

**Н.П.Реброва**

**Физиология высшей нервной деятельности**

**Конспект лекций**

Санкт-Петербург

2011

**Реброва Н.П.** Физиология высшей нервной деятельности: Конспект лекций. СПб., 2011.

Конспект лекций разработан в соответствии с программой курса «Физиология сенсорных систем и высшей нервной деятельности», который входит в подготовку будущих психологов и педагогов. Включает рассмотрение основных вопросов физиологии высшей нервной деятельности. Предназначен для студентов, преподавателей, психологов и психофизиологов. Конспект лекций может быть использован студентами и преподавателями не только педагогических, но и биологических и медицинских вузов.

Рецензенты: доктор биологических наук, профессор Чернышова М.П.

(Санкт-Петербургский государственный университет),

кандидат биологических наук, доцент Степанова Т.П.

(Российский государственный университете им. А.И.Герцена)

## **Оглавление**

### **Предисловие**

#### Лекция 1

Физиологии высшей нервной деятельности, история возникновения, предмет, методы исследования.

#### Лекция 2

Врожденное поведение. Безусловные рефлексы. Инстинкты.

#### Лекция 3

Закономерности условно-рефлекторной деятельности. Приобретенные формы поведения

#### Лекция 4

Безусловное и условное торможение. Механизмы формирования условных рефлексов.

#### Лекция 5

Индивидуальные различия высшей нервной деятельности

#### Лекция 6

Физиологические механизмы памяти

#### Лекция 7

Речь как функции мозга

### **Литература**

## Предисловие

Физиология высшей нервной деятельности является разделом учебной дисциплины «Физиология сенсорных систем и высшей нервной деятельности», которая входит в систему психологического образования как одна из дисциплин естественнонаучного профиля. Физиология высшей нервной деятельности (ВНД) изучает закономерности деятельности мозга в организации поведения, определяет и объясняет индивидуальные различия поведения человека в постоянно меняющихся условиях внешней среды.

Физиология высшей нервной деятельности, заложенная трудами И.П.Павлова и его учеников, претерпевает в настоящее время стремительные изменения, связанные с дополнением классических поведенческих исследований, исследованиями на нейронном и молекулярном уровне. Физиология ВНД является академической наукой; однако полученные в ее исследованиях экспериментальные данные имеют существенное значение для развития таких практикоориентированных дисциплин как психология, педагогика, медицина, физиология профессиональной и спортивной деятельности и т.д.

Изучение основ физиологии ВНД дает понимание физиологических основ поведенческих реакций животных и человека, тем самым создает естественно-научную базу понимания психики человека. В системе психологического образования изучению физиологии ВНД предшествует овладение студентами достаточного объема знаний в области анатомии и физиологии центральной нервной системы. Наряду с этим, после изучения учебной дисциплины «Физиология сенсорных систем и высшей нервной деятельности» студенты изучают дисциплину «Психофизиология». Отбор и изложение материала лекций по физиологии ВНД строится с учетом объема сведений, излагаемых в перечисленных учебных курсах.

В конспекте лекций изложены основные представления физиологии высшей нервной деятельности, которые способствуют более глубокому

анализу механизмов протекания психических процессов. При этом, наряду с классическими исследованиями школы И.П.Павлова, рассмотрены современные представления в области физиологии высшей нервной деятельности. Данное учебное пособие составлено на основе курса лекций, прочитанных на психолого-педагогическом факультете РГПУ им. А.И.Герцена, для студентов, обучающихся по направлению «психология», «клиническая психология». Предназначено для студентов очной и заочной форм обучения.

## **Лекция 1. Физиологии высшей нервной деятельности, история возникновения, предмет, методы исследования**

### **Вопросы темы**

1. История развития представлений о высшей нервной деятельности.
2. И.П.Павлов – основатель учения о высшей нервной деятельности.
3. Методы исследования физиологии высшей нервной деятельности, связь с другими науками.

### **Содержание лекционного материала**

Термин высшая нервная деятельность (ВНД) был введен в науку Иваном Петровичем Павловым (1849—1936), считавшим его равнозначным понятию «психическая деятельность». По И.П.Павлову, все формы поведения и психической активности, в том числе мышление и сознание человека являются элементами ВНД. В основе высшей нервной деятельности человека и животных лежит работа больших полушарий мозга, обеспечивающая сложные взаимоотношения организма с окружающей средой. В отличие от этого низшая нервная деятельность в основном строится на механизмах стволового и спинного отделов мозга, осуществляющих интеграцию частей организма и рефлекторную регуляцию внутренних органов. Согласно представлениям И.П.Павлова, физиология ВНД изучает процессы жизнедеятельности организма человека и животных, в основе которых лежит рефлекторная деятельность, позволяющая организму приспосабливаться к меняющимся условиям окружающей среды, адаптироваться к ним.

Идеи о том, что психическая деятельность осуществляется при участии нервной системы, существовали еще в древности. Сочинения врачей и мыслителей Китая, Индии, Рима, Греции свидетельствуют о том, что в

глубокой древности были собраны сведения о строении тела человека и о происходящих в организме процессах. Определенным этапом в развитии представлений о роли нервной системы были труды римского врача и естествоиспытателя Клавдия Галена (II век н. э.). Он обнаружил, что головной и спинной мозг связаны со всеми органами нервами, разрыв нерва, соединяющего мозг и мышцу, приводит к параличу, а при перерезке чувствительных нервов организм перестает воспринимать раздражители.

Существенное влияние на развитие физиологии нервной системы оказали работы французского математика, физика, физиолога и философа Рене Декарта (XVII в.). Р.Декарт сформулировал понятие рефлекса и выдвинул представление о рефлекторном принципе работы организма. Декарт рассматривал организм как машину, действующую по принципу несложных механизмов того времени. Он считал, что внешнее воздействие приводит к натягиванию «нитей», идущих в нервах от органов чувств к мозгу. Например, зрительный сигнал, действуя на глаз, приводит в движение зрительный нерв, который открывает в головном мозге особый клапан. При открывании клапана «животные духи» начинают по двигательному нерву поступать в мышцу, раздувая ее, что приводит к сокращению мышцы (движению). Несмотря на упрощенность, концепция Р.Декарта учитывала целый ряд важных особенностей работы мозга, а именно: органом, управляющим поведением, является головной мозг; мышечная реакция порождается изменениями в подходящем к мышце нерве; процессы, происходящие в сенсорных нервах, отражаются на двигательных реакциях. Важным в учении Р.Декарта является описание рефлекса, как осуществляемой при участии нервной системы ответной реакции организма на некоторый стимул. Позже представление о рефлексе, рефлекторной дуге, значении нервной системы как посредника между внешней средой и организмом получило развитие трудах чешского физиолога и анатома Й.Прохазки (XVIII в.). Работы Р.Декарта послужили основой для

последующих физиологических исследований, в том числе для работ И. М. Сеченова.

В 1863 году И. М. Сеченов опубликовал книгу «Рефлексы головного мозга», в которой выдвинул идеи о рефлекторной природе психической деятельности. Ученый доказал, что рефлекс - это универсальная форма взаимодействия организма со средой, т. е. рефлекторный характер имеют не только произвольные, но и произвольные, сознательные движения. Они начинаются с раздражения органов чувств и продолжаются в мозгу в виде определенных нервных явлений, приводящих к запуску поведенческих реакций. И.М.Сеченовым был сделан вывод, что мозг - это область непрерывной смены двух основных процессов - возбуждения и торможения. Взаимодействие этих процессов приводит к усилению или ослаблению рефлексов. Он также обратил внимание на существование врожденных и приобретенных рефлексов. Последние, являясь результатом обучения, способны меняться в целях приспособления организма к условиям окружающей среды. Работы И.М.Сеченова нанесли удар по идеалистическим представлениям о работе мозга. Большинство идей И.М.Сеченова получило подтверждение после создания И.П.Павловым объективного лабораторного метода исследования поведения.

И.П.Павлов, изучая взаимодействие организма с внешней средой, пришел к выводу о необходимости исследовать функции коры больших полушарий головного мозга. Открытие им условного рефлекса позволило приступить к изучению физиологических процессов, лежащих в основе поведения животных и человека. Результаты многолетних исследований И.П.Павлова послужили основанием для формирования физиологии высшей нервной деятельности.

Первая половина научной деятельности И.П.Павлова связана с исследованием физиологии пищеварения. Для изучения секреторной деятельности пищеварительной системы — желудка и слюнных желез им были разработаны специальные методы (выведение протоков желез,

наложение фистул), позволяющие определить интенсивность секреции слюны и желудочного сока. За эти работы в 1904 г. И. П. Павлов был удостоен Нобелевской премии.

Исследуя работу пищеварительной системы, И.П.Павлов анализировал различные врожденные рефлексy, возникающие при поступлении пищи в ротовую полость и желудок. В ходе таких исследований он заметил, что слюна выделяется не только при соприкосновении пищи со слизистой рта, но и когда животное видит пищу, чувствует ее запах, слышит звон посуды и шаги служителя, который его кормит. Это явление, названное «психическим слюноотделением», было уже известно, но считалось, что подобные процессы невозможно изучать экспериментальными методами.

Первоначально И.П.Павлов рассматривал «психическое слюноотделение» как фактор, нарушающий чистоту опытов, и стремился избавиться от его влияния. Эксперименты с животными в его лаборатории стали проводить в звукоизолированных камерах, ограничивая внешние сенсорные воздействия. Однако в дальнейшем исследователи осознали, что выделение слюны, например, на звук шагов служителя, обычно кормящего собаку, является результатом обучения, и в этом случае они имеют дело с приобретенным рефлексом. И.П.Павлов поставил вопрос: любой ли исходно незначимый (индифферентный) для животного стимул можно сделать запускающим для врожденного рефлекса слюноотделения? Результатом его решения стала разработка метода обучения животных (метод выработки условных рефлексов).

Процедура опыта была организована следующим образом. Собака помещалась в экспериментальную камеру, где ее подвижность ограничивали специальными ремнями, затем экспериментатор включал стимул, исходно не связанный с пищей, (например свет лампочки или звонок). После определенного периода (несколько секунд), в течение которого стимул действовал на животное, в кормушку подавалась пища, которую собака съедала. В момент окончания еды стимул выключали. Далее делалась пауза

в несколько минут, и процедуру повторяли. При этом регистрировалось количество капель слюны, выделившейся у животного.

Первые сочетания не вызывали изменения реакции слюноотделения. В дальнейшем мозг устанавливает связь между фактом включения лампочки и подачей пищи, и интенсивность слюноотделения нарастает. К 8-10 сочетанию она выходит на относительно стабильный уровень, и это свидетельствует о том, что формирование нового приобретенного рефлекса фактически завершено. Таким образом, исходно индифферентный сигнал стал запускающим для врожденного рефлекса слюноотделения, «надстроился» над ним. В первых опытах в качестве измеряемого параметра служило количество выделяемой слюны. В последующих исследованиях было доказано, что приобретенные рефлексы можно образовать на базе любого врожденного рефлекса (например, оборонительного, возникающего в ответ на повреждающее болевое воздействие). Стимулами могут быть любые сигналы, воспринимаемые органами чувств (зрительные, слуховые, тактильные и др.).

Объяснение этого процесса формирования условного рефлекса заключалось в следующем: в результате обучения происходит установление новых нервных связей между сенсорными центрами, возбуждаемыми исходно индифферентными сигналами, и центрами, связанными с текущими врожденными рефлексами (представительства безусловных рефлексов). Принципиально важно, что это должны быть корковые центры, поскольку именно нейроны коры больших полушарий обладают максимально выраженной способностью к установлению новых контактов. В результате на базе врожденных рефлексов возникают разнообразные приобретенные рефлексы.

Поскольку И.П.Павлову удалось доказать, что приобретенные рефлексы возникают при определенных условиях, он назвал этот тип реакций условными рефлексами. В основе таких рефлексов лежит условная или временная связь. Второй термин подчеркивает относительную

нестойкость приобретенных рефлексов, их способность при выполнении определенных условий не только укрепляться, но и ослабевать. Реализация врожденных рефлексов относительно мало зависит от условий окружающей среды, поэтому И.П.Павлов назвал этот тип рефлексов безусловными. Запуск условного рефлекса может осуществляться любым исходно индифферентным стимулом, если в ходе обучения произошло установление временной связи между соответствующим сенсорным центром и корковым представителем безусловного рефлекса. При этом исходно индифферентный сигнал приобретает для организма значимость и превращается в условный стимул (условный раздражитель). Все условные рефлексы обладают следующими общими признаками:

1. Носят приспособительный характер, что делает поведение наиболее пластичным.

2. Требуют для своего участия высших отделов головного мозга.

3. Приобретаются и отменяются в индивидуальной жизни конкретной особи.

4. Имеют сигнальный характер, т. е. предшествуют, предупреждают последующее возникновение безусловного рефлекса, подготавливая к нему организм.

Безусловные рефлексы – это врожденные, генетически запрограммированные формы поведения, они наследуются и не изменяются в ходе индивидуального развития организма. Условный рефлекс – это вновь возникающая стабильная связь несущественных для организма раздражителей с биологически значимыми реакциями, осуществляемыми высшими отделами центральной нервной системы. Условные рефлексы являются приобретенными, т. е. индивидуальными. В центральной нервной системе каждой конкретной особи формируется уникальный набор условных рефлексов. И.П.Павлов считал условный рефлекс основой индивидуально приобретаемого опыта. В этом своем качестве условно-рефлекторная теория есть теория научения, рассматривающая закономерности и механизмы

накопления знаний об окружающем мире в его сложных взаимоотношениях с живым организмом.

Функциональное значение условных рефлексов заключается в расширении возможности реагирования организма. Очевидно, что даже самый полный набор безусловных рефлексов не способен вместить все разнообразие стимулов, с которыми особь может столкнуться в реальной жизни. Обладание способностью к формированию условных рефлексов дает организму преимущества в борьбе за существование, позволяет ему с большей вероятностью выживать и оставлять потомство. Появление условных рефлексов в ходе эволюции поведения означает переход центральной нервной системы (ЦНС) к реакциям вероятностного прогнозирования изменений во внешней среде. Условные стимулы выделяются мозгом из сенсорного потока как факторы, сигнализирующие о скором появлении подкрепления. Реагирование на них позволяет запустить ту или иную поведенческую программу заранее, подготовиться к наступающим событиям. Чем крупнее относительно размеров тела мозг, тем большее место в поведении особи имеют приобретенные реакции, сложность которых увеличивается в филогенезе.

Таким образом, физиология ВНД как самостоятельное научное направление было сформировано работами И.П.Павлова. К высшей нервной деятельности человека и животных И.П.Павлов относил работу высших отделов мозга, прежде всего больших полушарий, направленную на обеспечение сложных взаимоотношений организма с окружающей средой. В основе высшей нервной деятельности лежат два основных класса реакций - условные и безусловные рефлексы. Существует также понятие низшей нервной деятельности как совокупности относительно простых врожденных двигательных и вегетативных реакций.

Основным методом, разработанным и используемым в исследованиях И.П.Павлова и его учеников, является экспериментальный метод формирования условных рефлексов. В настоящее время, наряду с этим

методом применяются различные нейрофизиологические, нейрохимические, молекулярно-биологических методы. К нейрофизиологическим методам, широко используемым в исследованиях механизмов высшей нервной деятельности, относятся, прежде всего, электрофизиологические методы, позволяющие регистрировать электрическую активность отдельных нейронов или целых групп нейронов в разных областях мозга. Основными из этих методов являются следующие:

Микроэлектродный метод – регистрация активности отдельных нейронов посредством подведения к ним микроэлектродов.

Электроэнцефалографический метод (ЭЭГ) - регистрация суммарной электрической активности многих нейронов.

Метод вызванных потенциалов (ВП) – регистрация колебаний электрической активности определенных областей мозга, возникающих при однократном раздражении периферических рецепторов (зрительных, слуховых, тактильных и др.).

Наряду с электрофизиологическими методами, в физиологии ВНД могут использоваться и другие методики, позволяющие регистрировать мозговую кровотоки, а также определять местоположение и размер отдельных мозговых структур. К таким методам относятся:

Реоэнцефалография – определение общего кровенаполнения мозга, тонуса, эластичности его сосудов, состояния венозного оттока.

