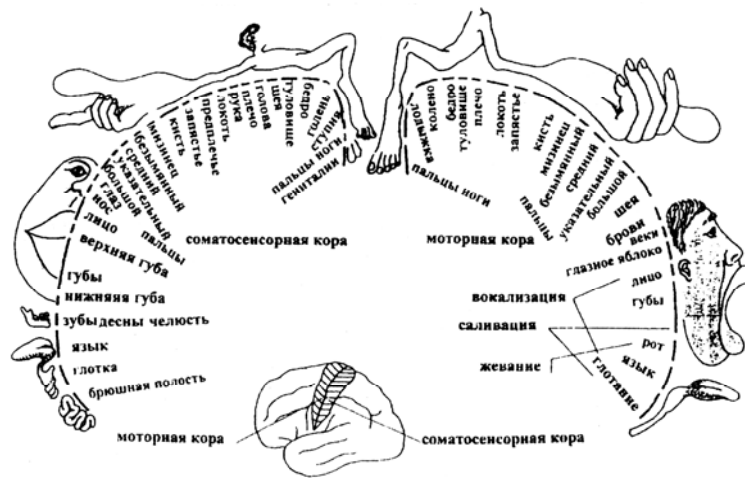


Рис. 20. Топографическое представление соматосенсорного и моторного полей на поверхности коры мозга человека (по: Reichert, 1992).

При этом площадь коры соответствует остроте восприятия. Выделяют две области коры: SI (главная кора) и SII (вторичная кора). SI расположена на постцентральной извилине, а SII — на верхней стенке боковой борозды, разделяющей теменную и височную доли. В SI проекция поверхности тела контрлатеральная, в SII — билатеральная, и соматотопическая проекция здесь менее четкая. Соматосенсорная (как и моторная) кора организована в виде отдельных единиц — колонок нейронов, перпендикулярных поверхности. Каждая колонка диаметром 0,2—0,5 мм содержит около 10^5 нейронов, возбуждающихся рецепторами только одного типа. Колонки являются функциональными единицами, соответствующими локализации и характеру механического стимула. Простые нейроны

2.6. Соматовисцеральная чувствительность

по типу импульсации близки к связанным с ними рецепторам, сложные нейроны имеют иное распределение импульсов. От SI связи идут к следующим областям коры: моторная кора (регуляция движений по обратной связи), теменные ассоциативные зоны (зрительно-сенсомоторная интеграция), контрлатеральные области SI и SII (билатеральная координация), таламус, ядра заднего столба, спинной мозг (эфферентный контроль проводящих путей). Восходящие пути от рецепторов мышц и суставов имеют свои специфические корковые поля (в теменной области коры), тесно связанные с представительствами кожной чувствительности. Мышечные и суставные афференты не только имеют доступ к соматосенсорной коре, но и переключаются на двигательную кору. На всех уровнях соматовисцеральной сенсорной системы поступающая к ней информация претерпевает различные влияния и изменения. Афференты могут реципрочно тормозить друг друга. Тормозный или облегчающий эффект может быть вызван другими отделами ЦНС (восходящие или нисходящие влияния).

2.7. Химическая чувствительность

Можно выделить четыре категории химической чувствительности: общая химическая чувствительность, внутренние рецепторы, вкус и обоняние. Общую химическую чувствительность проявляют все клетки, которые чувствительны к специфическим молекулам и реакции которых передаются в виде сигналов в ЦНС. Внутренние рецепторы специализированы на сообщениях о различных жизненно важных аспектах химического состава тела. Примером внутреннего хемосенсорного органа может быть каротидное тельце позвоночных, клетки которого чувствительны к содержанию CO_2 в крови и участвуют в рефлексам, поддерживающих насыщение крови кислородом на должном уровне (каротидное тельце соединяется со стволом мозга волокнами IX языкоглоточного нерва).

Первичным процессом, участвующим в активации хеморецепторов, является слабое химическое взаимодействие между стимулирующей молекулой и рецепторным белком. Полагают, что хеморецепторы содержат рецепторные центры, специфичные в отношении определенных групп веществ.

2.7.1. Вкусовая сенсорная система

Вкусовые клетки высших позвоночных животных расположены на поверхности языка, отчасти в заднем отделе рта и в глотке и объединены во вкусовые почки, собранные, в свою очередь, во вкусовые сосочки (рис. 21).

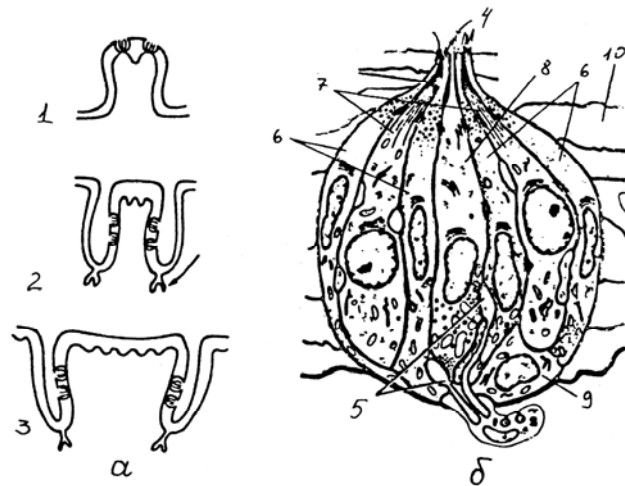


Рис. 21. Типы вкусовых сосочков (а), строение вкусовой почки (б)
(цит. по: Shepherd, 1993):

вкусовые сосочки: 1 — грибовидные, 2 — листовидные,
3 — желобоватые; 4 — вкусовая по□ра, 5 — синапсы,
6, 7 — поддерживающие (опорные) клетки, 9 — базальные клетки,
10 — эпителиальные клетки

2.7. Химическая чувствительность

Вкусковая почка содержит опорные клетки (секретируют определенные вещества в просвет вкусовой почки), сенсорные клетки (их дистальные части несут микроворсинки, выходящие в общую камеру, которая через пору на поверхности сосочка сообщается с внешней средой) и базальные клетки (образуются в результате погружения внутрь окружающих эпителиальных клеток и превращаются в рецепторные клетки, живущие в среднем 10 дней). Вкусовые сенсорные клетки — вторичночувствующие рецепторы: они не имеют аксонов и отвечают на возбуждение развитием рецепторного потенциала. Возбуждение через синапсы передается на афферентные волокна ганглиозных клеток черепно-мозговых нервов: ветвь лицевого нерва (VII) — барабанную струну (иннервирует переднюю и боковые части языка) и языкоглоточный (IX) нерв (иннервирует заднюю часть языка). Благодаря разветвлению каждое нервное волокно получает сигналы от рецепторных клеток разных вкусовых почек. Одиночная рецепторная клетка в большинстве случаев реагирует на вещества, обладающие разными вкусовыми качествами, генерируя соответствующую картину возбуждения в афферентных волокнах (вкусовой профиль волокна). Вкусоспецифические различия в уровне возбуждения разных групп волокон несут информацию о вкусовом качестве, общий уровень возбуждения — об интенсивности стимула. Волокна нервов заканчиваются в пределах или в непосредственной близости от ядра одиночного тракта продолговатого мозга (нейроны 2-го порядка). Это ядро через медиальную петлю связано с вентральным постеромедиальным ядром таламуса, нейроны которого (нейроны 3-го порядка) проходят через внутреннюю капсулу и оканчиваются в постцентральной извилине коры головного мозга (специфический вкусовой путь, определяет осознаваемое восприятие вкусового качества). Неспецифический вкусовой путь идет от ядра одиночного тракта через вкусовое ядро моста в гипоталамус, миндалину и островок. Этот путь несет вкусовую информацию в лимбическую систему и, вероятно, играет роль в аф-

Глава 2. Физиология сенсорных систем

фективных качествах вкусовой стимуляции и аффективных процессах и памяти, лежащих в основе приобретаемых вкусовых аверсий. Человек различает четыре основных вкусовых качества: сладкое, кислое, горькое и соленое. На рисунке 22 схематично представлены различные механизмы трансдукции, соответствующие этим категориям вкуса.

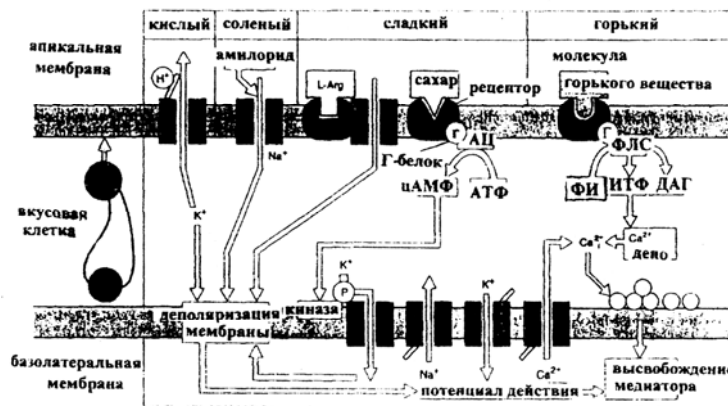


Рис. 22. Диаграмма с различными механизмами для четырех качеств вкуса (по: Dudel u. a., 1996):

активирование специфических для каждого вида вкуса рецепторных белков запускает различные внутриклеточные молекулярные механизмы, которые ведут к деполяризации чувствительных клеток. Это приводит к высвобождению медиатора в химическом синапсе с афферентным первичным волокном; АЦ — аденилатциклаза, цАМФ — циклический аденозинмонофосфат, АТФ — аденозинтрифосфат, ФЛС — фосфолипаза С, ФИ — фосфоинозитол, ИТФ — инозитолтрифосфат, ДАГ — диацилглицерин

Для естественных вкусовых раздражителей характерны смешанные ощущения. На поверхности языка можно выделить области специфической чувствительности: вкус горького ощущается в первую очередь основанием языка, другие вкусовые раздражители действуют на боковые поверхности и

2.7. Химическая чувствительность

кончик языка с перекрыванием областей. Между химическими свойствами вещества и его вкусом не существует никакой определенной корреляции; более того воспринимаемое качество вещества зависит от его концентрации. Эмоциональные компоненты восприятия вкуса широко варьируют в зависимости от состояния организма. С возрастом способность к различению вкуса снижается.

2.7.2. Обонятельная сенсорная система

Обонятельная область у человека ограничена верхней и небольшими островками средней носовой раковин. Обонятельные клетки — первичночувствующие рецепторы, от которых отходит по два отростка: от верхней части — дендрит, несущий реснички, от нижней — аксон (рис. 23, 24). Реснички длиной до 200 мкм и диаметром 0,1—0,2 мкм содержат стандартный набор микротрубочек. Аксоны, объединенные в пучки, направляются в обонятельные луковицы.



Рис. 23. Обонятельная клетка и ее электрические сигналы
(по: Müller, 1998):
наверху — молекулярное строение одной цилии

2.7. Химическая чувствительность

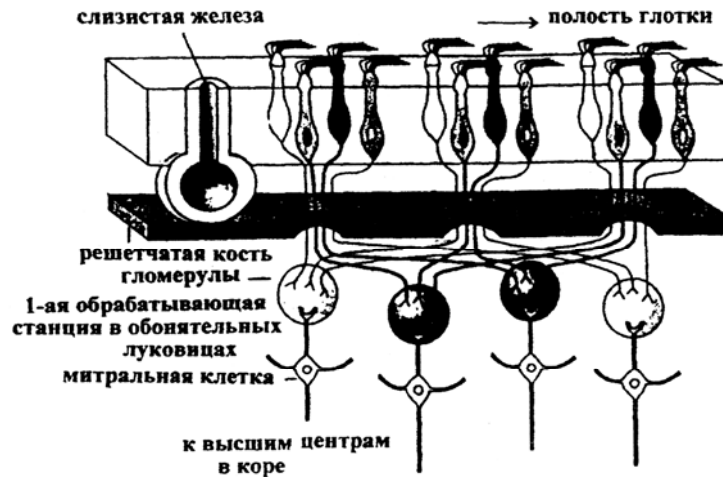


Рис. 24. Обонятельный эпителий в носовой полости
(по: Müller, 1998)

Каждый рецептор может реагировать на множество веществ — спектр ответов одиночной обонятельной клетки. У человека в обонятельной области на площади 2—4 см² содержится приблизительно 10^7 рецепторов. Слизистая оболочка носа содержит также свободные нервные окончания тройничного нерва (V), часть которых может также реагировать на запахи. В области глотки обонятельные стимулы способны возбуждать волокна языкоглоточного (IX) и блуждающего (X) нервов. В клубочковом (гломерулярном слое) обонятельной луковицы аксоны приблизительно 1000 обонятельных клеток оканчиваются на первичных дендритах одной митральной клетки (рис. 25). Связь между соседними митральными клетками одного клубочка осуществляется перигломерулярными клетками, которые образуют на них дендро-дендритические контакты. Аксоны перигломерулярных клеток оканчиваются на митральных клетках соседнего

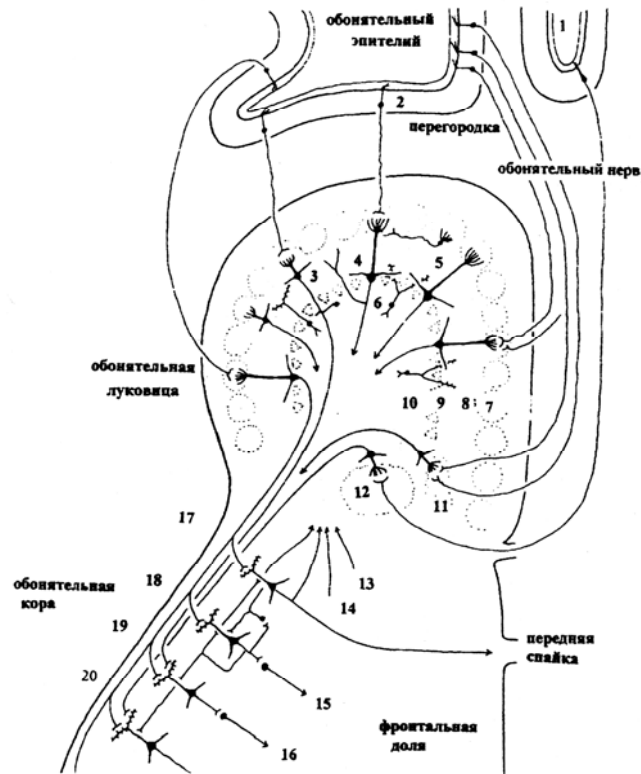


Рис. 25. Схема трех уровней организации обонятельной системы млекопитающего животного, включающей обонятельный эпителий, обонятельную луковицу и обонятельную кору (по: Shepherd, 1993):

- 1 — вомеро-назальный орган, 2 — обонятельная клетка,
- 3 — кисточковая клетка, 4 — митральная клетка,
- 5 — перигломерулярная клетка, 6 — зернистые клетки, 7 — гломерулы,
- 8 — внешний плексиформный слой, 9 — слой митральных клеток,
- 10 — слой зернистых клеток, 11 — модифицированный гломерулярный комплекс, 12 — добавочная обонятельная луковица,
- 13 — ствол мозга, 14 — ядро горизонтальной ветви диагональной полоски, 15 — медиодорсальное ядро таламуса,
- 16 — задний гипоталамус, 17 — переднее обонятельное ядро,
- 18 — грушевидная кора, 19 — обонятельный бугорок, 20 — миндалина

2.7. Химическая чувствительность

клубочка. Контакты между митральными и перигломерулярными клетками возбуждающие, с противоположной стороны — тормозные. Такое устройство дает возможность осуществлять тормозные влияния на соседние клетки. Клетки-зерна образуют тормозные дендро-дендритические синапсы с дендритами 2-го порядка митральных клеток; эти контакты влияют на генерацию импульсов митральными клетками. Кроме того клетки-зерна образуют контакты с коллатеральными аксонами митральных клеток и эфферентными аксонами различного происхождения.

Аксоны митральных клеток в составе латерального обонятельного тракта направляются в обонятельную кору, которая делится на пять главных областей. Переднее обонятельное ядро является интегративным центром, связывающим обе луковицы через переднюю спайку. Грушевидная кора играет главную роль в различении запахов. Обонятельный бугорок получает восходящие дофаминэргические волокна от среднего мозга. Кортикомедиальные части миндалины получают волокна от главных и добавочных (у некоторых животных) обонятельных луковиц. Энторинальная кора проецирует волокна в гиппокамп. К обонятельной луковице подходит множество центробежных волокон от головного мозга: от обонятельных корковых областей, базальной части переднего мозга, заднего мозга (голубое пятно, ядра шва). По этим волокнам срединные лимбические центры модулируют активность обонятельной луковицы, так что один запах может иметь разное значение в зависимости от поведенческого состояния человека или животного.

Человек способен различать запах нескольких тысяч различных веществ. На основе определенного сходства обонятельные ощущения могут быть разбиты на качества. Корреляция между запахом и химическими свойствами вещества еще меньше, чем в случае вкусового раздражителя.

Глава 3. ПОВЕДЕНИЕ И ЕГО ФОРМЫ

Поведение — это совокупность двигательных актов организма, реализующихся в ходе его взаимодействия с внешней средой и направленных на удовлетворение доминирующих потребностей. Высшие организмы имеют множество потребностей в получении извне пищи, воды, половых партнеров, информации и т. д., и каждая потребность порождает соответствующее поведение, в том числе и репродуктивное поведение как важнейший фактор эволюционного процесса. При развитии каждой конкретной особи генофонд вида выражается в наборе признаков и свойств, обеспечивающих ее выживание и воспроизведение в потомстве. При изменении окружающей среды медленно изменяются сам генофонд, индивид и — особенно — вид в целом (макроэволюция). Хотя вид обладает общим генофондом, между индивидом и видом существует промежуточный уровень — популяция. Популяция — это совокупность особей одного вида, давно населяющих определенную территорию, что обеспечивает свободное скрещивание в ее пределах, но изолирует от соседних популяций. Здесь микроэволюционный процесс происходит в относительно короткое время, на ограниченных территориях и в ограниченных сообществах. Популяция — это элементарная единица процесса микроэволюции, способная реагировать на изменение среды перестройкой своего генофонда. Поведенческие механизмы, изолирующие один вид от другого в репродуктивном отношении, следует считать наиболее важным комплексом атрибутов отдельного вида. Они обеспечивают этологические изолирующие механизмы, коммуникативное поведение, ритуализацию и все формы поведения, составляющие половой отбор, а также миграцию животных.

3.1. Этологические исследования поведения

И.П. Павлов считал задачу исследования фонда врожденного поведения главной в изучении поведения. С середины 1930-х годов этология стала одним из направлений в изучении поведения животных. Она ставила задачей в основном изучение инстинктивных движений, то есть движений, имеющих биологический смысл в естественных условиях у домашних и диких животных. Основоположники этологии считали, что эволюцию поведения можно исследовать так же, как изучают эволюцию органов; инстинкты подчиняются тем же законам развития, которым следуют морфологические признаки. Основанием для такого утверждения служило то, что инстинктивные формы поведения характеризуются удивительной константностью и, следовательно, могут, как и морфологические структуры, служить таксономическими признаками. Результатом этологического исследования было выделение операциональных единиц поведения (фиксированные и рефлекторные действия), которые рассматриваются как целостные, неделимые, а также создание классификации форм поведения, изучение закономерностей проявления инстинктов.

Центральное место у этологов занимают элементарные фиксированные действия и их комплексы (КФД). Последние представляют собой сложные стереотипные движения, образующие высокоорганизованную последовательность. Они вызываются простыми, но высокоспецифичными раздражителями (выполняющими роль толчка) и одинаково проявляются у всех представителей данного вида. Вызванные такими стимулами КФД могут продолжаться и при их отсутствии, причем в этом случае они часто утрачивают свой приспособительный смысл. Считается, что КФД не связаны с индивидуальным опытом организма и не требуют обучения. Примером может служить реакция закатывания яйца в гнездо у серого гуся: приблизившись к яйцу, гусь вытягивает к нему шею и дотра-

Глава 3. Поведение и его формы

гивается клювом до земли по другую сторону яйца. Совершая ряд строго стереотипных движений в вертикальной плоскости, гусь возвращает выкатившееся яйцо в гнездо. Откатывание яйца в сторону, замена его на искусственную модель вызывает тот же комплекс движений (рис. 26).

