

*PERCEPTION,
CONSCIOUSNESS,
MEMORY*

Reflections of a Biologist

G. ÁDÁM

Plenum Press.
New York and London

Д. АДАМ

ВОСПРИЯТИЕ, СОЗНАНИЕ, ПАМЯТЬ

*Размышления
биолога*

Перевод с английского
канд. биол. наук *Н. Ю. Алексеенко*

под редакцией
д-ра биол. наук *Е. Н. Соколова*

Москва «Мир» 1983

ББК 28.903

A28

УДК 612 + 577.3

Адам Д.

A28 Восприятие, сознание, память. Размышления биолога: Пер. с англ./Перевод Алексеенко Н. Ю.; Под ред. и с предисл. Е. Н. Соколова.—М.: Мир, 1983.—152 с., ил.

Монография известного венгерского физиолога обобщает современные данные в области нейрофизиологии и экспериментальной психологии. Рассмотрены механизмы восприятия (восприятие электромагнитных волн, механических колебаний, положения тела в пространстве и др.), сознания, научения и памяти. Значительное место уделено современным экспериментальным моделям.

Для физиологов, нейрофизиологов, психологов, врачей, а также для читателей, интересующихся физиологическими основами высшей нервной деятельности.

А 0304000000-211 125-83, ч. 1
041(01)-83

ББК 28.903
5A2.2

Редакция литературы по биологии

Предисловие редактора перевода

Современная наука характеризуется двумя противоположными тенденциями развития. С одной стороны, происходит все большая специализация, связанная с появлением новых отраслей знания; с другой стороны, имеет место интеграция научных дисциплин, основанная на открытии базовых, фундаментальных закономерностей. Это справедливо и в отношении наук, изучающих работу мозга. Тем ядром, вокруг которого происходит консолидация научных дисциплин, изучающих деятельность мозга, является нервная клетка. Нейрон и сети связанных между собой нейронов образуют те структуры, которые лежат в основе восприятия, памяти и процессов обучения.

Книга Д. Адама отвечает назревшей потребности представить данные нейрофизиологии и психологии в рамках психофизиологии как единого целого. Принцип интеграции психологических и нейрофизиологических данных автор последовательно проводит через всю книгу. Проиллюстрируем логику такого подхода на примере зрительного восприятия. После изложения психофизических закономерностей связи между внешним раздражителем и ощущением (закон Фехнера, закон Стивенса) автор рассматривает те специализированные нейроны, образующие колонки и слои в новой коре, которые реализуют процесс анализа сигнала. Подчеркивая активный характер зрительного восприятия, автор специально останавливается на нейронных ансамблях, обеспечивающих эту активность в виде поисковых и прослеживающих движений глаз.

Достоинством книги является то, что она не ограничивается анализом экстероцепции, а сопоставляет ее также с интероцептивными системами. Содержательная характеристика интероцепции основана на собственных оригинальных наблюдениях автора.

Значительное место в книге уделяется функциональным состояниям мозга — механизмам активного бодрствования и сна. В связи с проблемой активного бодрствования и внимания обсуждается проблема сознания. Автор выделяет здесь два аспекта: оптимальный уровень активации и акт вербализации. Следует особо остановиться на акте вербализации как механизме сознания. Автор подчеркивает, что сознание означает регистрацию событий не только в непосредственном восприятии, но и в речевой сфере. Доказательством в пользу такого утверждения Д. Адам считает результаты опытов, поставленных на

лицах, подвергшихся в лечебных целях операции «расщепления мозга». Когда сигнал попадает только в правое, субдоминантное, полушарие, он не вербализуется и не осознается. Осознание сигнала связано с участием левого полушария, обеспечивающего его вербализацию.