Компьютерная томография (позитронно-эмиссионная, магнитно-резонансная) - метод неразрушающего послойного исследования внутренней структуры мозга, посредством его многократного просвечивания в различных пересекающихся направлениях.

Методы разрушения или функционального выключения отдельных участков мозга.

Физиология ВНД тесно связана с другими областями знаний. К их числу, прежде всего, относится психология. Работы И.П.Павлова оказали существенное влияние на развитие такого самостоятельного

психологического научного направления, как бихевиоризм. Бихевиоризм (от англ. behavior - поведение) является направлением американской экспериментальной психологии. Согласно его радикальной концепции все поведение животного (и человека) сводится к комплексу секреторных и мышечных реакций организма на внешние стимулы (концепция «стимул-реакция»). Создатели этого направления Дж. Уотсон и Э. Торндайк считали рефлекторный принцип основой в организации поведения человека и животных и анализировали поведение по принципу «стимул — реакция». Бихевиоризм не занимается анализом происходящих в мозге процессов, а делает акцент на возможно более точной регистрации поведения и его количественном анализе.

Современная физиология ВНД учитывает сведения, накопленные в области этологии - науки о поведении особи в естественной для данного вида среде обитания. Этология сформировалась в 30-е годы XX века на базе зоологии и эволюционной теории. Ее основатели - австрийский исследователь К.Лоренц и голландец, работавший в Великобритании, Н. Тинберген. Этология развивалась в тесном контакте с физиологией, популяционной генетикой, генетикой поведения и др. Возникнув как описательное направление, связанное преимущественно с изучением «врожденных» действий, этология превратилась в целостную концепцию, включающую анализ поведения в онто- и филогенезе, изучение его механизмов и приспособительного значения.

Большое значение для физиологии ВНД имеют данные нейропсихологии, развивавшейся на стыке психологии и неврологии и изучающей мозговую организацию высших психических функций человека, в основном на примере локальных мозговых повреждений.

За прошедшие десятилетия физиология ВНД обогатилась новыми экспериментальными данными, что привело к расширению круга рассматриваемых ею научных концепций и проблем. В настоящее время в рамках физиологии ВНД исследуются механизмы таких психических

проявлений деятельности мозга как память, речь, эмоции и мотивации, функциональные состояния (сон-бодрствование). Современная физиология ВНД базируется на сведениях, накопленных в других областях биологии, прежде всего в нейрофизиологии, нейробиохимии, молекулярной биологии, генетике. Дальнейшее развитие получили заложенные И.П.Павловым основы патологии ВНД, в частности, учение о неврозах.

Труды физиологов и психологов часто тесно переплетаются. Это послужило основой формирования на стыке физиологии и психологии самостоятельной области знаний – психофизиологии. Психофизиология – пограничная область психологии, примыкающая к физиологии высшей нервной деятельности. Она ориентирована на установление корреляций между психическими процессами, состояниями, о которых узнают по словесному отчету либо другой произвольной реакции субъекта, и физиологическими процессами (вегетативными, двигательными реакциями), регистрируемыми объективными методами. Психофизиология исследует преимущественно человека, поскольку только он может дать отчет о своих субъективных переживаниях и психическом состоянии. Цели, методы исследования и понятийный аппарат психофизиологии в целом те же, что и в физиологии высшей нервной деятельности.

Вопрос о соотношении физиологии высшей нервной деятельности и психофизиологии является дискуссионным. Физиология ВНД в течение многих лет отождествлялась с понятием психической деятельности. Предметом изучения психофизиологии в отечественной науке также считаются физиологические основы психической деятельности и поведения человека. Сходство в формулировании задач физиологии высшей нервной деятельности и психофизиологии позволяет многим ученым рассматривать психофизиологию как современный этап развития представлений о физиологических механизмах психической деятельности, в основе которых лежат идеи и достижения классической физиологии ВНД. Однако ряд исследователей не согласен с таким представлением. Они отмечают что, что

термин психофизиология имеет более узкое значение, и не следует употреблять его вместо понятия «высшая нервная деятельность».

## **Лекция 2. Врожденное поведение. Безусловные рефлексы. Инстинкты**

### **Вопросы темы**

- 1.Классификации безусловных рефлексов
- 2.Морфофункциональная организация безусловных рефлексов
- 3.Факторы, влияющие на врожденное поведение

### **Содержание лекционного материала**

Поведение животных и человека бесконечно разнообразно по своим формам, проявлениям и механизмам. В настоящее время накоплен большой материал, который характеризует поведение как совокупность разных форм приспособительной активности. Существующие системы классификации поведения многообразны, что обусловлено большим числом критериев, которые могут быть положены в их основу. Одной из важнейших и наиболее распространенных является классификация по способу формирования в онтогенезе, учитывающая особенности проявления данного поведенческого акта в процессе индивидуального развития. Согласно этой классификации поведение подразделяют на врожденное и приобретенное в результате научения. К врожденным формам поведения относят безусловные рефлексы и инстинкты. Такие формы поведения выработались в процессе эволюции как результат приспособления к определенным, относительно постоянным условиям среды. Эти формы поведения обычно характерны для вида в

целом. Они наделяют особь комплексом готовых поведенческих программ. Их роль в поведении преобладает в случае животных с коротким временем жизни (например, беспозвоночные). У высокоорганизованных позвоночных животных ведущую роль играют приобретенные формы поведения, которые обеспечивают индивидуальное приспособление особи к меняющимся условиям среды.

Исследование врожденной деятельности занимает важное место в физиологии ВНД. Физиология ВНД обычно изучает поведение животных в строго контролируемых лабораторных условиях. Конечно, такое поведение несколько более простое, менее разнообразное, чем в реальной природной среде. Но именно такое упрощение позволяет анализировать механизмы деятельности мозга, которые в противном случае могут быть замаскированы различными случайными реакциями. Согласно представлениям И.П.Павлова, в основе врожденного поведения лежат разнообразные безусловные рефлексы, которые являются генетически запрограммированными формами поведения, и не претерпевают существенных изменений в ходе индивидуального развития организма. Безусловные рефлексы стереотипно проявляются в ответ на адекватное раздражение и служат основой для формирования многочисленных условных рефлексов.

Разнообразие безусловных рефлексов предполагает и различие способов их подразделения на отдельные типы. Классификации безусловных рефлексов строятся по разным основаниям: отделам ЦНС, участвующим в их регуляции, биологической роли реакций, характеру вызывающих их раздражителей и др.

По уровню регуляции И. П. Павлов разделил безусловные рефлексы на три класса: простые (спинно-мозговые), усложненные (продолговатого мозга), сложные (среднего мозга), сложнейшие (ближайшей подкорки и коры больших полушарий).

По биологической значимости для организма И. П. Павлов выделял безусловные рефлексы, направленные на сохранение организма, основными

из которых являются пищевые, защитные (оборонительные), ориентировочно-исследовательские, половые, родительские. Пищевые рефлексы объединяют совокупность поведенческих реакций организма, обеспечивающих поиск, добычу, захват, вкусовое опробование пищи, обработку пищи в пищеварительном тракте (секрецию слюны и пищеварительных соков, моторную деятельность желудочно-кишечного тракта). Защитные безусловные рефлексы – это комплекс реакций, направленных на избегание (пассивная форма) или устранение (активная форма) воздействий, вредоносных для организма, причиняющих ему боль или повреждение. Ориентировочно-исследовательские рефлексы включают разнообразные по сложности и внешнему проявлению реакции, возникающие на всякое изменение окружающей обстановки. Комплекс этих реакций направлен на создание готовности организма к деятельности, которая может оказаться значимой в новой обстановке. Половые безусловные рефлексы включают поведенческие комплексы поиска партнера, проведение брачного ритуала и полового акта. Родительские лежат в основе родительского поведения, связанного с вскармливанием, защитой и воспитанием потомства.

Польский нейрофизиолог Ю. М. Конорски разделил безусловные рефлексы в соответствии с их биологической ролью на сохранительные и защитные. Сохранительные рефлексы обеспечивают реакцию постоянства внутренней среды организма. Защитные рефлекторные реакции связаны с устранением вредных агентов, попавших на поверхность или внутрь организма. Они обеспечивают удаление всего тела или его отдельных частей из сферы действия вредящего (или опасного) для организма раздражителя, связаны с уничтожением или нейтрализацией вредящих агентов. В особую группу рефлексов Ю.М. Конорски выделил ориентировочный рефлекс, рефлекс на новизну, реакцию нацеливания на стимул и ориентировочно-исследовательское поведение.

П. В. Симонов классифицировал сложнейшие безусловные рефлексы базируясь на идеях В. И. Вернадского и А. А. Ухтомского об освоении живыми существами разных уровней организации в гео-, биосферах, а для человека также в социо- и ноосфере (интеллектуальное освоение мира).

Освоению каждой среды соответствуют три разных класса безусловных рефлексов:

1. Витальные - обеспечивают индивидуальное и видовое сохранение организма. К ним относятся пищевой, питьевой, регуляции сна, оборонительный и ориентировочный рефлекс, рефлекс экономии сил и т.п. Критерии рефлексов витальной группы: неудовлетворение соответствующей потребности приводит к физической гибели особи, реализация безусловного рефлекса не требует участия другой особи того же вида.

2. Ролевые (зоосоциальные) - могут быть реализованы только путем взаимодействия с особями того же вида. Регулируют, например, половое, родительское и территориальное поведение.

3. Рефлексы саморазвития ориентированы на освоение новых, пространственно-временных сред. Это исследовательское поведение, рефлекс сопротивления (свободы), имитационный и игровой.

Особое место среди безусловных реакций занимает ориентировочный рефлекс, названный И. П. Павловым рефлекс «что такое?». Ориентировочный рефлекс – это многокомпонентная безусловнорефлекторная специфическая реакция на «новизну», направленная на повышение способности анализаторов дифференцировать новое явление. Он характеризуется основными признаками: эффектом угасания и неспецифичностью, т.е. независимостью от модальности и направления изменения стимула. Выделяют три группы явлений, связанных с ориентировочным рефлексом. Первая группа включает следующие реакции: расширение зрачка, снижение порогов чувствительности к сенсорным стимулам, поворот головы и туловища в сторону источника раздражения, изменение электрической активности головного мозга (блокада альфа-ритма

и возникновение бета-ритма), появление кожно-гальванической реакции, углубление дыхания, расширение кровеносных сосудов головы и сужение сосудов конечностей, начальное замедление и последующее учащение сердцебиений и ряд других изменений в вегетативной сфере организма.

Вторая группа реакций, связанная с ориентировочным рефлексом, включает специализированные поисковые движения. Она зависит как от внешних раздражителей, так и от мотивационно-потребностных характеристик индивида. Третья форма проявления ориентировочного рефлекса представляет исследовательские реакции, не обязательно связанные с удовлетворением текущих потребностей организма, т. е. основанные на «любопытстве».

Ориентировочный рефлекс рассматривают как физиологическую основу таких психических процессов как внимание, реакция удивления, настораживания, бдительности. С точки зрения физиолога, ориентировочный рефлекс - это многокомпонентная неспецифическая реакция организма на «новизну», направленная на повышение способности дифференцировать новое явление. Ориентировочно-исследовательский рефлекс является составной частью ориентировочно-исследовательского поведения, которое, будучи врожденным, часто включает элементы условно-рефлекторной деятельности. Многочисленные двигательные, биоэлектрические, вегетативные и сенсорные компоненты ориентировочного рефлекса объединены в единую функциональную систему, имеющую важнейшее значение в приспособительной деятельности организма.

Принято считать, что морфофизиологической основой безусловнорефлекторных форм поведения являются подкорковые ядра и нижележащие отделы центральной нервной системы. В последние десятилетия с использованием современных методов исследования (стереотаксической техники, компьютерной томографии др.) удалось определить участие в безусловно-рефлекторной деятельности многих отделов мозга (гипоталамуса, миндалевидного тела, гиппокампа,

стриопаллидарной системы и др.). Полученные данные расширили представления о нейрофизиологической организации различных врожденных форм поведения.

Показано, что механизмы регуляции разных уровней нервной системы тесно переплетаются и взаимодействуют. Сложность организации врожденных реакций прослеживается на примере слюноотделительного безусловного рефлекса, который считается относительно простым. Этот рефлекс может запускаться с различных рецепторов (вкусовых, обонятельных, тактильных, болевых) через волокна черепных нервов (тройничного, лицевого, языкоглоточного, блуждающего). Он реализуется при участии нескольких отделов ЦНС: продолговатого мозга, гипоталамуса, миндалевидного тела, коры больших полушарий. Слюноотделение связано не только с пищеварительной, но и с сердечно-сосудистой, дыхательной, эндокринной, терморегуляторной функциями. Безусловнорефлекторная секреция слюны зависит от уровня пищевого возбуждения, доступности воды, содержания в пище поваренной соли, гормонального фона и многих других факторов.

Таким образом, даже относительно простые врожденные реакции в действительности входят в системную интеграцию сложных механизмов, определяющих поддержание гомеостаза и взаимоотношение организма с внешней средой. Такая интеграция пластична. В соответствии с принципом доминанты одни и те же реакции могут входить в комплексы, связанные с удовлетворением различных потребностей организма. Например, слюноотделительный рефлекс может быть связан с пищевым или оборонительным поведением.

При исследовании поведения важным является вопрос о том, является ли данный поведенческий акт врожденным или приобретает в процессе накопления индивидуального опыта. Определение взаимодействия врожденных и приобретенных компонентов поведения является чрезвычайно сложной задачей. Дело в том, что по ходу жизни на врожденные, формы

деятельности накладываются дополнительно образовавшиеся условные рефлексы, и поскольку у разных особей они отличаются, то и конечные проявления врожденных поведенческих реакций могут отличаться у отдельных представителей одного вида. У взрослой особи врожденная деятельность обычно не проявляется в чистом виде, она видоизменена формирующимися в процессе онтогенеза условными рефлексами. Например, на самых ранних этапах жизни предпочитаемый сладкий вкус может становиться отвергаемым, если он хотя бы однократно сочетался с болезненным состоянием организма, дискомфортом. Другой пример - птицы, обитающие в разных местностях, могут использовать при постройке гнезда разные материалы.

Поведение принято рассматривать как врожденное, если в онтогенезе нельзя обнаружить влияний на него обучения или других факторов. Эти влияния пытаются выявить при помощи экспериментов с использованием сенсорной депривации (например, выращивание в темноте, изоляция от сверстников, и т. д.). Подобный метод не всегда эффективен, поскольку депривация вызывает ряд общих изменений в состоянии организма и в поведении.

Другая сложность в дифференцировании врожденных и приобретенных реакций связана с совершенствованием, «созреванием», врожденных форм деятельности в процессе индивидуального развития. Диапазон изменчивости различных сложнейших безусловных рефлексов в зависимости от условий существования в раннем возрасте неодинаков. Некоторые врожденные комплексы движений чрезвычайно устойчивы и не могут быть изменены воздействиями среды, другие отличаются большей пластичностью. Описаны фиксированные последовательности движений, не зависящие от обучения. Они хорошо прослеживаются у насекомых и птиц. Например, шаблонные движения домашних петухов при ухаживании за курами. Фиксированные комплексы движений характерны и для человека. Характерны сканирующие движения головой младенцев, облегчающие поиск соска, стереотипно

проявляются комплексы движений, связанных с сосанием. Эти рефлексy созревают еще в пренатальном периоде развития, что установлено в наблюдениях над недоношенными детьми. Не зависят от обучения хватательный рефлекс ребенка и многие другие проявления врожденной деятельности.

Вместе с тем многие сложные безусловные рефлексy видоизменяются в процессе развития или же требуют для своего проявления определенных условий. Например, изоляция от сверстников крысят или щенков приводит к необратимым изменениям последующего «социального» общения. Изоляция обезьянок резко нарушает их последующее половое и материнское поведение. Трудности разделения детерминированных генетически и выработанных в процессе жизни поведенческих актов, усугубляются и тем обстоятельством, что некоторые врожденные формы поведения проявляются на относительно поздних этапах развития, когда у животного уже сформированы условнорефлекторные стереотипы. Так происходит, в частности, с половым поведением, готовность к проявлению которого возникает в определенном возрасте на фоне гормональных перестроек. Однако эффективность спаривания у многих видов определяется также индивидуальным опытом, приобретаемым до достижения половой зрелости в результате общения со сверстниками. Например, у взрослых самцов цихлидовых рыб, выращенных в изоляции, поведение ухаживания адресуется не только самкам, но и самцам. Близкие изменения прослежены у птиц, грызунов, обезьян.