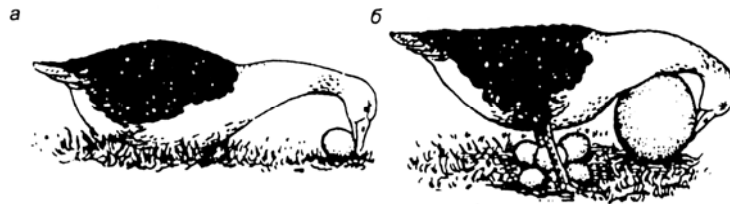


Рис. 26. Серый гусь возвращает яйцо, выкатившееся из гнезда (по: Меннинг, 1982):

а — это движение стереотипно и используется при возвращении в гнездо собственного яйца; *б* — совершенно тем же способом гусь пытается подкатить и муляж яйца

Специфические стимулы, запускающие КФД, называются *знаковыми стимулами*. Самцы трёхглай колюшки, защищая свою территорию, реагируют на строго специфический признак самца своего вида — красное брюшко. Если на эту же территорию поместить модель с брюшком другого цвета, то агрессия не проявляется, и наоборот: модель с красным брюшком яростно атакуется. Такие стимулы — релизеры — подходят к соответствующим реакциям, как ключ к замку, высвобождая весьма сложные акты поведения без специального обучения, в том числе и при реализации социального поведения. В обычном состоянии КФД находятся под влиянием активного торможения, которое реализуется благодаря комбинированному действию гормонов, внешних раздражений и влияний высших нервных механизмов. Этологи считают, что знаковые стимулы воздействуют на локализованный в определенном участке мозга врожденный разрешающий механизм, который снимает это торможение и способствует разрядке соответствующих центров. Если энергия в этих центрах велика, то КФД может возникать вообще без всякого

3.1. Этологические исследования поведения

внешнего стимула. Следовательно, внутренние мотивации, внутреннее побуждение (инстинкты) нужно учитывать при рассмотрении факторов организации поведения.

Инстинкты — сложнорефлекторные комплексы, где с побуждением к каким-то действиям соотносятся и сами действия. Ч. Дарвин первым провел сравнительное описание инстинктов, присущих животным и человеку, и доказал общность биологических основ поведения (а позднее — эмоций, рассудочной деятельности и др.) у них и возможность изучения эволюции поведения. В последующем под инстинктами стали понимать ту часть поведения животных, которая характерна для организмов данного вида, закреплена за ними наследственно и имеет следующие критерии: побуждение и способность к действию; эти действия не требуют предварительного обучения; они выполняются, по существу, одинаково у нормальных представителей вида; действия соответствуют организации животного с нормальным функционированием органов и приспособлены к экологическим условиям обитания вида. Относительная стабильность инстинктивного поведения, одна из главных его черт, необходима для обязательного обеспечения жизненно важных функций, независимо от постоянно изменчивых условий среды. К внутренним факторам инстинкта прежде всего относят гуморально-гормональные отклонения в организме от обычного физиологического уровня (отклонения от гомеостаза). Такие сдвиги во внутренней среде организма бывают настолько сильными, что в искусственных условиях изоляции животного могут привести к выполнению инстинктивных действий (введение белым крысам половых гормонов вызывает у них гнездостроительную деятельность даже в отсутствие беременности). Очень часто при отсутствии ключевых стимулов, но при наличии соответствующей потребности животное приступает к поиску этих стимулов (поиск партнера в период полового возбуждения, пищи в период голода и т. д.). Использование искусственных моделей (муляжей) показало, что для птенцов серебристой чайки при имитации головы взрослых родителей ключевым сигналом является лишь красное продолговатое пятно (имитирующее крас-

Глава 3. Поведение и его формы

ное пятно на клюве). На практике это известно охотникам и рыболовам — ими применяются приемы имитирования природных раздражителей. В итоге только взаимодействие внешних и внутренних факторов позволяет в полной мере реализовать инстинктивное поведение животного.

В структуре поведения этологи выделяют два этапа (фазы) поведения: поисковое, или подготовительное (аппетитивное), и завершающее (консуматорное). Например, охотничье поведение хищника начинается с ненаправленного поиска жертвы, первый ключевой раздражитель включает направленный поиск, а появление ориентиров — уточнение местоположения жертвы, затем — подкрадывание, бросок, овладение жертвой, умерщвление, расчленение туши, поедание мяса. В этой цепи только акт поедания относится к консуматорной фазе, все предшествующие — подготовка. Стереотипность и стабильность инстинктов при экстренном изменении среды утрачивает свое приспособительное значение. Наблюдения же показывают, что инстинкты способны к индивидуальной изменчивости, а потому в них выделяют наиболее стабильные ритуализированные действия и наиболее изменчивые элементы. Поисковое поведение — самая пластичная, изменчивая часть поведения, в составе которой важную роль приобретает собственный жизненный опыт, а завершающая фаза — самая стабильная, генетически фиксированная. Таким образом, число степеней свободы, или норма реакции, по мере приближения к завершающей фазе инстинктивного поведения все более снижается. Индивидуальный же опыт реализуется, прежде всего, на начальных этапах поискового поведения, которые у высших животных хотя и являются преобладающими, но тем не менее предназначенными для успешного выполнения завершающей фазы.

3.2. Классификация форм поведения

В литературе существует ряд классификаций инстинктов — сложнейших безусловных рефлексов (БР), — в основу ко-

3.2. Классификация форм поведения

торых положены различные критерии (анатомический, биологические потребности, операциональные единицы и др.). Наиболее совершенной представляется классификация, созданная П.В. Симоновым (табл. 1), в основе которой — потребностно-мотивационный принцип и принцип активного освоения сфер обитания. При этом П.В. Симонов исходит из представления о том, что способность сохранения особи, потомства, популяции и вида представляет собой необходимое условие развития и эволюционного прогресса, сущность которого состоит в постепенном завоевании сфер: геосферы, биосферы (физическое их освоение животными и человеком) и ноосферы (интеллектуальное освоение мира человеком). Эта классификация применима и для поведения беспозвоночных (Осипов, 1988).

Таблица 1

Некоторые сложнейшие БР животных (по: Симонов, 1987)

Витальные	Рольевые (зоосоциальные)	Саморазвития
Пищевой	Половой	Исследовательский
Питывой	Родительский	Имитационный
Оборонительный	Эмоциональный	Игровой
Регуляция сна -бодрствования	Резонанса, «сопереживания»	Преодоления сопротивления, свободы
Экономии сил	Территориальный	
	Иерархический	

Витальные рефлексы и соответствующие формы поведения. Они выделяются на основании двух критериев: неудовлетворение потребности ведет к гибели особи и для удовлетворения этой потребности не нужна другая особь того же вида. Данные потребности и соответствующие формы поведения направлены на получение тех внешних объектов (пища, вода и т. п.), которые обеспечивают сохранение индивидуума и вида. Особо выделяют потребность в экономии сил, ибо известно, что тот вид животных, который, например, в строительной

Глава 3. Поведение и его формы

деятельности тратит меньше энергии, времени и материала, имеет больше шансов на выживание.

Ролевые (зоосоциальные) БР возникают при взаимодействии с другими особями своего вида, обеспечивают реализацию социальных потребностей. Эти рефлексы лежат в основе полового, родительского, территориального поведения, а также феномена «сопереживания» (эмоционального резонанса) и формирования групповой иерархии. Здесь отдельная особь выступает в качестве брачного партнера, родителя или детеныша, хозяина территории или пришельца (интродера), лидера или ведомого. Репродуктивное поведение наиболее успешно реализуется при наличии следующих факторов: определенное гормональное состояние животного, наличие соответствующих внешних стимулов, необходимый опыт общения с особями своего вида, а также соответствующих движений, включая готовность к спариванию.

Иногда ритуал ухаживания более сложен у самок, чем у самцов. Так, у дельфинов-афалин ухаживание состоит в том, что самка покусывает партнера, обнюхивает и прикасается к нему, поглаживает плавниками, гонится за ним, совершает прыжки. У большинства поющих насекомых самцы издают звуковой сигнал, который обладает видовой специфичностью, закрепленной генетически. Готовая к копуляции самка, услышав призывы самца, направляется к нему, ориентируясь по звуку. Это характерно для всех сверчков, певчих цикад, многих кузнечиков и саранчовых. У некоторых из них готовые к копуляции самки, услышав призыв самца, издают ответный звуковой сигнал, по которому самец идентифицирует самку и определяет ее местоположение (сигнал «согласия» самки). Не готовые к копуляции самки некоторых саранчовых издают специальный звуковой сигнал при попытках ухаживания за ними и отталкивают самцов ногами (сигнал «отказа» самки). У осьминога высоко развит материнский инстинкт: яйца, отложенные на донный субстрат, самка прикрывает своим телом, ни на минуту не покидая их и длительное время не получая пищи. Во время этого «насиживания» она часто оmyвает яйца струей воды из воронки, промывая кладку. Многие самки, за-

3.2. Классификация форм поведения

кончив охрану кладки, погибают от истощения. Вылупившаяся из яиц молодежь уже не охраняется.

Забота о потомстве тесно связана с уровнем социализации, а любое взаимодействие между особями одного вида можно назвать общественным поведением; в основе социальных потребностей, по мнению этологов, лежат релизинг-факторы.

Сообщество животных представляет собой стабильную группу, члены которой поддерживают интенсивную коммуникацию и находятся в некоторых постоянных отношениях друг с другом. Принято считать, что критериями такого сообщества являются следующие: сложная система коммуникации между его членами, разделение труда, стремление членов общества держаться в тесной близости друг к другу, постоянство состава и отсюда — затруднение доступа в сообщество особей из другой популяции того же вида. Известны примеры генетически детерминированной социальной дифференциации у пчел, термитов и муравьев. Организация многих сообществ у позвоночных базируется на двух главных факторах — доминирования и территориальности. Например, структурной основой объединения у обезьян является семья, состоящая из одного самца-вожака, нескольких половозрелых самок и большого числа подростков. Доминирование вожака в семье признается бесспорно, этим поддерживается иерархия, в основе которой лежат важные биологические тенденции. Территориальность связана с доминированием, а сама территория определяется как область, в пределах которой ее постоянный обитатель пользуется правом первенства доступа к ограниченным ресурсам. Границы территории, например у хищных, обозначаются с помощью мечения специальных мест мочой или выделениями других особых желез.

Идеальные потребности реализуются безусловными рефлексамии саморазвития. К ним относятся разнообразные проявления ориентировочно-исследовательского поведения, рефлекс сопротивления (рефлекс свободы по И.П. Павлову) и рефлексыв превентивной «вооруженности» — имитационный и игровой. Два критерия характеризуют рефлексыв этой группы: они не связаны с адаптацией живых существ к наличной си-

Глава 3. Поведение и его формы

туации, а обращены к будущему, и они самостоятельны, невыводимы из других потребностей и несводимы к другим ранее упомянутым мотивациям. Исследовательское поведение побуждается самостоятельной потребностью в получении информации, то есть новых стимулов с невыясненным прагматическим значением. Для большинства видов животных знакомство с окружающей средой часто приносит большую пользу, облегчая выживание и размножение. Систематически исследуя свой участок, животное получает представление о местонахождении пищевых и других ресурсов, потенциальных брачных партнерах и укрытиях от хищников. Поэтому нередко можно видеть, как животные, которые досыта наелись и напились и не находятся в состоянии готовности к спариванию, тем не менее обследуют свою территорию. Лишение воды или пищи, другие факторы способствуют исследовательской активности, но не являются необходимыми для ее проявления. У многих моллюсков, в частности у прудовиков, локомоция имеет четко выраженную цель — это поисковые движения, направленные на исследование окружающей среды. Прудовик ползает под водой по субстрату, но он может передвигаться под водой и вдоль водной поверхности, при этом касается субстрата подошвой ноги, губами, и иногда щупальцами. Эти движения стимулируются (подкрепляются) оптимальными тактильными стимулами, которые исходят от субстрата, время от времени соприкасающегося с указанными органами. О том, что поисковые движения отличны от иных видов движений, свидетельствует другой опыт. Когда прудовик движется по поверхности воды раковиной вниз, его нога совершает поисковые движения. Если нанести на ногу очень слабые тактильные стимулы, они вызовут локальное сокращение тела, которое приспособливает форму стенки тела к субстрату в натуральных условиях. Если стимулы будут сильнее, то мерцательные движения ресничек эпителия подошвы прекратятся, после чего моллюск будет перемещать ногу в направлении стимула либо возобновит движение. Еще больший стимул вызывает уже сразу выраженную реакцию защиты (Осипов, 1988).

3.2. Классификация форм поведения

Приведенные выше примеры исследовательского поведения соответствуют универсальному правилу, установленному для молодых животных: относительно слабые и незнакомые стимулы вызывают у них исследовательскую реакцию, а более сильные — избегание и страх. Исследовательское поведение отличается от поискового (например, appetitive фаза при пищевом поведении) тем, что в последнем случае животные находятся в состоянии пищевой мотивации.

Удовлетворение самых разнообразных потребностей было бы невозможным, если бы в эволюции не получила развитие специфическая тенденция преодоления какого-либо ограничения свободы. Этот общеизвестный факт четко проявился у некоторых собак в школе И.П. Павлова (собаки грызли фиксирующие резиновые трубки) и был назван рефлексом свободы. При наличии какого-либо препятствия, например на пути к пище, животное без всякого обучения будет осуществлять реакцию преодоления этой преграды, иначе оно может погибнуть от голода.

Самостоятельную группу потребностей, а значит, и поведенческих форм для их удовлетворения образует потребность в приобретении знаний, умений и навыков (опыта), которые необходимы животным в их будущей взрослой, самостоятельной жизни. К таким формам относят подражательное и игровое поведение. Подражательное (имитированное) поведение обеспечивает передачу опыта от одного поколения к другому и лежит в основе сигнальной (негенетической) наследственности. При этом необходимо выделить формы имитации, которые относятся к инстинктивному поведению, когда выполнение видоспецифичных действий одних животных является побуждающим фактором для других (как образец, эталон). Игровое поведение — совокупность двигательных актов, включающих определенные мышечные группы, используемые в дальнейшем взрослым животным в соответствующих жизненных ситуациях — бегстве, борьбе, добыче пищи, размножении и т. д. Предполагается, что игровая деятельность является наследственно детерминированным комплексом упражнений, тестирующих и стимулирующих развитие мышечно-опорно-

Глава 3. Поведение и его формы

двигательной и нервной систем, а также систем дыхания и кровообращения. Наряду с ходьбой, бегом, прыжками игра включает вращательные движения, акробатику, борьбу, а у высших обезьян игровая деятельность приобретает сложные формы манипулирования с предметами — игрушками. В процессе реализации игровой деятельности (особенно подвижные и спортивные игры) решаются нештатные задачи, что приводит к обогащению знаниями об окружающей среде и усвоению норм группового поведения.

3.3. Формы индивидуального обучения

Врожденные формы поведения, отображающие накопленный в генофонде видовой опыт предшествующих поколений, оказываются недостаточными, чтобы обеспечить активное существование особи в вероятностно изменчивой среде. Чем меньше выражен диапазон колебаний факторов среды, тем больше в поведении организма может использоваться генетически детерминированный опыт, и наоборот — тогда возрастает необходимость в приобретении собственного, индивидуального опыта. Он приобретается различными путями, что обеспечивается способностью организма к обучению. Обучение же тесно связано со свойством фиксации на какой-то срок результатов обучения, то есть с памятью. Поэтому нейробиология обучения и памяти — единая проблема для науки. Обучение — это процесс, состоящий в появлении адаптивных изменений индивидуального поведения в результате приобретения опыта.

3.4. Классификация форм обучения

Обучение — предмет изучения физиологов, зоопсихологов, этологов. Отсюда пестрота взглядов, трудносопоставимые методические подходы и даже противоречия. Все основные формы обучения можно разделить на три категории (табл. 2).

3.4. Классификация форм обучения

Таблица 2

Классификация форм обучения (по: Батуев, 2002)

Категория	Основные формы
Неассоциативное, облигатное, стимул-зависимое обучение	Суммационная реакция Привыкание Запечатление (импринтинг) Подражание
Ассоциативное, факультативное, эффект-зависимое обучение	Классический условный рефлекс Инструментальный условный рефлекс (включая обучение по типу проб и ошибок)
Когнитивное обучение	Психонервная деятельность Рассудочная деятельность Вероятностное прогнозирование

Неассоциативное, облигатное (стимулозависимое) обучение в значительной степени обусловлено набором средовых факторов и генетически детерминированными резервами пластичности данного поведения.

Суммационная реакция. Суммация возбуждений в ЦНС известна давно и изучается на клеточном и системном уровнях. В основе этого явления лежит сенсibilизация (повышение чувствительности НС к раздражителям) и фасилитация (облегчение запуска этой реакции). На простейших и низших беспозвоночных наблюдали изменения: освоение определенного пути передвижения, различение съедобных продуктов от несъедобных, осуществление защитных двигательных реакций в ответ на прежний индифферентивный раздражитель. Основные признаки этих реакций следующие: они не сохраняются долго и исчезают; вызывающие их раздражители не имеют сигнального значения; после исчезновения самостоятельно не восстанавливаются; исчезновение их есть процесс

Глава 3. Поведение и его формы

разрушения. Суммационная реакция у высших животных участвует в процессах обучения и памяти.

Сенситизация (С). Она представляет собой такое усиление реакции животного на раздражитель, которое возникает в результате предъявления другого (обычно сильного или повреждающего) раздражителя и которое не зависит от предшествующего сочетания раздражителей. Позднее эта форма С была названа гетеросинаптической, или гетеромодальной. Она существует в двух модификациях: когда сенситизирующий стимул одной модальности применяется на фоне привыкания изучаемого рефлекса к стимулу другой модальности или когда сенситизирующий стимул предшествует во времени изучаемому рефлексу. Вторая форма С — гомосинаптическая, или мономодальная, возникает, когда повторное предъявление стимула той же модальности к сенсорному входу изучаемого рефлекса приводит к возрастанию рефлекторных ответов у аплии и у прудовика (Osipov, 1994). Сформулированы критерии С в условиях гомосинаптической стимуляции пищевого поведения, его консуматорной фазы. Это уменьшение латентного периода первого и последующего пищевых циклов; увеличение интенсивности (амплитуды) кусаний у аплии; увеличение частоты возникновения пищевых циклов в отдельном опыте и последующих опытах; волнообразный характер возрастания частоты пищевых циклов в отдельном опыте и серии их (у прудовиков). При гомосинаптической стимуляции С представляет особый интерес, потому что она вызывается «естественным» раздражителем, действие которого приводит к увеличению именно тех ответов, которые характерны для данного БР. Некоторые исследователи находят общие признаки С с реакцией пробуждения (arousal), изучаемой у высших позвоночных (Кэндел, 1980), а другие исследователи (Осипов, Пономарева, 2001) установили, что критерии С у прудовиков аналогичны критериям доминанты А.А. Ухтомского. Эти факты дают основание видеть фундаментальность физиологических механизмов в работе НС животных разного филогенетического уровня. Клеточные и молекулярные механизмы кратковременной и долговременной С, а также кратковременной и долговременной памя-

3.4. Классификация форм обучения

ти в этой форме неассоциативного обучения подробно исследовались в ряде работ. На клеточном уровне С проявляется в увеличении возбудимости соответствующих нейронов с изменением их функционального состояния (в частности, происходит увеличение амплитуды и длительности ВПСП).

Привыкание представляет собой такую форму обучения, которая проявляется в относительно устойчивом ослаблении реакции вследствие многократного предъявления раздражителя. Это подавление реакций, незначимых в жизни животного, не является утомлением, зависит от специфичности стимула, силы раздражения и состояния организма. Различают кратковременные и долговременные процессы привыкания. На моллюсках изучены клеточные и биохимические механизмы привыкания, выявлены следующие его критерии: многократная стимуляция приводит к снижению реакций; чем чаще применяется стимул, тем быстрее происходит это снижение и тем сильнее оно выражено; чем слабее стимул, тем значительно уменьшается реакция, при сильных же стимулах привыкание может быть незначительным; восстановление может еще больше задерживаться продолжением стимуляции (запредельный эффект); привыкание ответа на данный стимул может распространяться на другие стимулы; после прекращения стимуляции ответ спонтанно восстанавливается; привыкание происходит быстрее после предшествующих повторных периодов привыкания и спонтанного восстановления реакции; сильный стимул, воздействующий на тот же или на другой проводящий путь, восстанавливает реакцию (снятие привыкания, или дегабитуация); при повторении дегабитуации эффективность ее снижается (Кэндел, 1980).