В разделе, посвященном обучению (научению) и памяти, после анализа классических и инструментальных условных рефлексов дается описание недостаточно учитываемого «негативного обучения», которое выражается в постепенном ослаблении реакций на регулярно повторяющийся раздражитель. Подчеркивая, что в основе обучения лежат стойкие изменения связей между нейронами, автор излагает концепцию последовательной смены пластических изменений на уровнях электрической возбудимости, синаптической эффективности и молекулярных процессов. Заслуживает внимания предположение о едином коде памяти — о существовании общих механизмов для процесса обучения и формирования иммунных реакций по схеме антиген — антитело.

Можно надеяться, что развиваемый автором интегральный подход к анализу сложных явлений восприятия, памяти и сознания вызовет заинтересованный отклик у широкого круга читателей.

Е. Н. Соколов

Предисловие

Столь излюбленный в наше время междисциплинарный подход — не просто мода. Он отражает признание того, что многие вопросы, которые, как раньше думали, вполне возможно рассматривать в рамках той или иной традиционной науки, на самом деле выходят далеко за ее пределы.

Таким образом, междисциплинарный подход — это, по определению, совместная попытка нескольких самостоятельных отраслей науки проникнуть в области, не полностью доступные каждой из них в отдельности. Стимулируя сотрудничество нескольких дисциплин, такое исследование может способствовать обогащению каждой из них; но в то же время наличие пограничных областей иногда служит предлогом для того, чтобы отложить решение непреодолимых на первый взгляд проблем.

Исследование мозга, по-видимому, стало такой междисциплинарной областью науки. На наших глазах берется приступом крепость классической психологии; в ее внешние и даже некоторые центральные части вторгаются физиология, морфология, физика и химия. Нейрофизиология тоже перестала быть автономной и самоуправляемой областью, она все больше зависит от помощи, которую оказывают ей общая психология, эпистемология (теория познания) и логика, а также точные науки, такие как математика и физика. Эти пограничные вторжения безусловно оказались полезными для всех участников. В традиционных границах своих консервативных принципов классические науки в большинстве своем стоят теперь перед методологическим и эпистемологическим кризисом. Брешь в их стенах подает хотя бы некоторую надежду на их возрождение.

Автор настоящей книги работает в области нейрофизиологии. Как и некоторые его коллеги, он ожидает, что быстрее всего будут развиваться пограничные области этой науки, и считает, что надо широко открыть двери в изучение мозга психологам, математикам, философам, физикам, инженерам и представителям медицинской профессии. Однако общению между людьми, работающими в разных областях, мешает отсутствие общего языка даже в пределах естественных наук, не говоря уже об искусствах. Поэтому нейрофизиологу остается лишь пользоваться терминологией своей науки и надеяться, что те, для кого эта книга может представить интерес, приобрели достаточный опыт в ознакомлении с неизвестными им вещами.

Интерес к работе человеческого мозга растет в самых разных научных кругах. В Венгрии, так же как и в других странах, многие физики, математики, инженеры-электрики и философы интересуются теми или иными аспектами нервной деятельности. Одним из свидетельств такого интереса служит то, что автора неоднократно приглашали на различные университетские кафедры для чтения лекций по физиологии головного мозга.

При написании книги автор имел в виду интересы слушателей этих лекций: философа и учителя, которым для их работы нужно больше знать о биологии процессов отражения в головном мозгу и о механизмах памяти; физика и инженера-электрика, которые хотели бы применить современные знания по теории информации или связи к исследованию мозга. Даже старшее поколение биологов, врачей и психологов, интересующееся последними результатами изучения мозга, возможно, будет радо получить сжатую и «удобоваримую» сводку такого рода, чтобы освежить и пополнить свои знания по нейрофизиологии.

В этом смысле предлагаемая книга является научно-популярной. При ее написании помимо собственных исследований автора использованы важнейшие работы по физиологии мозга, опубликованные в последние годы, а также (особенно при подборе иллюстраций) наиболее известные научно-популярные журналы.