Созревание центральной нервной системы в процессе онтогенеза, и сопутствующие изменения в балансе биологически активных веществ во внутренней среде организма чрезвычайно важны для проявления различных врожденных форм поведения. Определенным стадиям постнатальной жизни присущи свои особенности взаимодействия безусловно- и условнорефлекторной деятельности. Например, у щенков на протяжении первых трех лет жизни вырабатывается пищедобывательный условный

рефлекс на естественные или неадекватные запаховые раздражители при однократном их сочетании с кормлением. С 4-го по 10-й день жизни способность к выработке этого рефлекса исчезает и вновь появляется на 11 - 12-й день, причем, начиная с этого периода, обучение требует уже многократного сочетания условного и безусловного стимулов.

Некоторые врожденные реакции проявляются не сразу после рождения, а на одном из последующих этапов развития. Если в это время животное не сталкивается со специфическим раздражителем, в дальнейшем способность реагировать на него без специального обучения не проявляется. При этом возможны ошибки в отнесении некоторых реакций к врожденным или выработанным. Например, долгое время считали, что собаки, воспитывавшиеся на хлебно-молочной диете, не отвечают врожденной положительной реакцией на запах мяса. Первые опыты на этих животных были проведены в 7-месячном возрасте. Однако оказалось, что на 16 - 21-й день жизни щенка такая способность у него проявляется. Если же адекватный раздражитель отсутствует, она постепенно затормаживается и отсутствует у щенков старшего возраста, впервые сталкивающихся с запахом мяса.

Можно привести много примеров, подтверждающих роль средовых факторов в модификации врожденных форм поведения. Однако было бы ошибкой противопоставлять значение генетических и средовых факторов в развитии поведения. Все формы взаимодействия организма со средой, в том числе поведенческие, обусловлены генетической программой и в той или иной степени подвержены внешним влияниям. Генетическая программа определяет диапазон этих влияний, так называемую норму реакции. Для некоторых признаков она строго фиксирована, а для других - значительно шире. Генетическая обусловленность поведения проявляется при постепенном формировании некоторых поведенческих актов в процессе раннего онтогенеза. Например, исследовано соотношение врожденных и приобретенных компонентов в реакции нападения на жертву у котят.

Вначале проявляются только инстинктивные двигательные стереотипы, постепенно в процессе тренировки, они уточняются и обогащаются движениями, сформировавшимися в процессе обучения.

Вопрос о непрременной рефлекторной основе каждого врожденного поведенческого акта не является окончательно решенным. Представление о ее обязательности привело

И. П. Павлова к отождествлению понятий сложные безусловные реакции и инстинкты. Во многих случаях удалось обнаружить внешние и внутренние стимулы, являющиеся толчком к разворачиванию цепи шаблонных рефлекторных реакций, однако не всегда можно их идентифицировать, что позволяет предполагать, что ряд форм врожденной деятельности проявляется самопроизвольно. Эндогенные процессы в ЦНС обуславливают выполнение ряда инстинктивных актов без видимых изменений в состоянии внешней и внутренней среды. Большую роль при этом играют циркадные (суточные) и другие ритмы, которые не определяются физиологическим состоянием организма и различными стимулами, хотя и могут сдвигаться под их влиянием.

Некоторые нормы врожденных реакций при отсутствии обратной связи подавляются. Так, у глухих и слепых людей отсутствуют некоторые выразительные движения, связанные соответственно со слуховым или зрительным восприятием. Люди, рожденные слепыми, с годами улыбаются меньше, чем зрячие или ослепшие в более позднем возрасте. Однако ряд выразительных движений проявляется независимо от полноценности сенсорных систем. Анализ зафиксированных на киноплёнку выразительных движений детей, родившихся слепыми и глухими, показал, что моторика смеха у них такая же, как и у здоровых.

Заканчивая рассмотрение безусловных рефлексов, еще раз подчеркнем, что они являются той основой, на которой строится все многообразие поведения. В основе даже достаточно сложных приобретенных реакций, часто можно обнаружить их врожденный фундамент, на котором

реализовывались процессы обучения. Комплексы врожденных поведенческих реакций связаны с сигналами из внешней среды, но они и могут определяться и автономными процессами в ЦНС. В процессе индивидуального развития врожденные реакции существенно перекрываются условнорефлекторными «наслоениями». При этом резко возрастает уровень адаптивности поведения каждой конкретной особи, что позволяет ей существовать длительное время. Особенно сложен процесс формирования приобретенных реакций у человека. Поэтому стремление выявить врожденные основы поведения человека присуще не только физиологам, но и психологам.

В основе каждого конкретного безусловного рефлекса лежит цепь нервных клеток (рефлекторная дуга), которая имеет определенную, генетически заданную локализацию в центральной нервной системе. В случае позвоночных животных рефлекторные дуги наиболее простых безусловных рефлексов расположены в спинном мозге. Чем сложнее врожденная реакция, тем ближе к переднему мозгу локализованы обеспечивающие ее нейроны. Центры наиболее сложных безусловных рефлексов обнаруживаются в гипоталамусе, являясь, по сути, центрами биологически значимых потребностей.

Сложные формы поведения могут наблюдаться сразу же после перехода к постнатальной жизни, что позволяет отнести их к врожденным реакциям. Процесс их созревания часто не может быть прослежен «в чистом виде», так как они модифицируются благодаря внешним воздействиям.

Поведение, которое строится по наследственно обусловленной программе и не требует для своего развития специального обучения или тренировки считается врожденным. Поведение, которое формируется постепенно, по мере накопления индивидуального опыта рассматривается как различные формы привыкания и обучения.

Окончательно не решен вопрос о соотношении рефлекторных реакций и инстинктов. Общепринятого определения инстинкта не разработано до сих

пор. Большинство исследователей определяет инстинкт как совокупность врождённых тенденций и стремлений, играющих мотивационную роль в формировании поведения. В узком смысле инстинкт - это совокупность сложных наследственно обусловленных актов поведения, характерных для особей данного вида при определённых условиях. У высших животных инстинкты подвергаются модификации под влиянием индивидуального опыта.

И.П.Павлов считал, что инстинктивные действия животных – это совокупность врожденных безусловных рефлексов. Эти сложные безусловные рефлексы отличаются от простых безусловных рефлексов тем, что могут возникать как под влиянием внешних раздражителей, так и под влиянием внутренних импульсов (например, голода, полового раздражения и др.) и состоят из целой цепи последовательных действий. Однако другие исследователи несколько иначе определяют инстинкты. Так, например, известный русский зоопсихолог В. А. Вагнер утверждал, что инстинкты — «не модифицированные рефлексы, а новообразования, возникшие на базе рефлексов, что вовсе не одно и то же». В.М. Бехтерев предлагал выделить инстинкты из безусловных рефлексов в особый класс, называя их сложными органическими рефлексами. Он подчеркивал, что появление этих рефлексов может зависеть от изменений в составе крови (обеднение определенными составными частями или поступление гормонов). Такие изменения приводят в возбуждение мозговые центры, по преимуществу центры подкорковые. Однако, по утверждению В.М.Бехтерева, и в этих реакциях «участие коры, как направляющего центра, несомненно». По мнению А.Д.Слонима, безусловные рефлексы (в классическом смысле слова) представляются более простыми и в большей степени зависящими от непосредственных влияний из внешней и внутренней среды, нежели генетически запрограммированные инстинкты.

Несмотря на различные подходы к пониманию инстинктов, исследователи сходятся в утверждении, что у низших животных чисто

инстинктивное поведение достаточно совершенно. У высших животных, особенно у человека, инстинкты никогда не являются в чистом виде. Вопросы применимости термина инстинкт по отношению к человеку носят дискуссионный характер.

### **Лекция 3. Закономерности условно-рефлекторной деятельности. Приобретенные формы поведения**

#### **Вопросы темы**

1. Условия формирования и виды условных рефлексов.
2. Особенности условнорефлекторных реакций человека
3. Приобретенные формы поведения

#### **Содержание лекционного материала**

Жизнедеятельность организма в постоянно меняющейся внешней среде включает в качестве важнейшего фактора широкий спектр индивидуальных поведенческих адаптаций. Генетически детерминированные формы поведения недостаточны, чтобы обеспечить активное существование особи в вероятно изменчивой среде. Чем больше изменчивость окружающей действительности, тем в большей мере возрастает необходимость в приобретении собственного, индивидуального опыта. Индивидуальный опыт приобретается различными путями, в основе которых лежит общая способность живых организмов к обучению.

Согласно классическим представлениям физиологии ВНД, в основе приобретенных форм поведения лежит формирование разнообразных условных рефлексов. Условные рефлексы - это индивидуально

приобретенные системные приспособительные реакции животных и человека, возникающие на основе образования в центральной нервной системе временных связей между условным (сигнальным) раздражителем и безусловнорефлекторным актом. Они проявляются лишь при определенных условиях и угасают при изменении этих условий. Особенностью условных рефлексов является то, что они образуются в течение индивидуальной жизни организма и не являются постоянными. Они могут исчезать и вновь появляться в зависимости от условий среды и состояния организма.

Анализ экспериментальных данных позволил И.П.Павлову сформулировать условия, необходимые для формирования условных рефлексы:

1.неоднократное сочетание исходно незначимого стимула и врожденного безусловного рефлекса (в некоторых ситуациях условный рефлекс может выработаться после одного сочетания, например, при оборонительных реакциях);

2.условный стимул должен опережать начало врожденного рефлекса, в противном случае приобретенный рефлекс не образуется или образуется с большим трудом.

3. центральная нервная система должна находиться в нормальном, работоспособном состоянии, при болезненном, утомленном, сонном состоянии, или при перевозбуждении выработка условных рефлексов затрудняется.

4.необходима изоляция животного от посторонних раздражителей, способных вызвать так называемое внешнее торможение.

Если все эти условия выполняются, то условный рефлекс будет выработан, и в коре больших полушарий возникает новая нервная связь. Перечисленные условия применимы для формирования временных связей как у животных, так и у человека. Отметим, что в случае человека обязательность происходящего обучения означает, что новые нервные связи формируются вне зависимости от сознательного желания.

Многообразие условных рефлексов обуславливает наличие различных классификаций, построенных по разным основаниям.

Все условные рефлексы разделены на классические и инструментальные. Эти два типа реакций называют также соответственно: условнорефлекторное и оперантное поведение; классическое и инструментальное обуславливание; условные рефлексы I-го и II-го порядка.

Формирование классического условного рефлекса осуществляется следующим образом: через определенные интервалы после включения условного раздражителя предъявляется подкрепляющий (безусловный) стимул. Подкрепление следует за условным стимулом независимо от того, будет ли реакция животного или нет. После нескольких сочетаний условного и безусловного раздражителей изолированное предъявление условного вызывает реакцию, как на безусловный раздражитель. Если условный раздражитель повторно применять без подкрепления, то условно-рефлекторный ответ постепенно уменьшается, и в конечном итоге прекращается. После перерыва он легко восстанавливается, но без подкрепления быстро угасает.

В инструментальных условных рефлексах значительную роль играет внутренняя активность животного. Инструментальные условные рефлексы - это рефлексы, в которых в ответ на данный раздражитель производится движение, выполняя которое животное либо обеспечивает себя привлекающим безусловным раздражением, либо избегает отвергаемого раздражения. Это рефлексы, в которых непременным условием является осуществление тех или иных двигательных реакций, где движения всегда имеют сигнальное значение. Инструментальный рефлекс состоит не в воспроизведении безусловной реакции, а в реализации того активного действия, которое позволит достичь или избежать последующего безусловного подкрепления.

При классификации по афферентному звену рефлекторной дуги выделяют условные рефлексы:

Экстероцептивные: зрительные, слуховые, обонятельные, слуховые, температурные и др. (в соответствии с модальностью условного раздражителя). Рефлексы могут быть выработаны на вид предметов, высоту звука, и т.п. При подкреплении, совпадающем с актуализированной потребностью, такие условные рефлексы быстро формируются. Например, для собаки необходимо 5-20 сочетаний для выработки таких рефлексов.

Интероцептивные - образуются при сочетании раздражения рецепторов внутренних органов с безусловным рефлексом. Соответственно наличию разных типов интерорецепторов вырабатываются условные рефлексы при механическом раздражении внутренних органов, увеличении в них давления, изменения химизма крови и т.п. Для формирования таких рефлексов требуется 50-150 сочетаний. Интероцептивные условные рефлексы вырабатываются и дифференцируются значительно медленнее, чем экстероцептивные. Они отличаются большой инертностью, не угасают при неподкреплении в течение длительного времени. Аfferентная импульсация от интерорецепторов может многократно совпадать по времени с осуществлением соматических и вегетативных реакций, возникающих при воздействии на организм определенных сигналов внешней среды. При этом интероцептивные раздражители приобретают для соответствующих реакций сигнальное значение. Интеро- и экстероцептивные рефлексы находятся в тесной взаимосвязи, могут усиливать и ослаблять друг друга в зависимости от условий окружающей среды и внутренних потребностей организма.

По аfferентному звену рефлекторной дуги разделяют рефлексы двигательные и вегетативные. Двигательные - формируются на базе безусловнорефлекторных двигательных реакций, сначала в виде общедвигательной реакции, затем специализируются. Вегетативные условные рефлексы (сосудистый, дыхательный, зрачковый и т.п.) могут иметь разную скорость формирования. Некоторые вырабатываются легко (например, сочетание звука метронома, углекислого газа и гипервентиляции), другие - очень медленно (например, сердечно-сосудистые условные

рефлексы). К вегетативным условным рефлексам относится классический слюноотделительный условный рефлекс. Исследования К.М. Быкова показали, что условно-рефлекторному контролю могут подчиняться почти все внутренние органы.

По природе условного сигнала различают натуральные (естественные) и искусственные условные рефлексы. К натуральным условным рефлексам относят такие, которые образуются на естественные признаки безусловного раздражителя (например, вид или запах пищи). Иллюстрацией образования натуральных условных рефлексов являются следующие опыты. Щенки одного и того же помета содержались на различном пищевом рационе: одних кормили только мясом, других — только молоком. У животных, которых кормили мясом, его вид и запах вызывали условную реакцию с выраженными моторным и секреторным компонентами. Щенки, получавшие лишь молоко, первый раз реагировали на мясо только ориентировочной реакцией - обнюхивали его и отворачивались. Однократное сочетание вида и запаха мяса с едой полностью устраняло это «безразличие». У щенков выработался натуральный пищевой условный рефлекс. Натуральные условные рефлексы характеризуются быстрой формированием и большой устойчивостью. Они могут удерживаться всю жизнь при отсутствии последующих подкреплений. Это объясняется тем, что натуральные условные рефлексы имеют большое биологическое значение, особенно на ранних этапах приспособления организма к окружающей среде.

Условные рефлексы можно выработать также на различные индифферентные сигналы (свет, звук, запах, изменения температуры и др.), не обладающие в естественных условиях свойствами раздражителя, вызывающего безусловный рефлекс. Такие реакции называются искусственными условными рефлексами. Например, запах мяты не присущ мясу. Однако если этот запах несколько раз сочетать с кормлением мясом, то образуется условный рефлекс: запах мяты становится условным сигналом еды. Примерами выработки условных рефлексов на искусственные

раздражители может быть образование у человека секреторных и двигательных условных рефлексов на сигналы в виде звучания звонка, ударов метронома, усиления или ослабления освещения прикосновения к коже и т. д. Искусственные условные рефлексы медленнее вырабатываются и быстрее угасают при неподкреплении.

Важным признаком классификации является соотношение во времени действия условного и безусловного раздражителей. По этому показателю различают:

Наличные - в случае совпадения по времени условного сигнала и подкрепления.

Совпадающие - подкрепление сразу следует за условным сигналом, не позднее 1-3 секунд.

Отставленные - период между началом действием условного раздражителя и подкрепления составляет до 30 секунд.

Запаздывающие - подкрепление дается через некоторое время после включения стимула (через 1-3 минуты).