У высших животных обстоятельно изучалось привыкание ориентировочного рефлекса. Основными факторами в возникновении ориентировочного поведения являются новизна, неожиданность и значимость раздражителя для организма. В составе этого рефлекса выделяют два процесса: начальная реакция тревоги, удивления сопровождается повышением тонуса мышц и фиксированием позы (затаивание), генерализованным

Глава 3. Поведение и его формы

изменением электрической активности мозга (неспецифическая настройка); исследовательской реакцией внимания, поворотом головы, глаз, ориентацией рецепторов по направлению к раздражителю. Биологическое значение ориентировочной реакции состоит в повышении возбудимости СС для наилучшего восприятия действующих на организм раздражений с целью установления их биологического значения (Соколов, 1981).

Импринтинг (запечатление). Свойством импринтирования обладают многие животные, птицы (рис. 27), а также дети. На ранних этапах постнатального развития среди форм индивидуальных адаптаций особое место занимают процессы, связанные с установлением жизненно важных контактов в гнезде, в окружении родителей, в стае и стаде, группе. Важное место среди них занимает импринтинг как комплекс поведенческих адаптаций, который обеспечивает первичную связь новорожденного или ребенка с родителями, замыкая преобразование эмбрионального периода и позволяя реализовать уже сформировавшиеся механизмы восприятия и реагирования.

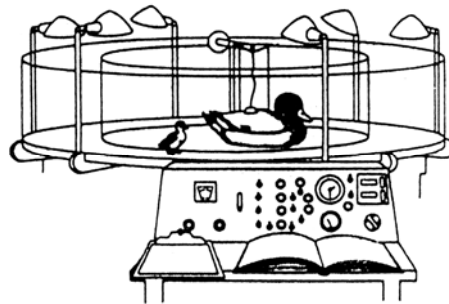


Рис. 27. Прибор, используемый для изучения импринтинга (реакция следования) у птиц (по: Слоним, 1976). Движение модели утки регулируется с пульта управления. Утенок следует за моделью

К. Лоренц считал, что молодые птицы узнают взрослых особей своего вида с помощью импринтирования, которое выполняется на основе врожденной способности птенца запечатлевать движения взрослых сородичей (воспроизводить пение, двигаться

3.4. Классификация форм обучения

за взрослой птицей или другим движущимся объектом). Импринтинг характеризуется тремя критериями: он приурочен к ограниченному периоду жизни (критическому, или чувствительному, периоду); он необратим, то есть не уничтожается жизненным опытом, сохраняется на всю жизнь; обучение путем импринтирования не требует подкрепления. До сих пор изучается вопрос о критическом периоде импринтирования, его продолжительности и определяющих факторах. Исследованию их уделяется большое внимание, так как поведение, развитое при импринтировании, будет направлено не к конкретной особи, которую воспринимали новорожденные, а к своему виду животных. При импринтировании запечатляются не индивидуальные, а видоспецифические параметры жизненно важного объекта.

Подражание. На примере импринтинга видно, что у выводковых птиц реакция следования за движущимися телами основана на подражании. В результате подражания животное выполняет видотипичные действия путем непосредственного наблюдения за действием других животных своего вида. Они будут являться эталонами (образцами), и в случае молодых особей будут усваиваться, минуя сферу сознания, — обучение путем подражания является весьма эффективным. При имитационном научении животные на основе общения формируют поведение, которое вполне укладывается в рамки видового стереотипа. Л.А. Орбели считал имитационное поведение главным охранителем вида: при повреждении животного и угрозе стаду вырабатываются защитные акты (уход всех членов стада или стаи от хищника), и они помогут в будущем избежать опасности. Высказывается мнение, что генетическая программа с помощью видоспецифического обучения создает основы для сохранения целостности популяции.

Ассоциативное (факультативное) обучение характеризуется тем, что расширенный спектр внешних факторов может приобретать сигнальное значение от их ассоциации с целостной биологической реакцией организма. Организм активно формирует собственную среду путем предпочтения факторов внешней среды и превращения их в биологически значимые для себя. Эти

Глава 3. Поведение и его формы

факторы среды значимы для выполнения тех или иных актов поведения, а само обучение носит эффективно-зависимый характер, определяемый результативностью контакта организма с внешней средой. Ассоциативное обучение характеризуется совпадением во времени (ассоциацией) какого-либо индифферентного раздражителя (внешнего или внутреннего) с деятельностью самого организма. Считается, что ассоциация невозможна, если она не опирается на врожденную основу (Резникова, 2005). И.П. Павлов разработал учение об УР, когда в качестве подкрепления использовались разные формы поведения (пищевое, оборонительное и др.), в этом случае был выработан наиболее эффективный алгоритм образования условного рефлекса: посторонний (индифферентный по отношению к подкреплению) раздражитель сопровождался, например, поеданием пищи — раздражением ротовой полости пищей (подкрепление), оценка выработки УР происходила по величине слюноотделения, которое вызывал индифферентный раздражитель, применяемый изолированно, без подкрепления. Если этот раздражитель вызывал выделение слюны, считалось, что УР образовался, индифферентный раздражитель стал условным сигналом пищи. Конечно же, полного тождества БР по условному сигналу не возникает (по крайней мере, в количественном отношении) — воспроизводится биологическая сущность рефлекса. Биологический смысл такой ассоциации — УР — в его сигнальности, в приобретении предупреждающего фактора, сигнализирующего наступление предстоящих событий, к которым организм должен быть подготовлен. С помощью классических УР (первого типа, по И.П. Павлову) организм адаптируется к окружающей среде.

Инструментальные УР (УР второго типа, оперантные УР). Некоторые исследователи УР, строящихся на основе активной целенаправленной деятельности животного, рассматривают эти рефлексы как самостоятельную форму ассоциативного обучения. Последовательность событий в данном случае зависит не только от внешней сигнализации, но и от поведения самого животного. Например, крыса в процессе ориентировочно-исследовательского поискового поведения в камере случайно нажмет

3.4. Классификация форм обучения

лапой на педаль, за что вознаграждается пищей. По мере таких совпадений вырабатывается прочная связь: нажатие на педаль — пища. Возможна и такая комбинация: индифферентный сигнал — нажатие на педаль — пища; в данном случае активное взаимодействие со средой достигается включением среднего звена — нажатие на педаль, — ибо от своевременного и качественного выполнения этого действия зависит успешность достижения пищевого подкрепления. Сущность же инструментальной деятельности заключается в изменении взаимоотношений организма со средой, что происходит либо при изменении его положения в пространстве (локомоторная деятельность), либо при воздействии организма на окружающие предметы (манипуляторная деятельность). Пример такого оперантного (инструментального) обучения — выработка у животных навыков ориентации в лабиринте; другим примером является оперантное обучение в «проблемном ящике», когда животные начинают использовать разнообразные реакции, имеющиеся в их природном репертуаре, а не навязанные экспериментаторами. Это же обучение подтверждает весь опыт дрессировки животных.

Когнитивное, или образное (психонервное), обучение связывают с высокоразвитой НС, способной формировать целостный образ окружающей среды, ее функциональную структуру с законами связей между отдельными компонентами среды. Эта форма обучения, усваивающая законы связей между явлениями и предметами окружающей среды, базируется на первых двух категориях обучения. Исследования поведения животных по методу их свободного перемещения в манеже показали, что полученные ученым факты невозможно объяснить с позиций условнорефлекторного обучения. У высших позвоночных животных при первом же восприятии местоположения пищи создается образ или конкретное представление пищи и ее местоположения в данной среде. Этот образ сохраняется, и каждый раз, когда он репродуцируется при восприятии данной среды или какого-либо ее компонента, животное производит такое же ориентировочное движение головой, как и при непосредственном восприятии, то есть идет к месту пищи, обнюхивает его и, если находит пищу,

Глава 3. Поведение и его формы

съедает ее. Такое психонервное поведение, направляемое образами, стали называть произвольным — в отличие от условнорефлекторного поведения, считающегося непроизвольным. Описаны характерные особенности психонервной деятельности. Психонервное поведение (образное) интегрирует элементы внешней среды в одно целое переживание, производящее целостный образ, который через ориентировочную реакцию направляет поведение животного. Психонервный комплекс образа легко воспроизводится под влиянием только одного компонента внешней среды или раздражителей, напоминающих эту среду. Это воспроизведение может происходить после первого восприятия важной ситуации и удерживаться всю жизнь без повторного воспроизведения. При этой форме обучения устанавливаются временные нервные связи между нервным субстратом образа и двигательными центрами мозга, а приобретенные реакции, направляемые образами, легко автоматизируются при их повторении. При репродукции образа поведение зависит от условий его формирования, давности возникновения, его жизненного значения, пространственных признаков ситуации. Психонервная активность высших позвоночных животных преобладает над другими формами обучения и определяется фактором поведения; сознательная деятельность человека подчиняет себе двигательную активность психонервного процесса.

Полагают, что нервный субстрат образного поведения лежит в неокортексе. Система нейронов, продуцирующая образы жизненно важных объектов, может непосредственно производить только ориентировочную реакцию. Все остальное поведение опирается на разные двигательные акты врожденного и условнорефлекторного характера в соответствии с образом и окружающей ситуацией. Значит, образ, который возникает в результате субъективного отражения внешнего мира, — это вектор предстоящего поведения; сам этот образ через ориентировочную реакцию регулирует направление поведения животного. Образ же фиксируется в памяти и извлекается оттуда для удовлетворения доминирующей потребности.

3.4. Классификация форм обучения

Элементарная рассудочная деятельность. Л.В. Крушинский (1986) и его сотрудники (Зорина, Полетаева, 2000, 2001) исследовали поведение и элементарную рассудочную деятельность животных самых разнообразных классов (птицы, рыбы, млекопитающие) с помощью разработанной им методики экстраполяционных рефлексов, (рис. 28). Сущность последних сводится к тому, что животные способны улавливать простейшие эмпирические законы, связывающие предметы и явления окружающей среды, и возможность оперировать (экстраполировать) этими законами при построении программ поведения в новых ситуациях.

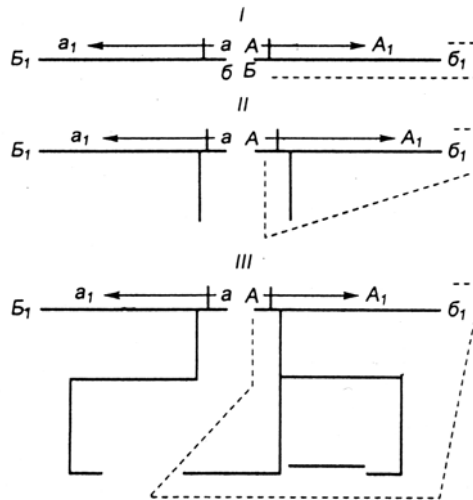


Рис. 28. Схемы опытов по экстраполяции с ширмой разной степени усложнения (по: Крушинский, 1986):
 I — простая ширма; II — ширма с приставкой; III — ширма со сложной приставкой; a — исходное положение пустой кормушки; A — кормушки с кормом; a_1 и A_1 — положение кормушек после их одновременного раздвижения; B_1 и $б_1$ — ширма; $бб$ — щель в ширме; пунктир — траектория движения животного. В каждом случае животное выполняет побегку для наиболее быстрого нахождения кормушки с кормом

Глава 3. Поведение и его формы

Важнейшая функция рассудочной деятельности состоит в отборе той информации о структурной организации среды, которая необходима для построения программы наиболее адекватного поведения в данных условиях. Л.В. Крушинский показал, что способность к экстраполяции направления движения раздражителя может рассматриваться как одно из элементарных проявлений рассудочной деятельности животных. Это было показано с помощью оригинальных, разработанных автором методик (туннельный метод, метод лабиринтов и др.). Основной экспериментальный подход виден из следующего опыта: в исходный период животное рецептирует пищу в кормушке через прорезы в ширме. Пища в кормушке находится в одной половине кормушки, другая половина — контрольная. В какой-то момент времени половинки кормушки расходятся идентичным образом в противоположные стороны за непрозрачной ширмой. Животные должны экстраполировать, в какую сторону за ширмой уйдет кормушка с кормом, и устремиться к ней. При этом животное путем сравнения определяет изменение положения кормушки с кормом относительно других неподвижных точек пространства, то есть направление движения кормушки после ее исчезновения за ширмой. Используя свою «систему отсчета», животное экстраполирует направление смещения кормушки с кормом, использует предварительно воспринятую тактику изменений в среде для построения логики своего будущего поведения. Различные тесты, построенные на принципе экстраполяции и предъявлявшиеся животным разного филогенетического уровня, позволили выявить их способность улавливать простые законы пространства в конкретный момент, а также после предварительного обучения их экстраполяционным рефлексам. Л.В. Крушинский пришел к выводу, что степень многообразия поведения и пластичности отношений в сообществе животных находится в зависимости от дифференциации конечного мозга, величины его ассоциативных зон и массы мозга. Сами же поведенческие адаптации строятся на трех основных механизмах: инстинктивном, обучаемости и рассудочной деятельности (разуме).

3.4. Классификация форм обучения

Вероятностное прогнозирование. Под вероятностным прогнозированием понимается предвосхищение будущего, основанного на вероятностной структуре прошлого опыта и вероятностной информации о наличной ситуации, которые служат базой для создания гипотез о предстоящем будущем, причем каждой из них придается определенная вероятность. На основе вероятностного прогноза осуществляется подготовка к действиям, приводящим к наибольшей вероятности достижения цели. В естественных условиях на организм действует множество случайных раздражителей, которые нужно обработать, чтобы выявить повторяемость (регулярность) событий, на основе которой и формируется приспособительное поведение. Степень информированности субъекта зависит от текущей субъективной вероятности достижения результата с учетом наличных средств и оценки проблемной ситуации (Симонов, 1987). Высшие позвоночные и человек в своей деятельности непрерывно пользуются вероятностным прогнозированием. Люди, переходящие улицу, прогнозируют ситуацию на проезжей части и интервал времени для безопасного пересечения дороги. Водитель транспорта в это время прогнозирует поведение пешехода, смену сигналов светофора и собственные действия по управлению транспортом. Животные прогнозируют вероятность нахождения пищи, поведение хищника, собственные возможности передвижения, чтобы не стать жертвой. Известны формы вероятностного прогнозирования деятельности человека: прогнозирование разных форм событий, независимых от субъекта; прогнозирование своих ответных действий; прогнозирование целенаправленных действий не только в соответствии с их частотой в прошлом, но с их актуальной значимостью и предполагаемым результатом; в общении с другими организмами поведение предполагает использование гипотез о наиболее вероятных действиях партнеров; прогнозирование действий и целей с учетом собственных ресурсов (времени, энергии, материалов). Способность к вероятностному прогнозированию — результат биологической эволюции в вероятностно организованной среде. Прогнозы организма призваны оптимизировать результаты его действия.

Глава 4. ФАКТОРЫ ОРГАНИЗАЦИИ ПОВЕДЕНИЯ

4.1. Генетическая детерминация свойств поведения

Генетика поведения изучает основы индивидуальных наследуемых форм поведения. Два базовых понятия — генотип и фенотип — нужны для правильного понимания человеком самого себя и своего поведения. Вся совокупность генетического материала организма, то есть комплекс всех наследственных задатков, контролирующих развитие, строение и жизнедеятельность организма, именуется *генотипом*. Способность к обучению, как и любой другой признак, детерминирована генотипом и обусловлена действием множества генов. Реализация генотипа особи происходит при непрерывном ее взаимодействии с внешней средой. Результат (продукт) этого взаимодействия, интеграции генотипических и средовых воздействий состоит из набора морфологических, физиологических и поведенческих признаков (свойств) организма и называется *фенотипом*. Между фенотипом и генотипом нет однозначного соответствия. Генотип определяет возможные пути развития организма и способы его взаимодействия с внешней средой. Последняя же влияет на фенотипическую изменчивость организма, а диапазон этой изменчивости зависит от нормы реакции, задаваемой генотипом. Любой фенотипический признак — это сплав из врожденных и приобретенных компонентов. Задача генетики поведения состоит в стремлении выделить генотипическую сущность в фенотипическом проявлении поведенческих актов и попытаться направленно влиять на эту сущность, а также на базовые свойства НС, и наоборот: определить силу средового воздейст-

4.1. Генетическая детерминация свойств поведения

вия на генотип организма и оценить устойчивый характер возникшей поведенческой изменчивости.

В настоящее время генетика поведения разработала ряд специфических методов исследования, получила выдающиеся результаты и сформулировала некоторые принципиальные теоретические положения. Фактически все современные исследования показывают, что изменения в генотипе глубоко влияют на внешне наблюдаемое поведение животных и человека.

Например, метод лабораторной селекции генетически чистых линий животных (инбредные линии) позволил получать животных с одинаковым генотипом. Если животные разных инбредных линий в одинаковых условиях проявляют существенные различия в поведении, то говорят о генетической обусловленности этих различий. Путем искусственного отбора были выведены линии крыс и мышей с высокой и низкой эмоциональной активностью, с высокой чувствительностью к действию сильного звука. Оказалось, что реактивные животные из-за высокой эмоциональности медленнее обучаются избеганию удара электрического тока, чем животные с низкой эмоциональной активностью. У крыс с высокой чувствительностью к звуку при его действии проявлялись эпилептиформные судороги, у них выявлен дефицит в обучении ориентировке в лабиринте.

Следующим шагом с позиции генетики является выбор для анализа единиц поведения. Из них наиболее подходящими (вследствие выраженности и устойчивости) оказались КФД. Было изучено гнездостроительное поведение у разных видов попугаев-неразлучников. Особи одного вида отрывали клочки материала для гнезда и переносили их в клюве, другого — засовывали под боковые перья и переносили их таким образом. Гибриды от этих видов обнаружили смешанный тип поведения: птицы сначала засовывали материал для гнезда под перья, а затем вынимали и брали в клюв, доставляя к гнезду. Здесь в их генотипе были оба варианта родительского поведения, однако извращена целесообразная последовательность его реализации. Вероятно, естественный отбор благоприятствует группировке тех генов, которые способствуют проявлению полезного признака.

Психические заболевания и их генетическое обоснование. Сейчас известно более 80 заболеваний, связанных с генетическими дефектами, в том числе нервно-психические заболевания. Это указывает на то, что кроме влияния на соматические функции генотип влияет и на психическую сферу организма. Определенные виды расстройств ВНД связывают с тремя типами генетических аномалий: аномалии, связанные с рецессивными генами, — фенилкетонурия, которая проявляется в задержке умственного развития, а иногда сопровождается эпилептическими припадками и психозами; аномалии, связанные с доминантными генами, — хорея Геттингтона, которая проявляется в непроизвольных движениях, неправильной подергивающейся походке, гримасах, невнятной речи, ухудшении памяти, депрессии, слабоумии; аномалии, связанные с хромосомными aberrациями, — болезнь Дауна, выражающаяся в задержке умственного и психического развития. Выдвинута гипотеза о генетической природе психических болезней — доминантные мутации должны приводить к поражению или дисфункции строго ограниченных структур мозга

Нервные процессы и их генетическое обоснование. Первым, кто обратил внимание на необходимость изучения генетической природы свойств основных нервных процессов (возбуждение, торможение и их параметры), был И.П. Павлов — при разработке физиологической базы типов НС животных. Исследования второй половины XX в. подтверждают эти предположения. Генетики обратили внимание на наследование фундаментального свойства НС — свойства возбудимости. Исследования позволили выяснить эффект отдельного гена, определяющего формирование порога нервно-мышечной возбудимости, а также установить его идентичность с определенным локусом хромосомы. Эти же гены участвуют в наследственной детерминации пороговых характеристик нервной системы в целом. У видов, пород и рас животных, имеющих высокую нервно-мышечную возбудимость, наблюдали, соответственно, и более высокие показатели возбуждения. Основой такой общности генетических механизмов могут быть функциональные или структурные осо-

4.1. Генетическая детерминация свойств поведения

бенности клеточных мембран и связанных с ним ферментов. Микроэлектродные исследования нейронной активности показали, что фоновая ИА ряда нейронов имеет генетическое происхождение (Кэндел, 1980).

Имеются данные и о генетических особенностях обучения. Выведены линии крыс, различающиеся по характеру мотивации и способности к обучению. Способные крысы сильнее мотивируются голодом и при обучаемости в сложном лабиринте ориентируются по пространственным ориентирам, тогда как неспособные мотивируются в защитно-оборонительных ситуациях и при обучении используют зрительные ориентиры в том же лабиринте. Далее было установлено, что порог возбудимости и скорость образования оборонительных условных рефлексов проявляют сходный характер наследования, что дало основание предполагать множественный эффект какой-то общей группы генов. К этому множественному эффекту следует отнести ориентировочно-исследовательскую активность, общую двигательную активность и уровень эмоционального статуса. Ген, контролирующий вышеназванные признаки, идентичен гену, определяющему содержание биологически активных соединений в плазме крови, серотонина и норадреналина — в гипоталамусе. Возможно, что все вышеуказанные изменения показателей контролирует один и тот же ген.