Первое венгерское издание было принято с интересом и быстро разошлось. Это можно приписать тому, что оно вышло в такое время, когда новые данные о мозге накапливались с поразительной быстротой. Настоящее английское издание, очень близкое ко второму венгерскому и к немецкому изданиям, свидетельствует о неослабевающем интересе к предмету.

Тема книги ограничена биологическими процессами приема информации и ее переработки и хранения в головном мозгу. Такому выбору способствовали не только собственные научные интересы автора, но и убеждение, что сенсорные «афферентные» процессы представляют собой группу высших нервных механизмов, изучение которых ближе всего соответствует интересам других наук.

Эта книга написана также для неспециалистов; если она пробудит интерес к физиологии мозга у широкого читателя, автор сочтет, что трудился не напрасно.

Д. Адам

ВОСПРИЯТИЕ — УСВОЕНИЕ ИНФОРМАЦИИ МОЗГОМ

Старинное изречение «*Nihil in intellectu, quod non ante in sensu*» («Ничто не бывает в уме, чего раньше не было в ощущении»), хотя и представляет собой упрощение, вряд ли приемлемое в наше время, все-таки содержит некоторую долю истины. Информация о внешнем мире может попадать в головной мозг, т. е. в перерабатывающий ее центр, только через сенсорную систему, которую можно поэтому считать воротами сознания или — на языке кибернетики — его входным устройством.

Наши сведения о сложных процессах, запускаемых внешними стимулами и приводящих к субъективным ощущениям, весьма скудны. Некоторые механизмы, лежащие в основе этих процессов, удалось выяснить, но важные связи более крупного масштаба все еще ждут расшифровки.

Мы знаем, что сенсорная клетка (рецептор) преобразует стимул в короткие ритмические электрохимические импульсы. Затем поток импульсов передается по нервным путям в различные переключательные станции центральной нервной системы. Известен механизм, благодаря которому импульсы переходят с одного нейрона на другой. Выяснены также некоторые детали центрального «декодирующего» процесса. Однако физиологического истолкования сенсорной функции в целом или, точнее, единой нейрофизиологической теории восприятия, которая ответила бы на все вопросы о центральном представительстве органов чувств, еще нет.

В этой книге мы попытаемся суммировать то, что измерительные и записывающие приборы биолога позволяют обнаружить в периферических рецепторах и в их центральных представительствах.

Глава I

Биология восприятия

Анализатор. Как физиолог, занятый теоретическими проблемами, так и врач, имеющий дело с патологией органов чувств, уже не могут отделить функцию рецепторного аппарата от его

представительства в головном мозгу. Сенсорную информацию получает, передает и перерабатывает функциональная единица, которая состоит из *рецепторов* (например, сетчатки глаза или кортиева органа во внутреннем ухе), *сенсорных нервных путей* и *нейронов головного мозга*. Павлов назвал весь этот аппарат *анализатором*, что указывает на его функцию анализа стимулов. Прежде чем обратиться к группам центральных нервных клеток, выполняющих сенсорную роль в психологическом смысле, мы кратко опишем общие свойства рецепторов.

Экспериментальные методы

При исследовании физиологии органов чувств все шире применяются *микрометоды*, позволяющие изучать функциональные изменения внутри клетки или даже в субклеточных структурах. Для выяснения строения рецепторов, которое в пределах разрешающей силы светового микроскопа хорошо изучено, уже давно используются методы микроскопической анатомии. Тонкую структуру рецепторного аппарата исследуют в настоящее время при помощи электронного микроскопа с целью проследить сложные отношения между строением и функцией.

Трудно предсказать, насколько полезны будут данные микроморфологии для решения психологических проблем. Между тем методы микрофизиологии оказались ценным орудием для прослеживания нервного импульса, вызываемого в рецепторах внешними стимулами, и для определения его параметров. В рецепторные клетки вводят тончайшие электроды, толщина которых измеряется микронами, и с их помощью регистрируют потенциал покоя этих клеток и внезапное изменение, называемое потенциалом действия.