Следовые — подкрепление предъясняется после окончания действия раздражителя.

Следовые условные рефлексы с большим «отставлением» являются сложными формами проявления высшей нервной деятельности. Выработка подобных рефлексов у собак связана с большими трудностями. У человека следовые условные рефлексы образуются легко.

Разновидность следового условного рефлекса – это условные рефлексы на время. Они образуются при регулярном повторении безусловного раздражителя, например, кормление через каждые 30 минут. Такие рефлексы могут быть выработаны на различные интервалы времени (от секунд до суток). Ориентиром в отсчете времени, вероятно, служат различные периодические процессы организма (генераторы ритмов в мозговых структурах, ритм сердечных сокращений, дыхательный ритм, двигательная и секреторная периодика пищеварительной системы и т.п.).

В зависимости от структуры условного сигнала условные рефлексy бывают простые (одиoчные раздражители) и сложные (комплексные раздражители). Последние могут быть сформированы на одoвременный или последовательный комплексы раздражителей. Рефлекс на одoвременный комплекс раздражителей формируется в том случае, если сигналом становится комбинация из одoвременно применяемых раздражителей (например, свет и звук). Рефлекс на последовательный комплекс формируется на комбинацию раздражителей, последовательно действующих друг за другом. Если в комплексе раздражителей между окончанием действия предыдущего сигнала и началом действия последующего имеется интервал времени, а подкрепление совпадает с действием только последнего компонента, то образуется условный рефлекс на цепь раздражителей.

Иногда в качестве условных сигналов используют не абсолютные, а относительные признаки раздражителей. Например, из двух одoвременно предъявляемых однородных раздражителей - плоских кружков - условный рефлекс вырабатывается на один из них - больший по размеру. Затем животному предъявляют геометрические фигуры (например, треугольники), также отличающиеся по размеру. Если и в этом случае животное осуществит условно-рефлекторную реакцию на сигнал более крупного размера, судят о выработке у него условного рефлекса на отношение.

Условные рефлексy классифицируют по названию безусловных рефлексов, на основе которых они выработаны, например, выделяют рефлексy пищевые, оборонительные, и т.п.

По характеру подкрепления различаются условные рефлексy первого и второго порядка. Если в качестве подкрепления используется безусловный рефлекс, то вырабатываются условные рефлексy первого порядка. Если же подкреплением служит ранее выработанный прочный условный рефлекс, то образующуюся связь именуют условным рефлексом второго порядка. Соответственно возможны условные рефлексy более высоких порядков.

Например, если у собаки выработан условный слюноотделительный рефлекс на звонок, то при сочетании звонка с другим индифферентным раздражителем можно получить условный рефлекс второго порядка. Установлено, что у собак можно выработать рефлексы до четвертого порядка на основе пищевой и оборонительной реакции.

У человека при развитии функции речи порядковый диапазон этих реакций значительно расширяется. Так, подавляющее большинство двигательных условных рефлексов у человека образуется путем подкрепления не безусловными раздражителями, а различными условными сигналами в виде словесных инструкций, объяснений и др. Биологическое значение условных рефлексов высших порядков состоит в том, что они обеспечивают сигнализацию о предстоящей деятельности при подкреплении не только безусловными, но и условными раздражителями. В связи с этим более быстро и полно происходит развертывание адаптационных реакций организма.

Выделяют положительные и отрицательные условные рефлексы. Положительными называют условные рефлексы, в динамике которых проявляется активность организма в виде двигательных или секреторных реакций. Условные реакции, не сопровождающиеся внешними двигательными и секреторными эффектами, относят к отрицательным (тормозным) рефлексам. В процессе приспособления организма к изменяющимся условиям среды оба вида рефлексов имеют большое значение. Они тесно взаимосвязаны, так как проявление одного вида деятельности сочетается с угнетением других видов. Например, при условном раздражителе в виде команды «Смирно!» вызывается деятельность мышц, обуславливающих стояние в определенном положении и торможение других условных двигательных реакций, которые осуществлялись до этой команды (например, ходьба, бег). Считается, что такое качество, как дисциплинированность, связано с одновременным сочетанием положительных и отрицательных условных рефлексов.

Сложную цепь временных связей называют динамическим стереотипом. В этом случае процесс может протекать при отсутствии непосредственной связи с безусловной реакцией. И.П.Павлов считал, что процесс синтеза разнообразных рефлексов составляет основу многих человеческих навыков. В основе формирования слов, понятий, т.е. речевых временных связей, также лежит механизм формирования сложной цепи условных рефлексов.

Особую роль в поведении играют имитационные (подражательные) условные рефлексы, подкреплением в которых служит лишь наблюдение за поведением другой особи. Такие рефлексы, возникают у животного в результате наблюдения им за процедурой выработки условного рефлекса другого животного. Особенно легко они вырабатываются у животных, ведущих групповой образ жизни. Например, если у одной обезьяны из стада выработать условный рефлекс (например, пищевой) на виду у всего стада, то и у других членов также образуется этот условный рефлекс.

Подражательные рефлексы как один из видов приспособительных реакций животных широко распространены в природе. В наиболее простой форме этот рефлекс обнаруживается в виде рефлекса следования. Например, стайные рыбы следуют за своими сородичами или даже за силуэтами рыб. Другой пример приводил Ч. Дарвин. Он отметил, что вороны не подпускают близко человека с ружьем или любым длинным предметом в руках. По словам Ч. Дарвина, этот «спасительный страх» развился, главным образом, не в результате личного опыта общения с человеком, а благодаря подражанию поведению особей того же вида или других видов. Огромное значение имеет подражание в поведении приматов, включая человека. В.М.Бехтерев - рекомендовал использовать подражательные реакции для воспитания ребенка уже с конца второго месяца. И.П.Павлов, считал, что при помощи подражательного рефлекса у животных складываются сложные индивидуальные и социальные формы поведения. По своему

физиологическому механизму подражательные условные рефлексы сходны, очевидно, с условными рефлексами  $n$ -го порядка.

Самостоятельной формой сложноинтегрированных условных рефлексов является экстраполяционный рефлекс, исследованный Л.В. Крушинским в 1960 году. Стимулом такого рефлекса служит движущаяся приманка, скрывающаяся за преградой; ответным действием является движение животного к другой стороне преграды. Термин «экстраполяционный рефлекс» указывает на способность животного прогнозировать события на основе улавливания особенностей хода текущих событий. По Л.В.Крушинскому, способность к экстраполяции является одним из критериев наличия у животных элементарной рассудочной деятельности.

Закономерности условнорефлекторной деятельности человека и животных имеют много общего. У человека можно выработать различные условные рефлексы, используя в качестве подкрепляющего раздражителя соответствующие безусловные реакции (слюноотделительные, дыхательные, мигательные, двигательные, оборонительные и др.). Условные рефлексы человека имеют те же свойства, что и у животных – способность к угашению, дифференцированию, действию внешнего тормозного раздражителя и т.д. В то же время высшая нервная деятельность человека характеризуется рядом отличий, основными из которых являются:

1. Высокая скорость всех видов научения.
2. Возможность выработки условных рефлексов высоких порядков.
3. Способность к тонким дифференцировкам.
4. Развитая способность к прогнозированию и планированию.
5. Преобладание социальных мотиваций над биологическими.

Важнейшим качественным отличием ВНД человека от животных является способность к хранению и передаче информации с использованием символических знаковых систем (языков). Наиболее существенным в деятельности человека является словесная знаковая система, т.е. устная и

письменная речь. Используются и другие знаки: цифры, ноты, рисунки и др. Человек обладает способностью давать определенным понятиям условные обозначения и в дальнейшем оперировать этими обозначениями. Это создает предпосылки для развития абстрактного мышления, а также для передачи знаний и опыта из поколения в поколение. Указанная особенность высшей нервной деятельности человека отражена в представлениях И.П.Павлова о первой и второй сигнальных системах, связанных соответственно с конкретными и абстрактными сигналами. Безусловные раздражители не имеют сигнального значения и в понятие сигнальных систем не включаются.

Первая сигнальная система – это система временных связей (ассоциаций) между сигналами, имеющими конкретное содержание, отражающее определенные события окружающего мира. Примером таких сигналов для собаки является произнесение ее клички, для человека – телефонный звонок. Вторая сигнальная система представляет собой систему ассоциаций между сигналами абстрактного характера – словами и другими символами, кодирующими отвлеченные понятия. Примером таких сигналов может служить любое слово и знак препинания, математические символы и т.д.

По И.П.Павлову высшая нервная деятельность человека представлена тремя уровнями:

- 1.Безусловные рефлексы.
- 2.Условные рефлексы первой сигнальной системы.
- 3.Условные рефлексы второй сигнальной системы.

Первые два уровня являются общими для человека и животных, третий - свойственен только человеку.

Работы этологов показали, что животные широко используют сигнальные системы (определенные жесты, звуки) при ритуальном поведении (например, в брачный период), для передачи информации (например, о приближающейся опасности). Но «язык» животных, являясь совокупностью конкретных сигналов, отражающих только ближайшие

события, относится к первой сигнальной системе. Некоторое исключение составляют человекообразные обезьяны. Описаны случаи, когда шимпанзе удалось обучить языку жестов для глухонемых в объеме около 90 знаков, обозначающих предметы, действия и качества. С помощью этих знаков обезьяны общались с человеком и даже между собой. Однако сложность задач решаемых животными с помощью знаковых систем не превышала уровень, доступный двухлетнему ребенку.

И.П.Павлов считал условный рефлекс основным механизмом индивидуально приобретаемого опыта, т.е. основой научения. В настоящее время, ряд исследователей считают, что условные рефлексы следует рассматривать как одну из форм индивидуального обучения. Например, З.А. Зорина и И.П. Полетаева, предлагают следующую классификацию форм индивидуально-приспособительной деятельности животных.

1. Неассоциативное обучение: сенсбилизация, привыкание.

2. Ассоциативное обучение: классические и инструментальные условные рефлексы.

3. Когнитивные процессы: выбор по образцу; обучение, основанное на представлениях о пространстве, порядке стимулов, времени, числе. Когнитивное обучение в большой степени относится к области рассудочной деятельности.

В особую группу выделяют так называемое запечатление – импринтинг, впервые изученный К. Лоренцом. Импринтинг заключается в очень быстром обучении определенным жизненно важным действиям и может происходить в строго фиксированные критические периоды онтогенеза. Обычно он осуществляется в раннем детстве и только в течение специального чувствительного периода, в более поздние сроки импринтинг уже не осуществится. Классический пример импринтинга – формирование реакции следования за матерью у птенцов выводковых птиц. Поведенческие акты, осуществляемые животными на основе информации, усвоенной путем запечатления, обычно являются фрагментами инстинктивных реакций,

необходимость их образования генетически запрограммирована. Они видоспецифичны. К.Лоренц отмечал, что по своим свойствам импринтинг значительно отличается от ассоциативного обучения, во-первых тем, что он происходит в определенный, довольно узко ограниченный период онтогенеза, а во-вторых, тем, что эффект запечатления необратим и не угасает. К запечатлению близки натуральные условные рефлексы, которые также формируются очень быстро на определенной стадии онтогенетического развития и чрезвычайно медленно угасают.

Изучена роль импринтинга в поведении животных. Наличие такой формы накопления индивидуального опыта у человека носит дискуссионный характер. Предполагается, что впечатление или образ, воспринятые человеком в определенный критический период развития, может прочно запечатлеваться в мозге по механизму импринтинга, превращаясь в устойчивую поведенческую программу. Такое запечатление возможно в ситуациях, характеризующихся особенно сильным эмоциональным напряжением.

#### **Лекция 4. Безусловное и условное торможение. Механизмы формирования условных рефлексов**

##### **Вопросы темы**

- 1.Безусловное (внешнее) торможение.
- 2.Условное (внутреннее) торможение.
- 3.Механизмы формирования условных рефлексов.

##### **Содержание лекционного материала**

В функционировании нервной системе можно наблюдать два базовых процесса - возбуждение и торможение. На уровне нервной клетки

возбуждению соответствует уменьшение мембранной разности потенциалов (деполяризация), а торможению - ее увеличение (гиперполяризация). Торможение, как и возбуждение, является активным процессом, который связан с выбросом тормозных медиаторов. На уровне поведения торможение проявляется в виде ослабления либо полного прекращения двигательных и вегетативных реакций. Возбуждение и торможение, непрерывно взаимодействуя, обуславливают возможность осуществления одних реакций и задержки других (нарушающих координацию ответной реакции или не являющихся необходимыми). Развивая идеи И. М. Сеченова о центральном торможении, И. П. Павлов выделил два типа торможения — внешнее (безусловное) и внутреннее (условное). Он считал, что баланс между возбуждением и торможением определяет проявление поведения животных и человека.

Под внешним торможением понимают срочное подавление текущей условно-рефлекторной деятельности при действии посторонних для нее раздражений, вызывающих ориентировочный или какой-либо другой безусловный рефлекс. По механизму своего возникновения этот тип торможения является врожденным, осуществляется благодаря явлениям отрицательной индукции. А. А. Ухтомский называл его сопряженным торможением и видел в нем физиологическую основу для реализации доминирующей деятельности организма.

Наиболее часто встречающийся фактор безусловного торможения – это ориентировочный рефлекс. В обычной жизни можно часто наблюдать, как человек прекращает текущую деятельность в результате переключения внимания на новый внезапно появившийся раздражитель. В момент возникновения этого рефлекса проявляется сопряженное торможение конкурирующих рефлексов. Оно может быть более или менее глубоким, кратковременным или длительным, что зависит от физиологической силы ориентировочного и тормозного рефлексов. При повторном раздражении в силу привыкания ориентировочный рефлекс пропадает, одновременно

снижается и эффект внешнего торможения. Такой вид торможения был назван гаснущим тормозом.

Другой вид безусловного торможения отличается постоянством своего воздействия на тот или иной рефлекс и называется постоянным тормозом. Стабильность внешнего торможения определяется физиологической силой тормозящего рефлекторного акта. К жизненно важным для организма рефлексам относят оборонительные безусловные рефлексы на разные вредящие раздражения, включая болевые. Длительность постоянного тормоза оборонительного рефлекса определяется его силой и характером тормозимого рефлекса и, в частности, степенью его упроченности. «Молодые» условные рефлексы тормозятся легче и на более длительный срок, чем более «старые», при одних и тех же условиях. Нетвердо заученные поведенческие навыки или знания легче исчезают при сильном неприятном постороннем воздействии, чем более твердо усвоенные жизненные стереотипы. Болевые воздействия от внутренних органов обладают более длительным тормозным влиянием на условнорефлекторную деятельность. Иногда их сила настолько велика, что извращается нормальное протекание даже безусловных рефлексов.

Известно, что при увеличении интенсивности какого-либо раздражения вызываемый им эффект возрастает (закон силы). Однако дальнейшее усиление раздражения приведет к падению или полному исчезновению эффекта. При действии сверхсильных или обычных, но длительно продолжающихся раздражении, развивается запредельное торможение, которое И. П. Павлов назвал охранительным, так как оно ограждает клетки мозга от избыточного расходования энергетических ресурсов. Этот вид торможения существенно зависит от функционального состояния нервной системы, возраста, типологических особенностей, состояния гормональной сферы и пр.

Предел выносливости клетки в отношении раздражителей разной интенсивности называется пределом ее работоспособности, и чем выше этот

предел, тем легче клетка переносит действие сверхсильных раздражителей. При этом речь идет не только о физической, но и об информационной силе (значимости) сигналов. Крайним случаем запредельного торможения является оцепенение (состояние ступора, полной неподвижности), возникающее у животных и человека под влиянием сверхсильного раздражения. Такие состояния могут возникать не только в результате действия физически сильного раздражителя (например, взрыва бомбы), но и вследствие тяжелых моральных потрясений (например, при неожиданном сообщении о тяжелой болезни или смерти близкого человека).

Согласно представлениям И.П.Павлова, внешнее торможение выступает в качестве механизма, выделяющего наиболее биологически значимую форму поведения, подчинив ей все остальные виды деятельности. Конкретные физиологические причины внешнего торможения могут быть разными: включение особых тормозных механизмов, ограничивающих возбуждение в нейросетях, недостаток питания (глюкозы) и кислорода, накопление отходов обмена веществ, истощение запасов медиаторов в синапсах, нарушение ионного баланса в нервной ткани. При этом утомление тормозных нейронов часто наступает раньше, чем активационных. В результате первая стадия запредельного торможения может иметь парадоксальный характер: наблюдается всплеск плохо контролируемой активности, эмоций (например, капризы маленького ребенка перед засыпанием), после чего происходит общее торможение деятельности мозга.

