

Федеральное агентство по образованию
АМУРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ГОУ ВПО «АмГУ»

УТВЕРЖДАЮ
Зав. кафедрой ПиП
_____ А.В. Лейфа
«__» _____ 2007 г.

ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
И СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЙ КОМПЛЕКС ПО ДИСЦИПЛИНЕ

для специальности 030301 «ПСИХОЛОГИЯ»

Составитель: Перельман Ю.М.

Благовещенск

2007

Печатается по решению
редакционно-издательского совета
факультета социальных наук
Амурского государственного
университета

Ю.М.Перельман

Учебно-методический комплекс по дисциплине «Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем» разработан для студентов очной и заочной форм обучения специальности 03.03.01 «Психология». Благовещенск: Амурский гос. ун-т, 2007.

Учебное пособие составлено в соответствии с Государственным стандартом СД.Ф.01 ГОУВПО для специальности 03.03.01 и включает наименование тем, цели и содержание лекционных, семинарских и практических занятий; тестовые задания для контроля изученного материала; темы рефератов и вопросы для самостоятельной работы; вопросы для итоговой оценки знаний; тестовые задания для проверки в электронной форме остаточных знаний; список рекомендуемой литературы; учебно-методическую карту дисциплины.

© Амурский государственный университет, 2007

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
1. ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ ДИСЦИПЛИНЫ, ЕЕ МЕСТО В УЧЕБНОМ ПРОЦЕССЕ	6
2. СОДЕРЖАНИЕ ДИСЦИПЛИНЫ	8
2.1. НАИМЕНОВАНИЕ ТЕМ, ОБЪЕМ (В ЧАСАХ) ЛЕКЦИОННЫХ, СЕМИНАРСКИХ ЗАНЯТИЙ И САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ	8
2.2. СЕМИНАРСКИЕ ЗАНЯТИЯ. САМОСТОЯТЕЛЬНАЯ РАБОТА	9
2.3. КУРС ЛЕКЦИЙ	20
2.4. ВОПРОСЫ К ЗАЧЕТУ И ЭКЗАМЕНУ	95
2.5. ТРЕБОВАНИЯ К НАПИСАНИЮ РЕФЕРАТА	97
2.6. КРИТЕРИИ ОЦЕНКИ ЗНАНИЙ СТУДЕНТОВ	98
3. УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКИЕ МАТЕРИАЛЫ ПО ДИСЦИПЛИНЕ	99
3.1. РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА	99
3.2. ПЕРЕЧЕНЬ НАГЛЯДНЫХ ПОСОБИЙ	100
4. УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКАЯ (ТЕХНОЛОГИЧЕСКАЯ) КАРТА ДИСЦИПЛИНЫ «ФИЗИОЛОГИЯ ВНД И СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ	100

ВВЕДЕНИЕ

В основе психологии лежит высшая нервная деятельность, без понимания основных закономерностей которой невозможно формирование знаний и умений, необходимых для выявления и коррекции различных форм психологических нарушений. Под высшей нервной деятельностью понимают деятельность больших полушарий головного мозга и ядер ближайшей подкорки, обеспечивающей нормальные сложные взаимоотношения организма с окружающей средой. В отличие от высшей нервной деятельности низшая нервная деятельность осуществляется нижележащими отделами головного и спинного мозга и обеспечивает главным образом соотношение и интеграцию частей организма между собой.

Высшая нервная деятельность осуществляется совокупностью безусловных и условных рефлексов, высших психических функций и обеспечивает индивидуальное приспособление к изменяющимся условиям среды, т. е. обеспечивают адекватное поведение во внешнем мире. Впервые представление о рефлекторном характере деятельности высших отделов мозга было высказано И.М.Сеченовым, который указывал, что все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения являются рефлекторными. Это было важнейшее материалистическое положение, которое позволило распространить рефлекторный принцип на психическую деятельность человека.

Идеи И.М.Сеченова в дальнейшем получили экспериментальное подтверждение в трудах И.П.Павлова, который разработал метод объективной оценки функций высших отделов мозга — *метод условных рефлексов*, с помощью которого доказал, что высшая нервная деятельность является рефлекторной.

Современная физиология рассматривает живой организм как систему взаимосвязанных процессов, исходя из представлений о структуре ее элементов и специфических типах прямых и обратных связей. При анализе

отдельных сторон физиологии высшей нервной деятельности и сенсорных систем отдается предпочтение комплексному подходу в изложении закономерностей, взаимосвязанных с соответствующими современными данными морфологии, биохимии и эмбриологии.

Формирование у будущих специалистов теоретических знаний и практических навыков работы в клиничко-психологической сфере во многом зависит от организации преподавателем учебного процесса по отдельной дисциплине, а учебно-методический комплекс учебной дисциплины одна из важных составляющих этого процесса.

Данное пособие составлено с учетом рекомендаций учебно-методического отдела АмГУ и включает следующие разделы:

- цели и задачи дисциплины, ее место в учебном процессе;
- содержание дисциплины;
- учебно-методические материалы по дисциплине;
- учебно-методическая карта дисциплины.

1. ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ ДИСЦИПЛИНЫ, ЕЕ МЕСТО В УЧЕБНОМ ПРОЦЕССЕ

1.1. Цель преподавания дисциплины:

Раскрыть основные закономерности функционирования сенсорных (анализаторных) систем организма человека и его высшей нервной деятельности, а также выяснить основные философско-методологические принципы физиологии высших отделов нервной системы.

1.2. Задачи изучения дисциплины:

- усвоение основ функционирования сенсорных систем организма человека;
- усвоение основ высшей нервной деятельности человека: сон, бодрствование, условные рефлексы, память, эмоции, поведение, мотивация, потребности, особенности высшей нервной деятельности человека;
- усвоение методологических принципов функционирования анализаторных систем организма человека и высшей нервной деятельности;
- развитие научного логического мышления студентов при изучении данного курса;
- выработка у студентов материалистического мировоззрения при изучении проблем сенсорного восприятия и высшей нервной деятельности;
- формирование у студентов навыка самостоятельной работы с научной, учебной, справочной и учебно-методической литературой.

1.3. Перечень дисциплин с указанием разделов (тем), усвоение которых студентами необходимо при изучении данной дисциплины:

1. Анатомия центральной нервной системы: рецепторы, органы чувств, структурная организация центральной нервной системы.
2. Физиология центральной нервной системы: кодирование информации в рецепторах, нервный импульс, синапсы, физиология мозговых структур.

3. Общая психология: ощущения, представления, воображение, память, эмоции.

4. Социальная психология: социально детерминированные виды поведения (трудовая деятельность человека, обучение, коллективный труд), особенности физического и умственного труда, оптимальные режимы работоспособности организма, индивидуальные особенности физиологии высшей нервной деятельности человека.

5. Педагогика: основные методы дидактики.

6. Философия: основные законы философии, категории «материя» и «сознание».

2. СОДЕРЖАНИЕ ДИСЦИПЛИНЫ

2.1. НАИМЕНОВАНИЕ ТЕМ, ОБЪЕМ (В ЧАСАХ) ЛЕКЦИОННЫХ, СЕМИНАРСКИХ ЗАНЯТИЙ И САМОСТОЯТЕЛЬНОЙ РАБОТЫ

Тематический план

Номер темы	Раздел курса	Лек.	Семи н. Зан.	Сам. Раб.
1	Общая характеристика сенсорных (анализаторных) систем	2	2	2
2	Зрительный анализатор	2	2	4
3	Слуховой анализатор	2	2	4
4	Вестибулярный анализатор	2	2	4
5	Двигательный анализатор	2	2	4
6	Тактильный анализатор	2	2	4
7	Температурный анализатор	2	2	4
8	Обонятельный и вкусовой анализаторы	2	2	2
9	Интероцептивный и ноцицептивный анализаторы	2	2	4
10	История, предмет, задачи и принципы физиологии ВНД	2	2	2
11	Врожденная деятельность организма	2	2	2
12	Обучение и закономерности условнорефлекторной деятельности	2	2	2
13	Память и обучение	2	2	2
14	Структура поведенческого акта	2	2	2
15	Потребности, мотивация, эмоции	2	2	2
16	Функциональные состояния ЦНС	2	2	2
17	Особенности ВНД человека	2	2	2
18	Индивидуальные различия ВНД человека	2	2	2
	Всего:	36	36	50

2.2. СЕМИНАРСКИЕ ЗАНЯТИЯ. САМОСТОЯТЕЛЬНАЯ РАБОТА.

ТЕМА 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕНСОРНЫХ (АНАЛИЗАТОРНЫХ) СИСТЕМ

Семинарское занятие 1.

Цель – составить понятие об органах чувств, анализаторах, сенсорных системах. Определить значение анализаторов в познании мира.

Вопросы для обсуждения

1. Роль различных видов афферентации: обстановочной, пусковой и обратной в процессе познания.
2. Периферический (рецепторный) отдел анализаторов. Основные задачи психопатологии.
3. Проводниковый отдел анализатора.
4. Кортикальный отдел анализатора.
5. Кодирование информации в различных отделах анализаторов.

Контрольные вопросы

1. Функциональная организация анализатора.
2. Взаимодействие анализаторов.
3. Закон Вебера-Фехнера

Самостоятельная работа

Реферат

1. Методики исследования анализаторов.

Литература для самостоятельной работы

Основная: № № 1, 2, 6, 7

Дополнительная: № № 8, 13, 16

ТЕМА 2. ЗРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР.

Семинарское занятие 2.

Цель – усвоить представление о принципах работы рецепторного аппарата зрительного анализатора.

Вопросы для обсуждения

1. Фотохимические процессы в рецепторах сетчатки при действии света.
2. Функции биполярных и ганглиозных клеток сетчатки.
3. Современные представления о восприятии цвета.
4. Рефракция и аккомодация.
5. Формирование зрительного образа.

Контрольные вопросы:

1. Рецепторный аппарат зрительного анализатора.
2. Острота зрения и поле зрения.
3. Проводниковый и корковый отделы зрительного анализатора.

Самостоятельная работа

Реферат

1. Роль правого и левого полушария в зрительном восприятии.

Литература для самостоятельной работы

Основная: № № 1, 2,3,6,7,9.

Дополнительная: № № 8,12,13,16

ТЕМА 3. СЛУХОВОЙ АНАЛИЗАТОР.

Семинарское занятие 3

Цель – усвоить представления о принципах работы слухового анализатора.

Вопросы для обсуждения

1. Звукоулавливающий и звукопроводящий аппараты.
2. Звуковоспринимающий аппарат.
3. Проводниковый отдел слухового анализатора.
4. Корковый отдел слухового анализатора.
5. Бинауральный слух.

Контрольные вопросы

1. Строение кортиева органа.
2. Механизм различения тонов.

Самостоятельная работа

Рефераты

1. Теории восприятия звуков.
2. Центральные механизмы анализа звуков.

Литература для самостоятельной работы

Основная: № № 1, 2,3,6,7,9

Дополнительная: № № 8,12,13,16

ТЕМА 4. ВЕСТИБУЛЯРНЫЙ АНАЛИЗАТОР.

Семинарское занятие 4

Цель – усвоить представление о механизме функционирования вестибулярного анализатора.

Вопросы для обсуждения

1. Рецепторный отдел вестибулярного анализатора.
2. Проводниковый отдел вестибулярного анализатора.
3. Корковое представительство вестибулярного анализатора.
4. Механизмы определения положения тела в пространстве.
5. Механизмы восприятия углового и линейного ускорения.

Контрольные вопросы

1. Строение вестибулярного аппарата.
2. Тренировка вестибулярного аппарата.
3. Роль вестибулярного анализатора в определении положения тела в пространстве.

Самостоятельная работа

Рефераты:

1. Состояние невесомости.

Литература для самостоятельной работы

Основная: №№ 2,3,4,8,9.

Дополнительная: 1,5,15,17

ТЕМА 5. ДВИГАТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР.

Семинарское занятие 5

Цель – усвоить представления о роли и функции двигательного анализатора.

Вопросы для обсуждения

1. Роль двигательного анализатора в восприятии и оценке положения тела в пространстве.
2. Роль двигательного анализатора в формировании движений организма.
3. Рецепция двигательной активности
4. Проводниковый отдел двигательного анализатора.
5. Кортиковые центры двигательного анализатора.

Контрольные вопросы

1. Кортиковый контроль двигательной активности организма.
2. Проследите афферентные пути двигательного анализатора.
3. Методы исследования двигательного анализатора.

Самостоятельная работа

Рефераты:

1. Роль двигательного анализатора в приспособлении организма к окружающей среде.

Литература для самостоятельной работы

Основная: №№ 2,3,4,9

Дополнительная: 3,5,7,11,18

ТЕМА 6. ТАКТИЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР.

Семинарское занятие 6

Цель – усвоить представление о функции тактильного анализатора.

Вопросы для обсуждения:

1. Классификация и строение тактильных рецепторов.
2. Рецепторный отдел тактильного анализатора.
3. Проводниковый отдел тактильного анализатора.
4. Кортиковый отдел тактильного анализатора.

5. Этиология, клинические проявления психопатии.

Контрольные вопросы

1. Восприятие прикосновения.
2. Восприятие давления.
3. Восприятие вибрации.

Самостоятельная работа

Рефераты

1. Центральные механизмы тактильных ощущений.

Литература для самостоятельной работы

Основная: №№ 2,3,6,7,9

Дополнительная: 19

ТЕМА 7. ТЕМПЕРАТУРНЫЙ АНАЛИЗАТОР

Семинарское занятие 7

Цель – усвоить представление о работе температурного анализатора.

Вопросы для обсуждения

1. Строение тепловых и холодовых рецепторов кожи.
2. Восприятие холода.
3. Проводниковый отдел температурного анализатора.
4. Кортиковые центры температурного анализатора.

Контрольные вопросы

1. Какова роль температурного анализатора в поддержании теплового баланса организма?
2. Типы температурной рецепции.
3. Нарушение температурной чувствительности.

Самостоятельная работа

Реферат

1. Холодовые рецепторы носа и гортани в поддержании температурного гомеостаза легких.

Литература для самостоятельной работы

Основная: №№ 6,7,8,9.

Дополнительная: 3,12,15.

ТЕМА 8. ОБОНЯТЕЛЬНЫЙ И ВКУСОВОЙ АНАЛИЗАТОРЫ.

Семинарское занятие 8

Цель – усвоить представление о работе обонятельного и вкусового анализаторов.

Вопросы для обсуждения

1. Рецепторный отдел обонятельного анализатора.
2. Рецепторный отдел вкусового анализатора.
3. Проводниковый отдел вкусового анализатора.
4. Проводниковый отдел обонятельного анализатора.
5. Классификация вкусовых ощущений

Контрольные вопросы.

1. Механизм вкусовой рецепции.
2. Механизм обонятельной рецепции.
3. Классификация запахов.

Самостоятельная работа

Рефераты:

1. Теория восприятия запахов.
2. Кортиковые механизмы восприятия вкуса.

Литература для самостоятельной работы

Основная: №№ 2,8,9,10

Дополнительная: 9,12,15

ТЕМА 9. ИНТЕРОЦЕПТИВНЫЙ И НОЦИЦЕПТИВНЫЙ АНАЛИЗАТОРЫ.

Семинарское занятие 9

Цель – усвоить представления о механизмах работы интероцептивного и ноцицептивного анализаторов.

Вопросы для обсуждения

1. Рецепторный отдел interoцептивного анализатора.
2. Проводниковый отдел interoцептивного анализатора.
3. Рецепторный отдел ноцицептивного анализатора.
4. Проводниковый отдел ноцицептивного анализатора.
5. Биологическое значение боли.
6. Зоны Захарьина-Геда.

Самостоятельная работа

Реферат

1. Биологически активные точки и принципы рефлексотерапии.

Литература для самостоятельной работы

Основная: №№ 2,3,6,8,9,10

Дополнительная: 3,12,15.

ТЕМА 10. ИСТОРИЯ, ПРЕДМЕТ, ЗАДАЧИ, ПОНЯТИЯ И ПРИНЦИПЫ ФИЗИОЛОГИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Семинарское занятие 10

Цель – усвоение основных принципов осуществления высшей нервной деятельности.

Вопросы для обсуждения

1. История развития взглядов на ВНД.
2. Предмет и задачи физиологии ВНД.
3. Основы теории рефлекторной деятельности.
4. Предпосылки возникновения учения И.П.Павлова о рефлекторной деятельности.

Самостоятельная работа

Реферат

1. Эволюционные закономерности интегративной деятельности мозга.

Литература для самостоятельной работы

Основная: №№ 2,3,6,8,9,10

Дополнительная: 3,12,15.

ТЕМА 11. ВРОЖДЁННАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ОРГАНИЗМА.

Семинарское занятие 11

Цель – усвоить основные понятия о безусловнорефлекторной деятельности организма.

Вопросы для обсуждения:

1. Определение безусловного рефлекса.
2. Классификация безусловных рефлексов.
3. Особенности организации безусловного рефлекса.
4. Инстинкты.

Самостоятельная работа

Реферат

1. Концепция драйва и драйв-рефлексы.

Литература для самостоятельной работы

Основная: №№ 2,3,4,5,6,9

Дополнительная: 4,10,13,18.

ТЕМА 12. ОБУЧЕНИЕ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ.

Семинарское занятие 12

Цель – усвоить современные представления об условных рефлексах как основе обучения и ВНД.

Вопросы для обсуждения:

1. Привыкание как стимул-зависимое обучение.
2. Условные рефлексы как эффект-зависимое обучение.
3. Функциональные основы замыкания временной связи..
4. Доминанта и условный рефлекс.

Самостоятельная работа

Реферат

1. Возрастные изменения условнорефлекторной деятельности.

Литература для самостоятельной работы

Основная: №№ 2,3,6,8,9,10

Дополнительная: 3,12,15.

ТЕМА 13. ПАМЯТЬ И ОБУЧЕНИЕ.

Семинарское занятие 13

Цель – усвоение представлений о механизмах памяти.

Вопросы для обсуждения:

1. Биологическая роль памяти.
2. Временная организация памяти.
3. Структурные основы памяти.
4. Клеточные и молекулярные механизмы памяти.
5. Механизмы обучения

Самостоятельная работа

Реферат

1. Изменения памяти в онтогенезе.

Литература для самостоятельной работы

Основная: №№ 2,3,6,8,9,10

Дополнительная: 3,12,15.

ТЕМА 14. СТРУКТУРА ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА.

Семинарское занятие 14

Цель – усвоение представлений о механизмах поведения.

Вопросы для обсуждения:

1. Учение о функциональных системах организма.
2. Стадии поведенческого акта.
3. Поведение в вероятностной среде .
4. Нейронные механизмы целенаправленного поведения.

Самостоятельная работа

Реферат

1. Изменения поведения в онтогенезе.

Литература для самостоятельной работы

Основная: №№ 2,3,4,9

Дополнительная: 1,3,12,14,15,18

ТЕМА 15. ПОТРЕБНОСТИ, МОТИВАЦИЯ, ЭМОЦИИ.

Семинарское занятие 15

Цель – усвоение представлений о механизмах формирования потребностей, роли мотивации и эмоций в жизнедеятельности человека.

Вопросы для обсуждения:

1. Детерминанты потребностей.
2. Классификация потребностей.
3. Общие свойства различных видов мотивации.
4. Мотивация как доминанта.
5. Нейроанатомия и нейрохимия мотивации.

Самостоятельная работа

Реферат

1. Потребности и воспитание.

Литература для самостоятельной работы

Основная: №№ 2,3,4,9

Дополнительная: 1,3,12,14,15,18

ТЕМА 16. ФУНКЦИОНАЛЬНЫЕ СОСТОЯНИЯ ЦНС.

Цель – усвоить критерии оценки функционального состояния ЦНС.

Семинарское занятие 16

Вопросы для обсуждения:

1. Физиологические индикаторы функциональных состояний.
2. Сон, его виды и фазы.