4.2. Биологические мотивации как внутренние детерминанты поведения

И.М. Сеченов и И.П. Павлов отмечали значение потребностей как необходимого фактора целенаправленного поведения. Жизненные потребности порождают хотения, которые вызывают действия; хотение становится мотивом или целью, а движение — действием или средством достижения цели. Без хотения как мотива или импульса движение было бы вообще бессмысленно (Сеченов, 1952). И.П. Павлов указывал на значение в возникновении «рефлекса цели» основных влечений

Глава 4. Факторы организации поведения

— голода, жажды, полового чувства. Некоторые исследователи не учитывают роль потребностей как источников хотений, желаний и побуждений и полагают, что последние есть источник, движущая сила или мотив действия, ибо сам термин «мотивация» означает «то, что вызывает движение». Этологи назвали целенаправленное поведение апетитивным, сюда включались все случаи поискового поведения: поиск пищи, полового партнера, материала для постройки гнезда и т.д. Они же уделили большое внимание исследованию инстинктов, ибо инстинкт — это побуждение к действию. Поэтому следует вначале рассматривать биологические, в частности физиологические, потребности как источник любого поведения.

Известно, что нормальный уровень обмена веществ и энергии поддерживается только при определенном содержании в организме ряда продуктов жизнедеятельности, при их постоянном накоплении и потреблении. Увеличение или снижение содержания этих продуктов в организме существенно меняет его жизнеспособность. Механизмы саморегуляции обеспечивают организму поддержание постоянства внутренней среды (гомеостаз), в том числе концентрации этих веществ во внутренней среде. Константы внутренней среды — это питательные вещества в крови, газовый состав, осмотическое давление, температура тела и др. Эти константы могут колебаться (гомеокинез) и восстанавливаться до требуемого уровня, до наступления существенных сдвигов в обмене веществ посредством саморегулирующегося механизма с внутренним контуром обратной связи. Более высокие уровни включаются в регуляцию, когда отклонение констант от нормы становится слишком значительным, возникает потребность в соответствующем целенаправленном поведении, чтобы вернуть отклонившуюся константу к уровню гомеостаза. Любой живой организм как открытая система потребляет извне питательные вещества, воду, минеральные вещества и др. Это получило название первичных физиологических потребностей. Однако термин «потребность» трактуется и более широко. П.В. Симонов, считает, что потребность — специфическая (сущностная) сила живых организмов, обеспечивающая их связь с внешней

4.2. Биологические мотивации

средой для самосохранения и саморазвития, являющаяся источником активности живых систем. Другие ученые, исследуя потребности, исходят из общебиологического принципа выживания как конечной цели любого поведения животных. Истинная метаболическая потребность возникает в тканях, но сигнализация о ней возникает прежде всего в специальных высокочувствительных рецепторах (нервным и гуморальным путем), а соответствующая нервная сигнализация поступает в специальные подкорковые отделы мозга, и прежде всего в ядра гипоталамуса.

Возбуждение этих и связанных с ними других центров формирует состояние мотивации. Мотивация — это возникающие под влиянием первичных изменений во внутренней среде эмоционально окрашенные состояния организма, характеризующиеся избирательными активирующими влияниями специальных подкорковых аппаратов на КБП и другие отделы мозга и направляющие его поведение на удовлетворение исходных потребностей (Судаков, 1971). Это определение мотивации адресуется к первичным физиологическим потребностям. Другое определение объясняет целенаправленный характер поведения: мотивация есть физиологический механизм активирования хранящихся в памяти следов (энграмм) тех внешних объектов, которые способны удовлетворить имеющуюся у организма потребность, и тех действий, которые способны привести к ее удовлетворению. Наиболее распространенная классификация видов мотиваций выделяет из них низшие, или первичные, мотивации, называя их инстинктивными, или висцеральными (по И.П. Павлову — основные влечения: голод, жажда, страх, половое чувство). К ним же относятся и такие вегетативные состояния, которые побуждают к актам мочеиспускания, дефекации и т.п. Другую группу мотиваций составляют высшие, или вторичные, которые приобретаются в течение индивидуальной жизни, опираются на индивидуальный опыт, хотя строятся также на основе генетически заданных потребностей. Сюда могут быть отнесены все виды мотиваций, которые возникают по механизмам УР.

Существует несколько теорий мотиваций. Одни ученые считали, что мотивации основаны на представлении о сигнала-

Глава 4. Факторы организации поведения

лизации от периферических (внутренних) органов тела, а другие полагали, что мотивации определяются стремлением организма избежать неприятных эмоциональных ощущений, сопровождающих различные побуждения (утоление жажды для избавления от мышечных сокращений пустого желудка и др.). Позже появилась другая группа теорий, которая основана на гуморальных факторах мотиваций (голод возникает как реакция на понижение концентрации глюкозы в артериальной и венозной крови, жажда — на изменение в осмотическом давлении крови, половое влечение — на увеличение уровня половых гормонов в крови). По-видимому, как возникновение мотиваций, так и их удовлетворение имеет множественный генез, в основе которого лежит нейрогуморальный механизм периферического и центрального уровней. В самих мозговых структурах обнаружены нейроны, специализированные на восприятии колебаний в концентрациях определенных химических веществ, а также физических параметров питающих их жидкостей. Такая функция присуща нейронам гипоталамуса — появилась гипоталамическая теория мотиваций. Исключительная роль гипоталамуса не вызывает сомнений — он как детектор физиологических дисбалансов (температуры, питательных веществ, воды, гормонов, минеральных веществ) играет доминирующую роль в отношении путей использования ресурсов организма. Несмотря на указанную значимость гипоталамуса, в возникновении мотиваций имеют большое значение лимбическая система и КБП, как это показано на примере пищевой мотивации и поведения. Лимбический уровень (включая гипоталамические и ретикулярные структуры) обеспечивает так называемые автоматизмы пищевого поведения, лишенные выраженной целенаправленности. Направленный же поиск пищи, ее оценка и выбор, формирование избирательного аппетита требуют участия КБП. Следовательно, только объединенное участие гипоталамуса, лимбических образований и КБП формируют целостное пищевое поведение животных.

Исследование потребностей и мотиваций позволили более четко исследовать механизмы доминанты (Д) мотивационного возбуждения. В каждый данный момент времени доминирует та

4.2. Биологические мотивации

мотивация, в основе которой лежит наиболее важная биологическая потребность. Сила потребности (величины отклонения физиологических констант или концентрации соответствующих гормональных агентов) получает свое отображение в величине мотивационного возбуждения структур лимбической системы и определяет ее доминантный характер. Консервативный характер доминанты заключается в ее инертности, устойчивости, длительности, в ее свойствах. В этом ее большой биологический смысл для организма, который стремится к удовлетворению биологической потребности в постоянно меняющейся внешней среде. В физиологическом смысле такое состояние доминанты, ее свойств характеризуется определенным уровнем возбудимости ЦНС, обеспечивающим высокую отзывчивость и «впечатлительность» ЦНС к разнообразным воздействиям. В итоге мотивационное возбуждение, вызванное преобладающей потребностью организма, создает в гипоталамусе первичный очаг повышенной возбудимости, обладающий свойствами доминантного очага. Благодаря ему быстро образуются условно-рефлекторные связи с факторами окружающей среды (вторичные очаги), которые по своей функциональной значимости сравнимы со свойствами самого мотивационного состояния.

4.3. Эмоции и поведение

Эмоции — это субъективные реакции животных и человека на внешние и внутренние раздражения, проявляющиеся в разных формах (удовольствие, страх, боль и др.) (Батуев, 2005). П.В. Симонов рассматривал эмоции как отображение мозгом человека и животных какой-либо актуальной потребности (ее качества, величины) и вероятности (возможности) ее удовлетворения, которую субъект произвольно оценивает на основе генетического и ранее приобретенного индивидуального опыта. С физиологической точки зрения эмоция есть активное состояние специализированных мозговых структур, побуждающее изменить поведение в направлении минимизации или максими-

Глава 4. Факторы организации поведения

зации этого состояния. Для такого определения имеются современные знания о мотивации и ее связи с эмоциями. До сих пор нет четкого мнения о том, различаются эти два субъективных состояния организма или просто отображают разные оттенки одного и того же процесса. Специалисты в области ВНД и фармакологии связывают эмоции с потребностями и мотивациями, с разной степенью их удовлетворения или неудовлетворения. И.П. Павлов не проводил резкого разграничения между эмоциями и мотивациями и часто употреблял эти термины как синонимы, а сами явления определял как проявление функционального состояния мозга в связи с действием раздражителей внешней или внутренней среды. П.К. Анохин считает, что отрицательные состояния организма (жажда, голод, страх) сопровождаются мотивационными возбуждениями, которые мобилизуют организм к быстрому и оптимальному удовлетворению потребности. Удовлетворенная потребность сопровождается положительной эмоцией, которая и выступает конечным подкрепляющим фактором. П.В. Симонов полагает, что эмоции представляют собой самостоятельный мозговой механизм, направленный на мобилизацию всех факторов, способных удовлетворить имеющуюся у организма потребность.

Существует ряд теорий относительно происхождения и значения эмоций в жизни организмов. В первую очередь следует отметить работы Ч. Дарвина, который высказал концепцию рассудочной деятельности и эмоций, суть которой заключается в исследовании этих процессов с позиций биологии. В частности, сравнительное исследование эмоциональных движений у шимпанзе и человека показало большое сходство их мимических движений. Они рассматривались как целесообразные действия, имеющие биологический смысл в качестве сигналов для особей своего и других видов. Эти выразительные движения (радость, гнев, страх и другие) и особенно мимические реакции относились к врожденным проявлениям эмоций. В конце XIX в. известной популярностью пользовалась вегетативная теория эмоций Джеймса — Ланге. Эмоции в этом случае были вторичным, производным явлением, основанным на происходящих в

4.3. Эмоции и поведение

мозг сигналах об изменениях в мышцах, сосудах, внутренних органах при выполнении поведенческого акта. Каждый вид эмоционального переживания детерминирован определенным набором вегетативных реакций. Позднее исследования физиологов показали, что, наоборот, висцеральные проявления эмоций являются вторичными по отношению к мозговой оценке состояний. П.К. Анохин считает, что эмоции возникли в эволюции как субъективные ощущения, позволяющие животным и человеку быстро оценивать различные внутренние потребности, действие на организм внешних факторов, результаты поведенческой деятельности и, наконец, удовлетворение внутренних потребностей. Как правило, любая потребность сопровождается эмоциональным переживанием отрицательного характера. Она стимулирует животное и человека к активной деятельности, направленной на удовлетворение данной потребности, и в случае ее успешного удовлетворения возникают эмоции положительного характера. Положительная эмоция закрепляется в памяти и начинает играть важную роль в механизмах формирования целенаправленной деятельности — неоднократное удовлетворение потребности, окрашенное положительной эмоцией — как подкрепление — способствует обучению. И наоборот: неудачное выполнение действия тормозит неэффективную деятельность и побуждает к поиску новых способов достижения цели. В связи с успехами физиологических исследований мозга, особенно во второй половине XX в., с помощью электрофизиологических методов был предложен ряд «центральных» теорий эмоций, которые постулировали сначала первичный аппарат для проявления эмоций в таламусе, затем — в круге Пейпеца, позже — в лимбической системе. Лимбическая система, включающая ряд корковых, подкорковых и стволовых структур, обладающих общими морфологическими и функциональными свойствами, получает информацию от внутренних органов и формирует эмоциональное возбуждение и экспрессию. Почти одновременно появилась активационная теория, которая приписывала основную эмоциональную функцию активирующей роли РФ мозга. П.В. Симонов, объединяя потребностно-моти-

Глава 4. Факторы организации поведения

важнейшие и информационные факторы происхождения эмоций, создал информационную теорию эмоций. По П.В. Симонову, эмоция — это отображение мозгом человека и животных активной потребности (ее качества и величины) и вероятности (возможности) ее удовлетворения, которую субъект произвольно оценивает на основе генетического и ранее приобретенного индивидуального опыта. По мнению П.В. Симонова, возникновение эмоций и ее количественное выражение отражается нижеприведенной структурной формулой:

$$\mathcal{E} = \Pi (I_H - I_C),$$

где \mathcal{E} — эмоция, ее сила, качество и знак; Π — сила и качество актуальной потребности; $(I_H - I_C)$ — оценка вероятности удовлетворения потребности на основе врожденного и приобретенного опыта; I_H — информация о средствах, необходимых для удовлетворения потребности; I_C — информация о средствах, которыми располагает субъект.

Перечисленные переменные являются определяющими факторами для возникновения какой-либо эмоции, и если они могут быть выражены количественно, то количественно выражается и сама эмоция. Из формулы эмоций следует, что низкая вероятность удовлетворения потребности (I_H больше, чем I_C) ведет к возникновению отрицательных эмоций и наоборот: возрастание вероятности достижения цели в сравнении с прогнозом (I_C больше, чем I_H) порождает положительные эмоции. С физиологической точки зрения эмоция — это активное состояние системы специализированных мозговых структур, побуждающее изменить поведение в направлении минимизации или максимизации этого состояния. Данная задача решается регулирующей функцией эмоции, которая ярко проявляется при конкуренции мотиваций и выделении доминирующей потребности. Отмечается также подкрепляющая функция эмоций в случае участия их в качестве безусловного подкрепления. С информационной точки зрения эмоции возникают при дефиците информации и направлены на побуждение к действиям с целью ликвидации этого дефицита.

4.4. Восприятие пространства и пространственная ориентация

Пространство — это промежуток между чем-либо, место, где вмещается нечто, что есть проявление объективной реальности, характеризующейся протяженностью и объемом. Особую роль в восприятии пространства И.М. Сеченов отводил двигательному аппарату — еще и потому, что он является периферическим отделом «чувствующего снаряда» (проприорецепторы) и одновременно рабочим органом (мышцы). Он же выдвинул идею о том, что возбуждения из других органов чувств, которые воспринимают внешнюю среду и поступают в головной мозг, взаимодействуют между собой и с двигательными реакциями организма и тем самым создают образ внешнего мира и его пространства. Эта идея нашла подтверждение в работах В.М. Бехтерева, А.А. Ухтомского: экспериментами установлено, что пространственный анализ обеспечивается комплексом динамически увязанных между собой анализаторов, особенно зрительного, вестибулярного, кожного и мышечного, и реализуется при обязательном участии высших ассоциативных систем мозга. Считается, что какая-либо одна СС не может претендовать на исключительную способность реализации пространственно-различительной функции.

Разработаны гипотезы о механизмах пространственной ориентации. И.С. Бериташвили предложил концепцию психонервного поведения, которое регулируется целостным «представлением» о внешней среде или образом той внешней среды, в которой находится и действует (живет) животное. В понятие образа среды входят все объекты внешнего мира, которые имеют связь с биологически мотивированным состоянием животного. При первом знакомстве со средой животное вырабатывает определенное представление (образ) о ее организации и использует этот образ в форме поведенческих тактик взаимодействия со средой с целью проверки, корректировки и дальнейшего усовершенствования образа. В ходе эволюции этот уровень эвристической деятельности мозга прогрессивно развивается в но-

Глава 4. Факторы организации поведения

вых ситуациях и на его базе формируются жесткие условнорефлекторные программы автоматизированного поведения.

А.А. Ухтомский разработал концепцию об интегральном образе. Реальный и живой опыт имеет дело не с простыми ощущениями, а с интегральными образами, которые являются, в свою очередь, продуктами пережитых доминант. Например, реализуя биологическую потребность в пище, животные и человек, найдя ее, сразу же формируют комплексный образ ее местонахождения. Это первая стадия развития доминанты, когда она «привлекает» к себе через различные сенсорные органы разные явления среды. По И.П. Павлову, это стадия генерализации УР, развивающаяся по механизмам доминанты. Генерализация создает обобщенный образ среды, который при высоком уровне мотивации фиксируется в памяти, создавая конкретное представление. Фиксация целостного образа непрерывно меняющейся среды имеет важное значение для организма и дает ему преимущество: в дальнейшем достаточно лишь одного компонента образа, чтобы репродуцировать весь образ и направить поведение в соответствии с ним.

Способность формирования образа окружающей среды и ее пространства успешно исследуется с помощью когнитивных карт, под которыми понимается процесс приобретения организмом некоторого подобия топологической карты той местности, в которой он обитает. Когнитивная карта — это динамический образ, способный к изменениям и уточнениям на основании информации об изменении среды либо при изменении места нахождения в ней самого объекта. Для изучения когнитивного картирования в экспериментах широко используется двенадцатилучевой радиальный лабиринт (Батуев, 2005). В нем коридоры в лучах оборудованы входными и выходными дверцами, за которыми располагается пища и которые обеспечивают прохождение животного к ней в центробежном направлении из центра лабиринта.

Исследования позволили установить определенные закономерности, получившие название стратегий поведения. Животными используются три основные стратегии для решения задач

4.4. Восприятие пространства и пространственная ориентация

пространственной ориентации: первая — использование когнитивных карт местности, вторая — поиск опорных внешних ориентиров, третья — поиск на основе последовательности собственных двигательных реакций. Первые две стратегии названы аллоцентрическими (стратегии места), они основаны на пространственной топологии среды, а третья — эгоцентрической (стратегия ответа), она основана на отношении между элементами пространства, положением и перемещением тела животного в этом пространстве. Исследования на крысах в вышеупомянутом лабиринте позволили выявить поведенческие тактики — закономерности поведения. Животные заходят в коридор, более удаленный от того, где они уже были, или в коридоры справа и слева от него. Получение наибольшего количества пищи достигается одноразовым посещением всех 12 коридоров (повторное посещение коридора не подкреплялось пищей). Нейрофизиологические исследования восприятия пространства показали, что поведение в радиальном лабиринте зависит от целостности гиппокампальной системы: при ее нарушении наблюдается дефицит оперативной памяти, по которой выбираются коридоры лабиринта. Заднезатылочная кора представляет собой часть нервного аппарата, специализированного для анализа и запоминания взаимного пространственного расположения предметов. В целом для млекопитающих предполагают существование мозговой системы, выполняющей функцию пространственной ориентации: нижневисочная кора — узнавание зрительных ориентиров в пространстве, теменная кора — установление взаимного расположения ориентиров, префронтальная кора или ее аналоги — запоминание и расчет действий в установленной системе координат тела.

4.5. Время как фактор организации поведения

Цикличность всех природных процессов на Земле связана с вращением ее вокруг собственной оси, что определяет суточную периодичность (смену дня и ночи) и циркадные ритмы. У животных циркадный ритм характеризуется закономер-

Глава 4. Факторы организации поведения

ной сменой интенсивности физиологических обменных процессов и поведения в целом, их организм подчиняется внешним датчикам времени (внешним часам). Из внешних факторов, формирующих ритмику, на первое место ставится уровень освещенности и связанные с ним другие виды сигнализаций, которые более всего влияют на деятельность НС и ее центров, регулирующих состояние гормональной среды и интенсивность обмена веществ. Большинство млекопитающих не рождаются с «готовым» суточным ритмом, а вырабатывают собственный внутренний ритм, приспособившись к внешнему. Внутренние циркадные ритмы («биологические часы») могут быть очень устойчивыми и поддерживаться без непосредственного влияния факторов внешней среды, что и было продемонстрировано на летучих мышах, ведущих выраженный ночной образ жизни. У изолированной мыши в камере в часы активности стада в пещере наблюдается усиление обмена веществ, повышение температуры тела и другие симптомы активности. Следовательно, наряду с внешним существует и внутренний суточный ритм, а смена сна и бодрствования — это одно из его проявлений. Сон — адаптивное поведение организмов, проявляющееся в подавлении активности в период наименьшей доступности пищи, угрозы резких колебаний внешних условий (температуры и др.) и максимальной опасности со стороны хищников. Выделяют хорошо и долго спящих животных, у которых мало врагов или которые делают безопасные убежища (хищники, суслики); существуют и мало спящие животные, с меньшей продолжительностью парадоксального сна. Эти животные часто служат добычей других хищников, так как не имеют безопасных убежищ (копытные, кролики). Некоторые исследователи приписывают сну восстановительную функцию: он как бы снижает ежедневные метаболические затраты, навязывая организму отдых как следствие внутренней инстинктивной потребности. У беспозвоночных активность колеблется в течение суток; периодически возникают состояния, похожие на сон, но в этом случае говорят о смене периодов покоя и активности. У некоторых видов животных трудно выде-

4.5. Время как фактор организации поведения

лить определенный период сна. Например, акулы всю жизнь находятся в движении, а жвачные животные во время сна держат голову прямо, у них глаза открыты, они продолжают жвачку. У высших животных сон бывает двух типов: монофазный (однократное чередование дневного или ночного сна и бодрствования) и полифазный — с частыми сменами периодов сна и бодрствования в ночные и дневные часы.