К внутреннему (условному) торможению относят те случаи, когда условный раздражитель перестает подкрепляться безусловным рефлексом. Такое торможение возникает не сразу, а развивается медленно по общим законам условного рефлекса и является динамичным. И. П. Павлов назвал его условным торможением. Он считал, что такое торможение возникает внутри центральных нервных структур самих условных рефлексов, а отсюда и его название - внутреннее.

Основные черты условного торможения следующие:

1. Развивается при неподкреплении раздражителей, которые постепенно приобретают свойства условного тормозного или отрицательного сигнала.

2. Проявление условного торможения зависит от индивидуальных свойств нервной системы: у возбудимых индивидуумов оно вырабатывается труднее и медленнее.

3. Зависит от прочности ранее выработанного условного рефлекса.

И. П. Павлов подразделил условное торможение на четыре вида: угасательное, дифференцировочное, условный тормоз, торможение запаздывания. Угасательное торможение развивается при отсутствии подкрепления условного сигнала безусловным. Условные рефлексы обладают временным характером именно потому, что при отмене безусловного подкрепления соответствующая связь тормозится иногда надолго, а иногда и вовсе перестает существовать. Величина и скорость выработки угасательного торможения зависят от прочности условного рефлекса (стабильные рефлексы угашаются медленнее), от физиологической силы и вида безусловного рефлекса (угашение у голодной собаки осуществляется труднее, чем у сытой; пищевые условные рефлексы угашаются быстрее, чем оборонительные), от частоты неподкрепления (регулярное неподкрепление способствует быстрому развитию торможения).

Дифференцировочное торможение развивается при неподкреплении раздражителей, близких по свойствам к подкрепляемому сигналу. Этот вид торможения лежит в основе различения раздражителей. С помощью дифференцировочного торможения из числа сходных раздражителей выделяется тот, который является подкрепляемым, т. е. биологически важный, а на другие сходные раздражители условная реакция будет выражена слабее или отсутствовать полностью. Скорость выработки дифференцировочного торможения зависит от многих факторов. В частности от степени близости положительного и отрицательного раздражителей по физическим параметрам, чем меньше сходство между раздражителями, тем быстрее вырабатывается дифференцировочное торможение. Благодаря

дифференцировочному торможению возможно обучение тонкому различению близких сигналов. Однако возможности дифференцировочного торможения имеют предел. Слишком тонкая дифференцировка может привести к срыву высшей нервной деятельности (неврозу).

В самостоятельный вид условного торможения - условный тормоз, который образуется при неподкреплении комбинации из положительного условного сигнала и индифферентного раздражителя. Например, у собаки образован пищевой условный рефлекс на звук. Если к этому сигналу присоединить свет лампочки и их совместное действие не подкреплять пищей, то после нескольких применений эта комбинация перестанет вызывать пищевую реакцию, хотя изолированное применение звонка по-прежнему будет вызывать слюноотделение. По существу, это вариант дифференцировочного торможения. Прибавочный раздражитель в первый момент своего применения в комбинации с положительным сигналом вызывает ориентировочный рефлекс и торможение условной реакции (внешнее торможение), затем превращается в индифферентный раздражитель (гаснущий тормоз), и, наконец, на месте безусловного торможения развивается условный тормоз. Если дополнительный раздражитель приобрел эти свойства, то его присоединение к любому другому положительному сигналу затормозит соответствующий этому сигналу условный рефлекс.

Запаздывательное торможение проявляется при формировании следовых и отставленных условных рефлексов. В экспериментах с пищевыми условными рефлексами отставление подкрепления от начала условного сигнала может достигать 2-3 мин, а при электрооборонительных - 30-60 с. Адаптивное значение торможения запаздывания состоит в тонком анализе времени отставления раздражителя, положительная фаза рефлекса приурочивается ко времени запуска безусловного рефлекса. Например, кошка, поджидающая жертву у мышиной норки, не обнаруживает слюноотделения до тех пор, пока мышь не окажется у нее в зубах.

Вопрос о механизмах и локализации внутреннего торможения остается без окончательного ответа. Можно предположить, что внутреннее торможение является таким же активным, системным процессом, как и условное возбуждение. Тесное взаимодействие разных видов условного торможения, а также возможность выработки условного торможения на базе безусловного являются убедительным основанием для предположения об их единой физиологической природе. Развитие торможения в нервной системе невозможно без его противоположности – возбуждения. В результате взаимодействия этих процессов осуществляются отдельные условные и безусловные рефлексы и вся высшая нервная деятельность.

Исследование конечных, поведенческих проявлений высшей нервной деятельности значительно опередило изучение ее внутренних механизмов. До настоящего времени еще недостаточно изучены как структурные основы временной связи, так и ее физиологическая природа. По этому поводу высказываются разнообразные представления, но вопрос относительно механизмов формирования условных рефлексов окончательно не решен.

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. Изучение механизмов замыкания временной связи ведется в нескольких аспектах, которые могут быть объединены вокруг следующих вопросов.

1. Локализация структур, участвующих в процессе замыкания временной связи.

2. Особенности протекания нервных процессов, определяющих формирование временной связи.

3. Механизмы, обеспечивающие длительное хранение временной связи.

Имеется множество работ, посвященных выяснению роли различных мозговых структур в условнорефлекторной деятельности. В исследованиях школы И.П.Павлова показана ведущая роль неокортекса в выработке и

сохранении условных рефлексов. В настоящее время хорошо известно, что процесс замыкания временной связи не ограничивается корой. Показана возможность выработки простых условных рефлексов у животных с разрушенной корой и при разобщении связей между корковыми представительствами условных и безусловных рефлексов. Такие факты позволяют считать, что в формировании временных связей участвуют подкорковые структуры. Это положение подтверждается электрофизиологическими исследованиями с регистрацией импульсной активности отдельных нейронов и суммарной биоэлектрической активности нейронных групп во время выработки условного рефлекса. Установлено, что формирование условного рефлекса сопровождается изменением показателей электрической активности на всех уровнях головного мозга. При этом перестраиваются взаимодействия как между корой и нижележащими отделами, так и между нейронами в пределах одного уровня ЦНС. Наиболее значимые для обучения отделы мозга это - фронтальная и сенсорная кора, ретикулярная формация, гиппокамп, гипоталамус, таламус. Эти данные позволяют говорить о принципе многоуровневости в организации условного рефлекса.

Анализируя протекание нервных процессов при формировании условного рефлекса, И.П.Павлов отмечал, что возбуждение от центра условного рефлекса может передаваться к центру безусловного рефлекса. Иными словами, при замыкании временной связи происходит проторение пути от коркового центра условного сигнала к корковому центру безусловного. Очаг безусловного возбуждения, будучи биологически более значимым, как бы притягивает к себе возбуждение, возникшее в зоне коркового представительства условного сигнала.

Механизм распространения возбуждения в этом случае может быть объяснен с позиций учения о доминанте А.А.Ухтомского. Очаг возбуждения с безусловного раздражителя всегда сильнее, чем от условного, так как безусловный раздражитель биологически более значим для животного. Этот

очаг возбуждения является доминантным и 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»). Этим обеспечивается избирательное проведение возбуждения от корковых зон условного сигнала к корковым зонам безусловного. Подтверждением такого представления может служить следующий экспериментальный факт. Условный сигнал (свет или звук) сочетали с искусственно созданным доминантным возбуждением, путем пропускания анодного тока через корковый двигательный центр одной из конечности животного. После нескольких сочетаний происходит сгибание этой конечности в ответ на световой или звуковой раздражитель.

Другие представления о механизме формирования временной связи развиваются в конвергентной теории. Согласно данной концепции, формирование временной связи обусловлено встречей на одном нейроне возбуждений от условного и безусловного раздражителя. В основе таких представлений лежит способность нейронов отвечать на раздражения разных модальностей. Условный и безусловный раздражители вызывают распространенную активацию корковых нейронов благодаря включению ретикулярной формации. 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. При этом в качестве интегратора возбуждений выступает сама нервная клетка, а образование временной связи обусловлено структурными изменениями нейрона на внутриклеточном уровне.

Большое распространение получило представление о том, что образование временных связей обеспечивается не проторением пути, а возникновением пристрастенно-временной реорганизации в деятельности структур мозга и изменением характера их взаимодействия. При

формировании конкретного условного рефлекса образуется определенный рисунок сложной совместной деятельности многих нейронов мозга, своеобразный нейрогештальт.

Образование условного рефлекса любой сложности - это всегда определенная перестройка существующих и формирование новых межцентральных отношений. Оно требует участие ряда механизмов мозга и многих его структур. При этом происходят сложные функциональные изменения в центрах представительства как условного, так и безусловного раздражителя.

Одна из важнейших особенностей условнорефлекторной связи заключается в ее более или менее длительной фиксации, сохранении. Для объяснения этого явления высказывается ряд гипотез. Одна из них рассматривает образование временных связей как результат облегчения синаптической передачи возбуждения. Облегчение синаптической передачи может быть результатом посттетанической потенциации – явления, проявляющегося в облегчении проведения возбуждения через синапс после предварительной активации синапсов. Длительное сохранение облегчения передачи через синапс связывают с изменением свойств пре- и постсинаптической мембраны. Другой возможный путь – это активация новых синапсов. Такая активация может осуществляться гуморальным путем и реализовываться как на пресинаптическом уровне в виде увеличения выброса медиатора, так и на постсинаптическом за счет повышения чувствительности к медиатору постсинаптической мембраны. Высказано мнение, что многократное применение сочетаний условного и безусловного раздражителей в процессе выработки условного рефлекса способствует морфологическим изменениям окончаний аксонов, прорастание их к другим нейронам и формирование новых межклеточных контактов.

Таким образом, вопрос о механизмах образования временной связи окончательно не решен. Механизмы, обеспечивающие длительное хранение временной связи, по сути, видимо, совпадают с механизмами памяти. При

изучении таких механизмов, наряду со структурно-функциональной, необходимо учитывать и нейрохимическую организацию мозга. Временную связь можно рассматривать как совокупность нейрофизиологических, биохимических и ультраструктурных изменений, происходящих в мозге при обучении.

## **Лекция 5. Индивидуальные различия высшей нервной деятельности**

### **Вопросы темы**

1. Свойства нервной системы по И.П.Павлову.
2. Классификация типов ВНД.
3. Индивидуальные особенности высшей нервной деятельности человека.

### **Содержание лекционного материала**

Поиски естественнонаучных основ индивидуальных особенностей психики и поведения продолжают многие столетия. Важным этапом в развитии этой проблемы явилось учение И.П.Павлова о типах высшей нервной деятельности животных и человека. Поскольку высшая нервная деятельность, определяющая поведение, есть функция головного мозга, то именно в деталях деятельности мозга следует, по мнению И.П.Павлова, искать причину индивидуальных различий поведения. Взгляды И. П. Павлова на типы ВНД формировались постепенно в течение нескольких лет. В первой из предложенных классификаций он выделил три группы собак: с преобладанием возбудительного процесса над тормозным; с преобладанием

тормозного процесса над возбуждательным; уравновешенные, с развитыми процессами возбуждения и торможения.

В дальнейшем И.П.Павлов сформулировал представление о трех свойствах нервной системы: силе, уравновешенности, подвижности возбуждения и торможения в ЦНС. На основе этих свойств он выделили четыре типа высшей нервной деятельности. Под силой нервных процессов подразумевалась способность корковых клеток адекватно отвечать на сильные и чрезвычайно сильные раздражители. Животными с сильными нервными процессами считаются те, которые легко образуют условные рефлексы на интенсивно действующие раздражители. У животных со слабыми нервными процессами на интенсивные раздражители развивается запредельное торможение. Главное назначение этого свойства - дать меру работоспособности нервной системы, способности достаточно долго противостоять утомлению.

Равенство силы возбуждения и торможения называется уравновешенностью нервных процессов. Здесь возможны два основных варианта: возбуждение и торможение уравновешивают друг друга (уравновешенный тип), процессы возбуждения преобладают над процессами торможения (неуравновешенный тип). Способность корковых нейронов переходить от состояния возбуждения к торможению и обратно называется подвижностью нервных процессов.

Различные варианты сочетаний этих свойств могут давать большое количество типов ВНД. И.П.Павлов, проводя классификацию, придерживался классических темпераментов, предложенных Гиппократом (сангвиники, холерики, флегматики и меланхолики), и выделил соответственно четыре типа высшей нервной деятельности.

По свойству силы выделяются животные сильные и слабые. Слабый тип И.П.Павлов соотнес с меланхолическим темпераментом, по Гиппократу. Сильные раздражители приводят таких животных в состояние запредельного торможения. Этому типу свойственна слабость процессов возбуждения

торможения. В их поведении наблюдается склонность к пассивно-оборонительным реакциям.

Сильный тип разделялся на сильных уравновешенных и сильных неуравновешенных. Характерным признаком второго из них будет трудность выработки условного торможения. Выработанные тормозные реакции у сильных неуравновешенных животных легко растормаживаются. Их поведение характеризуется повышенной возбудимостью и агрессивностью. Сильный неуравновешенный тип по И.П.Павлову соотносится с холерическим темпераментом, по Гиппократу.

Сильный уравновешенный тип по свойству подвижности разделялся на подвижных и инертных. У представителей этого типа хорошо формируются как условные рефлексы, так и условное торможение. Однако при быстрой смене характера деятельности (чередование условного рефлекса и условного торможения, переделка сигнального значения раздражителя) некоторые из них не успевают переключаться, могут отказаться работать. Такие животные относятся к сильному уравновешенному инертному типу (флегматики). Их поведение ровное, спокойное, характеризуется постоянством ответных реакций.

Животные сильного уравновешенного подвижного типа (сангвиники) способны легко формировать положительные и отрицательные условные рефлексы. Переделка значений условных сигналов из положительных в отрицательные и наоборот происходит у них легко. В своем повседневном поведении они активны, подвижны, любопытны, но в отсутствии новой информации легко впадает в сонное состояние.

Основывая свою классификацию на свойствах возбуждения и торможения, И.П.Павлов не ограничивался этим уровнем. Он также отмечал характерные черты эмоциональности, присущие каждому из основных типов. Например, он отмечал, что животные возбудимого типа часто агрессивные, а выраженный тормозной тип – «это то, что называется трусливое животное». Он считал крайние типы (сильный неуравновешенный и слабый)

«поставщиками» нервно-психических заболеваний, прежде всего неврозов. Подчеркивал, что для истерии весьма характерна высокая эмоциональность, преобладание функций подкорковых центров при ослаблении контроля коры.

Дальнейшие усилия И.П.Павлова и его сотрудников были направлены на поиск способов тестирования свойств нервной системы. Например, для определения силы возбуждения было предложено использовать очень громкую трещотку как условный раздражитель в пищевом рефлексе. У сильного типа трещотка становилась условным сигналом, реакция на нее (как на интенсивный раздражитель) была даже больше, чем на другие условные стимулы. У слабого типа трещотка либо тормозила все имеющиеся условные рефлексы, развивалось запредельное торможение, либо вызывала серьезное расстройство поведения после 1-2 применений. Силу торможения определяли путем удлинения дифференцировочного торможения, т. е. стимул, который животное отличало от условного (метроном с более низкой частотой ударов), включали не на 15 с (как в обычном эксперименте), а на 5-10 мин. У собак со слабым процессом торможения уже через 1-2 мин нарушалась система условных рефлексов. Подвижность нервных процессов определялась посредством оценки способности животных к переделке условных реакций. Также было установлено, что с возрастом подвижность нервных процессов уменьшается.

В результате были разработаны процедуры определения типов ВНД. Определение типа ВНД у высших животных и человека в условиях лаборатории продолжалось от 6 до 18 месяцев («малый» и «большой» стандарт) и включало определенную последовательность выработки и переделки условных рефлексов на разные раздражители. Такие длительные процедуры определения типа ВНД являются чрезвычайно трудоемкими и могут использоваться только в специальных лабораторных условиях.