3. Физиологические механизмы гипнотических состояний.
4. Сновидения.

Самостоятельная работа

Реферат

1. Нейроанатомия функциональных состояний.

Литература для самостоятельной работы

Основная: №№ 2,3,4,5,6,9

Дополнительная: 4,10,13,18.

ТЕМА 17. ОСОБЕННОСТИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА.

Семинарское занятие 17

Цель – усвоить представления об особенностях ВНД человека.

Вопросы для обсуждения:

1. Слово как сигнал сигналов.
2. Речь и её функции.
3. Взаимоотношения первой и второй сигнальных систем.
4. Мозг и сознание.

Самостоятельная работа

Реферат

1. Развитие речи у ребёнка.

Литература для самостоятельной работы

Основная: №№ 2,3,6,8,9,10

Дополнительная: 3,12,15.

ТЕМА 18. ИНДИВИДУАЛЬНЫЕ РАЗЛИЧИЯ ВНД ЧЕЛОВЕКА.

Семинарское занятие 18

Цель – выяснить детерминанты индивидуальных различий ВНД человека.

Вопросы для обсуждения:

1. Теория И.П.Павлова о типах высшей нервной деятельности.
2. Свойства нервной системы и их измерения.
3. Темперамент в структуре индивидуальности.

Самостоятельная работа

Реферат

1. Донервные теории индивидуальности..

Литература для самостоятельной работы

Основная: №№ 2,3,6,8,9,10

Дополнительная: 3,12,15.

2.3. КУРС ЛЕКЦИЙ

ТЕМА 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА СЕНСОРНЫХ (АНАЛИЗАТОРНЫХ) СИСТЕМ

Мы воспринимаем окружающий мир и события, происходящие внутри нас при помощи специализированных органов чувств. Наиболее известные из них – глаза, уши, кожа как орган осязания, язык как орган вкуса и нос как орган обоняния. Каждый из этих органов устроен таким образом, что он реагирует на определенный диапазон влияний окружающей среды и передает соответствующую информацию в ЦНС.

Модальность, качество, специфические сенсорные стимулы.

Каждый орган чувств обеспечивает сенсорные впечатления, которые могут варьировать по интенсивности, но сходны по качеству. Совокупность сходных сенсорных впечатлений, обеспечиваемых определенным органом, называется чувством или формально более точным термином – *модальностью*. В число модальностей входят классические «пять чувств»: зрение, слух, осязание, вкус и обоняние. Однако легко добавить сюда и другие модальности. Так, например, кожа воспринимает не только давление и прикосновение, но также холод и тепло, вибрацию и боль. Вдобавок к этим модальностям, охватывающим сенсорные впечатления, порождаемые внешней средой, действующей на поверхность тела, имеются и другие

модальности, обеспечиваемые сенсорными органами внутри тела и отражающие его собственное состояние. Примерами таких модальностей могут служить чувство равновесия и наше представление относительно положения конечностей или мышечной нагрузки. Кроме того, есть модальности, связанные с информацией о таких состояниях нашего организма, которые мы не осознаем или осознаем лишь косвенно. Среди прочих сюда входят осмотическое давление крови (жажда) или напряжение CO_2 в крови (одышка), а также степень растяжения легких и желудка. Определение «модальность» для этих интероцептивных «чувств» также годится. В каждом случае они объединяют группу сенсорных впечатлений, которые сходны между собой и обеспечиваются специальным органом чувств. Таким образом, число модальностей значительно больше пяти.

Внутри каждой отдельной модальности оказывается можно провести дальнейшее разделение в соответствии с видом сенсорного впечатления, или с его качеством. Так, например, модальность «зрение» может быть охарактеризована такими качествами, как светлота (позиция на серой шкале), краснота, зелень, синева (цвет). Соответствующими качествами для слуха являются высоты различных тонов; качествами для вкуса являются сладкое, кислое, соленое и горькое.

Сенсорное впечатление определенного качества возникает тогда, когда на данный сенсорный орган воздействует соответствующий фактор внешней среды. Качество «кислое» ощущается, когда на язык попадает кислота. Факторы, которые возбуждают сенсорные впечатления определенного качества, называются специфическими сенсорными стимулами или просто *стимулами*. Стимулы обретают свое качество, вступая в реакцию с обнаружившими их клетками органов чувств – *рецепторами*. Эти клетки приспособлены реагировать так сильно и избирательно, как только это возможно, на стимулы определенного специфического качества, что достигается как их местоположением, так и присутствием в них специализированных клеточных органелл.

Органы чувств располагаются в местах воздействия их специфических стимулов: вкусовые рецепторы – на языке, световые рецепторы – в сетчатке глаза. Различные типы рецепторов имеют особые свойства, которые гарантируют максимально возможную чувствительность к качеству специфического стимула.

Количество, порог.

В то время как вид сенсорного впечатления определяется его модальностью и качеством, его интенсивность можно назвать количеством. Количественная характеристика сенсорного впечатления соответствует силе стимула. В ответ на стимулы нарастающей интенсивности рецепторный потенциал становится все больше, и частота генерируемых потенциалов действия увеличивается. Начальная точка кривой стимул-реакция является важной характеристикой; это самый маленький сигнал, который способен вызвать реакцию, или *пороговый стимул*. В случае рецепторной клетки его можно определить как самый маленький стимул, который способен вызвать потенциал действия; для органа слуха, например, его можно определить как самую низкую интенсивность тона, которая воспринимается испытуемым. Вид кривой стимул-реакция может служить характеристикой различных рецепторов, равно как и различных сенсорных впечатлений.

Сенсорные впечатления характеризуются не только модальностью, качеством и количеством; они имеют свойство возникать в определенное время и соответствовать определенному месту внешней среды или тела. Наши глаза видят не просто свет, но скорее «картины» окружающего нас пространства. Эти картины следуют друг за другом во времени, и их также можно вспоминать как ассоциирующиеся с некоторыми конкретными моментами времени. Пространственные и временные аспекты сенсорного восприятия, естественно, соответствуют пространственным и временным свойствам стимулов.

Сенсорное впечатление, восприятие.

Термин *сенсорное впечатление*, который мы до сих пор использовали

мимоходом, теперь нужно определить более четко. Он применяется для обозначения простейших единиц, элементов сенсорного опыта. Так, например, воспринимаемый цвет «синий» или вкус «сладкий» будут сенсорными впечатлениями. Редко случается так, что мы получаем такие впечатления изолированно; комбинации сенсорных впечатлений такого рода называют *ощущениями*. Как правило, чистое ощущение сопровождается некоторой интерпретацией, учитывающей то, что встречалось и было выучено ранее, и результат называется *восприятием*.

Отображение внешнего феномена в восприятии; объективная и субъективная сенсорная физиология

Внешние события являются сенсорными стимулами только в том случае, если они взаимодействуют с соответствующим органом чувств. Аналогично возбуждение, посылаемое от органа чувств в ЦНС и перерабатываемое там, становится сенсорным впечатлением или ощущением только в том случае, если это ЦНС субъекта, находящегося в полном сознании. Все процессы, происходящие в сенсорной системе от действия сенсорного стимула до появления ощущения могут быть представлены в виде физических и химических процессов в структурах организма, количественно измерены. В связи с этим соответствующая сфера сенсорной физиологии называется объективной сенсорной физиологией. Напротив, взаимосвязь между этими объективными феноменами – сенсорным стимулом вместе с последующими реакциями в нервной системе – и осознанным ощущением уже не может быть описана в терминах физических и химических процессов. Поэтому сфера ощущений и восприятий в ее отношении к сенсорным стимулам называется субъективной сенсорной физиологией. Итак, объективная сенсорная физиология это описание реакций нервной системы на стимул, а субъективная сенсорная физиология – это анализ высказываний, которые субъект делает относительно своих ощущений и восприятий.

Связь между стимулом и поведением

Реакции ЦНС, вызываемые сенсорным стимулом, могут приводить к реакциям всего организма, которые могут быть направлены вовне или внутрь. Если мы слышим сбоку какой-нибудь неожиданный шум, мы поворачиваем голову в ту сторону; олень в лесу поступает точно таким же образом. Когда мы ведем машину, появление какого-нибудь препятствия заставляет нас не только затормозить и свернуть в сторону – у нас также возрастает тонус мышц и сердце начинает биться чаще. Во всех этих примерах специфические сенсорные стимулы возбуждают более или менее сложные изменения активности человека или животного. Такую активность, которую можно обычно интерпретировать как целенаправленную, обобщенно называют *поведением*. Изменения поведения, вызванные действием сенсорного стимула, могут быть описаны наблюдателем, но могут также регистрироваться и подходящими измерительными приборами. Мы рассматриваем такие изменения поведения как объяснимые, в принципе, реакциями нервной системы животного на стимул даже тогда, когда мы, возможно, еще не понимаем эти реакции во всех деталях. Таким образом, изучение поведения можно рассматривать как часть объективной сенсорной физиологии.

Измерение интенсивности ощущений. Психофизика

В объективной сенсорной физиологии как сила стимула, так и амплитуда реакции могут быть измерены физическими или химическими способами. Так, например интенсивность вкусового стимула может быть задана в виде концентрации стимулирующего вещества в растворе, в ммольях на литр, а реакция на стимул может быть определена как частота потенциалов действия в нерве, идущем от языка. В противоположность этому в субъективных экспериментах невозможно использовать физические или химические измерительные системы для того, чтобы установить интенсивность ощущения, порождаемого стимулом. В субъективной сенсорной физиологии мы имеем дело с высказываниями, которые человек делает относительно внешних событий. Как экспериментаторы мы

воздействуем на него специфическими сенсорными стимулами и регистрируем, что он говорит. Следовательно, нужно ввести новую *систему субъективных измерений*.

Любая система измерений должна иметь определенную элементарную единицу. Для различных ощущений должны быть установлены подходящие единицы, но такие, чтобы степень разных ощущений можно было бы сравнивать. Одна из таких субъективных единиц, часто используемая, это *абсолютный порог ощущения*. Она берется в качестве эталонной интенсивности ощущения, а другие степени ощущения выражаются числами, показывающими, во сколько раз они превосходят это пороговое ощущение. Но эталонное ощущение можно также установить, взяв в качестве единицы ощущения тот уровень, который порождается каким-то определенным стимулом. Теперь мы опишем три важных метода, используемых для количественного описания интенсивности ощущения.

Оценка отношения интенсивности ощущения к эталонному

Один из возможных способов определения интенсивности ощущения – это определение по оценке испытуемого, во сколько раз данное измеряемое ощущение больше, чем эталонная единица ощущения. Поскольку эта процедура включает определение отношения между ощущением и единицей ощущения, она называется установлением шкалы ощущения. Например, испытуемым предлагается попробовать раствор лимонной кислоты или сахара в концентрациях, указанных на абсциссе. Затем испытуемые говорили во сколько раз тестовый раствор кажется им сильнее, чем стандартный раствор, предложенный для сравнения. Интенсивность ощущений откладывается по оси ординат. Оказалось, что эти наборы точек могут быть довольно хорошо аппроксимированы прямыми линиями в логарифмической системе координат. Это означает, что интенсивность ощущения I пропорциональна n -ой степени надпороговой части стимула ($S-S_0$):

$$I=k(S-S_0)^n$$

Наклон прямой задается показателем степени n . В случае лимонной

кислоты $n=0,85$, а для сахарного раствора 1,1.

Степенные функции могут описывать соотношения между стимулом и интенсивностью ощущения в весьма широких диапазонах, по имени открывшего их исследователя они называются степенными функциями Стивенса. Интересно, что точно такую же зависимость от интенсивности стимула имеет не только интенсивность ощущения, но и нейронная реакция на тот же стимул, измеренная непосредственно микроэлектродной техникой на нерве. Это значит, что существует хорошее согласие между субъективно оцениваемой интенсивностью ощущения и объективно определяемой интенсивностью реакции сенсорных нейронов.

Интермодальное сравнение интенсивностей

Многие испытуемые затрудняются дать численную оценку соотношению между интенсивностью стимула и ощущением. Эту трудность обходят, используя процедуру, в которой сравниваются интенсивности двух модальностей. Например, испытуемого просят жать рукой на силомер (ручной динамометр) с такой силой, чтобы давление субъективно соответствовало интенсивности ощущения, вызываемого тестовым стимулом, например, тоном. Громкость звука, ощущаемая испытуемым, измерялась через давление, оказываемое его рукой, т.е. интермодально. Таким образом можно сравнить интенсивность ощущений самых разных модальностей. Самый крутой наклон получен в случае ощущения болти. Самая пологая прямая представляет ощущения света. Это связано с тем, что ощущения боли или температуры имеют характер предупреждающих от более сильного повреждения, поэтому интенсивность ощущения нарастает заметным образом.

Измерение посредством дифференциально-пороговых шагов

Эта процедура состоит в том, что интенсивность ощущения выражается числом дифференциально-пороговых шагов, требующимся для того, чтобы пройти от абсолютного порога (или иного стандартного уровня) до той интенсивности, при которой должно быть измерено ощущение.

Дифференциальные пороги (или пороговые различия) – это наименьшие изменения стимула, которые еще могут быть обнаружены. Их часто называют «едва заметными различиями». Измерения проводятся следующим образом. Сначала оценивается пороговая интенсивность стимула. Ощущению при этом абсолютном пороге приписывается значение 1. Затем интенсивность стимула увеличивают, пока испытуемый не обнаружит изменение. Ощущению при новой интенсивности приписывают значение 2. И т.д., пока не будет достигнута заданная интенсивность стимула.

Анализ дифференциальных порогов открывает нам одну закономерность, имеющую большое значение в общей сенсорной физиологии. На основании подобных наблюдений сформулировано правило Вебера: отношение величины стимула к дифференциальному порогу есть величина постоянная. Например, в отношении давления на кожу, как бы не менялась величина стимула, дифференциальный порог всегда будет составлять 3% от исходного уровня. Если принять, что правило Вебера справедливо всегда, можно сделать заключение, что реакция на стимул пропорциональна логарифму амплитуды стимула. Это соотношение называют *законом Вебера-Фехнера*. Его называют также основным законом психофизики. Нужно отметить, однако, что этот закон справедлив только в ограниченном диапазоне интенсивности и применим не ко всем модальностям.

Нейрофизиология сенсорных систем

Термин «сенсорные системы» применяется к тем частям нервной системы, которые получают сигналы из внешней среды и из самого организма, проводят эти сигналы и обрабатывают их.

Рецепторы

Информация из внешнего и внутреннего мира воспринимается специальными приборами – рецепторами. Рецептор – это часть специализированной нервной клетки. Он сигнализирует в ЦНС о состоянии и (или) изменениях состояния среды, в которой находится. Те факторы

окружающей среды и те их изменения, которые оказывают действие на рецепторы, называются стимулами. Стимулы – это величины, которые можно измерять объективными методами, например деформация кожи, температура, электромагнитное излучение (свет).

Физиологические исследования обнаружили, что каждый рецептор с особой готовностью реагирует на стимулы какого-то одного типа. Это свойство называют обычно специфичностью рецепторов; тот стимул, который является эффективным в каждом случае, иногда называют адекватным стимулом для данного рецептора. Для некоторых рецепторов адекватный стимул можно установить из повседневного опыта. Так, например, мы можем легко определить, что адекватным стимулом для рецепторов наших глаз является свет, тогда как тепловые или механические стимулы с помощью этих рецепторов мы в обычных условиях не обнаруживаем.

Следовательно, каждый рецептор способен передавать в ЦНС информацию только об одном определенном аспекте или размерности окружающей среды. В связи с этим полезно классифицировать рецепторы на основе их адекватных стимулов. Рецепторы млекопитающих делят на следующие четыре группы: механо-, термо-, хемо- и фоторецепторы. Внутри каждой из этих четырех групп мы можем усмотреть значительную степень специализации. Например, есть разные типы фоторецепторов, по-разному отвечающих на излучения с различными длинами волн; эти рецепторы называют чувствительными к длине волны или цветочувствительными. Терморецепторы можно подразделить на рецепторы холода и тепла в соответствии с тем, что их возбуждает – увеличение или уменьшение температуры. У механорецепторов также можно наблюдать специализацию к различным параметрам стимулов: в коже, например, одни рецепторы чувствительны к вибрации, другие – к давлению.

Рецепторный потенциал.

А теперь рассмотрим процессы в рецепторе, на который действует

адекватный стимул, результатом чего является потенциал действия в афферентном нервном волокне. В качестве примера возьмем рецептор растяжения – механорецептор, расположенный между определенными мышечными волокнами животного; он чувствителен к растяжению.

Для исследования процессов, протекающих в нервной клетке, в том числе в рецепторе, используют микроэлектродную технику. Когда микроэлектрод проникает в рецепторную клетку, то потенциал, который регистрируется исходно, как и во всех других нервных клетках, называется потенциалом покоя. Он равен примерно -80 мВ. Под действием адекватного стимула – когда окружающая мышца растягивается – мембранный потенциал меняется в направлении деполяризации. Эта вызываемая стимулом деполяризация – то есть отклонение от потенциала покоя – называется *рецепторным потенциалом*. Рецепторный потенциал длится столько же, сколько и сам стимул. Однако даже тогда, когда стимул сохраняется постоянным, рецепторный потенциал снижается от своего исходного максимального значения до более низкого уровня. Такое снижение влияния стимула, поддерживаемого в течение некоторого времени на постоянном уровне, можно наблюдать практически у всех рецепторов. Это явление называется *адаптацией* рецептора.

Рецепторный потенциал в этом случае является результатом повышения проводимости мембраны, которое неспецифично и касается всех мелких ионов (Na, K, Ca, Cl). В нормальных условиях единственный из этих ионов, который может обеспечить деполяризацию, это ион Na, потому что только этот ион имеет потенциал равновесия, сдвинутый в деполяризационном направлении по отношению к потенциалу покоя. Следовательно, ионы Na должны быть главным источником возникновения рецепторного потенциала.

Многие рецепторы состоят из двух связанных элементов: нервного окончания и клетки ненервного происхождения типа дисков Меркеля в коже или чувствительных клеток во вкусовых почках. Полагают, что процесс

преобразования сигнала имеет место в нервной клетке. Такие клетки называют *вторичными сенсорными клетками*.

Напротив, первичная сенсорная клетка – это рецептор, в котором преобразование стимула происходит в нервной клетке или в нервном окончании. Примером этого являются обонятельные рецепторы и свободные нервные окончания в коже.

Рецепторный потенциал электротонически распространяется в смежные области клетки. В результате этого аксон деполяризуется. Когда деполяризация достигает порога мембраны аксона, генерируется потенциал действия. Этот потенциал действия проводится по аксону в ЦНС. Таким образом, рецепторный потенциал действует на аксон как электрический стимул; по этой причине его также называют генераторным потенциалом.

Если генераторный потенциал не спадает после генерации первого потенциала действия, он может вызвать следующие потенциалы действия, пока стимул и соответственно генераторный потенциал не исчезнут. Это значит, что в период существования длительного генераторного потенциала афферентное волокно разряжается многократно.

Адаптация.

При рассмотрении рецепторного потенциала мы отметили, что даже если стимул поддерживается некоторое время постоянным, рецепторный потенциал может уменьшаться; этот процесс называют адаптацией. При неизменном стимуле временные интервалы между двумя последовательными импульсами удлиняются, т.е. мгновенная частота разрядов уменьшается.

Скорость адаптации может существенно различаться у разных рецепторов. Различают быстро адаптирующиеся, умеренно адаптирующиеся и медленно адаптирующиеся рецепторы. Адаптацию нельзя рассматривать просто как утомление рецептора. Во многих случаях различная скорость адаптации является приспособлением к передаче специфических параметров стимула. Например, при изучении трех типов механорецепторов кожи было обнаружено, что благодаря характерным временным свойствам их разряда

они могут рассматриваться как датчики сведений об амплитуде, скорости и ускорении деформации кожи.