Известно, что сон человека — не только восстановительный период для организма, но и новое неоднородное измененное состояние сознания (рис. 29). Сон проходит различные фазы: за медленноволновым сном следует сон другого типа — парадоксальный. Эта последовательность фаз повторяется в каждом из пяти циклов (длительностью примерно по 90 минут каждый), характерных для нормального ночного сна. Когда человек ложится, закрывает глаза, намереваясь поспать, активность мозга замедляется: в период засыпания бета-волны уступают место многочисленным группам альфа-волн и начинают появляться быстро исчезающие, но четкие, как кинокадры, образы. Эта стадия засыпания продолжается всего несколько минут.

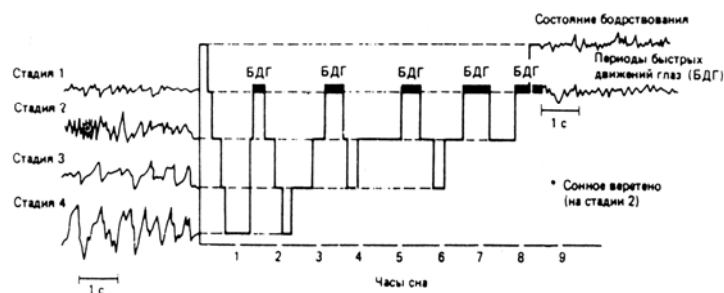


Рис. 29. Стадии сна (по: Годфруа, 1992).

Слева: медленные волны, характерные для четырех стадий сна.

Справа: быстрые волны, обычные в состоянии бодрствования, а также во время парадоксального сна (стадия быстрого движения глаз). В середине показаны все пять циклов сна продолжительностью около 90 минут каждый

Было замечено, что у взрослого человека стадия 4 чаще всего не достигает более двух раз, и притом только в начале ночи. Отмечают также малую продолжительность перехода через стадию 3 и постепенно удлинение перехода к стадии 2 и парадоксального сна.

Медленноволновая фаза сна занимает около 80% общего времени сна и повторяется обычно пять раз на протяжении ночи (рис. 29). По мере того как человек погружается в сон, ритмы сердца и дыхания замедляются, становясь все более равномерными. Даже если вначале сохраняется некоторый тонус мышц, то в момент достижения стадии глубокого сна тело расслабляется, и организм, по-видимому, в максимальной степени восстанавливает физические силы. Некоторая реактивность сохраняется и во время данной фазы сна: из-за этого, вероятно, многие люди способны просыпаться в намеченный час или когда произносят его имя. В этой фазе сна электрофизиологически выделены четыре стадии. Для начала первой стадии (длительностью до 9 минут) характерно появление тета-волн, сменяющих альфа-волны. Эта стадия, возможно, имеет большое значение для творческих людей, которые иногда связывают с ней появление интуитивных идей, помогающих разрешению той или иной проблемы. Во второй стадии (длительностью 30—45 минут) в ЭЭГ появляются так называемые «сонные веретена» с волнами более высокой частоты (12—14 Гц), чем альфа-волны. В третьей стадии (переходный период), длящейся несколько минут, веретена исчезают и волны становятся все более медленными. Четвертая стадия — стадия глубокого восстановительного сна — длится около получаса, из нее трудно вывести спящего человека. Для этой стадии характерно преобладание дельта-волн. Именно в данной стадии возникает около 80% сновидений, в которых мы слышим голоса, а также появляются страшные сны, от которых мы внезапно просыпаемся, и приступы лунатизма. Однако человек почти ничего этого не помнит.

Быстроволновая фаза сна. Примерно через 80 минут после засыпания активность мозга вдруг резко меняется. Вместо дельта-волн появляются бета-волны, сердечный ритм ускоря-

4.5. Время как фактор организации поведения

ется, кровь приливает к мозгу, дыхание становится учащенным, начинается выделение гормонов и в целом организм как будто переживает стресс. Под веками можно заметить быстрое движение глаз (рис. 29), которое не наблюдалось в период медленноволнового сна и которое никогда не достигает такой скорости во время бодрствования; тем не менее тело расслаблено, мышечный тонус отсутствует. Эта фаза сна длится 15—20 минут (занимает около 20% общего времени сна), разбудить спящего очень трудно, но если это удастся, то можно услышать его рассказ о том, что он видел во сне, причем богатство и точность деталей этого сновидения контрастирует с тем, что бывает увидено во время медленноволнового сна.

Природа сна интересовала и до сих пор интересует ученых, о чем свидетельствует ряд теорий сна. Наиболее распространенной из них в настоящее время является гуморальная теория. Началась она с поисков веществ, накапливающихся во время деятельности организма: CO₂, карбоновых и молочных кислот, холестерина. При этом было обнаружено также обеднение клеток кислородом. Позднее при использовании препарата с перекрестным кровообращением у двух кроликов было выявлено, что если у одного из них раздражали участки мозга, вызывающие сон, то второй тоже засыпал. Во время сна в мозгу обнаружено избыточное накопление ацетилхолина, серотонина, гаммааминомасляной кислоты. Однако гуморальной теории сна противоречат наблюдения над сросшимися близнецами, обладающими общим кровообращением: сон у близнецов наступал и протекал неодновременно — одна голова спала, другая бодрствовала. Такие наблюдения сильно пошатнули гуморальную теорию сна.

Уже в XX в. все большее распространение получили нервные теории сна. Один путь исследований — поиск и изучение так называемых центров сна. Согласно В. Гессу, центр сна существует в ядрах гипоталамуса, о чем свидетельствует клиническая практика. Установлена корково-подкорковая локализация нервных структур управления сном. Считается, что лоб-

Глава 4. Факторы организации поведения

ные доли КБП, заторможенные во сне, высвобождают от своего непрерывного тормозного контроля гипоталамические структуры, которые, в свою очередь, блокируют прохождение импульсов через таламус и тем самым вызывают своеобразную функциональную деафферентацию КБП. Другие ученые полагают, что блокада активирующей системы и усиление синхронизирующих воздействий на КБП от таламуса и других структур ствола мозга могут рассматриваться как решающие условия для наступления сна. Биологическое значение быстрого сна до сих пор полностью не выяснено, хотя и высказываются предположения о возможных функциях этого физиологического состояния.

Сезонные ритмы поведения. Поведение живых организмов подчинено также сезонным колебаниям окружающей среды, при которых изменяются условия питания, температура, солнечный режим, влажность и т. п. Наиболее известные формы сезонного поведения проявляются в миграциях и кочевках, в зимней и летней спячке, а также в разнообразной деятельности по постройке гнезд и убежищ. Главными внешними причинами такого поведения являются режим освещения и температура, а в качестве комплекса ответных реакций наступает изменение гормональной активности, осуществляющей запуск репродуктивного цикла. Перелет птиц, миграция рыб, крупных млекопитающих связаны, прежде всего, с сезонными изменениями условий питания, имеют такие черты врожденного поведения, как изменение стадных отношений, функции нейросекреторной системы, характера терморегуляции, накопление жира в предмиграционный период. Предполагается, что суточные и сезонные ритмы имеют под собой эндогенную основу, обусловлены функционированием «физиологических часов» организма. Отсчет времени при сезонных ритмах осуществляется, прежде всего, закономерными колебаниями активности гипоталамо-гипофизарной системы, хотя эти механизмы остаются неясными. Самостоятельный интерес имеет проблема пространственной ориентации птиц во время пере-

4.5. Время как фактор организации поведения

летов. Для навигации на большие расстояния они используют так называемые глобальные ориентирующие поля, птицы обладают способностью к сопоставлению координат местности и координат направления (цели) перелета. При перелете птиц в дневное время суток предполагается, что главным ориентиром является положение солнца. Многие же птицы, например мелкие воробьиные, перелетают ночью и, вероятнее всего, ориентируются по картине звездного неба.

Особая группа адаптаций — сезонная цикличность периодов сна и бодрствования, которая часто выражается в явлениях зимней и летней спячки. Отличие их от обычного сна состоит в том, ведущий вызывающий их фактор — изменение окружающей температуры, которое влечет за собой снижение температуры тела животного вплоть до температуры среды. При этом животное принимает позу сна, выключаются высшие отделы ЦНС, но усиливаются некоторые рефлексии, регулируемые продолговатым мозгом, резко снижается обмен веществ, замедляются дыхание и деятельность сердца, изменяются все циклы метаболических превращений. Летняя спячка характеризуется теми же признаками, что и зимняя, но наступает у обитателей пустынь и полупустынь в засушливое время года при наступлении неблагоприятных условий для питания.

Глава 5. ЗАКОНОМЕРНОСТИ И МЕХАНИЗМЫ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

5.1. Безусловные рефлексы

Термин «безусловный рефлекс» (БР) введен И.П. Павловым для обозначения рефлексов, безусловно возникающих при действии адекватных раздражителей на определенное рецептивное поле. БР составляют основу низшей нервной деятельности, обеспечивающей приспособление организма к относительно постоянным и мало меняющимся факторам среды, и представляют собой продукт филогенетического опыта предшествующих поколений данного вида. Поэтому БР — это видовой рефлекс, выполняется на основе стабильных связей ЦНС. Любой БР осуществляется с участием многих отделов ЦНС, но в основном он связан с деятельностью низших ее этажей (спинной мозг, ствол мозга и др.) и имеет в своем составе механизм обратной афферентации. БР — это относительно постоянная видоспецифическая, стереотипная, генетически закрепленная реакция организма или отдельных его частей на внутренние или внешние раздражители, осуществляемые при посредстве ЦНС. БР изменяются в ходе онтогенеза, формирование их завершается в постнатальном онтогенезе при взаимодействии с УР, их изменение обусловлено состоянием ЦНС, эндокринной системы и других факторов. В сравнительно-филогенетическом ряду животных наблюдается тенденция усложнения БР — от элементарных их проявлений у беспозвоночных (таксисов) до весьма сложных форм генетически детерминированного поведения, к которым относят различные проявления инстинктов (КФД). П.В. Симонов оценивает ин-

4.5. Время как фактор организации поведения

стинкты как сложнейшие БР, имеющие в своей основе минимум две элементарные рефлекторные дуги, как врожденные видоспецифические формы поведения.

5.2. Условные рефлексы

Известно, что условия существования живых существ весьма изменчивы, сложны и многообразны. Наличие одних БР недостаточно для выживания, поэтому приспособление организмов к среде должно обеспечиваться при помощи другого рода реакций — реакций адекватного реагирования на все изменения окружающей среды. Такие реакции были названы И.П. Павловым условными рефлексами (УР), это — индивидуально приобретенные системные приспособительные реакции животных и человека, возникающие на основе образования в ЦНС временной связи между условными (сигнальными) и безусловнорефлекторными актами. Детальное изучение УР позволило выявить основные закономерности взаимодействия процессов возбуждения и торможения, определяющих приспособительную деятельность организма, а также те или иные индивидуальные особенности поведения, которые характеризуют различные стороны ВНД человека и животных.

Многолетний опыт изучения УР позволил выделить в качестве основных следующие правила их образования:

- необходимо нормальное, деятельное состояние мозга;
- должны быть исключены другие виды деятельности на посторонние раздражения;
- БР, на базе которого образуется УР, должен иметь важное биологическое значение для животного, а потому берется из его экологической ниши;
- для образования УР необходимо совпадение во времени (сочетание) какого-либо индифферентного раздражителя (то есть не вызывающего взятую для подкрепления БР реакцию) с раздражителем БР.

Глава 5. Механизмы условнорефлекторной деятельности

Были установлены следующие общие признаки УР: он имеет сигнальный характер, то есть всегда предшествует, предупреждает последующее возникновение БР, обеспечивает подготовку организма к какой-либо целенаправленной деятельности. Приспособительный характер УР состоит в том, что он делает поведение особенно пластичным, подогнанным к конкретным условиям среды (времени, месту, необходимому БР). УР приобретаются и отменяются в индивидуальной жизни каждой конкретной особи, и этим они принципиально отличаются от БР, одинаково проявляющихся у всех особей данного вида и детерминированных генетически. УР образуются при участии высших отделов головного мозга, в том числе и у беспозвоночных животных с ганглионарной НС (моллюски, насекомые). Приспособительные же реакции простейших, лишенных НС, не могут быть отнесены к реакциям условнорефлекторного типа. Критерии идентификации УР следующие: УР возникает в результате сочетанной стимуляции индифферентного сигнала с БР, угасший УР может восстанавливаться самостоятельно (что определяется биологическим значением БР), к УР можно выработать дифференцировочное торможение.

Классификация УР. Существует несколько систем классификации УР, что определяется тем, какие ведущие факторы положены в их основу (БР, на базе которых образуется УР; условный сигнал — рецепторная часть УР процесса; другие вариации в пределах этих двух групп раздражителей). В соответствии с биологическим значением БР (подкрепления) различают витальные УР (пищевые, оборонительные — рис. 30), зоосоциальные УР (половые, родительские) и, наконец, УР саморазвития (исследовательский, имитационный, игровой). Подкреплением может служить любая деятельность организма, поэтому иногда выделяют двигательные и вегетативные УР. На базе двигательных (поведенческих) реакций образуется множество инструментальных (оперантных) УР, которые служат моделью для изучения центральных механизмов произвольного поведения. К этой группе относятся, например, сложнейшие манипуляторные реакции, которые появляются у

5.2. Условные рефлексы

обезьян для добывания пищи, а у человека составляют основной фонд целенаправленного поведения.

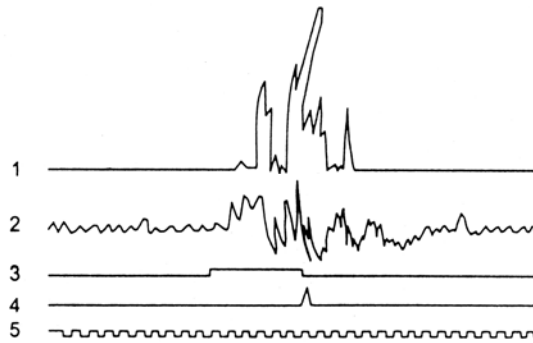


Рис. 30. Графическая запись УР сгибания ноги и условной дыхательной реакции вслед за сочетанием звука метронома и электрического тока (по: Батуев, 2005):

1 — движение левой передней конечности; 2 — дыхание; 3 — отметка условного стимула (метроном); 4 — отметка безусловного стимула (электрический ток); 5 — отметка времени (0,5 с)

В соответствии с условным сигналом УР подразделяют на две большие группы: экстероцептивные и интероцептивные. К экстероцептивным относятся все УР, которые используют тот или иной экстерорецептор (слуховой, зрительный, обонятельный и др.). Среди них выделяют дистантные УР (зрительные, слуховые и др.) и контактные (тактильные, вкусовые). Эти рефлексы играют определяющую роль в поведении животных и человека, их психической деятельности. Обучение коммуникации в общении, например, у человека в своей основе имеет специальные человеческие УР на словесные сигналы. Интероцептивные УР возникают в том случае, если поступивший в ЦНС афферентный сигнал из внутренних органов становится условным сигналом к тем или иным изменениям в вегетативных функциях либо двигательной деятельности всего организма. Эти УР различаются по следующим признакам: механические (раздувание мочевого пузыря), химические

Глава 5. Механизмы условнорефлекторной деятельности

(увеличение CO_2 в крови), осмотические (изменение рН крови). Если же в основу берутся рецепторы органа, с которого формируется тот или иной интероцептивный сигнал, то говорят о желудочных, сердечных, легочных и других УР. Интероцептивные УР образуются медленнее экстероцептивных и более диффузны, чем экстероцептивные УР.

5.3. Торможение условных рефлексов

Открытые И.М. Сеченовым центральное торможение, Ч. Шеррингтоном индукционное торможение в двигательных центрах мышц-антагонистов и А.А. Ухтомским сопряженное торможение при формировании доминанты и в настоящее время составляют основное направление исследования механизмов этого важного координационного процесса. Изучение УР деятельности мозга животных и человека позволило И.П. Павлову обосновать собственное понимание и разработать классификацию видов торможения при УР деятельности: все формы торможения следует разделить на две группы — внешнее (безусловное) и внутреннее (условное) торможение, каждая из них имеет свои разновидности торможений.

Внешнее торможение — это срочное подавление текущей УР деятельности при действии посторонних раздражителей, вызывающих ориентировочный, оборонительный и другие БР. Его называют внешним потому, что причина возникновения лежит вне структуры тормозимого рефлекса. Этот тип торможения относят к врожденным формам, реализующимся по механизму отрицательной индукции (по Шеррингтону) или сопряженному торможению (по Ухтомскому). Одним из факторов, вызывающих это торможение, является ориентировочный рефлекс, активируемый неожиданным посторонним раздражителем, содержащим новую для организма информацию, для более полного восприятия которой выполняется ориентировочный рефлекс (рефлекс

5.3. Торможение условных рефлексов

«что такое?» — по Павлову). В момент его возникновения появляется индукционное торможение конкурирующих рефлексов. При повторении действия ориентировочный рефлекс ослабляется, развивается привыкание, одновременно уменьшается и эффект внешнего торможения — такой вид торможения называется гаснущим тормозом. Есть и постоянный тормоз — он проявляется в постоянстве своего эффекта на какой-либо тормозимый рефлекс. Стабильность внешнего торможения в этом случае определяется биологической значимостью данного БР в иерархии безусловных рефлексов у организмов (оборонительные стоят, как правило, на первом месте среди других БР) и, соответственно, физиологической силой его. Внешнее торможение может быть вызвано и УР, образованным, например, на базе оборонительного БР. К безусловному торможению относят и *запредельное* (охранительное) торможение. Известно, что если увеличивать интенсивность какого-либо раздражителя, то вызываемый им эффект возрастает до определенного предела (закон силы в физиологии). Дальнейшее увеличение силы стимула приведет к уменьшению или исчезновению эффекта — это результат запредельного торможения. И.П. Павлов назвал его охранительным, так как оно ограждает клетки мозга от избыточного расходования энергетических ресурсов. Предел выносливости клетки в отношении раздражителей разной интенсивности называется пределом ее работоспособности; и чем выше этот предел, тем легче клетка переносит действие сверхсильных раздражений, причем речь идет не только о физической, но и об информационной силе (значимости) сигналов.

Внутреннее (условное) торможение. Это торможение УР деятельности возникает тогда, когда условный раздражитель перестает подкрепляться (сочетаться) БР. И.П. Павлов назвал его условным потому, что это торможение возникает внутри центральных нервных структур самого УР. Основные характеристики условного торможения следующие:

Глава 5. Механизмы условнорефлекторной деятельности

— оно развивается при неподкреплении БР, то есть, когда положительный условный сигнал превращается в отрицательный;

— оно поддается тренировке — при повторной процедуре неподкрепления облегчается его выработка;

— в ряде случаев заторможенный УР самостоятельно восстанавливается;

— у возбудимых животных это торможение вырабатывается труднее и медленнее, чем у спокойных;

— его трудно образовать при важной биологической значимости и физиологической силе БР, подкреплявшего положительный условный сигнал;

— торможение зависит от прочности ранее выработанного УР: более прочные УР поддаются торможению труднее, нежели недавно сформированные.

Условное торможение представлено четырьмя видами: *угасательное, дифференцировочное, условный тормоз и запаздывающее торможение.*

Угасательное торможение развивается при неподкреплении условного стимула БР. Такая ситуация возникает всякий раз, когда в силу изменившихся условий безусловный стимул и соответствующий рефлекс не используются организмом. Основные признаки этого вида торможения следующие: степень и скорость его выработки зависят от прочности УР (прочные УР угасаются медленнее); от физиологической силы БР (у голодной собаки угасить пищевой УР труднее, чем у сытой); от частоты неподкрепления: при остром неподкреплении оно развивается в течение минут и часов, при редком, хроническом — в течение многодневных экспериментов.