Классическими приемами физиологии рецепторов являются *макрометоды*, позволяющие изучать те изменения в головном мозгу, которые возникают в ответ на внешние стимулы у здоровых людей с неповрежденной нервной системой. Одна группа таких методов относится к области *психофизики*. Эти методы основаны на отчетах испытуемых о восприятии стимулов измеримой силы, генерируемых хорошо известными физическими источниками. Сюда же относится метод *условных рефлексов*, применяемый для оценки способности различать два стимула. Этот метод, который мы подробно рассмотрим позже, состоит в сочетании одного стимула с другим, безусловным (например, с пищей — пищевое подкрепление). Если животное может различать два каких-то стимула, у него можно выработать избирательную реакцию на один из них — тот, который предъявлялся с подкреплением.

Генерация и проведение импульсов

В процессе филогенеза возникли специальные органы рецепции и передачи информации о внешних стимулах. *Рецепторы* представляют собой специализированные структуры, преобразующие внешние стимулы в электрохимические сигналы — *импульсы*, которые затем передаются по нервным проводящим путям в сенсорную кору. Рецепторы тесно соприкасаются с соответствующими нервными клетками (нейронами), точнее с их отростками, которые проводят импульсы, возникающие в рецепторах, к телу клетки (соне). Основная функция нейрона состоит в передаче импульсов, генерируемых рецепторами. Разумеется, эта функция варьирует в различных нейронах животного и человеческого организма: одни нейроны способны порождать ритмические импульсы, другие анализируют и интегрируют импульсы, которые к ним приходят. Здесь мы будем рассматривать только роль нейронов как передатчиков импульсов. Упрощая, можно сказать, что генерацию импульсов осуществляют рецепторные нейроны, их передачу — остальные нейроны. Рассмотрим обе эти функции.

Чтобы понять распространение коротких, периодических электрохимических импульсов, надо сначала обратиться к нейрону в состоянии покоя. Обычно разность потенциалов между внешней и внутренней сторонами мембраны рецепторного нейрона в покое составляет примерно от 30 до 100 мВ. Эту разность мы называем *потенциалом покоя*. Ее можно измерить, введя в клетку микроэлектрод толщиной около 1 мкм, а второй электрод поместив с внешней стороны клеточной мембраны. Разность потенциалов регистрируется достаточно чувствительным прибором. Пока еще не установлено, чем вызывается эта разность. Но одно можно сказать с уверенностью: внутриклеточная жидкость (жидкое содержимое клетки) по своему составу отличается от наружной, т. е. внеклеточной, жидкости. В то время как внутри клетки в избытке имеются ионы калия, в тканевой жидкости больше ионов натрия. Содержимое клетки богато белком, а в наружной жидкости много ионов хлора. Как полагают, высокую концентрацию калия и низкую концентрацию натрия в клетке создает работа так называемого «натриевого насоса» — особого активного метаболического процесса. Потенциал покоя, согласно Ходжкину (Hodgkin), достаточно хорошо объясняется неравномерным распределением ионов.

Аналоговый ответ. При раздражении рецепторного нейрона потенциал покоя снижается на 30—50 мВ, т. е. происходит частичная деполяризация. В таком состоянии достаточно второго стимула гораздо меньшей интенсивности, чтобы потенциал покоя исчез. Упомянутое снижение потенциала в рецепторе строго локально — оно происходит только в том участке клеточной