Перевод интенсивности стимула в частоту импульсов в разряде.

Когда сила стимула возрастает, возрастает и амплитуда рецепторного потенциала. Постепенные плавные изменения рецепторного потенциала вызывают соответствующие изменения частоты потенциалов действия. Соотношение между интенсивностью стимула и частотой импульсов называют силовой функцией. Экспериментально показано, что для большинства рецепторов силовая функция нелинейна. Чаще всего она описывается либо логарифмической функцией (Вебера-Фехнера), либо степенной (Стивенса).

Сенсорные функции ЦНС.

Все рецепторы любой сенсорной системы (например, органа чувств или проприоцептивной системы) вместе взятые составляют периферическую сенсорную поверхность или просто – периферию. С периферии информация передается в ЦНС в закодированной форме, в виде потенциалов действия, или нервных импульсов. Таким образом эфферентные нервные волокна выполняют функцию передачи информации. Пучки этих волокон направляются в ЦНС в составе периферических нервов (идущих от кожи, мышц, суставов и внутренних органов), которые также содержат эфферентные нервные волокна. От всех частей тела, за исключением головы, периферические нервы идут к спинному мозгу, которого они достигают как *спинальные нервы*. В спинной мозг афферентные нервные волокна входят в составе *задних корешков*.

Если какой-нибудь кожный нерв в результате несчастного случая окажется перерезанным, обозначится относительно резко ограниченный участок кожи, в пределах которого стимулы больше не будут обнаруживаться. Та область кожи, где возникло такое нарушение, называется областью иннервации перерезанного нерва или его ветви. Резкость границы обусловлена малой степенью перекрывания областей иннервации соседних

нервов.

Другим результатом перерезки кожного нерва вдобавок к нечувствительности будет то, что кожа в затронутой области станет сухой и жесткой – нарушится иннервация потовых желез симпатическими эфферентами, которые также идут в составе кожного нерва.

Афферентные волокна каждого заднего корешка передают информацию от определенной периферической зоны. Но эти зоны образуются не путем простого сложения областей иннервации периферических нервов. Между спинным мозгом и периферией нервные волокна перегруппировываются в новые пучки, это касается главным образом, сплетения волокон, идущих от конечностей (например, плечевого сплетения на уровне плечевого сустава).

Благодаря узкой специализации каждый рецептор может послать в мозг информацию лишь об отдельном свойстве предмета, воспринять предмет в целом он не может. Образ предмета воссоздается в мозгу на основании показаний многих рецепторов.

Анализаторы

Рецепторы встречаются во всех органах, они воспринимают самые различные свойства предметов, явлений, событий: внешние рецепторы различают звук, свет, температуру, давление, положение тела в пространстве, запах, вкус; внутренние рецепторы посылают в мозг сигналы о давлении крови, ее химическом составе, состоянии желудочно-кишечного тракта, сжатии или растяжении мышц, связок, сухожилий. В результате всех этих раздражений возникают нервные импульсы, природа которых одна и та же. Нервный импульс, идущий по слуховому нерву, по своей биофизической природе ничем не отличается от нервного импульса, идущего в мозг от зрительного, обонятельного или тактильного рецептора. Тем не менее путаницы не происходит. Сигналы, идущие от слуховых рецепторов, не смешиваются с информацией, поступающей от органов зрения. Это возможно только потому, что каждое из возбуждений идет в мозг по строго

определенному пути и попадает в строго определенные центры. Из этого следует, что в восприятии свойств предметов принимают участие не только рецепторы, но и нервы, по которым возбуждение идет в мозг, и участки самого мозга, которые воспринимают это возбуждение. Все эти органы участвуют в анализе событий, происходящих во внешнем и внутреннем мире, и потому могут быть названы анализаторами.

Каждый анализатор состоит из трех частей: периферической (рецептор), проводящей (нервы, нервные пути) и центральной (отдел коры мозга). Центральная часть анализатора включает ту область коры головного мозга, в которую поступает возбуждение от данного рецептора.

В связи с различием видов энергии, воспринимаемой рецепторами, устройство их неодинаково. Рецепторы могут быть простыми разветвлениями нервных окончаний, имеющими вид волосков, пластинок, спиралей и т. п. Они бывают и более сложными, в виде специализированных клеток, например палочки и колбочки сетчатки глаза, клетки кортиева органа, воспринимающие звук, и др.

ТЕМА 2. ЗРИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗАТОР.

Зрительная система реагирует на световые раздражители. В физическом смысле свет — это электромагнитное излучение с различными длинами волн, от сравнительно коротких (красный) до более длинных (синий). Мы видим объекты потому, что они отражают свет. Цвета, которые мы различаем, определяются тем, какую из частей видимого светового спектра отражает или поглощает предмет.

Немецкий физик Герман Гельмгольц, изучавший во второй половине прошлого века глаза животных, установил, что зрительная информация отображается на сетчатке точно так же, как и в любой простой камере с линзой: глаз создает перевернутое и уменьшенное изображение предметов. С этих простых сведений началось накопление того богатства знаний о зрительной системе, которым мы сейчас располагаем. Действительно, мы куда лучше понимаем, как реконструируется зрительный образ окружающего

нас мира, чем то, как интерпретируется любая другая сенсорная информация.

Прежде чем познакомиться со структурой и функциями зрительной системы, мы должны сначала рассмотреть, как устроены отдельные ее компоненты. Затем мы проследим за процессом переработки внешних стимулов нейронами различных интегрирующих уровней, и, наконец, мы познакомимся с некоторыми выводами психологов о том, как мы видим мир.

Строение зрительной системы

Основные структурные компоненты зрительной системы — это 1) *глаз*, в котором наиболее важны части, связанные с фокусировкой изображения и его рецепцией; 2) *зрительные нервы*, передающие зрительную информацию выходных нейронов сетчатки ядрам таламуса и гипоталамуса; 3) три пары ядер - *латеральные колленчатые тела, верхние бугорки четверохолмия* (в таламусе) и *супрахиазменные ядра* гипоталамуса; 4) *первичная зрительная кора*, которая получает информацию от таламических ядер. Из первичной зрительной коры информация затем поступает в другие области коры, связанные со зрением.

Глаз. Глаз у млекопитающих единственный орган, специально приспособленный для фоторецепции. Он состоит из «камеры» и собственно фоторецепторного органа. Из частей камеры следует упомянуть: 1) *роговицу* – тонкую изогнутую прозрачную оболочку, с которой начинается процесс фокусирования световых лучей; 2) *хрусталик* – линзу, которая завершает этот процесс; 3) *радужную оболочку* – круговую мышцу, которая изменяет количество попадающего в глаз света, расширяя или сужая отверстие, находящееся в ее центре – *зрачок*.

Хрусталик подвешен, как гамак, внутри своей подвижной капсулы. Если мышцы, удерживающие хрусталик, сокращаются или расслабляются, то это изменяет натяжение капсулы, а в результате и кривизну хрусталика. Изменение фокусирующей способности хрусталика обусловлено тем, что он может становиться более плоским или более выпуклым в зависимости от расстояния между объектом и зрителем; такое приспособление называется

аккомодацией.

Размеры зрачка – отверстия в радужной оболочке – тоже влияют на то, что и как мы видим. Понаблюдайте за вашим другом, разглядывающим какой-нибудь предмет. Когда он подносит его к глазам, зрачок сужается. Уменьшенный размер зрачка не дает лучам света проходить через хрусталик далеко от его центра и позволяет получить более четкое изображение. Теперь попросите своего друга закрыть глаза на полминуты или около того, а затем вновь открыть их. С близкого расстояния вы увидите, что зрачки, довольно сильно расширенные после того, как ваш друг открыл глаза, тотчас сузились, чтобы приспособиться к освещению в комнате. Автоматический контроль за изменениями в размерах зрачка осуществляют нервные волокна, оканчивающиеся в произвольной мускулатуре радужной оболочки.

Некоторым людям нужны очки, чтобы хорошо видеть. Это связано с тем, что аккомодация хрусталика оказывается недостаточной, если сетчатка расположена слишком близко или слишком далеко от задней поверхности хрусталика. Глаз, в котором расстояние между хрусталиком и сетчаткой слишком велико, может фокусироваться только на близких предметах. Такой дефект мы называем ***близорукостью*** (миопией). Глаз, в котором сетчатка расположена слишком близко к хрусталику, хорошо фокусируется на далеких, но не на близких предметах. Это ***дальнозоркость*** (гиперметропия). По мере того как человек стареет, хрусталик становится более жестким и мышцы уже не могут осуществлять необходимую аккомодацию; тогда самые ближние точки, на которых может фокусироваться глаз, удаляются от него все больше и больше. Когда оказывается, что для ясного видения у человека «слишком короткие руки», он надевает очки и все снова приходит в порядок.

Астигматизм, или искажение зрительных изображений, связанное с неправильной кривизной роговицы, не имеет ничего общего с нарушением расстояния от хрусталика до сетчатки. Для исправления астигматизма весьма пригодны контактные линзы — как бы плавающая над поверхностью роговицы в слое слезной жидкости, они компенсируют отклонение ее от правильной

формы.

Часть глаза, воспринимающая изображение, — это *сетчатка*. На первый взгляд может показаться, что сетчатка устроена совсем не так, как нужно. Фоторецепторные клетки-палочки и колбочки не только расположены в слое, наиболее удаленном от хрусталика, но и повернуты от пучка падающего света, так что их светочувствительные кончики засунуты в промежутки между темноокрашенными эпителиальными клетками.

Под микроскопом видна высокоорганизованная слоистая структура сетчатки. Здесь можно различить пять типов нейронов, каждый из которых размещается в пределах своего специфического слоя. *Палочки и колбочки* соединены с *биполярными нейронами*, которые в свою очередь связаны с *ганглиозными клетками*, посылающими свои аксоны в составе зрительного нерва к вставочным нейронам мозга. Каждая палочка и каждая колбочка соединена с несколькими биполярными клетками, а каждая биполярная — с несколькими ганглиозными. Эта иерархическая структура обеспечивает дивергирующую переработку первичного сигнала, повышающую вероятность его обнаружения. В сетчатке имеются также два типа тормозных нейронов, включенных в локальные сети: *горизонтальные клетки* и *амакриновые клетки*. Они ограничивают распространение зрительного сигнала внутри сетчатки.

Если с помощью тончайших электродов регистрировать активность отдельных ганглиозных клеток в то время, когда пятно света проходит по сетчатке, мы увидим, что каждая ганглиозная клетка имеет собственное *рецептивное поле* — небольшой участок сетчатки, в пределах которого свет оказывает наиболее интенсивное возбуждающее или тормозящее влияние на данную клетку. Имеются ганглиозные клетки двух типов — с *on-центром* и с *off-центром*. *Клетки с on-центром* возбуждаются светом, падающим в центр рецептивного поля, но затормаживаются, если свет падает на его периферию. На свет, падающий вне рецептивного поля, клетка вообще не реагирует. *Ганглиозная клетка с off-центром* затормаживается светом в

центре поля, но возбуждается, если свет падает на его края. Синаптические взаимодействия между таламическими интегрирующими нейронами, связанными с ганглиозными клетками того и другого типа, обеспечивают контрастность деталей, которая так важна для четкого видения предметов. Распределение палочек и колбочек во внутреннем слое сетчатки тоже организовано определенным образом. Колбочки сосредоточены в той части сетчатки, где изображение наиболее четко фокусируется роговицей и хрусталиком. Это место, где острота зрения максимальна, называется **центральной ямкой**. На этом маленьком участке нет других видов клеток, и на поперечном срезе насыщенная колбочками ямка выглядит как небольшое углубление. Колбочки реагируют на различные цвета: одни чувствительны главным образом к синему цвету, другие — к красному, третьи — к желтому. За пределами центральной ямки колбочки в небольшом количестве равномерно распределены по всей сетчатке.

Палочки чувствительны к яркости отраженного света, но не к цвету. Располагаясь плотнее всего по краям центральной ямки, они в большем количестве, чем колбочки, встречаются и в остальной сетчатке.

Зрительный нерв и зрительный тракт. Аксоны ганглиозных клеток, собранные в зрительном нерве, направляются к основанию передней части гипоталамуса, где оба нерва сходятся вместе, образуя **хиазму** (перекрест). Здесь происходит частичный обмен волокнами с разделением их на перекрещивающиеся и неперекрещивающиеся пучки. Дальше зрительные пути снова расходятся в виде правого и левого **зрительных трактов**.

Представьте себе, что вы смотрите на зрительную систему человека сверху. С этой удобной позиции вы могли бы увидеть, что все аксоны ганглиозных клеток с той половины сетчатки, которая ближе к носу, переходят в области хиазмы на противоположную сторону. В результате информация обо всем, что проецируется на внутреннюю (носовую) половину сетчатки левого глаза, переходит в правый зрительный тракт, а о том, что проецируется на носовую часть сетчатки правого глаза, — в левый

зрительный тракт. Информация же от наружных (височных) половин обеих сетчаток идет по неперекрещенным путям. После хиазмы все стимулы, относящиеся к левой стороне внешнего мира, воспринимаются правой половиной зрительной системы, и наоборот.

Объединение аксонов зрительных нервов в зрительный тракт носит не случайный характер. Волокна перекрещиваются таким образом, что аксоны из соответственных участков обеих сетчаток встречаются и вместе направляются к таламусу. Когда вы смотрите прямо перед собой, все предметы, не находящиеся на средней вертикали, попадают на рецептивные поля клеток носовой (внутренней) половины сетчатки одного глаза и височной (наружной) половины сетчатки другого глаза. Таким образом, каждая точка внешнего пространства проецируется на соответственные (корреспондирующие) точки обеих сетчаток. Дальнейшие отображения всей совокупности таких точек в зрительной системе называются **ретинотопическими проекциями** поля зрения. Ретинотопическая организация характерна для всей структуры зрительной системы.

Аксоны зрительного тракта подходят к одному из четырех воспринимающих и интегрирующих центров второго порядка. Ядра **латерального коленчатого тела** и **верхних бугорков четверохолмия** — это структуры-мишени, наиболее важные для осуществления зрительной функции. Коленчатые тела образуют «колениподобный» изгиб, и одно из них — латеральное (т. е. лежащее дальше от срединной плоскости мозга) — связано со зрением. Бугорки четверохолмия — это два парных возвышения на поверхности таламуса, из которых верхние имеют дело со зрением. Третья структура — **супрахиазные** ядра гипоталамуса (они расположены над зрительным перекрестом) — используют информацию об интенсивности света для координации наших внутренних ритмов. И наконец, **глазодвигательные ядра** координируют движения глаз, когда мы смотрим на движущиеся предметы.

Латеральное коленчатое ядро. Аксоны ганглиозных клеток образуют

синапсы с клетками латерального коленчатого тела таким образом, что там восстанавливается отображение соответствующей половины поля зрения. Эти клетки в свою очередь посылают аксоны к клеткам *первичной зрительной коры* — зоны в затылочной доле коры.

Верхние бугорки четверохолмия. Сейчас мы подошли к очень интересной и важной анатомической особенности зрительной системы. Многие аксоны ганглиозных клеток ветвятся, прежде чем достичь латерального коленчатого ядра. В то время как одна ветвь соединяет сетчатку с этим ядром, другая идет к одному из нейронов вторичного уровня в верхнем бугорке четверохолмия. В результате такого ветвления создаются два параллельных пути от ганглиозных клеток сетчатки к двум различным центрам таламуса. При этом обе ветви сохраняют свою ретинотопическую специфику, т.е. приходят в пункты, в совокупности образующие упорядоченную проекцию сетчатки. Нейроны верхнего бугорка, получающие сигналы от сетчатки, посылают свои аксоны к крупному ядру в таламусе, называемому *подушкой*. Это ядро становится все крупнее в ряду млекопитающих по мере усложнения их мозга и достигает наибольшего развития у человека. Крупные размеры этого образования позволяют думать, что оно выполняет у человека какие-то особые функции. Однако истинная его роль пока остается неясной

Наряду с первичными зрительными сигналам нейроны верхних бугорков получают информацию о звуках, исходящих от определенных источников, и о положении головы, а также переработанную зрительную информацию, возвращающуюся по петле обратной связи от нейронов первичной зрительной коры. На этом основании полагают, что бугорки служат первичными центрами интегрирования информации, используемой нами для пространственной ориентации в меняющемся мире.

Зрительные поля коры большого мозга. Проекции изображений видимого мира от каждого из латеральных коленчатых ядер передаются по волокнам так называемой зрительной радиации в правую и левую части первичной зрительной коры. Однако эти проекции на корковом уровне уже

не представляют собой точных отображений внешнего мира. Область коры, получающая информацию от центральной ямки — зоны наивысшей остроты зрения, примерно в 35 раз больше участка, отображающего кружочек той же величины на периферии сетчатки. Таким образом, информация, идущая от центральной ямки, имеет для коры неизмеримо большее значение, чем информация от других частей сетчатки.

Первичную зрительную кору называют также «полем 17» или «стриарной корой». Она состоит из весьма упорядоченных слоев и представляет собой структуру, уникальную по своей сложности во всей нервной системе. Для всей коры большого мозга характерна слоистая структура, состоящая, как правило, из шести слоев — от I до VI, начиная с внешней поверхности. Слои различаются по количеству содержащихся в них нейронов. Однако в зрительной коре человека и обезьян эти слои в свою очередь подразделяются, что особенно характерно для слоев IV и V. У приматов можно выявить более 12 слоев зрительной коры, причем слой IV, например, состоит из подслоев IVa, IVb и IVc, в которых опытный глаз гистолога может уловить дальнейшее подразделение.

Другие зрительные зоны коры. Изучая тонкую слоистую структуру коры и распределение в ней клеток и волокон, ученые смогли получить важные сведения о том, какие еще корковые зоны участвуют в дальнейшей переработке зрительной информации. Обнаруженные при этом связи указывают на ряд важных принципов организации зрительных функций коры.

Области коры, связанные со зрением, не ограничиваются первичной зрительной корой. С помощью специальных методик удалось проследить связи от клеток поля к специфическим клеткам слоя IV тех областей, которые лежат в непосредственной близости к полю. Эти зрительные зоны называют «престриарной» или *вторичной зрительной корой*. Однако зрительные пути на этом не заканчиваются. Клетки полей передают информацию специфическим клеткам некоторых других областей коры

большого мозга; кроме того, от них идут связи к зрительным интегрирующим центрам более низкого уровня — таким, как подушка таламуса.

Участки коры, в которых происходит переработка зрительной информации, взаимосвязаны. Изучая характер связей между зрительными полями, ученые смогли сделать некоторые выводы о последовательности операций на «конвейере» переработки зрительной информации.

Изучая, таким образом, связи между слоями и зонами, исследователи выявили по меньшей мере еще пять уровней интеграции зрительной информации в коре. «Наивысшим» из них оказался уровень, связанный со зрительными полями лобной коры. Они примыкают к так называемой ассоциативной коре, где происходит объединение различных видов сенсорной информации. Возможно, что эта корковая зона имеет прямые связи и с лимбической системой.

Анализ таких сетей наводит на мысль, что выделение каких-то общих зрительных черт, вероятно, происходит на каждом из высших уровней, представленных этими взаимосвязанными зрительными областями коры. Теперь мы подошли к вопросу о том, какие именно элементы видимого мира распознаются и анализируются нейронами первичной зрительной зоны и более высоких уровней. Но прежде, чем ответить на этот вопрос, мы должны рассмотреть некоторые общие особенности кортикальной организации.