В отечественной науке созданное И.П.Павловым учение стало основой объективного изучения типических особенностей человека определяемых физиологической основой. Большой вклад в понимание закономерностей

влияния центральных нервных процессов на психическую организацию человека внесли работы психологов и психофизиологов Б.М.Теплова, В.Д. Небылицына, Б.Г.Ананьева, Е.П.Ильина.

В.Д. Небылицын выделил общие и частные свойства нервной системы человека. Общие свойства - это особенности целостной общемозговой интеграции нервных процессов, а частные - особенности локальной интеграции (например, свойства отдельных анализаторов). К числу общих свойств он отнес два основных параметра: активность и эмоциональность. Он полагал, что в основе активности лежат индивидуальные особенности взаимодействия активирующей ретикулярной формации ствола и передних отделов неокортекса. Эмоциональность определяется особенностями взаимодействия передних отделов новой коры с образованиями лимбической системы.

В работах Б.М.Теплова, В.Д. Небылицына сложилась определенная методология изучения свойств нервной системы человека. Одним из фундаментальных положений этой методологии является требование изучения отдельных свойств нервной системы конкретного индивида, а не отнесение его к тому или иному типу. Б.М.Теплов считал, что больший научный смысл имеет выявление типологических особенностей проявления свойств нервной системы, чем определение типов. В дифференциальной психологии и психофизиологии разработаны разнообразные методы (аппаратурные и тестовые), позволяющие определять выраженность отдельных свойств нервной системы у конкретного индивида. Такие данные используются для решения различных вопросов психологической практики.

Самостоятельный интерес представляет вопрос о качественной оценке типов нервной системы с точки зрения их «жизненной», биологической ценности. Существует мнение, что слабость, неуравновешенность и инертность нервных процессов является «отрицательной» чертой типа, а сила, уравновешенность и подвижность – «положительной» чертой. Исследования свидетельствуют об одинаковой жизнестойкости животных с

разными типами нервной системы, отличающихся, однако, различными формами приспособления к воздействующим на них факторам. Механизм приспособления к внешней среде у особей, принадлежащих к разным типам, различны. Однако в определенных условиях может выявляться преимущество того или иного типа.

Согласно Б.М.Теплову, характеристика свойств нервной системы человека не является по своему содержанию понятием «положительным» или «отрицательным». Он считает, что свойства нервных процессов следует рассматривать как параметры, характеризующие качественно различные стороны способа уравнивания организма со средой. Исследования показали, что каждый тип имеет свои достоинства и недостатки с точки зрения успешности разных видов деятельности – учебной, профессиональной, спортивной. Например, «слабый тип» обладает большей чувствительностью, восприимчивостью, более устойчив к монотонной, однообразной деятельности. Однако он менее работоспособен и быстрее устает, чем «сильный тип». Представители «слабого типа» могут достигать довольно больших успехов при соответствующей организации деятельности, в условиях отсутствия сильных внешних раздражителей, при тщательном проведении подготовительного периода. Люди с «сильным типом» ВНД способны успешно работать в сложных условиях, длительно сохранять работоспособность в ходе интенсивной работы, но их активность снижается при однообразной деятельности.

Вопрос об устойчивости проявления свойств нервной системы человека еще окончательно не решен. Считается, что свойства нервной системы являются врожденными и довольно устойчивыми, однако воспитание и жизненные обстоятельства весьма существенно влияют на их проявление. Необходимо отметить также, что в «чистом» виде типы ВНД у конкретных индивидуумов встречаются крайне редко. Более обычны разнообразные сочетания свойств нервной системы.

К настоящему времени накоплено большое число экспериментальных данных, свидетельствующих о том, что индивидуальные свойства нервной системы определяют многообразие форм взаимодействия животного и человека с окружающей средой. Многочисленные исследования были направлены на изучение связи между свойствами нервной системы и психологическими характеристиками человека, индивидуальными особенностями поведенческих реакций.

Предпринимались также попытки изучить соотношение между свойствами нервной системы и характером функционирования внутренних органов, обменных, иммунных реакций. Например, имеются экспериментальные данные о том, что у животных с сильной, уравновешенной и подвижной нервной системой происходит быстрое приспособление вегетативных процессов к окружающей среде и быстрое восстановление после устранения фактора, вызвавшего их нарушение. У инертных животных отмечается более медленное течение этих реакций, по сравнению с подвижными животными. Для неуравновешенных животных типично длительное и неровное восстановление функций после их резкого изменения. У животных слабого типа обнаруживается вялое течение процессов и часто неполное восстановление после их отклонения от нормы. Такие результаты представляют интерес для понимания особенностей протекания физиологических процессов у людей с разными свойствами нервной системы. Однако экстраполяция данных, полученных в исследованиях животных, на человека, как правило, требует дополнительных исследований. Вопрос о соотношении свойств нервной системы и характера протекания различных физиологических реакций у человека практически не изучен.

Несмотря на большое число исследований типологических свойств нервной системы, конкретные нейрофизиологические механизмы, лежащие в основе таких свойств не ясны. В качестве возможных механизмов, обуславливающих выраженность отдельных свойств, рассматриваются

разные процессы: особенности взаимодействий структурно-функциональных отделов мозга; активность различных нейромедиаторных и гормональных систем; специфика индивидуального опыта особи.

Например, В.А. Дубинин связывает выраженность отдельных свойств нервной системы с функционированием основных нейромедиаторных и гормональных систем. Автор считает, что слабость нервных процессов может быть обусловлена снижением активности моноаминергических систем мозга (норадреналина, дофамина, серотонина). Клиническими симптомами такого снижения являются различные проявления депрессии - состояния, при котором снижается общая активность и нарушается стремление к получению положительного подкрепления. Слабость нервных процессов, по мнению данного исследователя, может быть также обусловлена недостаточным уровнем активности ГАМК-ергической системы. В таком случае наблюдается слабость торможения, преобладание возбуждающих процессов, которые быстро истощаются. На поведенческом уровне это проявляется в ситуации, когда вслед за истерической атакой - нападением следует паническое отступление. Признаки меланхолического темперамента могут быть вызваны недостатком в крови гормонов щитовидной железы, половых гормонов - соединений, от которых зависит общий уровень обмена веществ в нервной ткани. Однако избыток тех же гормонов способен хронически перевозбудить нервную систему, приводя ее в состояние, близкое к запредельному торможению и также провоцируя слабость нервных процессов. В качестве возможных нейрохимических причин свойства неуравновешенности предлагается рассматривать избыточную активность катехоламинергических систем, недостаточную активность системы ГАМК, нарушения в работе глутаматергической системы.

Весьма вероятна также роль нейропептидов в регуляции индивидуальных проявлениях свойств нервной системы. Известно, что различные фрагменты нейропептида холецистокинина влияют на эмоциональное состояние человека: более длинные из них обладают

нейролептическими свойствами, более короткие индуцируют тревожность и страх. Возможно, существуют и еще более тонкие молекулярные механизмы, определяющие тип нервной системы и связанные с врожденно заданной активностью генов различных рецепторов, ферментов, транспортных белков. Следует отметить, что приведенное объяснение типологических особенностей ВНД не имеет достаточных экспериментальных доказательств и носит характер физиологически обоснованной гипотезы. Изучение и анализ этих механизмов еще предстоит провести. Возможно, что в основе проявления одного и того же свойства лежат различные нейрофизиологические, нейробиохимические и генетические механизмы.

Анализируя высшую нервную деятельность человека И.П.Павлов, расширил классификацию типов, дополнив ее в соответствии с представлениями о первой и второй сигнальных системах еще тремя типами, которые он называл - «специально человеческие типы». Он выделил следующие типы, присущие только человеку:

1.Художественный – характеризуется усиленной работой первой сигнальной системы, способностью в процессе мышления широко пользоваться образами окружающей среды, склонностью к образному мышлению.

2.Мыслительный – характеризуется усиленной работой второй сигнальной системы, выраженной способностью к абстрагированию, склонностью к отвлеченному словесному мышлению.

3.Промежуточный тип – характеризуется уравновешенностью двух сигнальных систем.

Изложенная классификация частных типов ВНД сложилась у И.П.Павлова под влиянием наблюдений за поведением людей и не имела экспериментального подтверждения. В основе этой классификации И.П.Павлов предполагал особенности функционирования мозговых макроструктур. По его мнению, у «художников» деятельность больших

полушарий затрагивает в меньшей степени лобные доли и сосредотачивается в остальных отделах, а у «мыслителей» наоборот преобладает активность лобных долей. В настоящее время частные типы соотносят с функциональной межполушарной асимметрией мозга человека. Предполагается, что художественный тип связан с доминированием правого, а мыслительный – левого полушария мозга.

В заключении отметим, что проблема свойств нервной системы, является сложной и многогранной, требует дальнейшего изучения во всём разнообразии структур, функций и проявлений. Решение этой задачи поможет понять причины индивидуальных различий и в конечном итоге, возможно, разработать схему многомерной классификации индивидуально-типологических особенностей человека.

## **Лекция. 6. Физиологические механизмы памяти**

### **Вопросы темы**

1. Виды памяти.
2. Структурно-функциональная организация памяти.
3. Нейрофизиологические и нейробиохимические механизмы памяти.

### **Содержание лекционного материала**

Память определяют как способность центральной нервной системы запечатлевать, сохранять и воспроизводить прошлый опыт субъекта. Память является одним из важнейших свойств нервной системы. Она играет очень важную роль в формировании и осуществлении всех высших функций мозга. Память как основа процессов обучения и мышления включает в себя четыре тесно связанных между собой процесса: запоминание, хранение,

узнавание, воспроизведение. Главным из них является запоминание, которое определяет полноту и точность воспроизведения материала. Наиболее простой формой является узнавание, осуществляемое в условиях повторного восприятия объектов, закрепившихся ранее в памяти. Более сложным является воспроизведение объектов прошлого опыта, которые в данный момент времени не воспринимаются человеком.

Существуют разные виды памяти. Различают филогенетическую память, в которой воплощен опыт, накопленный в ходе эволюционного развития, и онтогенетическую память, в которой воплощен индивидуальный опыт особи.

По форме проявления у человека выделяют память: образную, эмоциональную, логическую (словесно-логическую, семантическую).

Образная память связана с формированием, хранением и воспроизведением ранее воспринятого образа реального сигнала. Под эмоциональной памятью понимают воспроизведение некоторого пережитого ранее эмоционального состояния при повторном предъявлении сигнала, вызвавшего первичное возникновение такого эмоционального состояния. Эмоциональная память характеризуется высокой скоростью и прочностью. В этом, очевидно, главная причина более легкого и устойчивого запоминания человеком эмоционально окрашенных раздражителей. Словесно-логическая память - это память на словесные сигналы, обозначающие как внешние объекты и события, так и вызванные ими ощущения и представления.

По длительности сохранения выделяют следующие виды памяти: мгновенную, кратковременную, долговременную. Мгновенная (иконическая) память заключается в образовании мгновенного отпечатка, следа действующего стимула в рецепторных структурах. Этот отпечаток отличается высокой информативностью, полнотой признаков, отсюда и название «иконическая память», т. е. четко проработанное в деталях отражение действующего сигнала. Мгновенная память хранится около 100-150 мс, если не подкрепляется и не усиливается повторным или продолжающимся стимулом. Нейрофизиологический механизм иконической

памяти, очевидно, заключается в процессах рецепции действующего стимула и ближайшего его последствия; выражается в следовых потенциалах, формирующихся на базе рецепторного потенциала. Продолжительность и выраженность этих следовых потенциалов определяется силой действующего стимула, а также состоянием и чувствительностью воспринимающих рецепторных структур. Биологическое значение мгновенной памяти заключается в обеспечении сенсорным структурам мозга возможности выделять отдельные признаки сигнала и распознавать целостные образы. При достаточной силе действующего стимула мгновенная память переходит в кратковременную (оперативную) память, которая обеспечивает выполнение текущих поведенческих и мыслительных операций. Следующим этапом является долговременная память, в которой информация хранится длительное время (месяцы, годы), возможно, всю жизнь.

Память связана с такими изменениями в нервной системе, которые сохраняются в течение некоторого времени и существенным образом влияют на дальнейшее поведение живого организма. Комплекс таких структурно-функциональных изменений в ЦНС называется энграмма (след) памяти. Одна из главных задач, стоящих перед исследователями, заключается в том, чтобы идентифицировать энграммы и определить их локализацию в мозге.

Вопрос о локализации следов памяти привлекал внимание многих ученых. Пионером в этой области является американский физиолог и психолог К.Лешли. Он пытался с помощью хирургического вмешательства в мозг получить ответ о пространственном расположении памяти, по аналогии с речевыми, моторными или сенсорными зонами. К. Лешли обучал животных определенным поведенческим реакциям. Потом он удалял у этих животных различные участки коры - в поисках места расположения энграмм. Однако К. Лешли не удалось найти то специфическое место, где хранятся следы памяти. Свою классическую статью он закончил выводом о том, что память одновременно находится в мозгу везде и нигде. Впоследствии этим фактам

было найдено объяснение. Оказалось, что в процессах памяти участвуют не только кора, но многие подкорковые образования и, кроме того, следы памяти широко представлены в мозге и при этом многократно дублируются.

Современные представления о мозговой локализации процессов памяти во многом строятся на основании данных клинических наблюдений. Из клиники очаговых поражений мозга известно, что нарушения памяти бывают неспецифические и модально-специфические. Под неспецифическими нарушениями памяти понимают такие патологические явления, которые проявляются во всех видах, формах и процессах памяти. Такие расстройства памяти возникают при поражении глубоких структур мозга: ретикулярной формации ствола, диэнцефальной области, лимбической системы, гиппокампа. Модально-специфические нарушения памяти распространяются только на раздражители, которые адресуются к одному анализатору. К этим патологиям относят нарушения зрительной памяти, слухоречевой, музыкальной, тактильной, двигательной и т.п. Модально-специфические нарушения памяти связаны с нарушениями проекционных зон определенных сенсорных систем и ассоциативных зон коры полушарий.

Результаты исследований на животных и данные клинических наблюдений уточняют роль отдельных мозговых структур в процессах памяти. Например, показано, что при активации ретикулярной формации формирование энграмм происходит эффективнее, а при снижении уровня активации ухудшается как произвольное, так и произвольное запоминание любого нового материала, независимо от его сложности и эмоциональной значимости. Улучшение кратковременной памяти, увеличение объема запоминаемой информации (особенно при предъявлении информации в быстром темпе) может наблюдаться при электрической стимуляции таламокортикальной системы. В то же время при разрушении ряда областей таламуса возникают затруднения в усвоении новой информации или сохранении заученной ранее. Формирование двигательной памяти связано со структурами мозжечка.

Особую роль в процессах памяти играет гиппокамп в совокупности с медиальной областью височной доли. В случае двухстороннего поражения гиппокампа возникает корсаковский синдром (описан в XIX веке русским психиатром С.С.Корсаковым у больных хроническим алкоголизмом), при котором больной с сохранной долговременной памятью утрачивает способность запоминать новую информацию, утрачивает память на текущие события. Нарушения памяти наблюдаются и при повреждении поясной извилины. Расстройства памяти при нарушениях гиппокампа и поясной извилины носят модально-неспецифический характер. В настоящее время нет единого мнения о роли гиппокампа в процессах памяти. Многие исследователи считают, что гиппокамп играет роль селективного входного фильтра, классифицирует сигналы, отбрасывает случайные, способствуя оптимальной организации следов в долговременной памяти. В то же время некоторые клинические исследования показывают, что при нарушениях гиппокампа и поясной извилины сохраняется правильная стратегия запоминания, отсутствует снижение мотивации. Это позволяет предполагать непосредственное участие указанных структур в формировании и считывании следов памяти. В формировании эмоциональной памяти важная роль принадлежит структурам лимбической системы, и в первую очередь, миндалине. Роль височной области в целом, возможно, состоит в том, что она устанавливает связь с местами хранения следов памяти в разных отделах мозга, в первую очередь, в коре больших полушарий.