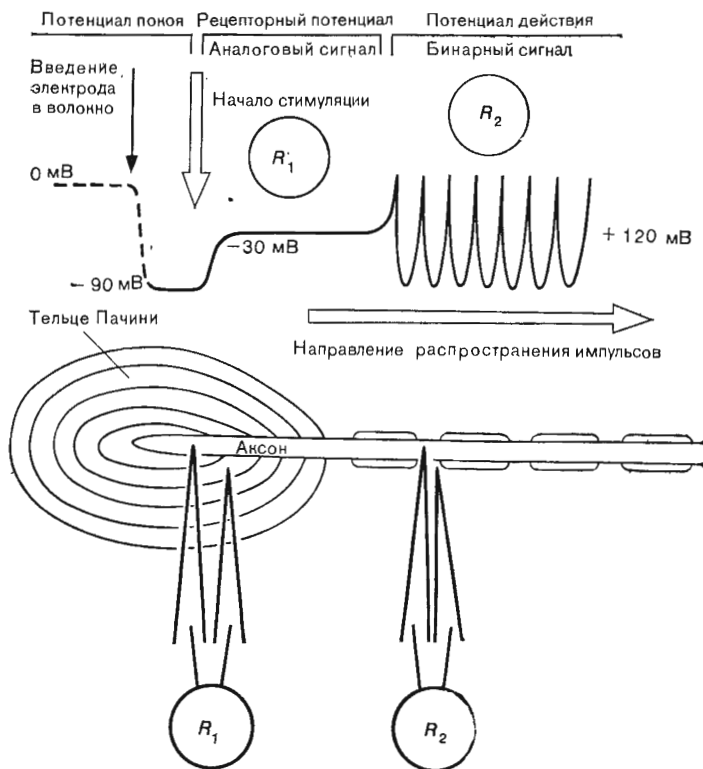


Рис. 1. Генерация и распространение нервного импульса в тельце Пачини и в аксоне, выходящем из рецептора. R_1 и R_2 — положение регистрирующих микроэлектродов (внизу) и соответствующие записи (вверху): рецепторный потенциал и периодический потенциал действия.

мембраны, на который подействовал стимул. Еще одна особенность деполяризации состоит в том, что степень изменения потенциала зависит от интенсивности стимула: более слабые стимулы лишь незначительно снижают потенциал покоя, а сильные вызывают более выраженную деполяризацию. Можно сказать, что это локальное снижение потенциала пропорционально внешнему стимулу; поэтому в терминах кибернетики его можно называть *аналоговым* ответом.

Такое локальное уменьшение разности потенциалов, носящее аналоговый характер, биофизики называют *генераторным потенциалом*. Генераторный потенциал рецептора некоторые авторы называют *рецепторным потенциалом*. Этот местный сдвиг потенциала представляет собой очень важный феномен, так как он порождает нервные импульсы в аксоне, связанном с рецепторной клеткой. Нервный импульс не остается локальным,

он распространяется и, как мы увидим, не является аналоговым, а носит — опять-таки на языке кибернетики — характер бинарного (двоичного) сигнала.

Тельце Пачини. Рецепторный потенциал часто исследуют в *тельцах Пачини*, которые в большом числе имеются в коже и других тканях (например, в брюшине) человека и животных.