Переработка сигналов кортикальными нейронами. Объединение клеток и клеточных связей внутри коры в горизонтальные слои могло бы навести на мысль, что главные взаимодействия в мозгу осуществляются в горизонтальных плоскостях. Однако в 1930-х годах испанский цитолог Рафаэль Лоренте де Но, впервые занявшийся детальным изучением ориентации нейронов коры, высказал предположение, что корковые процессы имеют локальный характер и происходят в пределах вертикальных ансамблей, или колонок, т. е. таких структурных единиц, которые охватывают все слои коры снизу доверху. В начале 60-х годов эта точка зрения получила убедительное подтверждение. Наблюдая реакции кортикальных клеток на сенсорные

стимулы при медленном продвижении тонких электродов сквозь толщу коры, американский физиолог Верной Б. Маунткасл сравнивал характер регистрируемых ответов внутри вертикально организованных структур. Первоначально его исследования касались тех областей коры, где имеется проекция поверхности тела и нейроны реагируют на сигналы от рецепторов, находящихся в коже или под кожей, но в дальнейшем справедливость полученных выводов была подтверждена и для зрительной системы. Главный вывод заключался в том, что сенсорные сигналы, идущие от одного и того же участка, возбуждают группу нейронов, расположенных по *вертикали*.

Вертикальные колонки нейронов более или менее сходного типа распространены во всей коре больших полушарий, хотя размеры и плотность клеток в них варьируют. Поэтому ученые считают, что переработка информации в коре зависит от того, как эта информация достигает кортикальной зоны и как ее передают связи между клетками внутри данной вертикальной колонки. Продукт деятельности любой такой колонки можно весьма приблизительно сравнить с результатами многоступенчатых математических вычислений, при которых одни и те же операции выполняются в одинаковом порядке независимо от того, какие исходные данные были введены: например, «возьмите номер вашего дома, отбросьте последнюю цифру, разделите оставшееся число на 35, округлите частное, и вы получите в ответе номер ближайшей поперечной улицы».

Информация, с которой имеют дело кортикальные колонки, — зрительная для зрительной коры, тактильная для тактильной, слуховая для слуховой и т.д. — конечно, уже была подвергнута частичной переработке первичными воспринимающими и интегрирующими центрами. Результаты деятельности одной корковой колонки с помощью специфических внутрикортикальных синаптических связей передаются затем другой колонке для дальнейшей обработки данных.

Любая корковая колонка содержит примерно одинаковое число клеток — 100 или около того, будь то мозг крысы, кошки, обезьяны или даже

человека. Большие способности отдельных особей внутри вида с определенным строением коры обусловлены большим числом колонок в коре и нервных волокон, связывающих их между собой внутри отдельных корковых зон.

Теперь, имея представление о вертикальных связях клеток, входящих в горизонтальные слои коры, мы можем вернуться к рассмотрению специфических клеток зрительной системы.

Два глаза - один мир. Можно описать многие аспекты того, как мы видим, но они еще не получили точного биологического объяснения. Возможно даже, что некоторые стороны этого процесса вообще еще не выявлены. Переработкой зрительной информации занята значительная часть нашего мозга, но насколько велика эта часть, ученые затрудняются сказать даже приблизительно.

Мы знаем, что у нас два глаза, но мы почти всегда видим только один внешний мир. Эта способность объединять информацию, идущую от обоих глаз, основана на двух важнейших свойствах зрительной системы.

Во-первых, движения наших глаз, когда мы осматриваем ими окружающее, сложным образом скоординированы. Если вы, глядя на острый край какого-нибудь предмета, легонько надавите сбоку на глазное яблоко, то в этот миг увидите оба изображения, из которых складывается одно. Для слияния изображений особенно важны нейроны верхних бугорков четверохолмия. Эти клетки лучше реагируют на движущиеся раздражители. Они тоже организованы в вертикальные колонки, клетки которых отвечают на сигналы, идущие из одних и тех же участков поля зрения. Оказалось, что клетки, расположенные в самом низу колонки, активируются непосредственно *перед* тем, как происходит спонтанное движение глаз. Их активность служит пусковым механизмом для глазодвигательных нейронов; последние вызывают сокращение соответствующих мышц, а те перемещают глаз таким образом, чтобы участок поля зрения, где что-то движется, проецировался на центральную ямку. Так, поворачивая вместе оба глаза, мы

«обращаем свое внимание» туда, где блеснула вспышка света или что-то передвинулось, чтобы получше рассмотреть это «что-то».

Клетки, расположенные в глубоких слоях верхних бугорков, получают также слуховую информацию и реагируют на звук. Слуховая информация, объединяющаяся в этих клетках со зрительной, вызывает посылку сигналов на более низкий уровень — клеткам среднего мозга, управляющим мышцами глазного яблока. С помощью этих мышц вы переводите взгляд туда, где, как сообщает ваш слух, в этот момент что-то происходит.

Во-вторых, проекции видимого мира на сетчатках обоих глаз отображаются в поле 17 в виде двух почти идентичных проекций, которые затем объединяются межкорковыми связями каким-то еще не вполне понятным образом. Ученым, однако, известно, что, по крайней мере, на уровне коленчатого тела и поля 17 благодаря довольно сложной системе проводящих путей зрительная информация от каждого из двух глаз остается пространственно обособленной. У наркотизированных животных клетки слоя IV поля 17 реагируют на импульсы, идущие от обоих глаз. В клетках, расположенных выше и ниже слоя IV, ответные реакции носят более сложный характер. Здесь, как правило, некоторые клетки лучше реагируют на сигналы от одного глаза, чем от другого; иными словами, влияние одного глаза на такие клетки «доминирует» над влиянием другого глаза. Действительно, можно проследить за ходом нервных путей от определенных участков поля зрения одного глаза через связи в коленчатом теле вплоть до зрительной коры. Здесь эти пути подходят к чередующимся «колонкам глазодоминантности», которые формируются на расстояниях примерно 0,4 мм друг от друга и пронизывают всю толщу коры. Если взглянуть сверху на колонки глазодоминантности поля 17, то те из них, которые связаны с одним глазом, сольются в изогнутые гребешки, очень напоминающие кожные узоры на пальцах.

Зрительные пути правого и левого глаза могут служить наглядной иллюстрацией параллельных цепей (так же, как и слуховые пути, от обоих

ушей, если бы мы рассматривали эту систему). Зрительная информация от рецепторных клеток сетчатки каждого глаза идет практически параллельными путями до зрительной коры.

Наши два глаза с удвоенными зрительными путями не просто «уравновешивают» лицо или обеспечивают резерв на случай выхода из строя одного глаза. Они работают сообща для достижения суммарного эффекта. Разница в положении глаз обуславливает незначительные различия в идущей параллельными путями зрительной информации, а это в свою очередь позволяет нам видеть предметы в трех измерениях. Когда эта информация объединяется в зрительных интеграционных центрах коры, мы видим один трехмерный мир.

Деятельность других параллельных путей тоже обогащает наше зрительное восприятие. Различные аспекты информации, получаемой от каждого глаза, передаются по трем параллельным каналам. Информация о специфике образа (распознавание «точек») поступает через латеральное коленчатое тело в первичную зрительную кору. Информация, касающаяся движения, по различным аксонам направляется от сетчатки к верхним бугоркам четверохолмия и к полю 17 зрительной коры. Сигналы об уровне рассеянного света идут в супрахиазменные ядра. Вся эта информация, передаваемая по различным, но параллельным путям, в конце концов вновь объединяется в интегрирующих сетях коры и воссоздает полную картину того, что мы видим.

Этот общий принцип разделения первичной информации по отдельным перерабатывающим каналам для последующего ее воссоединения, как мы увидим дальше, широко используется как в сенсорных, так и в двигательных системах.

Цвет — особое качество зрительного ощущения. Цвет — это одно из качеств, которое едва ли нуждается в описании. Каждый знает разницу между черно-белым и цветным кино. Однако о восприятии цвета следует кое-что сказать.

Мы уже упоминали о существовании трех типов колбочек — специализированных цветочувствительных рецепторов сетчатки. Физиологическое отображение цвета начинается именно с этих клеток. Хотя тремя основными цветами обычно считают красный, синий и желтый, ганглиозные клетки дают оптимальную реакцию на красный, синий и зеленый цвета.

Анализ пигментов, содержащихся в колбочках, и прямая регистрация активности этих рецепторов в идеальных экспериментальных условиях подкрепляют представление о том, что для восприятия каждого из трех первичных цветов — красного, желтого и синего — существует особый тип колбочек. Но когда физиологи занялись изучением *выходных* сигналов от сетчатки и исследовали ответы ганглиозных клеток при воздействии того или иного чистого цвета, ситуация усложнилась и, если хотите, стала более интересной. Эксперименты показали, что ганглиозные клетки и активируемые ими нейроны латерального колленчатого тела реагируют так, как будто существует не три, а *четыре* первичных цвета: красный, желтый, синий и зеленый. Но если нет таких колбочек, пигмент которых обуславливал бы специфическую реакцию на зеленый цвет, то как объяснить полученные результаты?

Один из ключей к разгадке тайны восприятия зеленого цвета был получен в результате несложных экспериментов. Людей расспрашивали о цветах, которые они видят в определенных условиях. Если смотреть на серое пятно, окруженное ярко-зеленым кольцом, то серый цвет начинает приобретать красноватый оттенок. Если некоторое время фиксировать взором ярко-красный предмет, а потом закрыть глаза, то возникнет так называемый последовательный образ этого предмета, окрашенный в зеленый цвет. Этот хроматический *эффект последовательного контраста* и есть источник так называемого «зеленого свечения», которое можно увидеть, если пристально смотреть на заходящее солнце. Последовательный образ синего предмета окрашен в желтый цвет (это легче увидеть, если синий предмет

находится на черном фоне).

Таким образом получается, что синий и желтый цвета, так же, как красный и зеленый, как-то связаны между собой. Но эти сопоставления, возможно, не покажутся вам верными. Ведь вы знаете, что для получения зеленого цвета нужно смешать синюю и желтую краски. Как же происходит восприятие зеленого цвета?

Восприятие цвета начинается с того, что специализированные колбочки распознают один из трех первичных цветов. Колбочки связаны с биполярными клетками, а те — с ганглиозными. Решающее значение для восприятия зеленого цвета имеют нейроны локальных сетей сетчатки — горизонтальные клетки.

Одна из теорий, лучше других согласующаяся с экспериментальными данными, носит название *теории оппонентных цветов*. Она была впервые сформулирована в XIX веке немецким физиологом Эмилем Герингом. По его мнению, некоторые цвета являются «антагонистами»: желтый и синий, красный и зеленый, черный (отсутствие цвета) и белый (сочетание всех цветов). Эксперименты, проведенные спустя сто лет и основанные на регистрации активности отдельных клеток, дали именно те результаты, которых можно было ожидать, исходя из этой теории. Ганглиозные клетки, воспринимающие красный цвет в центре рецептивного поля, на его периферии воспринимают зеленый, и наоборот. Клетки, реагирующие на желтый цвет в центре, чувствительны к синему - на периферии, и наоборот. Колбочки активируются светом определенного цвета. Благодаря взаимодействию с горизонтальными клетками происходит комбинирование различных «цветовых» сигналов при их конвергенции на ганглиозные клетки сетчатки. Вот почему ганглиозные клетки распознают цвета — «оппоненты», и зеленый выступает антагонистом красного.

Недавние исследования показали, что цветовая специфичность сигналов от сетчатки сохраняется и в зрительной коре. Клетки, расположенные в верхних слоях зрительной коры, обладают

цветоспецифическими рецептивными полями и реагируют на цвета-«оппоненты». В то же время они не обнаруживают избирательности по отношению к ориентации линий или краев. На этом основании Дэвид Хьюбел предположил, что система переработки цветовой информации отделена от системы, перерабатывающей ориентационную информацию, но действует параллельно с ней.

Предметное и пространственное зрение. Обычно мы не расчленяем зрительное восприятие на видение одним или двумя глазами, цветное или черно-белое зрение, пока не возникают какие-нибудь неполадки. Большой частью мы просто видим.

Незамеченными остаются и некоторые другие аспекты обработки зрительной информации. Один из таких аспектов заключается в том, что зрительная система позволяет определить, *где* именно находится в окружающем нас пространстве данный объект и что он собой представляет. До недавнего времени полагали, что эти два процесса протекают раздельно, начиная с довольно ранних стадий обработки входных сигналов. Функции, связанные с пространственной информацией, приписывали верхним буграм четверохолмия, так как именно оттуда исходят команды к мышцам, поворачивающим глаза при фиксации взором объектов. Способность распознавать признаки объекта объясняли их последовательным анализом. Однако проведенные недавно эксперименты показали, что эти представления, вероятно, ошибочны: похоже, что оба вида зрительного анализа зависят от потока информации, идущего от коленчатого тела к полю, и от различных систем, которым поле передает эту информацию для дальнейшей обработки.

Распознавание признаков предмета. Недавно была исследована способность обезьян запоминать очень сложные особенности предметов, чтобы получать пищевое вознаграждение. Так, например, животные должны были выбрать деревянный квадрат с нанесенными на него полосами, а не точно такой же предмет, но без полос. После того как обезьяны запоминали

отличительный признак, у них удаляли небольшие участки коры в одном из тех мест, где прослеживались пути, участвующие в обработке зрительной информации. Оправившихся после операции животных вновь подвергали тем же тестам. После двустороннего удаления той части височной доли, куда поступает зрительная информация, животное еще могло видеть – оно брало в руки предметы, чтобы получить пищу, но выбирать квадраты с полосками оно уже не могло. Этот хирургический метод в сочетании с выявлением сетей и регистрацией электрической активности показал, что функция «распознавания признаков» связана с участком височной доли у нижнего края коры.

Американский нейропсихолог Мортимер Мишкин высказал предположение, что в клетках этой зрительной области височной доли сохраняется какой-то «след» виденного ранее предмета. Этот «след» затем используется как образец для сравнения при восприятии следующего предмета. При сходстве возникает одна реакция («я знаю этот предмет»), а при несходстве — другая («раньше я никогда его не видел»). При регистрации активности отдельных нейронов этой области были обнаружены клетки, специфически реагирующие на лица одних обезьян и не реагирующие на лица других независимо от ракурса. Если у обезьян отдельные черты лица — нос, рот, глаза — были закрыты маской, такие «неполные» лица не вызывали ответной реакции тех же клеток.

Некоторые исследователи, говоря о клетках с таким сложным набором специфических требований к стимулу, называют их «бабушкиными». Это означает, что такая клетка активируется лишь тогда, когда по совокупности своих элементов весь объект распознается, например, как «бабушка». Возражение, что в мире слишком много предметов, чтобы для каждого нашлась своя зрительная клетка, едва ли можно признать состоятельным. На столь высоком уровне зрительного распознавания выбор используемых признаков, вероятно, зависит от многих взаимодействий, происходящих на более низких уровнях, на каждом из которых значительная часть

информации отсеивается. Клетки височной зрительной коры получают также и другие виды сенсорной информации, в том числе слуховую и, возможно, обонятельную. Эти сенсорные данные тоже помогают распознаванию предметов в мире, лежащем за пределами лаборатории.

Таким образом, активацию «бабушкиной» клетки можно рассматривать как конечный результат анализа признаков сложного объекта. После того как все его детали «изучены», в дальнейшем достаточно будет опознать лишь некоторые из них, для того чтобы сравнить увиденный новый предмет с тем, который приходилось видеть раньше. Таким образом, клетки, которые «узнавали» бы бабушку, в действительности не существуют, а есть лишь клетки, которые могут воспринимать детали высокого порядка и сравнивать их с имеющимися в памяти образцами. Этот способ позволяет анализировать почти бесконечное разнообразие предметов внешнего мира.

Распознавание пространственной информации. Обезьяны с повреждениями височных долей иногда теряют способность различать предметы по их виду, но все еще могут выделять объекты по их положению в пространстве. Обезьяна, которую научили указывать любой свободно перемещаемый предмет, расположенный ближе всего к любому неподвижно закрепленному предмету, вполне справляется со своей задачей и после двусторонней операции на височных долях. Однако после удаления другого участка коры, связанного со зрением, – у верхнего края теменной доли впереди поля – задачи на пространственную локализацию предметов становятся невыполнимыми.

Эти результаты позволяют думать, что на высших уровнях переработки информации параллельно действуют две системы зрительного анализа: одна определяет место предмета в пространстве, а другая — его собственную природу. В каждой из этих систем действуют разные пути и разные комбинации нейронных сетей; обе системы зависят от информации, получаемой от ранних звеньев зрительного «конвейера», но используют ее несколько по-разному, объединяя в процессе дальнейшей переработки с

данными других сенсорных систем. Когда на более поздней стадии конечные результаты этих параллельных процессов интегрируются, возникает законченный зрительный образ окружающего мира.

ТЕМА 10. ИСТОРИЯ, ПРЕДМЕТ, ЗАДАЧИ, ПОНЯТИЯ И ПРИНЦИПЫ ФИЗИОЛОГИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Под высшей нервной деятельностью понимают деятельность больших полушарий головного мозга и ядер ближайшей подкорки, обеспечивающей нормальные сложные взаимоотношения организма с окружающей средой. В отличие от высшей нервной деятельности низшая нервная деятельность осуществляется нижележащими отделами головного и спинного мозга и обеспечивает главным образом соотношение и интеграцию частей организма между собой.

Высшая нервная деятельность (ВНД) осуществляется совокупностью безусловных и условных рефлексов, высших психических функций и обеспечивает индивидуальное приспособление к изменяющимся условиям среды, т. е. обеспечивают адекватное поведение во внешнем мире. Впервые представление о рефлекторном характере деятельности высших отделов мозга было высказано И.М.Сеченовым, который указывал, что все акты сознательной и бессознательной жизни по способу происхождения являются рефлекторными. Это было важнейшее материалистическое положение, которое позволило распространить рефлекторный принцип на психическую деятельность человека.

Идеи И.М.Сеченова в дальнейшем получили экспериментальное подтверждение в трудах И.П.Павлова, который разработал метод объективной оценки функций высших отделов мозга — *метод условных рефлексов*, с помощью которого доказал, что ВНД является рефлекторной.

ИСТОРИЯ РАЗВИТИЯ

1. История физиологии высшей нервной деятельности до 201г до н.э.
2. История физиологии высшей нервной деятельности от Рене Декарта до начала XIXв.

3. Начало XIXв (становление психологии)

4. Конец XIXв начало XXв.

1. История физиологии высшей нервной деятельности до 201г до н.э.

История исследования высших функций мозга тесно связана с изучением психической деятельности, начало которого относится к временам глубокой древности. Понятие психического, как показывает само название (от греч. psychios — душевный), возникло у античных мыслителей и философов. Первые обобщения, касающиеся сущности психики, можно найти в трудах древнегреческих и римских ученых (Демокрит, Платон, Аристотель, Эпикур), которые считали, что психика возникла из естественных начал (воды, огня, земли, воздуха), и идеалисты, выводившие психические явления из нематериальной субстанции (души).

Представители материалистического направления (в частности, Демокрит) считали, что душа и тело едины, и не видели особых отличий между душой человека и душами животных. Демокрит (ок. 460 - ок. 370/360 до н.э.) - древнегреческий философ, создатель законченной системы атомистического материализма. Душу трактовал как совокупность наиболее подвижных атомов огня, которые могут вызывать движения в теле и рассеиваются после его смерти. Процессы восприятия, по его мнению, обусловлены попаданием в душу отделяющихся от предметов тонких пленок, которые субъективно предстают как образы этих предметов. В качестве цели человеческой жизни рассматривал достижение спокойного расположения духа, который не возмущается страстями.

Напротив, представители идеалистического мировоззрения, Сократ и Платон, рассматривали душу как явление, не связанное с телом и имеющее божественное происхождение. Платон (427 - 347 до н.э.) - древнегреческий философ, ученик Сократа. Разработал учение о бессмертии и переселении душ. Существование общих понятий было объяснено им как свидетельство о существовании мира чистых идеальных форм. Предложил технологию

достижения истины в диалоге, названном им сократической беседой. Платон считал, что душа старше тела, что души человека и животных резко отличаются, что душа человека двойственна: высшего и низшего порядка. Первая бессмертна, она обладает чисто мыслительной силой и может переходить от одного организма к другому и даже существовать самостоятельно, независимо от тела. Вторая (низшего порядка) душа смертная. Для животных свойственна только низшая форма души — побуждение, инстинкт (от лат. *instinctus* — побуждение).