В отборе информации для хранения и в актуализации следов, необходимых для организации целенаправленного поведения, важная роль принадлежит лобным отделам коры, имеющим двусторонние связи со структурами лимбической системы и ретикулярной формации. Лобные отделы принимают участие в оценке значимости информации, обеспечивают создание оптимального уровня нервной активации, играют ведущую роль в обеспечении произвольного запоминания. Необходимо отметить, что связь отдельных структур мозга с механизмами памяти заключается не в том, что

в них хранятся определенные энграммы, а в том, что в них находятся нейронные системы, регулирующие фиксацию и воспроизведением следа памяти.

Таким образом, память не может быть локализована в ограниченном участке мозга. Она представляет собой сложный процесс, выражающийся в изменениях взаимодействия большого числа нервных клеток, расположенных в разных отделах головного мозга. Память следует понимать как системное свойство всего мозга. Система регуляции памяти имеет сложное строение, и полное обеспечение функций памяти возможно лишь при условии нормального функционирования всех ее звеньев.

Одной из важных проблем в изучении механизмов памяти является вопрос о том, в какой форме хранится запоминаемая информация. Разница во времени хранения информации в кратковременной и долговременной памяти привела к предположению о различной природе процессов, лежащих в основе этих феноменов. Первые представления о физиологических основах памяти связаны с именем канадского физиолога и нейропсихолога Д. Хебба (40-е гг. XX века). Он ввел понятия кратковременной и долговременной памяти и предложил объяснение их нейрофизиологической природы. По Д. Хеббу, кратковременная память обусловлена повторным прохождением импульсной активности в замкнутых цепях нейронов, и не сопровождается морфологическими изменениями в нервной системе. Долговременная память базируется на структурных изменениях, возникающих в результате модификации межклеточных контактов - синапсов. Д. Хебб полагал, что структурные изменения в синапсах связаны с повторной активацией замкнутых нейронных цепей. В основе этой повторной активации лежит реверберация возбуждения (понятие, впервые предложенное американским нейрофизиологом и гистологом Л. де Но), т.е. длительная циркуляция импульсов возбуждения в сетях нейронов или между различными структурами ЦНС. Повторное возбуждение нейронов приводит к тому, что в них возникают изменения, связанные с увеличением числа и площади

синаптических контактов. В итоге образуется нейронный ансамбль и любое возбуждение хотя бы одного относящегося к нему нейрона, приводит в возбуждение весь ансамбль.

Современные представления о физиологических механизмах памяти в значительной степени основываются на идеях Д. Хебба. Электрофизиологические процессы, связанные с реверберацией импульсов по замкнутым цепям нейронов, рассматриваются как основной механизм формирования кратковременной памяти. Установлено, что кольцевые замкнутые структуры могут быть образованы как между разными нейронами, так и в пределах одного и того же нейрона путем возвратных входов, образуемых разветвлениями аксона на дендритах этого же нейрона. Реверберационная гипотеза кратковременной памяти допускает наличие замкнутых кругов циркуляции возбуждения как внутри коры большого мозга, так и между корой и подкорковыми образованиями (например, таламокортикальные нервные круги). Внутрикоровые и таламокортикальные реверберационные круги как структурная основа краткосрочной памяти образованы клетками преимущественно лобных, височных и теменных областей коры мозга. Накоплен также целый ряд экспериментальных данных, подтверждающих роль синаптических процессов в фиксации следа памяти. Например, показано, что кратковременная память нарушается ингибиторами (ингибиторы - химические вещества, тормозящие химические реакции) функций синапса.

Следует отметить, что кратковременная память является наиболее интенсивно исследуемой формой памяти. Это связано с тем, что происходящие физиологические изменения относительно продолжительны во времени (по сравнению с мгновенной памятью) и более доступны для эксперимента. Исследования показывают, что при многократном прохождении импульсов по замкнутым нейронным цепям постепенно образуются стойкие изменения в синаптическом аппарате, закладывающие

основу формирования долгосрочной памяти. Эти изменения состоят в перестройке пре- или постсинаптических структур.

Последовательность синаптических перестроек при обучении включает следующие процессы. Приход нервного импульса вызывает освобождение медиатора, который взаимодействует с постсинаптическими рецепторами, изменяются ионные потоки через поверхность постсинаптической клетки. Происходит сдвиг мембранного потенциала, сопровождающийся повышением концентрации ионов калия вне клетки и ионов кальция внутри нее. Эти синаптические процессы кратковременны (не более 0,1 с), но если импульсы поступают регулярно и с высокой частотой, то происходит суммация, при которой сдвиги в изменении концентрации сохраняются долго. Ионы калия могут диффундировать к окружающим нейрон клеткам глии и влиять на их деятельность, что в некоторых теориях рассматривается как один их факторов, участвующих в формировании памяти. Важное значение имеет повышение внутриклеточной концентрации ионов кальция, который влияет на многие биохимические процессы в нейронах.

На роль кальция в модификации синаптических процессов при обучении обращено внимание в концепции Г.Линча и М.Бодри. Согласно этой гипотезе, повторная импульсация в нейроне, связанная с процессом запоминания, сопровождается увеличением концентрации ионов кальция вблизи постсинаптической мембраны, что приводит к расщеплению одного из ее белков (фодрина), который блокирует рецепторы глутамата. При этом освобождаются чувствительные к глутамату рецепторы, в обычных условиях заблокированные фодрином. За счет увеличения числа этих рецепторов возникает состояние повышенной проводимости синапса, которое может сохраняться относительно длительное время (несколько суток).

К числу других реакции, связанных с синаптическими механизмами памяти, относится активация в нервной клетке специфических ферментов, влияющих на синтез белков и, в конечном итоге, на состояние ионных каналов и постсинаптической мембраны. В основе памяти также лежит

синтез определенных специфических белков, которые могут встраиваться в синаптические мембраны. Последствиями этого могут быть усиление восприимчивости мембраны к действию медиатора.

Таким образом, в основе кратковременной памяти лежат изменяющиеся отношения между нейронами, которые сопровождаются изменениями функционирования связывающих их синапсов. Однако следует обратить внимание на то, что данные нейрхимические модификации относительно кратковременны, их длительность не превышает нескольких суток, и они не могут обеспечить длительное хранение информации. Превращение кратковременной памяти в долговременную должно быть обусловлено более продолжительными и стойкими структурными изменениями в соответствующих нервных образованиях. Такие структурные синаптические перестройки связаны, в первую очередь, с процессами синтеза новых белковых молекул. Значение синтеза белков для формирования памяти общепризнано. Однако просто разовым синтезом белков с новой структурой нельзя объяснить закрепление энграммы памяти. Наиболее стабильные белки имеют период полураспада не превышающий несколько месяцев. Поэтому для длительного хранения следа памяти требуется запуск системы постоянного обновления белков данного типа, что требует перестройки регуляторной системы генома. Возможно, что в основе долговременной памяти могут также лежать сопряженные изменения в нервно-глиальном комплексе. Однако конкретные механизмы этого процесса в настоящее время не ясны.

На современном этапе развития нейробиологии биохимические исследования играют важную роль в изучении механизмов памяти. Концепции биохимического кодирования индивидуального опыта в памяти, опираются на две группы данных: 1) образование в мозге при обучении новых биохимических факторов (например, «пептидов памяти»); 2) возможность передачи приобретенной информации необученному мозгу с помощью этих факторов. Поиску специфических веществ

(«информационных молекул»), ответственных за хранение той или иной информации посвящено немало исследований.

Предположение, что следы памяти могут быть закодированы в структуре химических соединений, и переноситься с этими соединениями от одного индивида к другому, возникло на рубеже 50-60 годов XX столетия. Исследования были направлены на выяснение химической природы таких переносчиков памяти. Всемирно известны работы шведского нейрохимика Н. Хидена (начало 50-х годов), изучавшего роль рибонуклеиновой кислоты (РНК) в процессах памяти. Им была выдвинута гипотеза, согласно которой РНК приписывалась роль кодирования запоминаемой информации. Однако последующие опыты не подтвердили подобное представление. Исследования показали, что РНК играет важную роль в механизмах кратковременной и долговременной памяти. Однако ее роль в фиксации и воспроизведении энграмм неспецифична и обусловлена участием в общерегулярных клеточных процессах.

В 1965 году американский исследователь Г. Унгар предположил, что фактором переноса памяти является не РНК, как считали ранее, а белок. Он показал, что при введении фракций мозга крыс, у которых был выработан навык пассивного избегания темного отсека камеры, мышам-реципиентам, последние с самого начала избегали заходить в темный отсек. Позднее был выделен пептид (скотофобин), ответственный, как считалось, за перенос данного специфического навыка. Методика Г. Унгара была подвергнута критике и многочисленные экспериментальные проверки, последовавшие за этим открытием, не дали однозначных достоверных результатов. В результате пришли к выводу, что факторы переноса, если и существуют, то они не переносят конкретный навык, а лишь могут способствовать его формированию.

Идея существования биохимических факторов, способных к переносу информации, многими исследователями воспринимается критически, так как она не имеет достаточных экспериментальных доказательств. Установлена

существенная роль нуклеиновых кислот и белков в механизмах памяти. Однако принимающие участие в ее формировании белки специфичны лишь по отношению к синаптическим перестройкам и неспецифичны по отношению к самой информации.

Самостоятельный интерес представляет изучение значения различных нейромедиаторов в регуляции памяти в связи с тем, что формирование памяти тесно связано с модификацией синаптических процессов. Имеющие в настоящее время данные свидетельствуют о большом значении основных медиаторов (ацетилхолина, норадреналина, дофамина, серотонина и ГАМК) для процессов обучения, хотя конкретные формы участия каждого медиатора, вероятно, зависят от вида запоминаемой информации. Наряду с перечисленными медиаторами, можно указать на роль глутаминовой кислоты, о которой идет речь в гипотезе Линча, Бодри. Большую роль в процессах памяти играют регуляторные пептиды. Из пептидов, наиболее выраженным влиянием на память и обучение обладают гормоны гипофиза - адренокортикотропный гормон (АКТГ) и вазопрессин. Они оказывают ярко выраженное положительное воздействие на выработку условных рефлексов и другие функции, связанные с памятью. Наряду с этим, выявлены и другие пептидные соединения, способные стимулировать процессы формирования и воспроизведения энграмм.

Развитие представлений о биохимических и молекулярных механизмах памяти идет от попыток создания универсальных гипотез, касающихся запоминания в целом, к разработке все более усложненных представлений о большой и разветвленной цепи реакций, определяющей разные формы памяти. Можно предполагать, что механизмы памяти определяются не только временными характеристиками, но и тем какая информация запоминается. Однако в настоящее время не существует единой теории, способной объяснить всю совокупность факторов, связанных с природой памяти.

Следует также отметить, что интенсивные биохимические исследования привели к автономизации клеточно-молекулярного уровня изучения механизмов памяти. Британский нейробиолог С. Роуз в книге «Механизмы памяти» (2001), подчеркивает, что эксперименты, проводимые только на клеточном уровне, слишком ограничены, и не способны ответить на многие вопросы, например, как мозг человека запоминает сложные симфонические партитуры, или извлекает из памяти данные, необходимые для разгадывания кроссворда. Для более полного понимания функционирования процессов памяти необходимо сочетание исследований биохимического уровня и уровня сложных мозговых систем, в которых многие нейроны соединены между собой морфологическими и функциональными связями.

Таким образом, память обладает сложной системной организацией, не имеет строгой локализации в определенных участках мозга. Энграммы памяти фиксируются в мозге в виде изменений синаптического аппарата, в результате которых возникает предпочтительное проведение возбуждения по определенным нервным путям. На этапе сенсорной памяти, изменения функции синапсов в основном обусловлены сдвигом концентрации медиаторов. На этапе кратковременной памяти, синаптические процессы, связанные с изменениями концентрации ионов кальция и ферментов, вызывают перестройки в составе нейроспецифических белков. Формирование долговременной памяти требует модификации синтеза нуклеиновых кислот и белка.

Нейрофизиологический процесс запоминания можно рассматривать, как приобретение группой нейронов особых свойств, позволяющих им формировать систему, реализующую данное поведение. При возникновении соответствующей ситуации (например, при предъявлении условного раздражителя) происходит прохождение импульсов по определенным путям, что и обеспечивает реализацию определенного поведения. Память нельзя

рассматривать как нечто статичное, находящееся в небольшой группе клеток; она представлена в динамичной и относительно распределенной форме.

## **Лекция 7. Речь как функция мозга**

### **Вопросы темы**

1. Речь как вторая сигнальная система человека.
2. Речь как акустический сигнал.
3. Области мозга, ответственные за восприятие и формирование речи.
4. Роль правого и левого полушария в речевой функции.

### **Содержание лекционного материала**

И.П.Павлов ввел понятие первой и второй сигнальной систем как различных способов психического отражения действительности. Вторая сигнальная система – это слово, «слышимое и видимое», это «сигнал сигналов». Посредством слова осуществляется обобщение и абстракция, характеризующие человеческое высшее мышление. Речь является исключительной способностью высшей нервной деятельности человека. Она расширяет диапазон и качество восприятия внешнего мира и самовыражения. Посредством речи осуществляется передача информации другим людям об окружающей среде и собственных состояниях.

Слово как основной элемент второй сигнальной системы превращается в «сигнал сигналов» в результате процесса обучения и общения ребенка со взрослыми. Способность произносить и понимать слова развивается у ребенка в результате ассоциации определенных звуков - слов устной речи. Пользуясь языком, ребенок меняет способ познания: на смену чувственного

(сенсорного и моторного) опыта приходит оперирование символами, знаками. Обучение уже не требует обязательного собственного чувственного опыта, оно может происходить опосредованно с помощью языка; чувства и действия уступают место слову. В качестве комплексного сигнального раздражителя слово начинает формироваться во второй половине первого года жизни ребенка. По мере роста и развития ребенка, пополнения его жизненного опыта расширяется и углубляется содержание используемых им слов.

Выделяют три основные функции речи: коммуникативную, понятийную и регуляторную. Первая реализуется в процессе взаимодействия между людьми. Вторая обеспечивается связью между каждым словом и тем понятием, которое оно обозначает, благодаря чему человека имеет возможность формализовать процесс мышления, формулировать свои суждения. Регуляторная функция выражается во влиянии словесных сигналов на физиологические функции организма человека. Показано, что речевой сигнал может изменять деятельность не только скелетных мышц, но и внутренних органов, причем воздействие слова определяется его смысловым значением. Например, если у человека на звучание звонка выработан условный сосудисто-двигательный рефлекс, то данный рефлекс можно получить и на слово звонок. Весьма выражены эмоциональные реакции на слова «Пожар», «Берегись». Определение эмоционально значимых слов, вызывающих выраженную вегетативную реакцию, может быть использовано для выявления психотравмирующих факторов, которые даже не осознаются человеком. Одной из форм проявления регуляторной функции слова является словесное внушение – психическое воздействие человека на других людей или самого себя (самовнушение). Известно, что у легко внушаемых людей словесным воздействием можно вызвать изменения в состоянии органов или тканей (например, вызвать ожог или кровоизлияние).

Существуют различные виды речи: звуковая (акустическая) и речь жестов, письменная и устная, внешняя речь и внутренняя. Современная речь является по преимуществу звуковой речью. Язык жестов (мимика и пантомимика) является лишь как бы аккомпанементом к основному тексту звуковой речи, имеет вспомогательное значение. Развитие мышления у человека связано с развитием членораздельной звуковой речи.

Звуковая речь представляет собой акустический процесс, осуществляемый активностью речевого тракта. Основной психоакустической характеристикой звуковой речи человека является ее разборчивость, т. е. правильность восприятия слушателем отдельных звуков, слов и целостного смысла речи. Важнейшей акустической характеристикой речи, обуславливающей восприятие слушателем речевой информации, является частота звука, его амплитуда, и динамика во времени. Частота основного тона воспринимается как высота голоса человека. Именно частота основного тона лежит в основе идентификации личности по голосу. Изменения этой характеристики во времени определяют интонацию голоса - ударение, вопрос, восклицание и др., а также индивидуальные и эмоциональные особенности речи.

Формирование звуковой речи осуществляется согласованной деятельностью структур речевого тракта. К ним относятся: голосовые источники (гортань, голосовые связки) и резонаторная система (ротовая полость, глотка), которые усиливают отдельные полосы частот звука, порождаемого голосовыми связками. Источником акустической энергии при речеобразовании служат мышцы грудной клетки и брюшного пресса, регулирующие давление потока воздуха, проходящего через речевой тракт при дыхании.