Дифференцировочное торможение развивается при неподкреплении раздражителей, близких по своим физико-химическим свойствам к подкрепляемому условному сигналу. Например, после образования УР на тон «ля» все близкие к нему тоны также будут вызывать УР — возникает явление генерализации, то есть обобщение УР. Однако если в

5.3. Торможение условных рефлексов

дальнейшем тон «ля» будет подкрепляться, а ближние тоны нет, то на них УР исчезнет вследствие возникшего дифференцировочного торможения. Таким путем из массы близких по свойствам предметов и явлений выбираются наиболее биологически значимые. Основные свойства этого торможения следующие: выработка торможения происходит волнообразно; чем ближе по своим свойствам раздражители, тем труднее на один из них (неподкрепляемый) выработать это торможение; также трудно выработать его на биологически значимые раздражители. Дифференцированное торможение тренируемо.

Условный тормоз возникает при неподкреплении комбинации из положительного условного раздражителя и индифферентного. Например, у собаки образован УР на звук звонка. Если к этому сигналу присоединить свет от лампочки и эту комбинацию не подкреплять пищей, то она со временем перестанет вызывать пищевую реакцию. Изолированное же применение звонка будет вызывать пищевую реакцию. Как и дифференцировочное торможение, условный тормоз уточняет УР, делая поведение более адекватным в окружающей среде. Основные свойства этого торможения следующие: он легче вырабатывается, если индифферентный раздражитель более сильный, нежели слабый условный раздражитель; если индифферентный раздражитель сравнительно слабый, то они оба (с условным) образуют единый положительный сигнал, а индифферентный раздражитель получает в этом случае название условного раздражителя второго порядка.

Торможение запаздывания возникает в том случае, когда подкрепление, то есть действие безусловного раздражителя, отодвинуто во времени от начала действия индифферентного раздражителя. Подкрепляется лишь последний период действия сигнала, в результате возникает недействительная фаза запаздывающего УР. Эта фаза, в свою очередь, завершается действительной фазой — УР. Адаптивное значение этого

Глава 5. Механизмы условнорефлекторной деятельности

торможения заключается в анализе времени отставления биологически значимого раздражителя, то есть подкрепления. Основные свойства этой формы торможения следующие: чем сильнее условный раздражитель, тем труднее вырабатывается торможение запаздывания, то же — при действии сильного БР; значительное упрочение совпадающих или короткоотставленных УР препятствует выработке этого торможения, чем медленнее удлиняется от опыта к опыту изолированное действие условного раздражителя, тем легче вырабатывается запаздывание.

5.4. Конвергентная теория формирования временных связей

Конвергенция и дивергенция являются важными координационными механизмами функций в ЦНС, что показано Ч. Шеррингтоном, сформулировавшим фундаментальный закон в работе ЦНС — принцип общего пути: у высших животных чувствительных нейронов намного больше, чем эфферентных, а потому последние являются общим путем для импульсов, возникающих в любом из индивидуальных, но многочисленных источников рецепции. Так формируется и реализуется механизм конвергенции — схождения множества афферентных импульсов в единственный анатомически ограниченный эфферентный канал, напоминающий воронку. Каждый этап, на котором два или более афферентных нейрона конвергируют на третьем нейроне, являющемся по отношению к ним эфферентным, предполагает возможность их физиологического взаимодействия.

А.А. Ухтомский развил принцип конвергенции, распространив его на все этажи ЦНС. В результате конвергенции наступает интерференция стимулов, которая реализуется в нервный акт, чему способствует богатство синапсов конечных ветвлений, увеличивающих поверхность контакта нейрона с

5.5. Клеточные аналоги условного рефлекса

окончаниями приходящих аксонов. Сформулированный им принцип доминанты расширил принцип статической конвергенции путей, разработанный для спинного мозга, в принцип подвижной и физиологической конвергенции нервных импульсов по отношению к области текущей доминанты. А.А. Ухтомский находил тесную связь между учением Ч. Шеррингтона и теорией И.П. Павлова об УР в том, что если воронка (по Шеррингтону) имеет фиксированные рефлекторные дуги, то образование условных связей в этой воронке за счет привлечения новых рецептируемых сфер обогащает конвергенцию для исполнительных приборов.

Идеи этих ученых были приняты на вооружение электрофизиологами второй половины XX в., которые использовали идею конвергенции гетеромодальных стимулов для понимания механизмов образования УР. При этом было уделено внимание фактору биологического подкрепления как решающему фактору в механизме образования УР (Осипов, 1964;). Все эти данные позволили сформулировать гипотезу образования УР на клеточном уровне, заключающуюся в том, что конвергирующие на нейронах сенсорные и биологические модальности определяют организацию УР — его сигнальные свойства и приспособительное значение. Стимулы разной сенсорной модальности при их сочетаниях воздействуют через гетерохимические синаптические входы нейронов. Свойства подкрепляющего фактора определяются специфическими химическими реакциями, вызываемыми им, и соответствующими молекулярными преобразованиями в мембране, цитоплазме и ядре нейрона. Здесь и происходит сцепление условной и безусловной стимуляции с последующим выходом сложившейся интеграции на аксон в виде генерации ПД. Само понятие «сцепление» следов условного и безусловного стимулов предполагает наличие специфических ультраструктурных и молекулярных преобразований в цитоплазме нейрона. Это означает, что наиболее существенные процессы образования временных связей реализуется на молекулярном уровне нейрона.

5.5. Клеточные аналоги условного рефлекса

На нейрональном уровне выделяют две основные гипотезы обучения: синаптическую, предполагающую, что механизмом образования УР является изменение эффективности синапсов, и мембранную, где механизмом является изменение свойств пост- или пресинаптической мембраны (Kandel u.a., 1996). Нервные механизмы обучения обеспечиваются благодаря двум свойствам НС — реактивности и пластичности. Реактивность — это способность отвечать на раздражения, а пластичность — способность изменять реактивность при последовательных раздражениях. Реактивность определяется функциональным состоянием ионных каналов постсинаптической мембраны и ее возбудимостью. Возбудимость нейрона измеряется силой тока, необходимой для генерации ПД, а синаптическая эффективность — амплитудой возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП).

Многими учеными давно высказывалось мнение о том, что в основе обучения лежит изменение эффективности имеющихся (проторение) или возникновение новых межклеточных контактов. В качестве синтетической схемы рассматриваются случаи изменений синаптической активности с участием трех факторов — сенсорного притока, активации подкрепляющей системы и достижения результата. Значительные успехи достигнуты в экспериментах с применением микроэлектродной техники для регистрации клеточных электрических потенциалов с последующей компьютерной обработкой электрической активности. Исследования выполняются либо на относительно простых идентифицируемых нервных сетях (насекомые, моллюски, черви (Осипов, 1982)), либо на центральных нейронах высших млекопитающих с максимальным упрощением препаратов (срезы мозга), требуемых для анализа межнейронных отношений. На таких препаратах вырабатывают клеточные аналоги УР. Для иллюстрации вышесказанного приведем два примера гетеросинаптического облегчения на корковом нейроне пирамидного тракта у кошки (рис. 31) и на нейроне париетального ганглия у моллюска прудовика (рис. 32).

5.5. Клеточные аналоги условного рефлекса

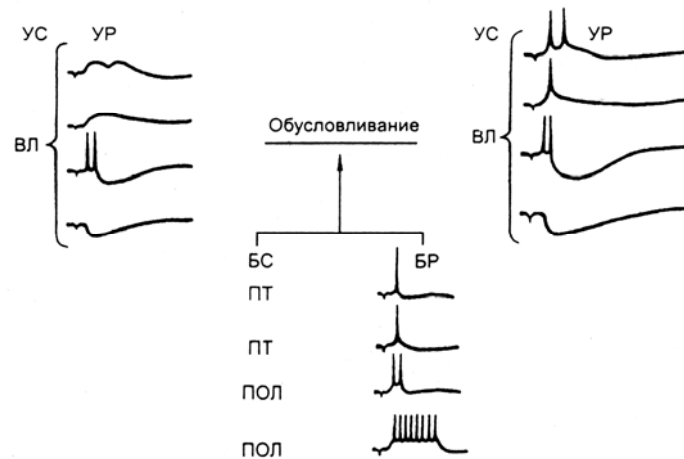


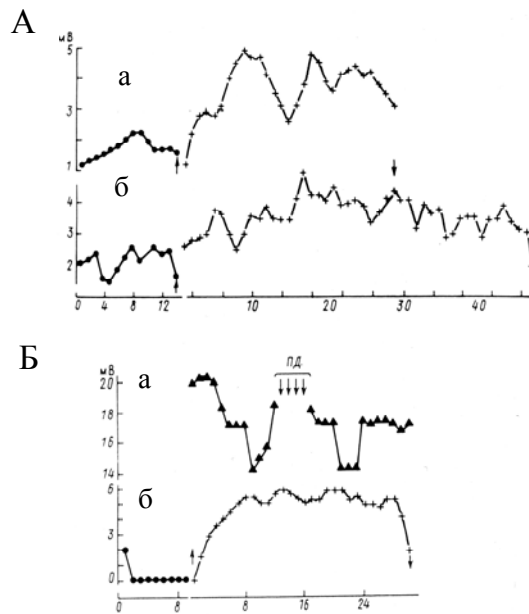
Рис. 31. Эффекты гетеросинаптического облегчения на корковом нейроне пирамидного тракта у кошек (по: Barany, Feher, 1981): УС — условный стимул; УР — условная реакция; БС — безусловный стимул; БР — безусловная реакция; слева — до сочетания; справа — после сочетания. Приведены постсинаптические реакции нейрона на адекватную, антидромную стимуляцию пирамидного тракта и внутриклеточную поляризацию постоянным током: ВЛ — адекватная стимуляция; ПТ — пирамидный тракт; ПОЛ — внутриклеточная поляризация

Физиологами разработана модель ассоциативного обучения, при котором «условный» сигнал меняет свое действие под влиянием последующего «безусловного» стимула (рис. 31). Процедура обусловливания заключалась в том, что «условный» стимул (раздражение вентролатерального ядра таламуса, ВЛ) сочетался с «безусловным» стимулом при антидромной стимуляции пирамидного тракта (ПТ). Сначала, как видно из рисунка 31, электрическая стимуляция ВЛ с частотой 1 имп/с сопровождается только подпороговыми ВПСП (рис. 31, слева). Последующее раздражение ПТ вызывает один потенциал действия (ПД) (на рис. в центре — обусловливание). По мере сочетаний

Глава 5. Механизмы условнорефлекторной деятельности

стимуляции ВЛ с ПТ амплитуда или длительность ВПСП увеличиваются в течение нескольких минут. К сотому сочетанию амплитуда ВПСП еще более возрастает, а число возникших ПД достигает двух (рис. 31, справа). Внутриклеточная поляризация (ПОЛ, рис. 31 в центре) исследуемого нейрона, вызывавшая генерацию ПД, усиливала эффект раздражения ВЛ. Этот эффект сочетанной стимуляции в виде увеличения амплитуды ВПСП и даже генерации ПД, сохраняющийся минуты и десятки минут, рассматривается как клеточный аналог УР. Аналогичные результаты были получены на нейронах моллюска аплизии (Кэндел, 1980) и моллюска прудовика (Осипов, 1980) (рис. 32) в виде гетеросинаптического облегчения (ГСО).

Рис. 32. ГСО в виде увеличения амплитуды ВПСП (А, а; А, б; Б, б) или генерации ПД (Б, а), возникшее в нейронах дорзальной поверхности большого париеального ганглия прудовика при повторной сочетанной стимуляции правого щупальцевого нерва (КР и ТР, 2 мс, 4 В) с анальным нервом (ОР, 50 мс, 20 В). Частота КР и сочетанной стимуляции ТР с ОР 1 имп/ 5 с



или 1 имп/ 10 с; время задержки между ТР и ОР при сочетанной стимуляции — 500 мс. Отмечается одновременное с ГСО увеличение ВПСП на ОР (А, б и Б, б). Остальные обозначения — ниже в тексте (Осипов, 1980)

5.5. Клеточные аналоги условного рефлекса

Из рисунка 32, *А* видно, что на нейронах моллюска прудовика контрольный раздражитель (КР), он же тестирующий (ТР), — стимулы, аналоги «условного» стимула, наносимые на правый щупальцевый нерв, в результате сочетанной стимуляции с основным раздражителем (ОР) — аналог «безусловного» стимула — стрелками обозначены начало и конец сочетанной стимуляции (число сочетаний 30) — вызывают увеличение амплитуды бывшего контрольного ВПСП в 2 раза и более, даже с генерацией ПД (рис. 32, *Б*). Модели, подобные вышеприведенным, были получены на микропопуляции нейронов КБП при микроионофоретической аппликации медиаторов (глутамата и ацетилхолина), используемых в качестве аналогов ассоциируемых раздражителей. В радиусе действия этих веществ отдельные нейроны обнаруживают специфические ассоциативные перестройки своей активности. В.С. Русинов (1969) считает, что суммационный рефлекс и доминанта — это начальные стадии образования любого УР и сами по себе могут служить моделью для изучения простых форм временной связи, что он убедительно продемонстрировал на модели корковой поляризационной доминанты. Последняя создается поляризацией постоянным током участков сенсомоторной коры кролика: ранее неэффективные стимулы — световые вспышки — вызывали теперь сокращение передней конечности (корковая проекция которой поляризовалась) в такт световой стимуляции, и этот эффект сохранялся до 30 минут после выключения тока. Все основные свойства доминанты были получены на этой модели. В данном случае образуется единый функционально организованный ансамбль, или система, адекватным же показателем функционального состояния этой системы нейронов является уровень их постоянного потенциала, а значит, электротонические влияния имеют наиболее существенное значение для образования временной связи. Следовательно, модели и аналоги, в частности УР, дают существенную информацию для общей нейрофизиологии в плане понимания механизмов пластичности. Однако конечная цель — расшифровка феноменов мультинейронной активности бодрствующего мозга при выполнении животным того или иного целостного УР акта.

5.6. Нейронная организация условнорефлекторного процесса

Данные о перестройке нейронной активности при выработке УР у бодрствующих животных имеют существенное значение для понимания функциональной организации целостной системы обучения. При этом предполагается, что возможность образования ассоциаций является базовым свойством НС. Здесь, как и при исследовании моделей и аналогов, необходимо выделить критерии перестройки нейронной активности, связанные с ассоциацией, — чтобы отличать иные изменения, не связанные с обучением.

Предложен ряд критериев для идентификации процесса обучения — это специфичность изменений активности на условный стимул в сравнении с изменениями, вызываемыми индифферентными раздражителями; параллельность развития изменений нейронной активности и компонентов поведенческого условного ответа; градуальный рост пластических изменений на нейронном уровне в процессе выработки поведенческого навыка. Ценность этих критериев состоит в том, что идет синхронная регистрация электрических явлений и форм поведения. Такие исследования были выполнены на высших позвоночных в ряде лабораторий. Например, при сочетании ритмического звукового и механического (задув воздуха на роговицу глаза) (Батуев, 2005) раздражений наблюдалось два типа перестроек нейрональной активности еще до появления двигательного компонента: первый — активация нейрона на условный сигнал (звук), к которому этот нейрон был нереактивен, и второй — тормозный: на условный сигнал появляется тормозная реакция, которая до сочетаний регистрировалась лишь в ответ на предъявление безусловного стимула. Эта тормозная реакция вырабатывается быстро и угашается при изолированном действии условного стимула. Характерно, что клетки с активирующим типом реакции были исходно полисенсорными (то есть реагировали на звук и воздух), а клетки с

5.6. Нейронная организация условнорефлекторного процесса

тормозным типом реагирования были исходно моносенсорными и становились полисенсорными лишь в процессе обучения. Исходно бисенсорные клетки с активирующими УР отображают итог ассоциативного процесса, сложившегося в результате сочетаний конвергирующих стимулов на докорковых уровнях интеграции, — это статическая проецируемая конвергенция, тогда как тормозные УР нейронов обусловлены внутрикорковыми механизмами конвергенции и интеграции — это локальная динамическая конвергенция. В связи с этим вопрос о месте формирования различного рода клеточных УР имеет принципиальное значение. На основании подобных исследований была сформулирована гипотеза о том, что одним из основных механизмов действия подкрепляющего стимула (БР) является ослабление тормозных (гиперполяризационных) и усиление возбудимых (деполяризационных) процессов в КБП.

А.А. Ухтомский, разрабатывая учение о доминанте, отмечал, что за каждой естественной доминантой кроется возбуждение созвездия (конstellации) центров — своеобразный орган, образующийся по ходу самой реакции. Организующим фактором является улавливание ритма и темпа возбуждения в центрах констелляции. Эксперименты показали, что высокий уровень пространственной синхронизации сопровождается повышением возбудимости и облегчает процессы распространения возбуждения в мозговых структурах. Уровень пространственной синхронизации обеспечивается регулирующими влияниями из глубоких отделов мозга: это могут быть кольца внутри- и межполушарной реверберации ИА, для которой существуют морфологические основы: это точная проекция из одного коркового модуля к нескольким группам модулей в том же полушарии и к зеркальному фокусу в противоположном полушарии и наличие обратных комиссуральных и ассоциативных связей на начальный модуль. Такие же связи существуют между КБП и таламусом — основа для таламокортикальной реверберации. Наличие горизонтально проходящих аксонов и образование на них синапсов дендритами крупных корковых пирамидных клеток в I—II слоях также важно для пространственной син-

Глава 5. Механизмы условнорефлекторной деятельности

хронизации. Нейрофизиологическим же механизмом «сборки», формирования и поддержания обширных указанных выше нейронных объединений в единую рабочую систему является устойчивое падение импеданса между мозговыми структурами при сочетанной стимуляции. Регуляция импеданса постсинаптических мембран, вовлекаемых в констелляцию, может обеспечиваться циклическими нуклеотидами (вторичными посредниками) самих нейронов. В эксперименте на бодрствующих обезьянах установлено, что к категории наиболее пластичных и подвижных систем следует отнести ассоциативные системы мозга, динамическая корковая констелляция в которых складывается по ходу программирования целенаправленного действия животного. Такая констелляция и лежит в основе доминанты вместе с ее УР изменением.

5.7. Нейронная организация условного торможения

Каким же образом неподкрепление условного сигнала приводит к ослаблению и прекращению УР реакции? Точка зрения И.П. Павлова заключалась в том, что условное торможение возникает и локализуется в корковых нервных клетках условного раздражителя. Его последователи показали, что это торможение надо связывать с корковым «центром» БР или оно возникает в структурах коры, осуществляющих временную связь представительства УР и БР. В 50-е годы XX столетия было выдвинуто много гипотез о механизмах условного торможения, построенных в значительной степени на косвенных данных, которые носят умозрительный характер, несколько не снижающий их оригинальной ценности (Батуев, 2005). Последующие нейрофизиологические исследования позволили выдвинуть ряд гипотез, которые можно разделить на две группы на основании причин и места возникновения условного торможения. Одни ученые считают, что при угашении создаются благоприятные условия для гиперполяризации нейронов и организации фазности в их ИА, в увеличении количества тормо-

5.6. Нейронная организация условнорефлекторного процесса

зющихся нейронов. Другие исследователи полагают, что постепенное угнетение УР может быть связано с понижением возбудимости корковых нейронов, что ведет к «размыканию» временной связи (Василевский, 1979). На поведенческом уровне гипотеза «размыкания» временной связи при угашении (неподкреплении) УР была предложена ранее (Осипов, 1964).

Исследования нейронной активности лобной КБП при разных видах условного торможения выявили три типа перестроек ИА: инверсия паттерна активности нейрона при положительном сигнале в противоположный по знаку при предъявлении отрицательного сигнала; рекомбинация паттерна активности нейрона, имевшего место при положительном УР, в противоположный по знаку при предъявлении отрицательного сигнала; исчезновение реакций нейронов при предъявлении дифференцировочного раздражителя. Эти перестройки рассматриваются как центральный нейронный эквивалент дифференцировочного торможения. Отсутствие законченного теоретического представления о механизмах условного торможения свидетельствует о необычайной сложности проблемы и побуждает к активному творческому поиску в плане ее решения с современных позиций.