Материалистические взгляды получили свое развитие в трактате «О душе» Аристотеля (384-322 гг. до н.э.). В нем он выделил три души: растительную, животную и разумную, или человеческую, имеющую божественное происхождение. По его определению, душа есть не тело, но и неотделимая от тела сущность: это форма, функция и цель живого тела.

Эпикур (341-270 до н.э.) - древнегреческий философ, последователь атомистического учения Демокрита. Допускал возможность самопроизвольного отклонения атомов, которую клал в основу своего учения о душе и свободой воле. Разработал метод борьбы с неприятными аффектами, например, со страхом, при опоре на теоретическое познание мира.

Отдельные мыслители того времени (Алкмеон Кротонский, Герофил, Эразистрат) высказывали догадки о связи психической деятельности с мозгом. Выдающийся древнегреческий врач Гиппократ (460-377 гг. до н.э.) и его последователи, тщательно изучая анатомию и физиологию, обобщая свой врачебный опыт, пытались выявить особенности и закономерности поведения людей в зависимости от их темперамента, хотя объяснения замеченных ими явлений часто были весьма наивными.

Первые экспериментальные исследования на животных связывают с именем римского врача Галена (129-201), по мнению которого душевная деятельность осуществляется мозгом и является его функцией. Гален испытывал действие различных лекарственных веществ на животных

организмах, наблюдал их поведение после пере резки нервов, идущих от органов чувств к мозгу. Гален описал некоторые мозговые центры, управляющие движениями конечностей, мимикой лица, жеванием и глотанием. Он различал разные виды деятельности мозга и впервые выдвинул положения о врожденных и приобретенных формах поведения, о произвольных и непроизвольных мышечных реакциях. Однако из-за слабого развития экспериментальных наук на протяжении многих веков изучение психических процессов проходило без связи с морфологией и физиологией мозга.

2. История физиологии высшей нервной деятельности от Рене Декарта до начала XIX в

Исключительное значение для развития материалистических взглядов в изучении физиологических основ психической деятельности имело обоснование Рене Декартом (1596—1650) рефлекторного механизма взаимоотношения организма и среды.

Декарт – французский философ и естествоиспытатель. Исходил из того, что наиболее достоверным для исследователя является его собственное мышление, в котором признак осознаваемости может выступать критерием различения психических процессов от непсихических. На этом основании он пришел к отрицанию наличия души у животных, которые являются лишь рефлекторными автоматами. В основу решения психофизической проблемы Декарт положил идею взаимодействия: душа, имеющая одним из основных своих атрибутов мышление, и тело (природа), характеризующееся протяжением, могут соединиться в человеке лишь с помощью третьей, божественной субстанции.

Сравнивая животный организм с работой несложных механизмов (машин), Декарт представлял, что все действия организма, как и происходящие в нем процессы, сводятся к механическому движению и управляются законами механики. Он считал, что под действием внешнего предмета на органы чувств натягиваются «нервные нити», идущие внутри

нервных трубок к мозгу, и открываются клапаны, через которые из полостей мозга выходят в нервы потоки мелких частиц («животные духи»), устремляющиеся к мышцам и раздувающие их. Таким образом, через посредство нервной субстанции мозга, по Декарту, возникает двигательная реакция в ответ на внешнее воздействие. На основе рефлекторного механизма Декарт пытался объяснить поведение животных и просто автоматические действия человека. Однако, отмечая сходство в строении тела и функциях различных органов человека и животного, Декарт видел различие только в «разумной душе», которую «никак нельзя извлечь из свойств материи» и которая присуща только человеку. Введя понятие «высшего разума», независимого от материи, являющегося проявлением духовной субстанции, Декарт уступил идеализму и стал на путь дуалистического воззрения. Однако материалистическая сторона его учения сыграла в развитии физиологии огромную роль. Его схема связи между раздражением органов чувств и мышечной реакцией, несомненно, является прототипом учения о рефлекторной дуге.

Развивая материалистические идеи Декарта о рефлекторном принципе взаимодействия организма с внешней средой, прогрессивные ученые и философы XVII и XVIII вв. (Ж Ламетри, КГельвеций, П.Гольбах, Д Дидро, П.Кабанис, Д.Гартман, Дж.Пристли, М.В.Ломоносов, А.Н.Радищев и др.) решительно отстаивали возможность естественнонаучного объяснения всех без исключения психических явлений как у животных, так и у человека. Большое значение для развития этих взглядов имели возникшие в то время представления натуралистов о видовых признаках и появление классификации животного мира. Французский исследователь Ф.Кювье (1769—1832) впервые стал рассматривать поведение как видовой признак, связанный со степенью развития мозга. Он считал, что отдельным видам животных свойственны определенные формы инстинктивного поведения, что животным

Ламетри Жюльен Офре де (1709 - 1751) - французский философ-

материалист, врач, развивавший представления о необходимости эмпирического исследования психической жизни. Предлагал материалистическое решение психофизической проблемы, в соответствии с которым психические функции трактовались как обусловленные особенностями мозговой и телесной организации индивида. На основании данных о стадиях развития человеческого эмбриона, о регенерации у животных, о вымерших видах животных предлагал рассматривать психику в ее эволюционном развитии, подводящем к возникновению сознания у человека. Трактовал потребности живого организма к качеству движущей силы поведения, в соответствии с чем пришел к заключению, что, чем интенсивней потребности, тем более развиты умственные способности.

В начале XIX в. весьма прогрессивные идеи высказал выдающийся чешский анатом, физиолог и врач Й.Прохазка (1749—1820). Он впервые подошел вплотную к истинному пониманию физиологических механизмов высшей нервной деятельности. Говоря о психофизиологических исследованиях Прохазки, следует прежде всего отметить, что именно им в 1800 г. был введен в науку сам термин «рефлекс» (от лат. «рефлексе» — отраженный) и впервые дано классическое описание рефлекторной дуги. Основываясь на концепции Р.Декарта об отражении мозгом внешних воздействий, воспринимаемых нервной системой, Й.Прохазка развивает понятие рефлекса как принцип и распространяет принцип рефлекса на деятельность всей нервной системы, в том числе и на психическую деятельность. К сожалению, прогрессивные взгляды И.Прохазки о рефлекторном характере психической деятельности, не подкрепленные экспериментальными исследованиями, не получили широкого распространения и признания. Отсутствовали экспериментальные данные о механизмах деятельности головного мозга, которые могли бы натолкнуть на мысль о существовании рефлексов более высокого порядка, чем спинномозговые рефлекторные реакции. В связи с этим допускалось, что психическая деятельность осуществляется исключительно в силу

внутренних, присущих только ей закономерностей и является независимой от физиологической деятельности нервной системы. По существу, признавалось в организме человека и животных наличие двух начал: телесного (физиологического) и духовного (психического), наличие двух рядов функций: телесных (физиологических) и духовных (психических), обособленных и независимых друг от друга.

3. Начало XIX века (становление психологии)

Во второй половине XIX в. психология стала самостоятельной областью знаний. Несомненно, дуалистические течения в экспериментальной психологии заметно тормозили исследования физиологических закономерностей психической деятельности. Последовательно материалистическим взглядам на психическую деятельность противостояли не только идеализм, но и вульгарно-материалистические течения, упрощающие эту деятельность до механических и физико-химических процессов, а также антропоморфические тенденции. Постепенно материалистическое представление о психике завоевало место в науке, хотя и не без упорной борьбы.

В психологии выделяются перспективные направления: новая экспериментальная психология с установкой на внедрение объективных психофизических методов изучения психических явлений и зоопсихология возникновение которой в значительной степени связано с именем Ч. Дарвина (1809-1882). Дарвин Чарльз - английский естествоиспытатель, автор теории естественного отбора. В психологической области занимался проблемами инстинктивного поведения, онтогенеза поведения и сознания, приспособительной роли эмоциональных реакций (Выражение эмоций у животных и человека, 1872). Эволюционное учение Ч. Дарвина, открытие им общебиологического закона непрерывности эволюционного процесса видообразования обусловило революцию в биологическом познании. Биология перешла на новый этап осознания объективной диалектики живой природы и диалектики способов ее исследования. Дарвиновская революция в

биологии привела к изменению многих традиционных научных дисциплин (сравнительная анатомия, морфология и систематика животных и др.) и способствовала появлению новых дисциплин — физиологии человека и животных, микробиологии, генетики. Ч.Дарвин своим учением создал научные предпосылки для сравнительного изучения поведения животных и человека. Его учение получило широкий резонанс в научных кругах естествознания и философии.

4 Конец XIX века начало XX века

Конец XIX—начало XX вв. — это был период расцвета экспериментальной психологии, связанный с развитием научного подхода, ориентацией на объективные методы исследования психических явлений (Э.Вебер, Т.Фехнер, В.Вундт).

Вебер (Weber) Эрнст Генрих (1795-1878) - немецкий анатом и физиолог, один из основоположников научной психологии, внесший в нее идею измерения. Иностраный член-корреспондент Петербургской Академии Наук (1869). Проводил свои исследования прежде всего в области физиологии органов чувств: слуха, зрения, кожной чувствительности. Исследовал эффект температурной адаптации: если сначала поместить одну руку в прохладную воду, а другую в горячую, то теплая вода после этого будет казаться для первой руки как более теплая, чем для второй. Анализ осязания ("Об осязании") позволил ему выделить три вида кожных ощущений: ощущение давления или прикосновения, температурные ощущения, ощущения локализации. Разработал схему экспериментального исследования осязания, для чего сконструировал по типу циркуля особый прибор ("эстезиометр", или "циркуль Вебера"), при помощи которого оценивал расстояние, достаточное, чтобы два прикосновения к поверхности кожи не сливались в одном ощущении. В этих исследованиях Вебер определил, что данное расстояние различно для различных участков кожи (так называемые "круги ощущения") и, следовательно, кожа обладает разной чувствительностью. В 1834 г. провел свои всемирно известные исследования

соотношений ощущений и раздражителей, показавшие, что новый раздражитель, чтобы восприниматься как отличающийся, должен в действительности отличаться на определенную величину от исходного, и что эта величина представляет собой постоянную пропорцию от исходного раздражителя. Это было отражено им в следующей формуле: $J / J = K$; где J - исходный раздражитель, J - отличие нового раздражителя от исходного, K - константа, зависящая от типа рецептора. Так, чтобы два чистых звука воспринимались как различные, новый звук должен отличаться от исходного на 1/10 величины, новый вес - на 1/30, а для световых раздражителей эта пропорция - 1/100. На основе данных исследований Г.Фехнером была выведена формула основного закона психофизики: ощущение изменяется пропорционально логарифму раздражителя (закон Вебера-Фехнера). Кроме того, Вебер высказывал интересные соображения по поводу сензитивности раннего детского возраста для билатерального переноса двигательных навыков (сам он обладал способностью рисовать зеркальные изображения одновременно обеими руками).

Вундт (Wundt) Вильгельм (1832-1920) - немецкий психолог, физиолог и философ, основавший в 1879 г. в Лейпцигском университете первую в мире лабораторию экспериментальной психологии. На основе понимания психологии как науки о непосредственном опыте, открываемом посредством тщательной и строго контролируемой интроспекции, он пытался выделить простейшие элементы сознания (ощущения и элементарные чувства) и установить основные законы душевной жизни (например, закон творческого синтеза). В качестве методологического эталона рассматривалась физиология, в силу чего психология Вундта получила название физиологической. Но исследование высших психических процессов, по его мнению, должно осуществляться при помощи других методов (анализ мифов, обрядов, религиозных представлений, языка), что нашло отражение в его 10-томном труде Психология народов.

Значительным событием в экспериментальной психологии конца XIX

в. было появление нового направления — бихевиоризма. Один из основоположников бихевиоризма — американский психолог Эдуард Торндайк (1874—1949). Торндайк проводил исследования поведения животных, направленного на то, чтобы выйти из проблемного ящика. Трактовал научение как установление связи между ситуациями и движениями, в дальнейшем указал также роль сенсорного контроля. Для фиксации результативности поведения животного, которое описывалось как серия проб и ошибок, использовалась так называемая кривая научения. Сформулировал ряд законов научения: закон упражнения, закон эффекта, закон готовности. Торндайк изучал поведение различных животных объективным путем. Животное помещалось в ящик и могло выйти из него к пище или на свободу, выучившись открывать дверцу. В результате наблюдений Торндайк сформулировал три главных закона обучения: пользы, эффекта и упражнения. Суть этих законов в том, что полезные действия животного в силу их соединения с приятным чувством закрепляются, а вредные, вызывающие неприятные чувства, исчезают. Полезные действия становятся тем прочнее, чем больше организм в них упражняется.

Гартли Давид (1705 - 1757) - английский врач и психолог, создатель первой оформленной системы ассоциативной психологии. Психические процессы трактовал как отображение мозговых вибраций, т. е. давал параллелистическую трактовку психофизической проблемы. В соответствии с физической моделью И.Ньютона построил модель сознания, в которой простейшие его элементы: ощущения (сенсации), представления (идеации) и чувственный тон ощущений (аффектации) в опыте связываются друг с другом связями по механическому типу - одновременными и последовательными ассоциациями.

Дж.Пристли (1733—1804) — один из основоположников ассоциативной психологии, отличавшийся от своих предшественников психологов, оперировавших понятием ассоциации идей.

Бихевиористы, проводя эксперименты, фокусировали внимание

главным образом на внешних детерминантах (факторах, причинах) поведения и не исследовали мозговые процессы, возникающие в результате действия стимула, вследствие которых развивается ответная деятельность организма. Возникновение бихевиоризма было прогрессивным явлением в истории психологии. Это направление впервые показало, что ассоциация — связь не между идеями, а между стимулом и ответом организма. Однако отказ от изучения нервных механизмов поведения сильно сужал значение этого направления. Противоречие между результатами эксперимента и попытками их объяснить привело к разделению бихевиоризма на несколько ветвей. Так, одни считали, что вся психическая деятельность сводится к операциям, действиям (Б.Скиннер), а другие придавали исключительное значение мотивам, потребностям, побуждениям, стремлениям организма (Э.Толмен). Позднее необихевиористы (30—60-е гг. XXв.) стали широко пользоваться достижениями нейрофизиологии, биологии, физики, химии, математики и их методиками при объяснении результатов своих экспериментов. Однако в методологических трактовках экспериментов их убеждения остались позитивистскими; связь стимула и реакции они понимают не как результат причинно-следственной зависимости, а как корреляционное отношение. В психологии постепенно нарастает общее разочарование ортодоксальной позицией бихевиоризма, направленной на исключение психики из области научного исследования.

Иной подход к изучению психических явлений связан с направлением, получившим название гештальтпсихологии. Представителями этого направления были главным образом немецкие психологи: (К. Коффка (1886 - 1941), В. Кёлер (1887 - 1967), К. Левин (1890 - 1947) и др.

Коффка (Koffka) Курт - (1886-1941) Вместе с М.Вертгеймером и В.Келером является основателем гештальтпсихологии. Исследовал практические аспекты использования принципов гештальтпсихологии в области восприятия, обучения, развития психики, социальных взаимоотношений. Автор книги Принципы гештальтпсихологии (1935).

Занимался проблемами психического развития ребенка.

Кёлер (Kohler) Вольфганг – (1887-1967) - немецкий психолог, один из основателей гештальтпсихологии. В 1910-х гг., проводил исследования на экспериментальной станции на о. Тенерифе (Канарские о-ва) по проблеме мышления человекообразных обезьян, в результате которых показал, что у человекообразных обезьян, и даже у животных менее развитых, мышление осуществляется не просто путем слепых проб и ошибок, осуществляемых в практическом плане (как считалось в бихевиоризме), а основано на мысленном представлении хода решения задачи. В основе такого решения им усматривался процесс образования в зрительном поле животного целостной структуры, или хорошего гештальта. В дальнейшем, в своих теоретических работах сформулировал вывод об образовании гештальтов не только в сознании, но и на уровне физиологии и физики, что позволило ему примкнуть в решении психофизической проблемы к сторонникам концепции антилокализационизма. После эмиграции в 1935 г. в США изучал электрофизиологические основы процесса образования гештальтов.

Левин (Lewin) Курт (1890-1947) - немецко-американский психолог. Начал свою деятельность в рамках гештальтпсихологической школы, где создал ряд методических ситуаций для экспериментального исследования мотивационно-потребностной и волевой сферы человека. Левиным была создана концепция топологической психологии. В 1933 г. Левин был вынужден эмигрировать в США, где занимался исследованием проблем групповой динамики. В психологической школе, созданной Левиным, были введены новые для психологии понятия: квазипотребность, психологическая валентность, жизненное пространство, временная перспектива, уровень притязаний.

Основная идея этих психологов состояла в том, что восприятие всегда целостно, а в связи с этим обучение должно рассматриваться не как образование ассоциации между стимулом и реакцией, а как некоторая "реорганизация перцептивной деятельности" (перцепция – восприятие). С

точки зрения гештальтистов, бихевиористы незаслуженно упрощают взаимоотношения между восприятием организмом внешней среды и ответной реакцией организма. Целостное восприятие, по мнению сторонников этого направления, не может быть выведено из отдельных его частей, в нём всегда присутствует ещё нечто, некий фон, что характеризует своеобразие данного образа или, пользуясь терминологией К. Левина, данного перцептивного поля. Однако гештальтисты, так же как и бихевиористы, не пытались связывать свои представления с конкретными механизмами мозговой деятельности.

Первые научные познания физиологических механизмов деятельности мозга связывают с разработкой и систематическим применением метода экстирпации (удаления) отдельных частей нервной системы. Однако до 70-х г XIX в., как писал И.П.Павлов, не было даже никакой физиологии больших полушарий, а позднее исследования Ф. Гольца с удалением больших полушарий у собаки положили начало изучению функций коры головного мозга. Однако эти приемы дали лишь для общей и чисто внешней характеристики роли мозга, ничего не объяснив и даже не наметив путей в изучении закономерностей физиологической деятельности коры и покорных образований. Такое положение сохранялось в физиологии до конца XIX в.

Характеризуя состояние физиологии нервной системы к началу XX в., И.П.Павлов писал: "Что нам объясняют в поведении высших животных имеющих сейчас у физиологов факты относительно больших полушарий? Перед этими законнейшими вопросами современные физиологи стоят поистине с пустыми руками". И.П.Павлову наука обязана всесторонними исследованиями физиологии головного мозга и созданием материалистического учения о высшей нервной деятельности.

Павлов Иван Петрович (1849-1936) - выдающийся русский физиолог, создатель учения о высшей нервной деятельности. В 1904 г. за работы по пищеварению и кровообращению получил Нобелевскую премию. В его учении единицами поведения выступают безусловные, врожденные

рефлексы, возникающие в ответ на определенные (безусловные) раздражители из внешней среды, и условные рефлексы, возникающие после связывания вначале безразличного раздражителя с безусловным. На этой основе им было разработано учение о второй сигнальной системе, основанной на слове.

ТЕМА 11. ВРОЖДЁННАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ ОРГАНИЗМА.

В качестве основной теоретической модели для анализа высшей нервной деятельности выступает рефлекс, посредством которого происходит реагирование организма на воздействия окружающего мира. Основными механизмами работы являются нервные процессы возбуждения, за счет которого могут образовываться и функционировать новые временные связи, и торможения, которое может обуславливать угасание условного рефлекса, если условный раздражитель не подкрепляется безусловным. Выделяют следующие основные законы высшей нервной деятельности:

1. Образование новых временных связей при подкреплении нейтрального раздражителя безусловным;
2. Угасание временных связей при отсутствии подкрепления условного раздражителя безусловным;
3. Иррадиация и концентрация нервных процессов;
4. Взаимная индукция неравных процессов;
5. Формирование динамических стереотипов, представляющих собой сложные динамические системы рефлексов.