Речевой сигнал поставляет слушателю информацию двух видов. Это, во-первых, собственно речевая или лингвистическая (семантическая, вербальная) информация, носителем которой является слово. Во-вторых, звуковая речь содержит информацию о говорящем: его поле, возрасте

физическом и эмоциональном состоянии и т. д., причем эта информация не зависит от того, что говорит человек. Подобная информация называется экстралингвистической (внеязыковой). Она содержится в характерных особенностях организации речи и акустики голоса говорящего - тембре, высоте, громкости, интонации, темпо-ритмических характеристиках и т. д.

Звуки речи, замещение которых изменяет смысл слова, принято называть фонемами. Например, слова "зов", "ров", "шов" отличаются первыми звуками; слова "бак", "бук", "бок" - вторыми; слова "воз", "вол", "вор" - третьими звуками. Фонемы используются лингвистами как минимальные единицы для характеристики языка. Интерпретация слова может определяться не лингвистическими фонемами, а содержанием предложения. Так, слова совершенно идентичные по составу и звучанию (например, "коса" - "коса", "ласка" - "ласка"), имеют разное смысловое значение в зависимости от контекста, в котором они представлены.

Формирование акустической речи осуществляется согласованной активностью элементов речевого тракта, в управлении которыми ведущую роль играет кора больших полушарий. В контроле успешности речи, ее восприятии, интерпретации и воспроизведении участвуют значительные участки сенсорных и моторных областей коры двух полушарий. К ним относятся сенсорные области: зрительная (в области шпорной борозды), слуховая (в зоне извилин Гешля в верхней височной извилине), соматосенсорная (в постцентральной извилине). В передней центральной извилине расположено первичное моторное поле, которое управляет мышцами лица, конечностей и туловища. В программном обеспечении речи участвует лобная доля. Взаимодействие перечисленных корковых зон осуществляется как за счет кортикальных ассоциативных связей, так и корково-таламических и таламо-корковых связей. Организация речевой функции связана также с подкорковыми структурами: таламусом, стриарными (хвостатое ядро, скорлупа) образованиям, мозжечком. В регуляцию деятельности речедвигательных систем вовлекаются

вегетативные ядра моста и продолговатого мозга, иннервирующие голосовой аппарат, слюнные железы, мышцы, дыхательную мускулатуру. В реализации речевых функций принимают участие также подкорковые образования мозга (лимбическая система, ретикулярная формация), связанные с эмоциями и памятью. Поясная извилина, возможно, организует вокализационный компонент эмоциональных реакций.

Такая высокоспециализированная функция человека как речь, распределена в правом и левом полушарии мозга асимметрично. Лингвистические способности человека определяются, преимущественно, левым полушарием. Первые представления о связи локализации речевой функции с левым полушарием мозга были сформированы в конце XIX века. В 1861 году французский врач П. Брока опубликовал клиническую историю больного, который утратил способность говорить, но мог писать, читать, понимать речь. Причиной таких нарушений П. Брока считал поражение в задних отделах третьей лобной извилины левого полушария, прилегающих к двигательной зоне, управляющей мышцами лица, языка, глотки (поле 44 по Бродману). Эта область получила название моторный центр речи Брока, а данное нарушение речи - название моторная афазия (афазия Брока). В 1874 г. немецкий невропатолог К. Вернике обнаружил, что при поражении задне-верхнего участка (поле 22) левой височной доли наблюдаются иные нарушения речи - человек хорошо произносит отдельные звуки, но не воспринимает речь. Это нарушение получило название сенсорной афазии (афазии Вернике). Больные с такими нарушениями при общей беглости произносимых речевых звуков неспособны к построению осмысленной речи. Они говорят быстро, но не понятно и не осознают бессмысленность своей речи. У таких больных, как правило, нарушено также чтение и письмо.

В дальнейшем было установлено, что наряду с рассмотренными речевыми центрами есть и другие области мозга, поражение которых приводит к различным нарушениям речевой функции (афазиям). Афазия - системное расстройство различных форм речевой деятельности. Моторная

афазия это нарушение речи как процесса говорения, сенсорная - нарушение понимания речи.

При поражении нервных волокон (дугобразный пучок), соединяющих зоны Брока и Вернике, речь частично становится бессмысленной. Нарушение нижних отделов теменной области мозга (поле 40, примыкающее к полям 22 и 42) приводит к афферентной моторной афазии. Больные не могут сформировать нужное положение губ и языка при назывании слов, так как нарушается кинестетический фактор («рот не подчиняется»). При этом понимание речи сохранно, больные пытаются исправить свою речь. Поражение нижних височно-затылочных отделов мозга (на границе с полями 18, 19) нарушает восприятие зрительно-предметных образов и сопровождается оптико-мнестической афазией. Такие люди в целом понимают речь, но им сложно назвать предмет, они постоянно ищут нужное слово, часто пропускают в речи существительные. При поражении премоторной зоны левой лобной доли (поля 9, 10, 46) нарушается активная продуктивная речь (динамическая афазия). Больной может повторить фразу, но самостоятельно выстроить высказывание не может. Речь имеет пассивный характер: даются односложные ответы на вопросы, часто повторение последнего слова экспериментатора. Повреждения области угловой извилины (на границе теменной, височной, затылочной долей) левого полушария сопровождаются нарушениями пространственного симультанного восприятия. При этом возникает семантическая афазия. Больной понимает простую речь, говорит простые фразы, но он не может понять логико-грамматических конструкций, связанных с пространственным фактором. Например, не может правильно использовать предлоги (на, в, под и т.д.), сравнения (выше-ниже, легче-сложнее). Также часто наблюдается неспособность вспомнить слова.

Таким образом, в настоящее время установлено, что участки коры левого полушария, непосредственно регулирующие речевую деятельность, весьма обширны и не ограничиваются только зонами Брока и Вернике.

Этапы процессов восприятия и формирования речи схематически можно представить следующим образом. Акустическая информация, заключенная в слове, поступает в первичную слуховую кору. Для понимания человеком смысла речевого высказывания и выработки программы речевого ответа необходима дальнейшая обработка полученной информации. Она осуществляется в зоне Вернике, расположенной в непосредственной близости к первичной слуховой коре. Именно здесь обеспечивается понимание смысла слова. Для произнесения слова важна активизация зоны Брока, расположенной в лобной доле, обеспечиваемая группой волокон, называемой дугообразным пучком. В зоне Брока формируется программы артикуляции. Реализация этой программы осуществляется через активацию области моторной коры, управляющей речевой мускулатурой. Если воспринимается письменная речь, то сначала включается зрительная кора. После этого информация о прочитанном слове поступает в угловую извилину, которая связывает зрительную форму данного слова с его акустическим аналогом в зоне Вернике. Дальнейший путь, приводящий к возникновению речевой реакции, такой же как и при чисто акустическом восприятии.

Самостоятельный интерес представляет изучение роли структур не только левого, но и правого полушария в реализации речевой функции. Долгое время считалось, что поскольку основные речевые центры находятся преимущественно в левом полушарии, оно является ведущим в организации речи. Морфологические исследования подтверждали это, так как установили, что область коры, соответствующая зоне Вернике, больше в левом полушарии. Причем такая асимметрия выявляется уже в эмбриогенезе. Электрофизиологические исследования показали, что у младенцев в возрасте одной недели амплитуда вызванных потенциалов мозга при звуках человеческой речи больше в левом полушарии, при неречевых звуках - амплитуда выше в правом полушарии. Следовательно, мозг анатомически и физиологически от рождения подготовлен к восприятию речи.

Одновременно с распространением концепции доминантности левого полушария в регуляции речи накапливались данные, указывающие на участие правого полушария в речевой деятельности. Например, клинические наблюдения показали, что если у ребенка, научившегося говорить, возникает поражение речевых областей левого полушария, то у него развивается афазия. Но через некоторое время (примерно через год) речь восстанавливается, что свидетельствует о возможности передачи речевой функции другому полушарию. Однако такая компенсация возможна только у ребенка, уже умеющего говорить, и в возрасте не старше 10 лет. В дальнейшем у таких людей культура речи ниже, чем у здоровых людей.

В клинике для определения локализации речевой функции используется тест Дж. Вада. Суть его состоит во временном наркозе каждого из полушарий, вызываемом в разные дни до операции для того, чтобы определить какое полушарие контролирует речь у данного больного. Известно, что каждое полушарие мозга снабжается кровью из сонной артерии соответствующей стороны. При использовании теста Вада амитал натрия (наркозирующий препарат) вводится, например, в левую сонную артерию, попадает в левое полушарие и временно тормозит его активность. Больного просят считать вслух. Если после введения препарата, счет прекращается, то это означает, что данное полушарие осуществляет контроль речи. Клинические исследования с использованием теста Вада установили, что более чем у 95% праворуких людей речь конструируется левым полушарием, а у остальных 5% - правым. У 70% левшей речевые зоны также находятся в левом полушарии, у 15% - в правом и у 15% оба полушария отвечают за речь. С помощью теста Вада были собраны данные о больных, которые в раннем периоде жизни перенесли повреждение левого полушария. У таких больных можно было предполагать компенсаторное расположение центров речи в правом полушарии или в обоих. Однако позже другими методами (электроэнцефалография, томография) было установлено, что

число правшей с доминированием по речевой функции правого полушария или участием обоих полушарий может быть больше 15 %.

Постулат о полном доминировании левого полушария в регуляции речи был поколеблен после работ американского нейропсихолога Р. Сперри (60-е годы XX века). В исследованиях больных с расщепленным мозгом (перерезанным мозолистым телом) было показано, что правое полушарие способно понимать устную и письменную речь, существительные и очень простые предложения. Однако это полушарие не способно формировать речевое высказывание.

Интересные данные о сравнительной роли двух полушарий в организации речемыслительной деятельности были получены В.Л. Деглиным и Л.Я.Балоновым в 70-х годах XX века. В этих исследованиях применялось выключение одного из полушарий с помощью униполярного электросудорожного припадка (УЭП). УЭП вызывался прохождением электрического тока через электроды, наложенные на одну половину головы, чаще височную область. УЭП использовался психиатрами как один из методов лечения депрессий и некоторых форм шизофрении. На основании электрофизиологических исследований было установлено, что после УЭП на 10-20 минут функции раздражавшегося полушария угнетены. В то же время активность другого полушария сохранна, что дает возможность изучать его функции. В процессе терапии позиции электродов менялись. Благодаря этому удалось сравнить эффекты угнетения правого и левого полушарий у одного и того же человека.

Оказалось, что при угнетении левого полушария нарушается фонетический уровень языка, перестают различаться фонемы, противопоставленные по одному из дифференциальных признаков (например, звонкость-глухость), нарушается правильный выбор звуков в собственной речи, появляются звуковые замены. Угнетение правого полушария не ухудшает функционирование фонологической системы, но речь становится монотонной, интонационно бедно окрашенной. Затрудняется

узнавание голоса знакомых людей, различение мужского и женского голоса, интонационных характеристик речи.

С целью изучения логических способностей в условиях угнетения одного из полушарий после УЭП больным предлагалось решить силлогизмы, т. е. выведение заключения из двух посылок. Оказалось, что полушария по-разному решают силлогизмы. Левое - решает теоретически, исключительно на основе данных, содержащихся в самой задаче. Оно отвечает за правильность и последовательность мыслительных операций, осуществляет операциональный аспект мыслительной деятельности. Правое - решает задачу эмпирически, соотнося ответ с реальным положением дел, собственным опытом, и, в итоге, отвергая ложные посылки, приходит к правильному ответу. Это согласуется с более общей функцией правого полушария: сличения информации, существующей в памяти, и информации реальной, а также возможностью формирования широких ассоциаций на основе обобщения.

Такие данные позволили заключить, что морфологический уровень языка, словоизменения и словообразования связаны с деятельностью левого полушария. Правое полушарие воспроизводит в речи готовые формы слова, пользуется ими как целостными единицами. Левое полушарие обеспечивает понимание и воспроизведение частей речи, связанных с определением, существительных или совершаемых действий, а также с построением логически связанных высказываний. Усиление активности левого полушария при угнетении правого приводит к усложнению синтаксических конструкций, тогда как при угнетении левого предпочитают более простые конструкции.

Семантический уровень языка также по-разному обеспечивается правым и левым полушариями. Левое полушарие классифицирует слова по принципу синонимии и антонимии, т. е. избирает чисто языковой принцип классификации. Семантические функции правого полушария заключаются в отражении в речи мира вещей и чувственных впечатлений. Оно наполняет

высказывания конкретным содержанием, ориентирует высказывания на внеязыковую действительность и личный опыт. Правое полушарие безразлично к логической структурированности и упорядоченности высказывания. «Ассоциативное пространство» правого полушария шире, чем левого, ему свойственно метафорическое мышление. Правое полушарие понимает метафоры и идиомы - устойчивые словосочетания, которые употребляются как целостная языковая единица. У левого полушария отсутствует способность к порождению и восприятию метафор. Благодаря такой способности понимать метафоры и далекие ассоциации правое полушарие называют «творческим», «художественным».

Функциональные различия и локализация областей мозга, участвующих в различных речевых процессах, подтверждаются и современными способами картирования мозга (методы компьютерной томографии). Показано, что на первых этапах обработки воспринимаемой речи активировано, главным образом, левое полушарие. В дальнейшем, особенно при выполнении более сложных функций (определение смысловой структуры и др.), участвуют оба полушария. При этом левое полушарие определяет отношение части к целому, выделяет по определенному признаку часть от множества (например, «голубой цветок», а не другого цвета), а правое обеспечивает целостное восприятие (цветы, клумба и т. п.). Левое полушарие анализирует причинно-следственные связи между словами (например, река - течет), правое осуществляет парадигмы отождествления («обман-ложь») или противопоставления (добро - зло).

Итак, оба полушария принимают участие в речемыслительной деятельности, причем вклад каждого имеет взаимодополняющий характер. Асимметрия полушарий мозга в связи с механизмами речи схематически проявляется следующим образом. Левое полушарие связано с непосредственным формированием логической структуры высказывания, его грамматическим оформлением. Именно эта сторона речевой деятельности наиболее страдает при поражении левого полушария. Правое полушарие

обеспечивает формирование замысла высказывания, его целостность, эмоциональную окраску, соответствие мысли действительности. Участие левого полушария необходимо для обнаружения и опознания артикулированных звуков речи, а правого - для опознания интонаций, транспортных и бытовых шумов, музыкальных мелодий. Восприятие и генерация звуков речи, а также более высокий уровень общей речевой активности, обеспечиваются левым полушарием, а улучшение выделения сигнала из шума - правым. Правое полушарие не способно реализовывать команды для продуцирования речи, но участвует в понимании устной и письменной речи. Понимание речи, осуществляемое правым полушарием, ограничено конкретными именами существительными, в меньшей степени отглагольными существительными, еще в меньшей степени - глаголами. Правое полушарие обеспечивает понимание эмоционального содержания интонаций, опознание по голосу, участвует в модуляции частот голоса.

Таким образом, в настоящее время на первое место выходит вопрос не о разделении функций между полушариями, а о том, каким образом каждое из полушарий участвует в осуществлении речевой деятельности. Необходимо отметить, что рассмотренные закономерности получены для праворуких людей. Мозговая организация речи у левшей относится к числу мало изученных вопросов. Следует также учитывать, что полушарная доминантность для речи и движений может не совпадать. Это относится, в первую очередь, к случаям левшества. В этой связи показательно, что афазии возникают при поражении левого полушария не только у праворуких, но и у значительно процента левшей. В то же время афазии у правшей при нарушениях правого полушария встречаются крайне редко.

## **Литература**

1. Батуев А.С. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем. Учебник для вузов. 3-е изд. СПб.: 2010.
2. Смирнов В.М., Будылина С.М. Физиология сенсорных систем и высшая нервная деятельность. Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений. 2-е изд. М.: 2004.
3. Ткаченко Б.И. Нормальная физиология человека. 2-е изд. М.: 2005.
4. Физиология человека: Учебник / Под ред. В.М. Покровского, Ф. Коротко. 2-е изд. М.: 2007.
5. Шульговский В.В. Физиология высшей нервной деятельности с основами нейробиологии. М. : 2003.