Глава 6. МЕХАНИЗМЫ НЕЙРОЛОГИЧЕСКОЙ ПАМЯТИ

Одним из основных свойств НС является длительное хранение информации о событиях внешнего мира и реакциях организма на эти события, а также использование этой информации для построения текущего поведения. Эти свойства и легли в основу формирования нейробиологической памяти. В эволюции она возникла в связи с дифференциацией нервной системы и оказалась самой сложной по проявлениям и механизмам. Ежесекундно животные и человек переходят из своего прошлого к новому состоянию, и их поведение в настоящем в значительной мере определяется совокупностью накопленного опыта в прошлом. Вот эту непрерывно растущую совокупность следов от пройденного, определяющую поведение в наступающем настоящем, и называют памятью (Ухтомский). Память как результат обучения заключается в таких изменениях в НС, которые сохраняются в течение некоторого времени и существенно влияют на характер протекания будущего поведения. Комплекс таких структурно-функциональных изменений, включающий запечатление не только определенной внешней ситуации, но и субъективное отношение организма к ней, получил название процесса *образования энграммы*. Используя весь ранее приобретенный опыт, а следовательно, опираясь на уже отсутствующие события и факты в настоящем, энграмма оказывается избыточной. Эта избыточность служит основой активности организма и реалистичного прогнозирования им будущих ситуаций. Организация памяти во времени и пространстве, ее структурированность позволяют говорить о системной организации памяти. Изучение ее элементарных механизмов всегда должно ориентироваться на целост-

Глава 6. Механизмы нейробиологической памяти

ное понимание этой функции мозга. События в памяти размещаются по оси времени с отображением их реальной длительности, но формирование энграмм и их воспроизведение возможно лишь при допущении временного «свертывания» событий на основе существования собственного времени мозга. На основе такой компрессии времени создается внутренний хронотоп (Ухтомский), то есть внутренний пространственно-временной образ внешнего единого пространственно-временного мира. При встрече с объектом среды энграмма неизбежно его отображает — она из модели прошлого перемещается в будущее и становится фактором, определяющим цель предстоящего поведения. Значит, цель в виде реальной энграммы предшествует следствию, то есть действию с его результатами.

Временная организация памяти. (рис. 33). После электрического ответа рецепторной клетки на внешнее воздействие сохраняются следовые процессы, продолжающиеся некоторое время при отсутствии реального раздражителя. Эти первичные следовые процессы составляют содержание *сенсорной* памяти. Наиболее изучены иконическая (зрительная) и эконическая (слуховая) формы памяти. Следы в сенсорной памяти хранятся не более 500 мс, стирание следов происходит в течение 150 мс, что целесообразно, иначе получилось бы наложение образов и это делало бы невозможным ориентацию в пространстве. Предполагают, что сенсорная память человека не зависит от его воли и не может быть подвергнута сознательному контролю. Перевод этих следов на другие уровни памяти осуществляется с помощью системы управления памятью — распознавания образов.

Следующий период — *краткосрочная память*. Время хранения информации в этом блоке около 1,5—2,0 с, объем 7 ± 2 единицы, то есть случайные слова, цифры после однократного предъявления воспроизводятся в указанных пределах; информация хранится уже в форме образов, внимание и повторение — две системы управления памятью в этом блоке.

Третий блок памяти — *промежуточная память*, — по мнению ряда исследователей, занят консолидацией энграммы — это принципиально важный момент физиологии и биохимии

Глава 6. Механизмы нейрологической памяти

мии памяти, встраивающийся между долговременной и кратковременной памятью; он продолжается минуты и часы.

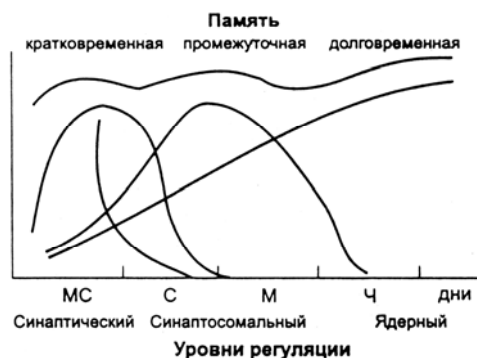


Рис. 33. Временная организация памяти (по: Батуев, 2005).

Наиболее значимая информация хранится в четвертом блоке — *долгосрочной памяти*. Последнюю иногда подразделяют на вторичную с ее созданием ассоциаций, то есть взаимоотношений между отдельными элементами и явлениями, которые могут храниться часы и годы, и третичную, куда входят навыки, сопровождающие жизнь человека (способность к чтению, письму, профессиональные навыки и др., которые практически не забываются). Основные черты долгосрочной памяти: информация сохраняется пожизненно в форме образов, понятий, математических символов и других знаков; возможно забывание (механизм неясен; предполагают, что забывается способ кодирования либо ключевое слово). Следует отметить, что в психологии различают произвольное и произвольное запоминание; образную, моторную, логическую, эмоциональную, УР память. Пока далеки друг от друга физиологические и психологические схемы классификации видов памяти, и следует надеяться, что психофизиология ликвидирует этот пробел. Накопленные к настоящему времени физиологические, биохимические, молекулярные данные позволяют с определенной достоверностью выделить три вида памяти: сенсорную, кратковременную и долговременную.

6.1. Механизмы кратковременной памяти и ее нейрофизиологические корреляты

К этой форме памяти относится память на только что минувшие события. Общепринятым методическим подходом для изучения этой формы памяти является отсроченное поведение, ибо оно позволяет оценить время сохранения информации о только что прошедших событиях, необходимой для выполнения предстоящего поведенческого акта. У высших животных в различных отделах мозга с помощью микроэлектродов длительно регистрируется ИА нескольких нейронов. Содержание эксперимента следующее: обезьяна при зажигании лампы (условный сигнал) слева или справа на пульте обучается выполнять движение нажатия соответственно на правый или левый рычаг. Если выбор рычага выполнен правильно, такое движение подкрепляется пищей (рис. 34).

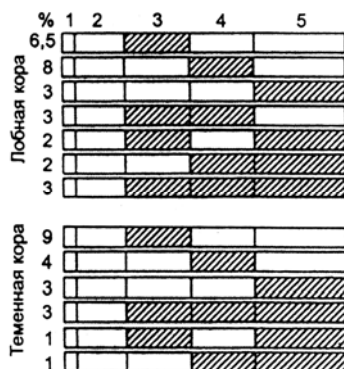


Рис. 34. Сравнительное распределение пространственно-селективных нейронов лобной и теменной коры обезьян в тестах на кратковременную память (по: Батуев, 2005). Цифры показывают процентное соотношение к общему числу пространственно-селективных нейронов.

Этапы экспериментальной программы: 1 — предупреждающий сигнал; 2 — период неспецифического ожидания; 3 — условный сигнал; 4 — отсрочка; 5 — пусковой период программы (открытие экрана, нажатие на рычаг, получение пищевого подкрепления)

Глава 6. Механизмы нейрологической памяти

Сигналы подаются в случайном порядке, и после каждого сигнала наступает пауза, длящаяся — от 5 до 20 с. Эта пауза — время отсрочки, в этот период животное не имеет доступа к рычагам, они открываются после отсрочки, и тогда обезьяна может выполнять требуемые действия. Животное, получив условный сигнал, должно удержать в памяти информацию о его местонахождении в течение всего времени отсрочки, а затем осуществить правильное движение. Установлено, что информация о пространственном расположении условного сигнала кодируется в ИА нейронов, прежде всего лобной и теменной ассоциативных полей КБП. Такое кодирование осуществляется рисунком разряда нейронов либо частей ИА нейронов, получивших название пространственно-селективных. Оказалось, что эти нейроны не представляют собой однородную популяцию, а подразделяются на группы: одна группа нейронов обнаруживает свойство пространственной селекции только в период действия условного сигнала (сенсорные нейроны), другая показала различие в ИА в период отсрочки (нейроны памяти) и, наконец, третья группа аналогичное свойство проявила только в момент, предшествующий моторному акту, — нейроны моторных программ. Описаны и смешанные типы нейронов. Анализ периода отсрочки показал, что все ее время заполняется кратковременными всплесками ИА разных нейронов лобной коры (в начале отсрочки, в середине и в конце) либо всплесками ИА одних и тех же нейронов. И только незначительное число клеток поддерживает высокую ИА на протяжении всего периода отсрочки (рис. 35).

Эти данные позволили сформулировать гипотезу: пространственно-селективные нейроны стоят на входе сложных нейронных сетей КБП и лишь кодируют сенсорные признаки сигнала — в данном случае его пространственное положение. Нейроны, активизирующиеся в начальный период отсрочки, детектируют полученную информацию о свойствах условного сигнала, далее следует передача возбуждения по принципу эстафеты другим нейронным популяциям, каждая из них посылает аксоны к нейронам-

6.1. Механизмы кратковременной памяти

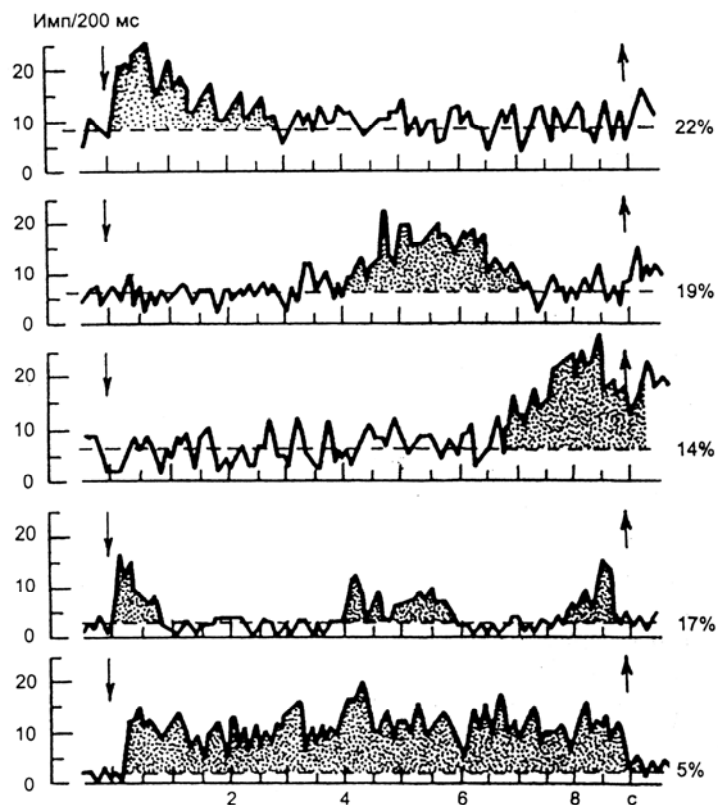


Рис. 35. Основные типы перестроек импульсной активности нейронов лобной коры в период отсрочки (по: Батуев, 2005). Стрелки указывают начало и окончание отсрочки; цифры — процентное соотношение нейронов; пунктир — уровень фоновой активности

сумматорам и от последних происходит передача задержанной информации на программирующие и пусковые структуры. Именно для лобных отделов коры, где и обнаружены вышеописанные феномены ИА, характерны замкнутые круги из нейронов типа «ловушек», в которых ИА может циркулировать (ревербировать) до тех пор, пока не будет переключена на эфферент-

Глава 6. Механизмы нейробиологической памяти

ные модули из крупных пирамид. Такая конструкция из нейронов может служить основой удержания в «ловушках» импульсных потоков и эстафетного переключения активации от одного нейронного объединения к другому. Внутрикоровую реверберацию рассматривают как базовый механизм краткосрочной памяти для лобной коры. Считается, что в теменной коре пирамидные клетки V-VI слоев вовлекаются в длительную таламокортикальную реверберацию, следовательно, различие этих двух зон КБП проявляется в геометрии нервных колец, определяющейся конструкцией соответствующих нейронных модулей: нейронные ловушки в лобной коре и вертикально организованные объединения пирамидных клеток — в теменной. Большинство исследователей считает, что изменение проводимости в сети синапсов после многократного повторения импульсов в результате реверберации является основой кратковременной памяти, с которой начинается процесс обучения. При этом указывается, что ионные сдвиги (K^+ и Na^+) могут воздействовать на поступление аминокислот и синтез определенных белков, которые могут влиять на кратковременную память.

В этом плане важны исследования Э. Кэндела и его школы на моллюсках аплизии, посвященные изучению механизмов кратковременной и долговременной памяти. Они исследовали простую экспериментальную модель — НС морского моллюска аплизии. Этот моллюск имеет сравнительно простую НС, состоящую приблизительно из 20 000 нейронов, многие из них большого размера, легко идентифицируются. У моллюска простой защитный рефлекс (рефлекс сокращения жабры), который может быть использован для изучения базовых механизмов обучения. Оказалось, что стимулы определенного типа вызывают увеличение эффективности этого защитного рефлекса. Такое усиление рефлекса может сохраняться дни и недели, это — результат обучения. Затем было показано, что обучение приводит к увеличению площади синаптического контакта, который связывает сенсорный нейрон с эффекторным нейроном, который активирует группу мышц, реализующих защитный рефлекс. Вначале было

6.1. Механизмы кратковременной памяти

показано, что слабый стимул вызывает форму кратковременной памяти, которая продолжается минуты и часы. Механизмом для этой «кратковременной памяти» является то, что отдельные ионные каналы аффегируются таким образом, что многочисленные ионы Ca^{2+} поступают в нервную терминаль, что приводит к возрастанию высвобождения медиатора в синапсе и, вследствие этого, к усилению рефлекса. Эти изменения обусловлены фосфорилированием белков определенных ионных каналов (рис. 36).

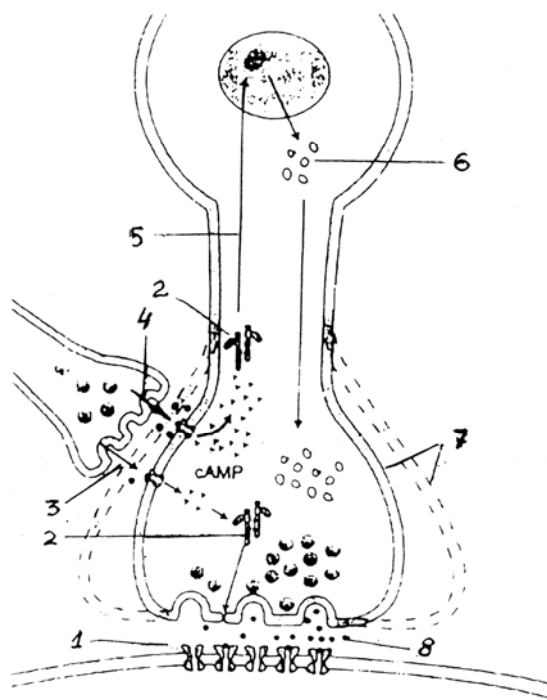


Рис. 36. Механизмы кратко- и долговременной памяти
(по: Kandel, u.a., 1996):

- 1 — рецептор; 2 — протеинкиназа; 3—4 слабый и сильный стимулы (соответственно); 5 — сигнал к ядру клетки; 6 — синтез белков;
7 — модифицированная форма синапса; 8 — медиатор

Глава 6. Механизмы нейрологической памяти

Молекулярные изменения в синапсе могут опосредовать кратковременную и долговременную память у моллюска аплизии. На схеме показан синапс, являющийся мишенью для другого синапса. Кратковременная память может быть реализована, когда слабый стимул (тонкая стрелка в нижней части рисунка) вызывает фосфорилирование белка ионных каналов, которые обеспечивают механизм высвобождения увеличенного количества медиатора. Для запуска долговременной памяти требуется сильный и более продолжительный стимул (толстая стрелка на рисунке). Такой стимул вызывает увеличение уровня молекулярного посредника — цАМФ, который далее вызывает активацию протеинкиназ. Они будут фосфорилировать различные белки и действовать на клеточное ядро, которое в ответ синтезирует новые белки. Это может привести к изменениям формы и функции синапса. Благодаря этому может быть повышена эффективность синапса и увеличено высвобождение медиатора.

6.2. Механизмы долговременной памяти

В XX в. существовали представления о том, что долговременная память обусловлена возникновением новых синапсов между нейронами. Сейчас же выдвинута гипотеза о том, что фиксация следа памяти связана со стойкими изменениями синаптической проводимости в пределах определенного нейронного ансамбля. Это привело к многочисленным поискам, направленным на выяснение факторов, обеспечивающих модуляцию эффективности синаптической передачи и длительное сохранение ее в нейронных сетях. В результате стало общепризнанным представление о том, что в основе долговременной памяти лежат весьма сложные структурно-химические преобразования — как на системном, синаптическом, так и клеточном уровнях головного мозга. Особенно много внимания сейчас уделяется нейрохимическим преобразованиям, обеспечивающим фиксацию памятных следов. Все химические вещества, относящиеся к проблеме памяти, можно разде-

6.2. Механизмы долговременной памяти

лить на три группы: нейромедиаторные системы, нейропептиды и информационные макромолекулы.

Нейромедиаторные системы. Поскольку процесс передачи информации в синапсах является многоступенчатым, то изучается ряд биологически активных веществ, в том числе и медиаторов, на то или иное звено передачи. Получены данные о том, что образование УР повышает чувствительность корковых нейронов у позвоночных к ацетилхолину, а у беспозвоночных долговременная память связана со стабильным изменением чувствительности к этому моноамину (Кэндел, 1980). Разработана гипотеза о том, что норадреналин, выделяющийся при подкреплении, пролонгирует активность нейронов, вызванную условным стимулом, и этим облегчает формирование УР. При этом катехоламинергическая и серотонинергическая системы принимают самое непосредственное участие в механизмах долговременной памяти. Вероятно и участие в процессах долговременной памяти гаммоаминомасляной и глутаминовой кислот, а также вторичных посредников — циклических нуклеотидов, ионов Ca^{2+} (Kandel, u.a., 1996). Э. Кэндел показал, что более мощные и дольше длящиеся, чем при кратковременной памяти, стимулы вызывают результат в форме долговременной памяти, которая сохраняется неделями. Сильный стимул дает подъем к возрастанию уровня информационных молекул с АТФ и, следовательно, к возрастанию протеинкиназы А. Эти сигналы достигают ядра клетки и вызывают изменения в ряде белков в синапсе. Синтез определенных белков должен возрастать, в то время как других — уменьшаться. Окончательным результатом является то, что размер синапса может возрасть и этим создается длительное усиление синаптической функции. В противоположность кратковременной памяти, для долговременной требуется синтез новых белков. Если синтез новых белков отсутствует (запрещен), долговременная память блокируется, а кратковременная — нет.

Кэндел утверждает, что кратковременная и долговременная формы памяти у моллюска располагаются в синапсе. Позднее в исследованиях на мышах он показал, что тот же самый тип дол-

Глава 6. Механизмы нейрологической памяти

говременных изменений синаптической функции, как и у моллюска аплизии, присущ млекопитающим и людям. Наша память может, подобно вышеуказанному, располагаться в синапсах, и изменение в синаптической функции реализуется центрально, когда формируются разные формы (типы) памяти.

В настоящее время *нейропептиды* интенсивно исследуются в явлениях обучения и памяти у позвоночных и беспозвоночных животных. Внимание привлечено к гормонам гипоталамо-гипофизарного происхождения, к их фрагментам, а также предшественникам и аналогам (окситоцин, вазопрессин, конопрессин) (Пономарева, 2005; и др.). Нейропептиды обнаружены в окончаниях аксонов нейронов вместе с медиаторами, вместе с ними создают и поддерживают на постсинаптической мембране специфические рецепторные мозаичные наборы, способствующие быстрому проведению определенного вида возбуждения. Пептид-спутник повышает сродство рецептора к основному медиатору, и поскольку он более стабилен, чем основной медиатор, то обеспечивает пролонгированное облегчение проведения через синапс. Показано участие вазопрессина в формировании памятных следов, в консолидации сформировавшихся энграмм; отмечено, что окситоцин нарушает сохранение выработанных навыков независимо от типа обучения у животных. Также изучаются эндогенные опиоиды — эндорфины и энкефалины, которые оказывают выраженное влияние на обучение и память: улучшают сохранение УР, замедляют их угашение.

Информационные макромолекулы также исследуются на предмет их участия в долговременной памяти. Теоретические представления существуют в виде двух гипотез: первая предполагает, что обучение и память связаны с кодированием приобретенных форм поведения в информационных макромолекулах, вторая, учитывая взаимосвязь генома и синтеза специфических нервных клеток, считает, что функциональное и структурное объединение нейронов при выработке УР образует энграмму памяти. Для подтверждения первой гипотезы приводятся сле-

6.2. Механизмы долговременной памяти

дующие аргументы: при обучении происходит качественное изменение РНК и белков, а потому возможно «переносить память» от обученного мозга к необученному с помощью модифицированной РНК или полипептидов. Однако пока не получено ни одного убедительного аргумента в пользу признания определяющей роли макромолекулы в кодировании индивидуального опыта. Тем не менее существуют достаточно убедительные наблюдения, говорящие о наличии стимулирующего влияния экстракта мозга или ликвора обученных доноров на способность к обучению реципиентов. Аналогичные феномены получены и на беспозвоночных (Степанов, 2001). Для понимания механизмов «переноса» может быть использована гипотеза об участии иммунологических механизмов в долговременной памяти. В свете данной гипотезы действующим началом «переноса памяти» может быть избыточный антиген пептидной природы, который способен автоматически найти в мозге реципиента либо соответствующую клетку, либо синапс.