Формирование и угасание временных связей происходит в коре больших полушарий головного мозга, а нервные центры важнейших безусловных рефлексов локализованы в подкорковых отделах мозга, за счет которых достигается высокий уровень активности нервных клеток коры больших полушарий.

Приспособление животных и человека к изменяющимся условиям существования во внешней среде обеспечивается деятельностью нервной системы и реализуется через рефлекторную деятельность. В процессе

эволюции возникли наследственно закрепленные реакции (безусловные рефлексы), которые объединяют и согласовывают функции различных органов, осуществляют адаптацию организма. У человека и высших животных в процессе индивидуальной жизни возникают качественно новые рефлекторные реакции, которые И. П. Павлов назвал условными рефлексами, считая их самой совершенной формой приспособления.

В то время как относительно простые формы нервной деятельности определяют рефлекторную регуляцию гомеостаза и вегетативных функций организма, высшая нервная деятельность (ВНД) обеспечивает сложные индивидуальные формы поведения в изменяющихся условиях жизни. ВНД реализуется за счет доминирующего влияния коры на все нижележащие структуры центральной нервной системы. Основными процессами, динамично сменяющимися друг друга в ЦНС, являются процессы возбуждения и торможения. В зависимости от их соотношения, силы и локализации строятся управляющие влияния коры. функциональной единицей ВНД является условный рефлекс.

Высшая нервная деятельность - это совокупность безусловных и условных рефлексов, а также высших психических функций, которые обеспечивают адекватное поведение в изменяющихся природных и социальных условиях. Впервые предположение о рефлекторном характере деятельности высших отделов мозга было высказано И.М.Сеченовым, что позволило распространить рефлекторный принцип и на психическую деятельность человека. Идеи И.М.Сеченова получили экспериментальное подтверждение в трудах И.П.Павлова, который разработал метод объективной оценки функций высших отделов мозга - метод условных рефлексов.

И.П.Павлов показал, что все рефлекторные реакции можно разделить на две группы: безусловные и условные.

Безусловные рефлексы

Условные рефлексы

- | | |
|--|--|
| <p>1. Врожденные, наследственно передающиеся реакции, большинство из них начинают функционировать сразу же после рождения.</p> | <p>1. Реакции, приобретенные в процессе индивидуальной жизни.</p> |
| <p>2. Являются видовыми, т.е. свойственны всем представителям данного вида.</p> | <p>2. Индивидуальные.</p> |
| <p>3. Постоянны и сохраняются в течение всей жизни.</p> | <p>3. Непостоянны - могут возникать и исчезать.</p> |
| <p>4. Осуществляются за счет низших отделов ЦНС (подкорковые ядра, ствол мозга, спинной мозг).</p> | <p>4. Являются преимущественно функцией коры больших полушарий.</p> |
| <p>5. Возникают в ответ на адекватные раздражения, действующие на определенное рецептивное поле.</p> | <p>5. Возникают на любые раздражители, действующие на разные рецептивные поля.</p> |

Безусловные рефлексы могут быть простыми и сложными. Сложные врожденные безусловно-рефлекторные реакции называются инстинктами. Их характерной особенностью является цепной характер реакций.

Рефлекс. Рефлекторная дуга. Виды рефлексов

Основной формой нервной деятельности является рефлекс. Рефлекс — причинно обусловленная реакция организма на изменения внешней или внутренней среды, осуществляемая при участии центральной нервной системы в ответ на раздражение рецепторов. Так происходит возникновение, изменение или прекращение какой-либо деятельности организма.

Рефлекторные дуги могут быть простыми и сложными. Простая

рефлекторная дуга состоит из двух нейронов — воспринимающего и эффекторного, между которыми имеется один синапс.

Примером простой рефлекторной дуги являются рефлекторные дуги сухожильных рефлексов, например, рефлекторная дуга коленного рефлекса.

Рефлекторные дуги большинства рефлексов включают не два, а большее количество нейронов: рецепторный, один или несколько вставочных и эффекторный. Такие рефлекторные дуги называются сложными, многонейронными.

В настоящее время установлено, что во время ответной реакции эффектора возбуждаются многочисленные нервные окончания, имеющиеся в рабочем органе. Нервные импульсы теперь уже от эффектора вновь поступают в центральную нервную систему и информируют ее о правильности ответа рабочего органа. Таким образом, рефлекторные дуги являются не разомкнутыми, а кольцевыми образованиями.

Рефлексы отличаются большим многообразием. Их можно классифицировать по ряду признаков: 1) по биологическому значению, (пищевые, оборонительные, половые);

2) в зависимости от вида раздражаемых рецепторов:

экстероцептивные, интероцептивные и проприоцептивные;

3) по характеру ответной реакции: двигательные или моторные (исполнительный орган — мышца), секреторные (эффектор — железа), сосудодвигательные (сужение или расширение кровеносных сосудов).

Большое разнообразие рефлекторных реакций со времени классических исследований И.П.Павлова делят рефлексы на две группы: условные и безусловные.

Безусловные рефлексы - реакции организма, встречающиеся у всех животных данного вида. Они являются наследственно закрепленными, врожденными. Большинство безусловных рефлексов сохраняется у позвоночных животных после удаления коры больших полушарий головного мозга. Из этого следует, что безусловные рефлексы осуществляются при

участии низших отделов центральной нервной системы - спинного, продолговатого, среднего и промежуточного мозга и подкорковых ядер больших полушарий.

Безусловный рефлекс — это врожденная видоспецифическая реакция организма, рефлекторно возникающая в ответ на специфическое воздействие раздражителя, на воздействие биологически значащего (боль, пища, тактильное раздражение и т.д.) стимула, адекватного для данного вида деятельности. Безусловные рефлексы связаны с жизненно важными биологическими потребностями и осуществляются в пределах стабильного рефлекторного пути. Они составляют основу механизма уравнивания влияний внешней среды на организм. Безусловные рефлексы возникают на непосредственные сенсорные признаки адекватного для них раздражителя и, таким образом, могут быть вызваны сравнительно ограниченным числом раздражителей внешней среды.

Совпадение во времени любого стимула, воспринимаемыми органами чувств, с действием факторов, вызывающих врожденный рефлекс, придает этому индифферентному ("безразличному") раздражителю сигнальное значение, т.е. значение связи с той или иной потребностью организма. Этот ранее индифферентный раздражитель становится условным сигналом к определенной деятельности и может самостоятельно ее вызывать. Таким образом, условнорефлекторная связь в противоположность безусловнорефлекторной не является врожденной и образуется в результате обучения.

Согласно рефлекторной теории Сеченова-Павлова причина любого рефлекторного акта лежит вне его. И.П.Павлов делает очень важное замечание, что благодаря условным рефлексам явления внешней среды то отражаются в деятельности организма, то остаются для него индифферентными, незначущими. Иначе говоря, благодаря условным рефлексам организм активно избирательно относится к окружающей действительности. И.М.Сеченов утверждал, что чем выше чувственная

организация организма в эволюционном ряду, тем шире сфера его жизненной среды, тем большая согласованность его жизненных потребностей с условиями среды. Это положение И.М.Сеченова нашло дальнейшее развитие в трудах его идейных и научных последователей (И.П.Павлова, Н.Е.Введенского и А.А.Ухтомского). Оценивая биологический смысл рефлекторных реакций, А.А.Ухтомский, в частности, подчеркивал, что рефлекс — это менее всего механизм устранения вызвавшей его причины и возвращения организма к некому безликому равновесному состоянию. Если бы это было так, то в процессе эволюции рефлекс выступал бы не как фактор прогрессивного развития высших животных, а как фактор регресса. На деле же рефлекс выступает как аппарат, с помощью которого организм деятельно идет навстречу среде, осваивая и расширяя ее сферу в своих интересах. Рефлекс выступает, таким образом, как физиологический механизм активности организма. В рефлекторной реакции диалектически сочетаются принципы реактивности и активности.

Первый принцип — принцип детерминизма (причинности) гласит: «Нет действия без причины». Всякая деятельность организма, каждый акт нервной деятельности вызван определенной причиной, воздействием из внешнего мира или внутренней среды организма. Это касается не только внешних причин - раздражителей внешней среды, но и всех реакция внутренней среды, в том числе любых мыслительных процессов. Целесообразность реакции определяется специфичностью раздражителя, чувствительностью организма к раздражителям. Результатом рефлекторной деятельности, ее естественным завершением является подчинение внешних условий потребностям организма. Т.е. некоей системе, закрепляющей значимость для организма тех или иных воздействий - системе значимости, личной шкале ценностей. Рефлекторный акт — это прежде всего практическое взаимодействие между организмом и средой. Всякая деятельность организма, какой бы сложной она ни казалась, всегда есть причинно обусловленный, закономерный ответ на конкретные внешние

воздействия.

Согласно **второму принципу** — принципу структурности — в мозге нет процессов, которые не имели бы материальной основы, каждый физиологический акт нервной деятельности приурочен к структуре.

По И.М.Сеченову и И.П.Павлову, принцип структурности — это прежде всего принцип расположения «действий силы» внешних раздражителей в пространстве мозга, приурочение динамики нервных процессов к структуре. В филогенезе внешние раздражения, многократно повторяясь однотипным системным образом, задевают в организме определенную морфофизиологическую структуру, которая затем передается из поколения в поколение (генетически детерминированно). Она соответствует более или менее постоянным отношениям окружающей действительности. Такую морфофизиологическую структуру, реализующую безусловнорефлекторную деятельность, И.П.Павлов назвал врожденной.

Окружающая действительность вечно изменяется и преобразуется, и вследствие этого раздражители никогда не бывают тождественными, соответственно изменяется и преобразуется морфофизиологическая структура нервной деятельности. Ту «часть» структуры, которая находится в постоянном динамическом преобразовании, Павлов назвал «динамической, функциональной структурой». Применительно к нервным структурам первая (т.е. врожденная) — это структура постоянных нервных связей (субстрат безусловных рефлексов). Вторая (т.е. динамическая, приобретаемая в индивидуальном развитии) — это структура временных связей (субстрат условных рефлексов), или, иначе, динамическая функциональная структура нервной деятельности. Соотношение этих структур постоянных и динамических нервных связей представляет тот единый нервный субстрат, на котором действуют «силы» внешних раздражителей, который сплошь занят нервными процессами, представляющими собой не что иное, как процесс анализа и синтеза раздражителей по их значению, по их смыслу для жизнедеятельности организма.

Все нервные функции привязаны к морфофизиологической структуре. Причем структура сама по себе содержит в виде следов прошлых раздражений своеобразную динамику, которой соответствуют определенные смысловые значения окружающей действительности, отражавшиеся в прошлом. Обучение в любой его форме есть изменения в мозговом субстрате, а структура дает возможность накопления истории взаимоотношений организма и среды, она обеспечивает возможность хранения, и воспроизведения индивидуального опыта. Благодаря тому что структура дает возможность хранить и во времени воспроизводить смысловые значения предметных отношений действительности, возникает возможность ориентироваться как в прошлой и настоящей действительности, так и в будущей.

Третий принцип — принцип анализа и синтеза раздражителей внешней и внутренней среды. Иными словами, в мозге непрерывно происходит анализ и синтез как поступающей информации, так и ответных реакций. В результате организм извлекает из среды полезную информацию, перерабатывает, фиксирует ее в памяти и формирует ответные действия в соответствии с обстоятельствами и потребностями.

Примером процесса синтеза является формирование любого условного рефлекса. Аналитическая деятельность мозга заключается в избирательном реагировании на отдельные составляющие внешних воздействий. Оба эти процесса обуславливаются тем, что, с одной стороны, специализированные рецепторы, анализаторы обеспечивают избирательную реакцию на отдельные сигналы среды (анализ, дифференцировку сигналов), с другой стороны, обеспечивают целостное восприятие всей совокупности воздействий (синтез сигналов).

Принцип анализа и синтеза в рефлекторной деятельности охватывает всю область динамических процессов превращения внешних воздействий во внутреннюю и внешнюю деятельность, приспособляющую организм к окружающей действительности. К этим процессам относятся возбуждение и

торможение, функциональное замыкание и размыкание нервных связей, качественные переходы одних состояний в другие и т. д., то есть принцип анализа и синтеза охватывает всю высшую нервную деятельность и, следовательно, все психические явления.

Как конкретное проявление анализа и синтеза поступающих извне раздражителей И.П.Павлов рассматривал борьбу рефлексов и все связи, возникающие на основе этой борьбы. При этом процесс анализа и синтеза всякий раз принимает новое течение, переключается то в одном, то в другом рефлекторном направлении и представляет собой крайне гибкий, подвижный процесс. Каждый момент изменения среды действует на организм все новой и новой комбинацией своих отношений, которые необходимо «отразить», оценить с точки зрения их значения для физиологической деятельности организма. Нервная система, аккумулировав все прежние влияния внешней среды и будучи приведенной внешними раздражителями в деятельное состояние, постоянно оказывает огромное влияние на общий итог, синтез, баланс высшей нервной деятельности.

Именно поэтому И.П.Павлов, высоко оценивая роль внутренней среды организма, внутренние детерминанты (диалектику самой внутренней организации), в противоположность бихевиористам, рассматривал поведение организмов «не как «алгебраическую сумму» внешних воздействий, а как активное преобразование внешнего во внутреннее, как активный анализ и синтез всех влияний, идущих от организма и внешних воздействий, как активное приспособление организма к окружающим условиям существования.

Анализ и синтез — это всегда взаимосвязанные, одновременные и неотделимые друг от друга процессы. В своем историческом развитии анализ и синтез проходят ряд ступеней. Внутри каждой ступени эволюционного развития нервной системы имеются, конечно, свои специфические формы анализа и синтеза, соответствующие конкретным задачам животных, конкретным условиям их развития и обитания, а также возрастным

особенностям.

Анализ и синтез особенно сложно протекают у человека, у которого в связи с его словесным мышлением вводится качественно новый двухсигнальный принцип высшей нервной деятельности. Кортикальный анализ и синтез здесь делится на низший и высший. Низший анализ и синтез присущ первой сигнальной системе. Высший анализ и синтез — это анализ и синтез, осуществляющимися совместной деятельностью первой и второй сигнальных систем при обязательном участии осознания предметных отношений действительности.

Любой процесс анализа и синтеза обязательно включает в себя в качестве составной части свою завершающую фазу — результаты действия.

Человек поднялся на высшую ступень эволюции благодаря исключительно дробному анализу и синтезу своих «ручных» действий, результатов этих действий. У человека это относится не только к анализу и синтезу действия рук, результатам его трудовой деятельности, но и к анализу и синтезу движений речи. Речедвигательный анализ и синтез, по Павлову, составляет «базальный компонент» человеческого анализа и синтеза.

Таким образом, рефлекторная теория Сеченова— Павлова придает исключительно большое значение не только анализу и синтезу раздражений, которые поступают из внешнего мира, но и анализу — синтезу двигательных актов, результатам движений, деятельности. При этом рефлекторная теория не выделяет одну только «обратную афферентацию», поскольку она имеет вторичное значение, а рассматривает ее в неразрывной связи со всем единым рефлекторным процессом.

Этот принцип открывает сущность и природу психических явлений как непосредственных продуктов процессов анализа и синтеза, в которых открываются для организмов смысл, значение предметных отношений действительности, направление и характер действия, которые, будучи обусловленными внешней действительностью, выступают в роли регуляторов самого действия и которые всегда остаются только

отражениями.

ТЕМА 12. ЗАКОНОМЕРНОСТИ УСЛОВНОРЕФЛЕКТОРНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ.

Условный рефлекс - это сложная многокомпонентная реакция, которая вырабатывается на базе безусловных рефлексов с использованием предшествующего индифферентного раздражителя. Он имеет сигнальный характер, и организм встречает воздействие безусловного раздражителя подготовленным. Например, в предстартовый период происходит перераспределение крови, усиление дыхания и кровообращения, и когда мышечная нагрузка начинается, организм уже к ней подготовлен.

Для выработки условного рефлекса необходимо:

1) наличие двух раздражителей, один из которых безусловный (пища, болевой раздражитель и др.), вызывающий безусловно-рефлекторную реакцию, а другой - условный (сигнальный), сигнализирующий о предстоящем безусловном раздражении (свет, звук, вид пищи и т.д.);

2) многократное сочетание условного и безусловного раздражителей (хотя возможно образование условного рефлекса при их однократном сочетании);

3) условный раздражитель должен предшествовать действию безусловного;

4) в качестве условного раздражителя может быть использован любой раздражитель внешней или внутренней среды, который должен быть по возможности индифферентным, не вызывать оборонительной реакции, не обладать чрезмерной силой и способен привлекать внимание;

5) безусловный раздражитель должен быть достаточно сильным, в противном случае временная связь не сформируется;

6) возбуждение от безусловного раздражителя должно быть более сильным, чем от условного;

7) необходимо устранить посторонние раздражители, так как они могут вызывать торможение условного рефлекса;

8) животное, у которого вырабатывается условный рефлекс, должно быть здоровым;

9) при выработке условного рефлекса должна быть выражена мотивация, например, при выработке пищевого слюноотделительного рефлекса животное должно быть голодным, у сытого - этот рефлекс не вырабатывается.

Условные рефлексы легче вырабатывать на экологически близкие данному животному воздействия. В связи с этим условные рефлексы делятся на натуральные и искусственные. Натуральные условные рефлексы вырабатываются на агенты, которые в естественных условиях действуют вместе с раздражителем, вызывающим безусловный рефлекс (например, вид пищи, ее запах и т.д.). Все остальные условные рефлексы искусственные, т.е. вырабатываются на агенты, в норме не связанные с действием безусловного раздражителя, например, пищевой слюноотделительный рефлекс на звонок.

Физиологической основой для возникновения условных рефлексов служит образование функциональных временных связей в высших отделах ЦНС. *Временная связь* - это совокупность нейрофизиологических, биохимических и ультраструктурных изменений в мозге, возникающих в процессе совместного действия условного и безусловного раздражителей. И.П.Павлов высказал предположение, что при выработке условного рефлекса происходит формирование временной нервной связи между двумя группами клеток коры - корковыми представителями условного и безусловного рефлексов. Возбуждение от центра условного рефлекса может передаваться к центру безусловного рефлекса от нейрона к нейрону.

Следовательно, первый путь образования временной связи между корковыми представителями условного и безусловного рефлексов является внутрикортикальным. Однако при разрушении коркового представителя условного рефлекса выработанный условный рефлекс сохраняется. По-видимому, образование временной связи идет между подкорковым центром условного рефлекса и корковым центре -

безусловного рефлекса. При разрушении коркового представительства безусловного рефлекса условный рефлекс также сохраняется. Следовательно, выработка временной связи может идти между корковым центром условного рефлекса и подкорковым центром безусловного рефлекса.

Разобщение корковых центров условного и безусловного рефлексов путем пересечения коры мозга не препятствует образованию условного рефлекса. Это свидетельствует о том, что временная связь может образоваться между корковым центром условного рефлекса, подкорковым центром безусловного рефлекса и корковым центром безусловного рефлекса.

Имеются различные мнения по вопросу о механизмах образования временной связи. Возможно, образование временной связи происходит по принципу доминанты. Очаг возбуждения с безусловного раздражителя всегда сильнее, чем от условного, так как безусловный раздражитель всегда биологически более значим для животного. Этот очаг возбуждения является доминантным, следовательно притягивает к себе возбуждение от очага условного раздражения. Если возбуждение прошло по каким-либо нервным цепям, то в следующий раз оно по этим путям пройдет значительно легче (явление "проторения пути"). В основе этого лежат: суммация возбуждений, длительное повышение возбудимости синаптических образований, увеличение количества медиатора в синапсах, увеличение образования новых синапсов. Все это создает структурные предпосылки к облегчению движения возбуждения по определенным нейронным цепям.

Другим представлением о механизме формирования временной связи является конвергентная теория. В ее основе лежит способность нейронов отвечать на раздражения разных модальностей. По представлениям П.К.Анохина, условный и безусловный раздражители вызывают распространенную активацию корковых нейронов благодаря включению ретикулярной формации. В результате восходящие сигналы (условного и безусловного раздражителей) перекрываются, т.е. происходит встреча этих возбуждений на одних и тех же корковых нейронах. В результате

конвергенции возбуждений возникают и стабилизируются временные связи между корковыми представительствами условного и безусловного раздражителей.

Условные рефлексы второго, третьего и более высоких порядков.

Если выработать прочный условный пищевой рефлекс, например, на свет, то такой рефлекс является условным рефлексом первого порядка. На его базе можно выработать условный рефлекс второго порядка, для этого дополнительно применяют новый, предшествующий сигнал, например звук, подкрепляя его условным раздражителем первого порядка (светом).

В результате нескольких сочетаний звука и света звуковой раздражитель также начинает вызывать слюноотделение. Таким образом возникает новая более сложная опосредованная временная связь. Следует подчеркнуть, что подкреплением для условного рефлекса второго порядка является именно условный раздражитель первого порядка, а не безусловный раздражитель (пища), так как если и свет и звук подкреплять пищей, то возникнут два отдельных условных рефлекса первого порядка. При достаточно прочном условном рефлексом второго порядка можно выработать условный рефлекс третьего порядка.

Для этого используется новый раздражитель, например, прикосновение к коже. В этом случае прикосновение подкрепляется только условным раздражителем второго порядка (звуком), звук возбуждает зрительный центр, а последний - пищевой центр. Возникает еще более сложная временная связь. Рефлексы более высокого порядка (4, 5, 6 и т.д.) вырабатываются только у приматов и человека.

Динамический стереотип

Отдельные условные рефлексы в определенной ситуации могут связываться между собой в комплексы. Если осуществлять ряд условных рефлексов в строго определенном порядке с примерно одинаковыми временными интервалами и весь этот комплекс сочетаний многократно повторять, то в мозге сформируется единая система, имеющая

специфическую последовательность рефлекторных реакций, т.е. ранее разрозненные рефлексы связываются в единый комплекс. Нейроны головного мозга, обладая большой функциональной подвижностью, тем не менее могут стойко удерживать систему ответных реакций на повторяющиеся условные раздражения.

Возникает динамический стереотип, который выражается в том, что на систему различных условных сигналов, действующих всегда один за другим через определенное время, вырабатывается постоянная и прочная система ответных реакций. В дальнейшем, если применять только первый раздражитель, то в ответ будут развиваться все остальные реакции. Динамический стереотип - характерная особенность психической деятельности человека.

Многие наши навыки, например, способность писать, играть на музыкальных инструментах, танцевать и т.д. в сущности являются автоматическими цепями двигательных актов. В процессе жизни человека обычно вырабатываются и более сложные стереотипы поступков: поведение после пробуждения или перед сном, режим труда, отдыха, питания.

Возникают относительно устойчивые формы поведения в обществе, во взаимоотношениях с другими людьми, в оценке текущих событий и реагирования на них. Такие стереотипы имеют большое значение в жизни человека, так как позволяют выполнять многие виды деятельности с меньшим напряжением нервной системы. Биологический смысл динамических стереотипов сводится к тому, чтобы освободить корковые центры от решения стандартных задач, для того чтобы обеспечить выполнение более сложных, требующих эвристического мышления.

Торможение условных рефлексов

Для обеспечения приспособления и адекватного поведения необходимы не только способность к выработке новых условных рефлексов и их длительное сохранение, но и возможность к устранению тех условно-рефлекторных реакций, необходимость в которых отсутствует. Исчезновение

условных рефлексов обеспечивается процессами торможения. По И.П.Павлову, различают следующие формы коркового торможения: безусловное, условное и запредельное торможение.

Безусловное торможение

Этот вид торможения условных рефлексов возникает сразу в ответ на действие постороннего раздражителя, т.е. является врожденной, безусловной формой торможения. Безусловное торможение может быть внешним и запредельным. Внешнее торможение возникает под влиянием нового раздражителя, создающего доминантный очаг возбуждения, формирующего ориентировочный рефлекс. Биологическое значение внешнего торможения состоит в том, что, затормаживая текущую условно-рефлекторную деятельность, оно позволяет переключить организм на определение значимости и степени опасности нового воздействия.

Посторонний раздражитель, оказывающий тормозящее влияние на течение условных рефлексов, называется внешним тормозом. При многократном повторении постороннего раздражителя вызываемый ориентировочный рефлекс постепенно уменьшается, а затем исчезает и уже не вызывает торможения условных рефлексов. Такой внешний тормозящий раздражитель называется гаснущим тормозом. Если же посторонний раздражитель содержит биологически важную информацию, то он всякий раз вызывает торможение условных рефлексов. Такой постоянный раздражитель называется постоянным тормозом.

Биологическое значение внешнего торможения - обеспечение условий для более важного в данный момент ориентировочного рефлекса, вызванного экстренным раздражителем, и создание условий для его срочной оценки.

Условное торможение (внутреннее)

Оно возникает, если условный раздражитель перестает подкрепляться безусловным. Его называют внутренним, потому что оно формируется в структурных компонентах условного рефлекса. Условное торможение требует для выработки определенного времени. К этому виду торможения

относятся: угасательное, дифференцировочное, условный тормоз и запаздывающее.

Угасательное торможение развивается в тех случаях, когда условный раздражитель перестает подкрепляться безусловным, при этом условная реакция постепенно исчезает. При первом предъявлении условного раздражителя без последующего подкрепления условная реакция проявляется как обычно. Последующие предъявления условного раздражителя без подкрепления начинают вызывать ориентировочную реакцию, которая затем угасает. Постепенно исчезает и условно-рефлекторная реакция.

Дифференцировочное торможение вырабатывается на раздражители, близкие по характеристике к условному раздражителю. Этот вид торможения лежит в основе различения раздражителей. С помощью этого торможения из сходных раздражителей выделяется тот, который будет подкрепляться безусловным раздражителем, т.е. биологически важный для организма. Например, на звук метронома с частотой 120 ударов в 1 мин у собаки выделяется слюна. Если теперь этому животному в качестве раздражителя предъявить звук метронома с частотой 60 ударов, но не подкреплять его, то в первых опытах этот раздражитель тоже вызывает отделение слюны. Но через некоторое время возникает диф-ференцировка этих двух раздражителей и на звук с частотой 60 ударов слюна выделяться перестает.

Условный тормоз - это разновидность дифференцировочно-го торможения. Возникает в том случае, если положительный условный раздражитель подкрепляется безусловным, а комбинация из условного и индифферентного раздражителей не подкрепляется. Например, условный раздражитель свет подкрепляется безусловным раздражителем, а комбинация свет и звонок не подкрепляется. Первоначально эта комбинация вызывает такой же условный ответ, но в дальнейшем она утрачивает свое сигнальное значение и на нее условная реакция возникать не будет, в то время как на изолированный условный раздражитель (свет) она сохраняется. Звонок же

приобретает значение тормозного сигнала. Его подключение к любому другому условному раздражителю затормаживает проявление условного рефлекса.

Запаздывающее торможение характеризуется тем, что условная реакция на условный раздражитель возникает до действия безусловного раздражителя. При увеличении интервала между началом действия условного раздражителя и моментом подкрепления (до 2-3 мин) условная реакция все более и более запаздывает и начинает возникать непосредственно перед предъявлением подкрепления. Отставание условной реакции от начала действия условного раздражителя свидетельствует о выработке запаздывающего торможения, так как период торможения соответствует периоду запаздывания подкрепления.

Условное торможение дает возможность организму избавиться от большого количества лишних биологически нецелесообразных реакций. Внутреннее торможение (по П.К.Анохину) является результатом борьбы двух потоков возбуждений при их выходе на эффекторы. При угасательном торможении, например, пищевого слюноотделительного условного рефлекса - это поток возбуждений соответствующей пищевой реакции и поток возбуждений, характерный для биологически отрицательной реакции, возникающий при отсутствии подкрепления. Более сильное, доминирующее возбуждение реакции неудовлетворения тормозит менее сильное, пищевое возбуждение.

Запредельное торможение

Этот вид торможения отличается от внешнего и внутреннего по механизму возникновения и физиологическому значению. Оно возникает при чрезмерном увеличении силы или продолжительности действия условного раздражителя, вследствие того, что сила раздражителя превышает работоспособность корковых клеток. Это торможение имеет охранительное значение, так как препятствует истощению нервных клеток. По своему механизму оно напоминает явление "пессимума", которое было описано

Н.Е.Введенским.

Запредельное торможение может вызываться действием не только очень сильного раздражителя, но и действием небольшого по силе, но длительного и однообразного по характеру раздражения. Это раздражение, постоянно действуя на одни и те же корковые элементы, приводит их к истощению, а следовательно, сопровождается возникновением охранительного торможения. Запредельное торможение легче развивается при снижении работоспособности, например, после тяжелого инфекционного заболевания, стресса, чаще развивается у пожилых людей.

Иррадиация, концентрация и индукция возбуждения и торможения

В начале образования положительного условного рефлекса происходит распространение возбуждения из непосредственного пункта раздражения в коре мозга на другие отделы. Такое распространение И.П.Павлов назвал иррадиацией возбудительного процесса. При иррадиации в процесс возбуждения вовлекаются соседние нервные клетки по отношению к группе клеток, непосредственно возбужденных пришедшими сигналами. Распространение происходит по ассоциативным нервным волокнам коры, которые соединяют рядом расположенные клетки. В иррадиации возбуждения могут участвовать также подкорковые образования и ретикулярная формация.

По мере замедления условного рефлекса возбуждение сосредоточивается все в более ограниченной зоне коры, к которой адресовано раздражение. Это явление носит название концентрации возбудительного процесса. В случае выработки дифференцировочного торможения, оно и ограничивает иррадиацию возбуждения.

И.П.Павлов считал, что торможение также способно к иррадиации и концентрации. Торможение, возникшее в анализаторе при использовании отрицательного условного раздражителя, иррадирует по коре головного мозга, но в 4-5 раз медленнее (от 20 сек до 5 мин), чем возбуждение. Еще

медленнее происходит концентрация торможения. По мере повторения и закрепления отрицательного условного рефлекса время концентрации торможения укорачивается и торможение сосредоточивается в ограниченной зоне коры.

При исследовании взаимоотношений возбуждения и торможения в коре мозга было установлено, что в течение нескольких секунд после воздействия тормозного раздражителя эффект положительных условных раздражителей усиливается. И наоборот, после применения положительных условных раздражителей усиливается действие тормозящих раздражений. Первое явление названо И.П.Павловым отрицательной индукцией, второе - положительной индукцией.

При положительной индукции в клетках, смежных с теми, где только что вызывалось торможение, после прекращения действия тормозного сигнала возникает состояние повышенной возбудимости. Вследствие этого импульсы, поступающие к нейронам при действии положительного раздражителя, вызывают повышенный эффект. При отрицательной индукции в клетках коры, окружающих возбужденные нейроны, возникает процесс торможения.

Отрицательная индукция ограничивает иррадиацию процесса возбуждения в коре мозга. Отрицательной индукцией можно объяснить торможение условных рефлексов более сильными посторонними раздражениями (внешнее безусловное торможение). Такое сильное раздражение вызывает в коре мозга интенсивное возбуждение нейронов, вокруг которых появляется широкая зона торможения нейронов, захватывающая клетки, возбужденные условным раздражителем.

Явления отрицательной и положительной индукции в коре головного мозга подвижны, постоянно сменяют друг друга. В разных пунктах коры мозга одновременно могут возникать очаги возбуждения и торможения, положительной и отрицательной индукции.

ТЕМА 14. СТРУКТУРА ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА.

Степень сложности и характер компонентов поведенческих актов могут быть различными, но их принципиальная организация одинакова. Современная физиология рассматривает все поведенческие акты с позиций теории функциональных систем П.К.Анохина (рис.1).

Согласно этой теории при осуществлении условного рефлекса раздражитель действует на фоне предпусковой интеграции, которая формируется на базе различных видов афферентных возбуждений. *Обстановочная афферентация* - сумма афферентных возбуждений, возникающих в конкретных условиях и сигнализирующих об обстановке, в которой находится организм. Обстановочная афферентация действует на организм, в котором имеется тот или иной уровень мотивационного возбуждения (мотивация). Доминирующая мотивация формируется на основе ведущей потребности, при участии мотивационных центров гипоталамуса. На стадии афферентного синтеза доминирующая мотивация активирует память.

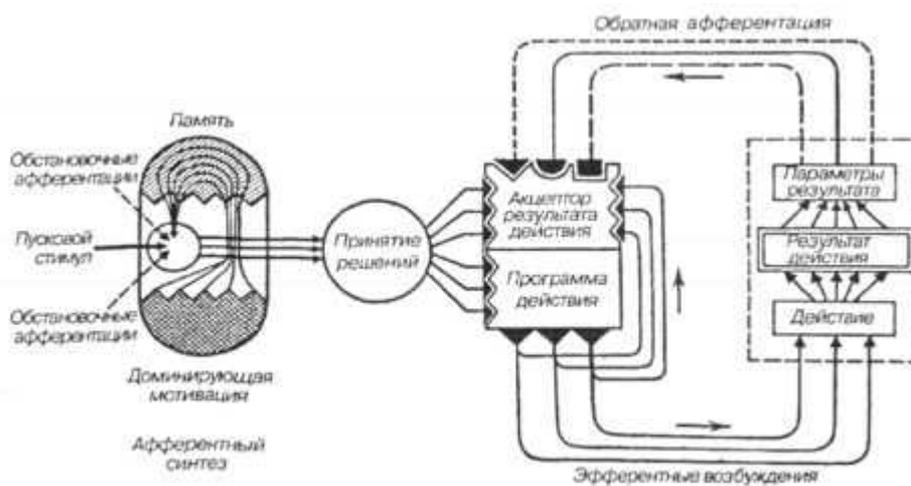


Рис. 1. Схема саморегуляторных механизмов функциональной системы по П.К.Анохину (пояснения в тексте)

Значение памяти на стадии афферентного синтеза состоит в том, что она извлекает информацию, связанную с удовлетворением доминирующей мотивации. Эти три вида возбуждений: мотивационное, память и обстановочная афферентация создают предпусковую интеграцию, на фоне которой действует четвертый вид афферентации - пусковая афферентация

(пусковой стимул, условный сигнал). Эти четыре вида возбуждений взаимодействуют и обеспечивают формирование первого этапа функциональной системы поведения - афферентного синтеза. Основным условием формирования афферентного синтеза является встреча всех четырех видов афферентаций, которые обрабатываются одновременно благодаря конвергенции всех видов возбуждений. Этап афферентного синтеза обеспечивает постановку цели, достижению которой будет посвящена вся реализация функциональной системы.

Принятие решения (постановка цели) является вторым этапом и осуществляется только на основе полного афферентного синтеза. Благодаря принятию решения принимается форма поведения, соответствующая внутренней потребности, прежнему опыту и окружающей обстановке, которая позволяет осуществлять именно то действие, которое должно привести к запрограммированному результату.

Третьим этапом является формирование программы действия. На этом этапе обеспечиваются пути реализации конкретной цели, формируются эфферентные команды к различным исполнительным органам. Одновременно в нейронных структурах создается специальный аппарат - акцептор результата действия, который прогнозирует все параметры будущего результата.

Формирование акцептора результатов действия является четвертым этапом создания функциональной системы. Он должен обеспечить механизмы, позволяющие не только прогнозировать параметры необходимого результата, но и сравнить их с параметрами реально полученного результата. Информация о них приходит к акцептору благодаря обратной афферентаций, которая позволяет исправить ошибку или довести несовершенные поведенческие акты до совершенных. Акцептор результатов действия - это идеальный образ (эталон) будущих результатов действия. В этот нервный комплекс приходят возбуждения не только афферентной, но и эфферентной природы. Коллатеральные ответвления пирамидного тракта

через цепь промежуточных нейронов отводят часть эфферентных команд, идущих к эффекторам.

Эти возбуждения конвергируют на те же промежуточные нейроны сенсомоторной области коры, куда поступают афферентные возбуждения, передающие информацию о параметрах реального результата. Если результаты не соответствуют прогнозу, то возникает реакция рассогласования, активирующая ориентировочно-исследовательскую реакцию, которая увеличивает ассоциативные возможности мозга, обеспечивая активный поиск дополнительной информации.

На ее основе формируется новый более полный афферентный синтез, принимается более адекватное решение, что, в свою очередь, приводит к формированию более совершенной программы действия, которая позволяет получить необходимый результат. Нейроны, участвующие в формировании функциональной системы, расположены во всех структурах ЦНС, на всех ее уровнях. При достижении желаемого полезного результата в акцепторе результатов действия формируется реакция согласования, поступает афферентация, сигнализирующая об удовлетворении мотивации. На этом функциональная система перестает существовать.

Процессы согласования или рассогласования, возникающие при сличении параметров реально полученного результата с запрограммированным в акцепторе результатов действия, сопровождаются либо чувством удовлетворения, либо неудовлетворения, т.е. положительными и отрицательными эмоциями.

ТЕМА 15. ПОТРЕБНОСТИ, МОТИВАЦИЯ, ЭМОЦИИ.

Предпосылкой поведения человека, источником его деятельности является потребность.

Потребность — необходимость выравнивания отклонений от параметров жизнедеятельности, оптимальных для человека как биологического существа, индивида и личности.

Условия, необходимые для жизни и развития человека, делятся на

следующие группы: а) условия, необходимые для жизни и развития человека как естественного организма (отсюда естественные или органические потребности); б) условия, необходимые для жизни и развития человека как индивидуума, как представителя человеческого рода (условия для общения, познания и труда); в) условия, необходимые для жизни и развития данного человека как личности, для удовлетворения широкой системы его индивидуализированных потребностей.

Нуждаясь в определенных условиях, человек стремится к устранению возникшего несоответствия реальных параметров жизнедеятельности оптимальным.

Потребности определяют направленность психики данного человека, повышенную возбудимость ее к определенным сторонам действительности. Потребности подразделяются на естественные и культурные. Культурные потребности подразделяются на материальные, материально-духовные (книги, предметы искусства и др.) и духовные. Потребности человека социально обусловлены. В зависимости от того, с каким кругом общественных требований связаны эти потребности, различаются разные их уровни.

Все уровни потребностей взаимосвязаны, регуляция человеческого поведения одновременно взаимодействует со всеми уровнями – происходит так называемая “сквозная регуляция”, связанная с взаимодействием этих уровней. Депривация одной из потребностей приводит к деформации личностного поведения в целом. Так, например, невозможность удовлетворить потребность в безопасности ведет к повышению уровня тревожности личности, к свертыванию ее возможностей в самореализации; затруднение в удовлетворении физиологических потребностей ведет к понижению когнитивных потребностей и т.д.

Потребности человека иерархизированы, т.е. организованы в определенной соподчиненной схеме. Иерархия индивидуальных потребностей составляет основную отличительную особенность личности –

ее направленность. Но несмотря на значительное разнообразие индивидуальных потребностей личности, можно вычленить основную схему личностных потребностей.

Иерархия потребностей человека

Потребность в самореализации

Когнитивные потребности

Потребность в признании, уважении

Потребность в привязанностях

Потребность в безопасности

Физиологические потребности

Иерархия личных потребностей видоизменяется с развитием личности, высшие ее уровни “вызревают” лишь к моменту достижения индивидом психологической зрелости. Но будучи сформированными высшие уровни потребности, особенно потребности в самореализации, самоусовершенствовании, начинают играть системообразующую роль в системе потребностей. Автономизация же отдельных ее уровней ведет к сужению интересов личности, а в ряде случаев к асоциальным способам их реализации.

У социализированной личности существует потребность в самооценке, в понимании самого себя, смысла своего существования. Это имеет большое значение для его адаптации к окружающей среде.