Существует много данных о том, что полноценный белковый синтез в мозге необходим для процесса консолидации и формирования долговременной памяти. Убедительные данные получены об участии в функциях памяти для двух мозгоспецифических белков S-100 и 14—3—2. Первый из них активно взаимодействует с мембраной и сократительными белками нейрона при участии ионов кальция. Второй является ферментативным белком, участвующим в реакциях гликолиза в нейронах.

Глава 7. ИНТЕГРАТИВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МОЗГА

7.1. Доминанта и условный рефлекс как основные принципы интегративной деятельности мозга

Очаг стационарного возбуждения в КБП. Понятие стационарного очага возбуждения было введено в науку Н.Е. Введенским и А.А. Ухтомским: это очаг возбуждения в ЦНС с повышенной возбудимостью и способностью «привлекать» возбуждения из других источников, то есть реагировать на посторонние, не адекватные ему, раздражения. Этот очаг может быть сформирован экспериментально электрическими и фармакологическими стимулами, что показал В.С. Русинов (1969). Он установил, что стационарное возбуждение в КБП сопровождается сдвигом уровня постоянного потенциала и его можно искусственно вызвать слабым постоянным током (в области анода). Анодизация коркового представительства одной из конечностей кролика создает условия, при которых ранее индифферентные (неадекватные) световые и звуковые раздражения начинают вызывать (как и адекватный раздражитель) двигательную реакцию соответствующей конечности. Такой очаг возбуждения обладает способностью суммировать адекватные и неадекватные возбуждения, свойствами инертности, торможения и восстановления при оптимальных условиях раздражения — аналог доминанты (Д) Ухтомского. Структурами, где образуются такие очаги, являются апикальные дендриты пирамидных клеток, интернейроны и клетки глии КБП. Их анодизация создает условия, при которых значительная часть нейронов становится полисенсорной. К этому следует добавить, что в формировании

7.1. Доминанта и условный рефлекс

коркового Д очага участвуют различные неспецифические образования таламуса: дополнительная поляризация мезенцефалических и таламических ядер РФ облегчала формирование двигательной Д, усиливала ее. Так формируется Д: в очаге происходит установка на определенный уровень стационарного возбуждения, способствующий суммированию ранее подпороговых возбуждений, и перевод на оптимальный для данных условий ритм работы, когда очаг отзывчив и одновременно тормозятся другие работающие очаги. Важен и временной фактор существования — именно на длительности следовых процессов и базируются вышеуказанные свойства Д. Следовые процессы отличают Д от частных коротких рефлексов, в них заключена прогрессивная роль Д в процессе новообразования рефлексов на среду, когда происходит подбор нужных раздражений.

Гипоталамический очаг стационарного возбуждения. Естественный механизм формирования Д можно демонстрировать на примере свойств хеморецептивных зон мозга. Такие «центральные хеморецепторы» или их совокупности идентифицированы в ядрах гипоталамуса. В них возникают первичные очаги при формировании некоторых естественных биологических Д и, соответственно, потребностей (жажды, голода). Эти потребности обеспечиваются длительной активацией низкопороговых нейронов и окружающих их глиальных клеток. Так, стойкая мотивация жажды сопровождается возникновением в супраоптическом и латеральном ядрах длительных вспышек гиперсинхронизованной активности, которые с усилением мотивации иррадируют на КБП. Эти вспышки провоцируются также световыми и звуковыми стимулами и исчезают после внутриполостного введения воды или внутривенного введения физиологического раствора. Все это говорит о том, что при жажде в гипоталамусе формируется стойкий доминантный очаг. Возникновение первичных очагов может вести к появлению вторичных, более мощных, очагов в других отделах мозга (гиппокамп, КБП), где имеются предпосылки для более продолжительного удержания следовых процессов. Так, в нейронах гиппокампа посттетаническая потенциация длится часами или сутками. Имеются и другие данные, говоря-

щие о том, что локализация первичных очагов связана с ядрами гипоталамуса, тогда как топография вторичных очагов должна опираться на гипоталамо-кортикальные связи. Если первичные очаги в гипоталамусе возникают и поддерживаются за счет гуморальных факторов, то вторичные очаги в КБП являются проекционными по своему происхождению и поддерживаются за счет конвергенции к ним множества суммируемых здесь сенсорных влияний. По-видимому, следовые процессы здесь мощны и приводят к структурным изменениям, как это показано Э. Кэнделом на нейронах аплизии, что приводит к длительной модификации передачи в синапсах. Исследования на беспозвоночных и позвоночных животных показали, что наряду с сенситизацией (С) разных форм поведения возникает реакция общего «пробуждения» (arousal). Она вызывается разными факторами: вниманием, страхом, высоким уровнем отвлекающих стимулов, а также мотивационными факторами (голод, жажда). По операциональным критериям в реакции «пробуждения» можно выделить два компонента: ориентацию по направлению к стимулу и генерализованное изменение поведенческой реактивности — повышение в одних поведенческих системах и одновременное понижение в других (Кэндел, 1980). Здесь уже просматриваются некоторые свойства Д — повышение возбудимости и сопряженное торможение. Более детальное изучение С и реакции «пробуждения» у моллюска прудовика показало, что оба феномена пластичности обладают свойствами Д (Осипов, Пономарева, 2001). А.А. Ухтомский считал возможным формирование Д у моллюска прудовика, а также у лягушки. Следовательно, феномен общей активации («пробуждение») обладающий свойствами С и Д, присущ всем живым существам, обладающим организованной НС.

Доминанта и условный рефлекс. А.А. Ухтомский писал, что «воронка» Шеррингтона опиралась на постоянные рефлекторные дуги, а И.П. Павлов показал самое закладывание и новообразование нервной связи в этой воронке, привлечение все новых видов рецепции, конвергирующих на относительно постоянные исполнительные органы. Эта связь может закладываться случайно, потому что работа данного органа совпа-

7.1. Доминанта и условный рефлекс

дала во времени с данной рецепцией. КБП бдительно отмечает такие совпадения, закладывает по их поводу новые связи, сначала временные, а затем закрепляющиеся в качестве опыта и фонда, который будет использован животным в дальнейшей жизни, — закладывается и закрепляется новая рефлекторная дуга. Рецептивное поле Д создает спектр тех сигнально значимых факторов среды, которые обеспечивают данную Д на трех разных стадиях ее существования:

— первая стадия — стадия, безразлично привлекающая к себе в качестве поводов возбуждения всевозможные рецепции;

— вторая стадия — образование УР, когда из множества рецепций Д вылавливает группу рецепций, которая для нее особенно биологически интересна (натуральные раздражители; ключевые — по терминологии этологов) — происходит выработка адекватного раздражителя для Д;

— третья стадия — стадия более или менее исключительной связи данной Д с данным рецептивным содержанием, когда каждый из контрагентов (мотивация и внешний образ) будут вызывать и подкреплять исключительно друг друга.

На третьей стадии речь идет о динамической констелляции мозговых структур, обеспечивающих целенаправленное поведение организма. По мнению П.В. Симонова, синтез механизма Д с механизмами формирования УР обеспечивают два фактора, необходимых и достаточных для организации целенаправленного поведения: его активный творческий характер (доминанта) и точно соответствующий объективной реальности упроченный, тонко специализированный УР. Следовательно, Д и УР рассматриваются в качестве основных принципов организации целенаправленного и адаптивного поведения.

7.2. Высшие интегративные системы мозга

У позвоночных четко выделены два уровня интегративных систем: ретикулостволовой и таламокортикальный уровни интеграции. РФ — филогенетически старая система мозга,

Глава 7. Интегративная деятельность мозга

морфологически занимает центральное положение на всем протяжении ствола мозга (рис. 37). Основой РФ служат длинноотростчатые нейроны, аксоны которых распространяются как в ростральном, так и каудальном направлении и соединяют разные отделы внутри РФ, а последнюю — со спинным мозгом, большими полушариями и мозжечком. Каждая СС направляет пути в РФ, также установлены влияния на нее соматических и висцеральных нервов, что дало основание считать одной из функций РФ висцеросоматическую интеграцию. Найдены также пути в РФ от ядер тройничного нерва, вестибулярных ядер, верхней оливы. КБП оказывает регулирующее влияние на деятельность РФ, а РФ посылает пути в восходящем направлении — к структурам КБП по топическому принципу, а в нисходящем направлении — к спинному мозгу, мозжечку, ядрам специфических систем.

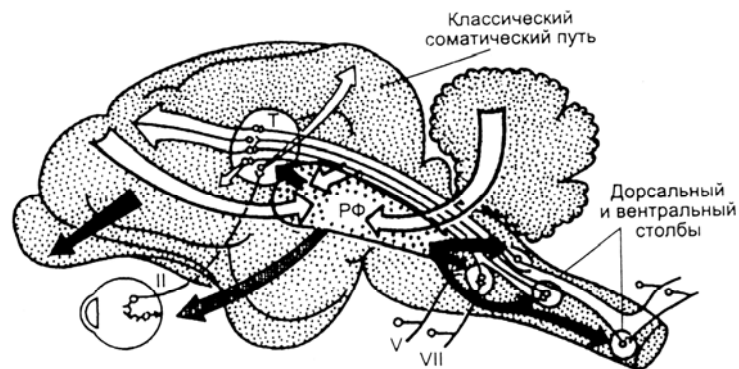


Рис. 37. Схема стволовой части мозга кошки, показывающая корковые связи ретикулярной формации (РФ) (по: Батуев, 2005). Стрелками с точками показаны влияния на РФ; темные стрелки — тормозящие эффекты ствола мозга на сенсорную проводимость в мозгу; заштрихованные стрелки — облегчающие или тормозящие эффекты ствола мозга на рецептор; Т — таламус; II, V, VIII — черепно-мозговые нервы

Для нейронов РФ характерна аутогенная ритмика, которая осуществляет тонические влияния на спинной мозг и большие

7.2. Высшие интегративные системы мозга

полушария. Сами нейроны РФ способны отвечать на раздражение практически всех афферентных путей или центральных мозговых структур. Такая обширная конвергенция влияний у разных нейронов РФ варьирует и зависит от функционального состояния мозга. Более того, в самой РФ поступающая от специфических путей афферентная модальность «перерабатывается» в полимодальную вследствие распространения ее по полисинаптическим путям внутри самой РФ. Поэтому к ядрам таламуса поступает импульсация, являющаяся продуктом полимодального интегрирования на нейронах РФ. Импульсные тонические влияния РФ на специфические СС приводят к модуляции проведения по ним соответствующих сигнализаций. В результате создаются предпосылки для успешного синтеза различных информации на более высоких уровнях мозга в ассоциативных таламокортикальных системах. У высших млекопитающих это своеобразные структуры, не принадлежащие какой-либо одной СС, но получающие информацию от нескольких СС. Ассоциативные ядра таламуса относятся к внутренним ядрам, афферентные входы к которым идут не от сенсорных лемнисковых путей, а от их релейных образований. В свою очередь эти ядра проецируются на ограниченные корковые зоны, которые именуются ассоциативными полями.

Таламокортикальный уровень интеграции. Согласно анатомическим данным выделяют две высшие ассоциативные системы мозга. Первая, таламопариетальная система включает заднюю группу ассоциативных ядер, проецирующихся на теменную область коры. Вторая, таламофронтальная система, состоит из медиодорзального ядра с его проекцией на лобную область коры. Обе ассоциативные системы являются продуктом прогрессивной дифференциации неспецифического таламуса и достигают значительных размеров у приматов и человека.

Таламопариетальная система. Теменная кора является местом широкой гетеросенсорной конвергенции по волокнам от специфических, ассоциативных и неспецифических ядер таламуса, а также по путям от сенсорных корковых зон и симметричной коры противоположного полушария. Световые воздействия ока-

Глава 7. Интегративная деятельность мозга

зывают наиболее сильный эффект на теменную кору: здесь описаны наряду с мультисенсорными собственно зрительные нейроны, которые отвечают на перемещения в определенном направлении сложных геометрических фигур. Эти же нейроны иногда отвечают и на звуковые воздействия, и на движение глаз. Обнаружено три типа межсенсорного взаимодействия на нейронах теменной коры: суммирующий нейрон, который при одновременном гетеросенсорном раздражении отвечает более сильным разрядом с более коротким латентным периодом, чем на мономодальные стимулы тормозящийся нейрон, латентный период которого увеличивается, когда стимул из моносенсорного превращается в гетеросенсорный, детектор комплекса, который отвечает ИА только при комплексном гетеросенсорном воздействии и не реагирует на изолированное применение мономодальных стимулов. В теменной коре существуют полисенсорные клетки, отображающие докорковый, таламический уровень интеграции, а также и нейроны, на мембране которых реализуются собственно кортикальные механизмы межсенсорного синтеза. Теменная ассоциативная кора посылает мощные нисходящие связи ко многим сенсорным, лимбическим, ретикулярным и двигательным аппаратам мозга и даже образует волокна в составе кортикального тракта. Все вышесказанное дает основание рассматривать теменные области коры как важнейший дискриминационно-интегративный аппарат больших полушарий.

Таламофронтальная система. Сенсомоторная кора получает множественные проекции из специфических, ассоциативных и неспецифических отделов таламуса, ассоциативные кортико-кортикальные и транскаллозальные входы из противоположного полушария и характеризуется наличием сложных синаптических комплексов для конвергенции на одном и том же нейроне множества афферентных влияний. Вставочные нейроны и нейроны пирамидного тракта сенсорной коры являются мультисистемными клетками. Для них также установлены три типа ответных реакций: привыкание, сенситизация и экстраполяция. Эти пластические перестройки свидетельствуют о наличии сложных механизмов функциональной кон-

7.2. Высшие интегративные системы мозга

вергенции, непосредственно относящихся к формированию системных реакций целостного организма.

В настоящее время установлены следующие основные механизмы работы ассоциативных систем мозга (Батуев, 2005):

— механизм мультисенсорной конвергенции: афферентные посылки о биологической значимости сигнала, подвергшиеся селекции, вступают в интеграцию на уровне коры для формирования программы целенаправленного поведения;

— механизм пластических перестроек при гетеромодальных сенсорных воздействиях (привыкание, сенситизация, экстраполяция, факт важной роли доминирующей мотивации в определении спектра конвергирующих модальностей и в организации внутрикорковых интеграций);

— механизмы краткосрочного хранения следов интеграции (длительная внутрикорковая или таламокорковая реверберация).

Отметим, что у высших беспозвоночных — насекомых и моллюсков — некоторые головные ганглии и грибовидные тела в них выполняют интегративные функции разных уровней сложности. В.П. Лапицкий (2004) показал, что надглобочные ганглии в мозгу насекомых (тараканов) осуществляют анализ поступающей от проприорецепторов конечностей информации и формируют команды поведения насекомых. Эти данные вносят вклад в новое направление нейрофизиологии беспозвоночных, посвященное анализу интегративных механизмов мозга у них.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Основная

- Батуев А.С.* Высшая нервная деятельность. М., 2002.
- Батуев А.С.* Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем. М., 2005.
- Батуев А.С., Куликов Г.А.* Введение в физиологию сенсорных систем. М., 1984.
- Вартанян И.А.* Физиология сенсорных систем. СПб., 1999.
- Данилова Н.Д., Крылова А.Л.* Физиология высшей нервной деятельности. М., 2000.
- Зорина З.А., Полетаева И.И.* Поведение животных М., 2000.
- Зорина З.А.* Зоопсихология. Элементарное мышление животных. М., 2001.
- Коган А.Б.* Основы физиологии высшей нервной деятельности. М., 1988.
- Лапицкий В.П.* Сравнительная физиология нервной системы. СПб., 2004.
- Осипов Б.С.* Поведение беспозвоночных. Калининград, 1988.
- Резникова Ж.И.* Интеллект и язык животных и человека. М., 2005.
- Симонов П.В.* Мотивированный мозг. М., 1987.
- Смирнов В.М., Будылина С.М.* Физиология сенсорных систем и высшая нервная деятельность. М., 2004.
- Смит К.* Биология сенсорных систем. М., 2005.

Дополнительная

- Анохин П.К.* Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.

Рекомендуемая литература

- Батуев А.С.* Высшие интегративные системы мозга. Л., 1981.
- Годфруа Ж.* Что такое психология?: В 2 т. М., 1992.
- Данилова Н.Н.* Психофизиология. М., 1998.
- Жуков В.В., Пономарева Е.В.* Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем. Калининград, 2004.
- Ильин Е.П.* Дифференциальная психофизиология. СПб., 2003.
- Котляр Б.И., Тимофеева Н.О., Ерошенко Т.М. и др.* Пластичность нервных клеток. М., 1977.
- Кругликов Р.И.* Нейрохимические механизмы обучения и памяти. М., 1981.
- Крушинский Л.В.* Биологические основы рассудочной деятельности. М., 1986.
- Кэндел Э.* Клеточные основы поведения. М., 1980.
- Меннинг О.* Поведение животных. М., 1982.
- Орбели Л.А.* Избранные труды. Т. 3. Л., 1964.
- Осипов Б.С.* Функциональная пластичность нейронов моллюсков. Л., 1980.
- Осипов Б.С.* Нейрофизиология беспозвоночных. Калининград, 1982.
- Осипов Б.С., Пономарева Е.В.* Доминанта и сенситизация — идентичные феномены в нервной системе животных // Ученые Ухтомского А.А. и современная наука. СПб., 2000.
- Осипов Б.С., Пономарева Е.В.* Операциональные критерии доминанты у моллюска *Lymnaea stagnalis* (L.) // XVIII съезд физиол. общ-ва им. акад. И.П. Павлова. М., 2001.
- Павлов И.П.* Физиология нервной системы // И.П. Павлов, И.М. Сеченов, Н.Е. Введенский. Т. 4. Л., 1952.
- Пономарева Е.В.* Эффекты экзогенного нейропептида конопрессина на пищевое поведение пресноводного моллюска обыкновенного прудовика *Lymnaea stagnalis* (L.) // Гидробиологические исследования в бассейне Балтийского моря, Атлантическом и Тихом океанах на рубеже тысячелетий. Калининград, 2005.
- Рабинович М.Я.* Замыкательная функция мозга. М., 1975.
- Русинов В.С.* Доминанта. Электрофизиологическое исследование. М., 1969.
- Сеченов И.М.* Избранные произведения. М.; Л., 1952.

Рекомендуемая литература

Слоним А.Д. Среда и поведение. Л., 1976.

Соколов Е.Н. Нейронные механизмы памяти и обучения. М., 1981.

Степанов И.И. Гуморальный компонент регуляции процессов регенерации и обучения: Автореф. дис. ... д-ра мед. наук. СПб., 2001.

Судаков К.В. Биологические мотивации. М., 1971.

Ухтомский А.А. Доминанта. СПб., 2002.

Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. М., 1990.

Шульговский В.В. Физиология высшей нервной деятельности с основами нейробиологии. М., 2003.

Baranyi A., Feher O. Selectiv facilitation of synapses in the neo-cortex by heterosgnaptic activation // Brain Res. 1981. V. 212. № 1.

Dudel J., Menzel R., Schmidt R.F. Neurowissenschaft: vom Molekuel zur Kognition. Berlin; Heidelberg; New York, 1996.

Kandel E.R., Schwartz L.H., Jessell T.M. Neurowissenschaften: eine Einfuehrung. Heidelberg; Berlin; Oxford, 1996.

Müller W.A. Tier-und Humanphysiologie. Berlin; Heidelberg; New York, 1998.

Osipov B.S. Homosynaptic sensitization and the identification criteria for snoil *Lymnaea stagnalis* feeding behaviour // Symple nervous system. Puschino, 1994.

Reichert H. Introduction to neurology. Stuttgart; New York, 1992.

Shepherd G.M. Neurobiologie. Berlin; Heidelberg; New York, 1993.

Учебное издание

**Борис Сергеевич Осипов
Евгения Владимировна Пономарева**

**ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ
И СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ**

Учебное пособие

Редактор Л.Г. Ванцева. Корректор Е.В. Владимирова
Оригинал-макет подготовлен Ю.Ю. Филипповым

Подписано в печать 07.06.2006 г.

Бумага для множительных аппаратов. Формат 60×90 ¹/₁₆.
Гарнитура «Таймс». Ризограф. Усл. печ. 6,0 л. Уч.-изд. 3,8 л.
Тираж 150 экз. Заказ .

Издательство Российского государственного университета им. Иммануила Канта
236041, г. Калининград, ул. А. Невского, 14