Для нормального социального функционирования необходимо включение человека в деятельность, в которой он находил бы смысл своего существования. Отсюда вытекает потребность в труде, в труде творческом, в котором раскрывались бы основные способности человека. Отсутствие этой фундаментальной человеческой потребности – основной показатель социальной деформации личности.

Органические потребности человека возникают без специального их формирования, тогда как все социальные потребности возникают лишь в процессе специального их формирования, воспитания.

Потребности людей зависят от исторически сложившегося уровня производства и потребления, от условий жизни человека, от традиций и господствующих вкусов в данной социальной группе.

Потребности закрепляются в процессе их удовлетворения. Удовлетворенная потребность сначала исчезает, но затем возникает с большей интенсивностью. Слабые потребности в процессе их многократного удовлетворения становятся более стойкими.

Возникающие в результате деятельности все новые и новые потребности являются основным стимулом как развития отдельной личности, так и исторического прогресса общества в целом.

Потребность становится основой поведенческого акта лишь в том случае, если для ее удовлетворения имеются или могут быть созданы необходимые средства и условия (предмет деятельности, орудие деятельности, знание и способы действия). Чем разнообразнее средства удовлетворения данной потребности, тем прочнее они закрепляются.

Потребность, с нейрофизиологической точки зрения, представляет собой образование доминанты, устойчивого возбуждения определенных механизмов головного мозга, которые связаны с регулированием необходимых поведенческих актов.

Возникающая потребность вызывает мотивационное возбуждение соответствующих нервных центров, побуждающее организм к определенному виду деятельности. При этом оживляются все необходимые механизмы памяти, обрабатываются данные о наличии внешних условий и на основе этого формируется целенаправленное действие.

Итак, актуализированная потребность вызывает определенное нейрофизиологическое состояние - мотивацию.

Мотивация - обусловленное потребностью возбуждение определенных нервных структур (функциональных систем) , вызывающих направленную активность организма.

От мотивационного состояния зависит допуск в кору головного мозга

тех или иных сенсорных возбуждений, их усиление или ослабление. Эффективность внешнего стимула зависит не только от его объективных качеств, но и от мотивационного состояния организма (сытый организм не реагирует на самую привлекательную пищу). Внешние раздражители становятся стимулами, то есть сигналами к действию лишь при соответствующем мотивационном состоянии организма.

Таким образом, обусловленные потребностью мотивационные состояния характеризуются тем, что мозг при этом моделирует параметры объектов, которые необходимы для удовлетворения потребности, и схемы деятельности по овладению требуемым объектом. Эти схемы — программы поведения - могут быть или врожденными, инстинктивными, или основанными на индивидуальном опыте, или заново созданными из элементов опыта.

Осуществление деятельности контролируется путем сравнения достигнутых промежуточных и итоговых результатов с тем, что было заранее запрограммировано. Удовлетворение потребности снимает мотивационное напряжение и, вызывая положительную эмоцию, “утверждает” данный вид деятельности (включая его в фонд полезных действий). Неудовлетворение потребности вызывает отрицательную эмоцию, усиление мотивационного напряжения и вместе с этим —поисковой деятельности. Таким образом, мотивация —индивидуализированный механизм соотнесения внешних и внутренних факторов, определяющий способы поведения данного индивида.

В животном мире способы поведения определяются рефлекторным соотнесением внешней обстановки с актуальными, насущными органическими потребностями. Так, голод вызывает определенные действия в зависимости от внешней ситуации.

В человеческой жизнедеятельности сама внешняя обстановка может актуализировать различные потребности. Так, в преступно опасной ситуации один человек руководствуется только органической потребностью самосохранения, у другого доминирует потребность выполнения

гражданского долга, потребность оказания помощи другим людям, у третьего — проявить удаль в схватке, отличиться и т.д.

Все формы и способы сознательного поведения человека определяются его отношениями к различным сторонам действительности. Мотивационные состояния человека существенно отличаются от мотивационных состояний животных тем, что они регулируются второй сигнальной системой – словом. К мотивационным состояниям человека относятся установки, интересы, желания, стремления и влечения.

Виды мотивационных состояний: установки, интересы, желания, стремления, влечения.

Установка – это стереотипная готовность действовать в соответствующей ситуации определенным образом. Эта готовность к стереотипному поведению возникает на основе прошлого опыта. Установки являются неосознанной основой поведенческих актов, в которых не осознается ни цель действия, ни потребность, ради которой оно совершается.

Различают следующие виды установок:

1) Ситуативно-двигательная (моторная) установка (например, готовность кисти руки к оперированию большими или малыми предметами).

2) Сенсорно-перцептивная установка (ожидание звонка, выделение значимого сигнала из общего шумового фона).

3) Социально-перцептивная установка - стереотипы восприятия социально значимых объектов (например, наличие татуировок интерпретируется как признак криминализованной личности).

4) Когнитивная – познавательная установка (предубеждение следователя в отношении виновности допрашиваемого ведет к доминированию в его сознании обвинительных доказательств, оправдательные же доказательства отступают на второй план).

5) Мнемическая установка – установка на запоминание значимого материала.

Но в большинстве случаев человек осознает необходимые в данных

условиях действия, предвосхищает их результаты в идеальных образах, осознает цель этих действий. Объективные условия поведения осознаются в системе понятий.

Мотивационное состояние человека является психическим отражением условий, необходимых для жизнедеятельности человека как организма, индивида и личности. Это отражение необходимых условий осуществляется в виде интересов, желаний, стремлений и влечений.

Интерес – избирательное отношение к предметам и явлениям в результате понимания их значения и эмоционального переживания значимых ситуаций.

Интересы определяются доминирующей направленностью личности. Интересы личности обусловлены ее принадлежностью к определенной социальной группе. Интересы человека определяются системой его потребностей, но связь интересов с потребностями не прямолинейна, а иногда она и не осознается.

Интерес, как и все психические состояния, существенно влияет на протекание психических процессов, активизирует их. В соответствии с потребностями интересы подразделяются по содержанию (материальные и духовные), по широте (ограниченные и разносторонние) и устойчивости (кратковременные и устойчивые). Различаются также непосредственные и косвенные интересы (так, например, проявленный следователем интерес к какому-либо вещественному доказательству является интересом косвенным, тогда как прямым его интересом является раскрытие всего преступления в целом). Интересы могут быть положительными и отрицательными. Они не только стимулируют человека к деятельности, но и сами формируются в ней.

Широта и глубина интересов человека определяет полноценность его жизни. Узость круга интересов, их обусловленность только материальными потребностями, отсутствие полноценных устойчивых интересов нередко лежат в основе преступного поведения. Характеристика личности включает в себя определение круга интересов данного человека.

Эмоции

С помощью эмоций определяется личностное отношение человека к окружающему миру и к самому себе. Эмоциональные состояния реализуются в определенных поведенческих реакциях. Эмоции возникают на этапе оценки вероятности удовлетворения или неудовлетворения возникших потребностей, а также при удовлетворении этих потребностей. Биологическое значение эмоций состоит в выполнении ими сигнальной и регуляторной функций. Сигнальная функция эмоций заключается в том, что они сигнализируют о полезности или вредности данного воздействия, успешности или неуспешности выполняемого действия. Приспособительная роль этого механизма заключается в немедленной реакции на внезапное воздействие внешнего раздражения, поскольку эмоциональное состояние мгновенно приводит к быстрой мобилизации всех систем организма. Возникновение эмоциональных переживаний дает общую качественную характеристику воздействующему фактору, опережая его более полное, детальное восприятие.

Регуляторная функция эмоций проявляется в формировании активности, направленной на усиление или прекращение действия раздражителей. Неудовлетворенные потребности обычно сопровождаются отрицательными эмоциями. Удовлетворение потребности, как правило, сопровождается приятным эмоциональным переживанием и ведет к прекращению дальнейшей поисковой деятельности.

Эмоции делят также на низшие и высшие. Низшие связаны с органическими потребностями и подразделяются на два вида гомеостатические, направленные на поддержание гомеостаза, инстинктивные, связанные с половым инстинктом, инстинктом сохранения рода и другими поведенческими реакциями. Высшие эмоции возникают только у человека в связи с удовлетворением социальных и идеальных потребностей (интеллектуальных, моральных, эстетических и др.). Эти более сложные эмоции развивались на базе сознания и оказывают контролирующее

и тормозящее влияние на низшие эмоции.

В соответствии с теорией И.Пейпеца возникновение эмоций связано с лимбической системой. В гиппокампе возникает возбуждение, отсюда импульсы идут в мамиллярные (mamillaris) тела, затем в передние ядра гипоталамуса и в поясную извилину и распространяются на другие области коры. Эмоции возникают либо сначала в коре, откуда импульсы поступают в "круг" через гиппокамп, либо через гипоталамус и тогда кору поясной извилины следует рассматривать как воспринимающую область для эмоциональных ощущений.

В настоящее время принято считать, что нервным субстратом эмоций является лимбико-гипоталамический комплекс. Включение гипоталамуса в эту систему обусловлено тем, что множественные связи гипоталамуса с различными структурами головного мозга создают физиологическую и анатомическую основу для возникновения эмоций. Новая кора на основе взаимодействия с другими структурами, особенно гипоталамусом, лимбической и ретикулярной системами, играет важную роль в субъективной оценке эмоциональных состояний.

Сущность биологической теории эмоций (П.К.Анохин) заключается в том, что положительные эмоции при удовлетворении какой-либо потребности возникают только в том случае, если параметры реально полученного результата совпадают с параметрами предполагаемого результата, запрограммированного в акцепторе результатов действия. В таком случае возникает чувство удовлетворения, положительные эмоции. Если параметры полученного результата не совпадают с запрограммированными, это сопровождается отрицательными эмоциями, что приводит к формированию новой комбинации возбуждений, необходимых для организации нового поведенческого акта, который обеспечит получение результата, параметры которого совпадают с запрограммированными в акцепторе результатов действия.

2.4. Вопросы к зачету и экзамену:

1. Понятие об анализаторных системах (по И.П.Павлову). Общий принцип построения анализаторов.
2. Кибернетический подход к изучению физиологии анализаторных систем.
3. Классификация анализаторных систем.
4. Морфологическая и физиологическая классификация рецепторных приборов.
5. Коррелятивная связь между силой раздражения и ощущения. Закон Бугера-Вебера-Фехнера.
6. Механизм возникновения рецепторных и генераторных потенциалов.
7. Кодирование информации в чувствительных нервных окончаниях.
8. Анатомо-гистологическое строение глазного яблока.
9. Диоптрический аппарат глаза: роговица, радужина, хрусталик, стекловидное тело.
10. Понятие об аккомодации глаза и её материальный субстрат. Близорукость и дальнозоркость. Способы их коррекции.
11. Камеры глазного яблока. Продукция и отток слезной жидкости.
12. Сетчатка глаза и её нейронный состав. Электроретинограмма.
13. Фоторецепторные клетки и современные представления о молекулярном механизме их работы. Желтое и слепое пятно.
14. Концепция цветного зрения. Нарушение цветовосприятия.
15. Проводниковый и центральный отделы зрительного анализатора. Явления конвергенции и дивергенции нервных импульсов в зрительной системе.
16. Структура и функция периферического отдела слухового анализатора: наружное и среднее ухо.
17. Гистологическое строение внутреннего уха.
18. Механизмы проведения звуковых колебаний в улитке.
19. Механизмы восприятия звука различной частоты.

20. Структура и функция проводящих путей и центров слухового анализатора.
21. Структура и функция вестибулярного анализатора.
22. Проводящие пути и центры вестибулярного анализатора.
23. Строение и функция вкусового анализатора, его проводящие пути и центры.
24. Структура и функция обонятельного анализатора, его проводящие пути и центры.
25. Кожная, висцеральная и болевая рецепция. Проводящие пути и центры.
26. Психика как форма отражения материального мира. Сознание – высшая форма психической деятельности.
27. Предпосылки возникновения учения о высшей нервной деятельности (ВНД). Вклад И.М.Сеченова и И.П.Павлова в развитие учения о ВНД.
28. Понятие о безусловных и условных рефлексах.
29. Методы исследования ВНД у животных и человека.
30. Врожденные и приобретенные формы поведения.
31. Определение безусловных рефлексов и их классификация.
32. Свойства безусловных рефлексов и методы их изучения.
33. Определение понятия «условный рефлекс» и методы выработки условных рефлексов.
34. Классификация условных рефлексов и их отличие от безусловных.
35. Физиологические механизмы формирования.
36. Разновидности торможения условных рефлексов.
37. Динамика нервных процессов: иррадиация и концентрация, взаимная индукция.
38. Типы высшей нервной деятельности человека.
39. Свойства нервных процессов: сила, уравновешенность, подвижность.
40. Понятие о функциональных системах организма и их биологическое значение (П.К.Анохин).

41. Центральная архитектура функциональных систем. Роль обратной афферентации о результате действия.
42. Пластичность функциональных систем и их разновидности.
43. Определение памяти и классификация видов памяти.
44. Методические подходы к изучению памяти.
45. модель системы памяти и её составные части: сенсорный регистр, внимание и распознавание образов, кратковременная и долговременная память.
46. Физиологические механизмы памяти.
47. Определение потребности. Классификация потребностей.
48. Мотивации и их биологическая значимость. Общие свойства различных видов мотивации. Центральные механизмы мотиваций.
49. Биологическая роль эмоций, функции эмоций, и их физиологическое выражение. Центральные механизмы эмоций.
50. Сон и его физиологические механизмы. Стадии сна и его биологическая роль.
51. Стресс, его биологическое значение физиологические механизмы.
52. Первая и вторая сигнальные системы. Слово как сигнал сигналов. Речь и её функции. Развитие речи у ребенка.

2.5 ТРЕБОВАНИЯ К НАПИСАНИЮ РЕФЕРАТА

1. Реферат по данному курсу является одним из методов организации самостоятельной работы студентов.
2. Темы рефератов являются дополнительным материалом для изучения данной дисциплины.
3. Реферат является допуском к экзамену.
4. Реферат должен быть подготовлен согласно теме, предложенной преподавателем. Допускается самостоятельный выбор темы реферата, но по согласованию с преподавателем.

5. Объем реферата – не менее 10 страниц формата А4.
6. Реферат должен иметь:
 - титульный лист, оформленный согласно «Стандарта предприятия»;
 - содержание;
 - текст должен быть разбит на разделы согласно содержания;
 - заключение;
 - список литературы не менее 5 источников.
7. Обсуждение тем рефератов проводится на тех семинарских занятиях, по которым они распределены. Это является обязательным требованием. В случае непредставления реферата согласно установленного графика (без уважительной причины), студент обязан подготовить новый реферат.
8. Информация по реферату должна не превышать 10 минут. Выступающий должен подготовить краткие выводы по теме реферата для конспектирования студентов.
9. Сдача реферата преподавателю обязательна

2.6. КРИТЕРИИ ОЦЕНКИ ЗНАНИЙ СТУДЕНТОВ

Оценка степени усвоения обучаемыми знаний в соответствии с требованиями программы осуществляется в пятом семестре виде зачета- незачета.

Зачет по курсу ставится, если студент знает основной материал по данному курсу, демонстрирует понимание изученного, умеет применять знания с целью решения практических задач.

Незачет по курсу ставится, если студент демонстрирует отсутствие понимания изученного, отсутствие самостоятельности суждений, отсутствие убежденности в излагаемом материале, отсутствие систематизации и глубины знаний.

3. Учебно-методические материалы по дисциплине

3.1. Основная и дополнительная литература, другие

информационные источники:

Основная

1. Данилова Н.Н. Физиология высшей нервной деятельности: учебник. – Ростов н/Д: Феникс, 2002.
2. Смирнов В.М. Физиология сенсорных систем и высшей нервной деятельности: учеб. пособие / В.М. Смирнов, С.М. Будылина. – М.: Академия, 2003.
3. Хрестоматия по физиологии высшей нервной деятельности: учеб. пособие / ред. –сост. Шехтер Е.Д. – М.: Психология, 2000.
4. Шульговский В.В. Физиология высшей нервной деятельности с основами нейробиологии: учебник. – М.: Академия, 2003.

Дополнительная

1. Анохин П.К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина, 1968.
2. Атлас по нормальной физиологии /Под ред. проф. Н.А.Агаджаняна. М.: Высшая школа, 1986 .
3. Ашмарин И.П. Молекулярные механизмы нейробиологической памяти // Механизмы памяти Л., 1987.
4. Данилова Н.Н., Крылова А.Л. Физиология высшей нервной деятельности. М.: «Учебная литература», 1997.
5. Нормальная физиология /Под ред. проф. А.В.Коробкова М.: Высшая школа, 1980 .
6. Основы психофизиологии: Учебник / Отв. ред. Ю.И.Александров. М.: ИНФРА-М, 1998.- 432 с.
7. Основы сенсорной физиологии /Под ред. Р.Шмидта. М.: Мир, 1984 .
8. Соколов Е.Н. Физиология высшей нервной деятельности. Ч.II. М., 1981
9. Тамар Г. Основы сенсорной физиологии.. М.: Мир, 1976.
10. Физиология человека /Под ред. чл.-корр. АМН СССР И.Г.Косицкого.

М.: «Медицина», 1985 .

11. Хьюбел Д., Визель Т. Центральные механизмы зрения // Мозг. М., 1984

12. Шеперд Г. Нейробиология. М., 1987 .

3.2. Перечень наглядных и других пособий:

1. Таблицы;
2. Рисунки;
3. Слайды;
4. Гистологические препараты;
5. Методические рекомендации (описания) к гистологическим препаратам.

4. Учебно-методическая (технологическая) карта дисциплины

«Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем».

Номер недели	Номер темы	Наименование вопросов изучаемых на лекции	Занятия (номера)		Используемые наглядные и метод. пособия	Самостоятельная работа студентов		Формы контроля
			практ. (се-мин.)	лаб. о-рат.		содержание	часы	
1	2	3	4	5	6	7	8	9
Лекции 1 неделя	1.	Общая характеристика сенсорных (анализаторных) систем	1	нет	1, 2, 3, 4	1. Физиология зрительного	10	опрос
Практические	2.	Зрительный анализатор	2			анализатора.		опрос
	3.	Слуховой анализатор	3					контр. работа

за- ня- тия 2 не- деля	4.	Вестибулярный анализатор	4			опрос
	5.	Двигательный анализатор	5		2. Фи- зиология двига- тельного анали- затора.	опрос
	6.	Тактильный анализатор	6			опрос
	7.	Температур- ный анализатор	7			контр. работа
	8.	Обонятельный и вкусовой анализаторы	8			опрос
	9.	Интероцептив- ный и ноцицеп- тивный анализа- торы	9		3. Струк- турно- функ- циональ- ная ор- гани- зация пове- дения.	зачёт
	10.	История, предмет, за- дачи и прин- ципы физио- логии ВНД	10			опрос
	11.	Врождённая деятельность организма	11			опрос
	12.	Обучение и закономерно- сти условно- рефлекторной деятельности	12			контр. работа

13.	Память и обучение	13					опрос
14.	Структура поведенческого	14					опрос
15.	Потребности, мотивация, эмоции	15			4.Стресс,	15	контр. работа
16.	Функциональные состояния ЦНС	16			его значение в жизнедеятельности, стадии развития.		опрос
17.	Особенности ВНД человека	17					опрос
18.	Индивидуальные различия ВНД человека	18					контр. работа экзамен

Критерии оценки знаний (зачет)

Оценка степени усвоения обучаемыми знаний в соответствии с требованиями программы осуществляется в виде зачета-незачета. Зачет по курсу ставится, если студент знает основной материал по данному курсу, демонстрирует понимание изученного, умеет применять знания с целью решения практических задач.

Незачет по курсу ставится, если студент демонстрирует отсутствие понимания изученного, отсутствие самостоятельности суждений, отсутствие убежденности в излагаемом материале, отсутствие систематизации и глубины знаний.