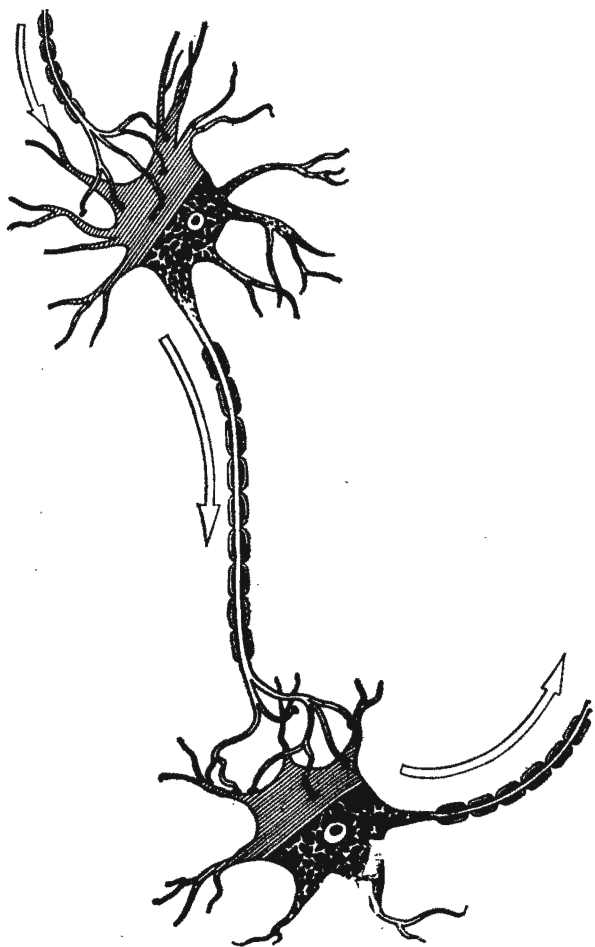


Рис. 2. Схема строения нейрона. Видно, как к верхнему нейрону подходят окончания аксона от другого нейрона. Короткие отростки — дендриты, длинные волокна с миелиновой оболочкой — аксоны (обратите внимание на разрывы в оболочке, называемые перехватами Ранвье). Заштрихованные участки тела клетки изображают клеточную мембрану с сидящими на ней концевыми вздутиями. В остальной части клетки показаны ядро, ядрышко и гранулы тигроида. Эти последние играют важную роль в метаболизме и синтезе белка. Стрелками показано направление распространения импульсов.

Тельце Пачини по своей структуре напоминает луковицу; оно реагирует на давление, т. е. на механическую силу, изменяющую его структуру (рис. 1). В нервном окончании, погруженном в тельце Пачини, возникает рецепторный потенциал, после чего сигнал распространяется к другим частям нейрона в форме периодических импульсов.

Строение нейрона показано на рис. 2. В головном мозгу и остальной нервной ткани большинства животных телá нейронов имеют звездчатую или слегка округленную форму. Наиболее заметная особенность нейрона — наличие отростков, похожих на корешки. Короткие ветвящиеся отростки называются *дендритами*; их функция обычно состоит в приеме сигнала. Длинный одиночный отросток, часто снабженный миелиновой оболочкой, называется *аксоном*. Функция его состоит в проведении нервных импульсов. В то время как некоторые нейроны лишены дендритов, ни одна нервная клетка ни у одного вида животных не может не иметь аксона. Аксон (или нервное волокно) — это самая важная для проведения импульсов структура, основной элемент нервных проводящих путей.

Бинарный ответ. Если рецепторный потенциал превысит *порог возбуждения аксона*, тотчас же произойдет его полная деполяризация. Это внезапное изменение называют *потенциалом действия*. Как мы видели, в рецепторе потенциал покоя только снижается. В аксоне же он совсем исчезает; более того, на одну тысячную секунды — или даже на меньший интервал — внутренняя часть волокна становится слегка электроположительной по отношению к окружающей жидкости.

Такая «реверсия» потенциала *периодически повторяется*. В момент максимума потенциала действия (спайка) мембрана аксона становится нечувствительной к последующим стимулам (*рефрактерность*), и новый импульс возникает лишь после того, как она восстановит свое нормальное состояние поляризации. Таким образом получается характерный для нервного проведения поток импульсов. Серия спайков *распространяется* вдоль нервного волокна, в миелинизированном волокне перескакивая с одного перехвата Ранвье (см. рис. 2) на другой. В отличие от местной деполяризации при возникновении импульсов деполяризация не варьирует с изменением интенсивности стимула. Будет ли пришедший сигнал пороговым или гораздо более сильным, амплитуда спайка остается одинаковой (ответ типа «всё или ничего»).

Два типа потенциала — два типа мембраны. Из сказанного выше видно, что генерация нервных импульсов в рецепторных структурах проходит *две фазы*. Первая фаза — это местная частичная деполяризация, создающая рецепторный потенциал. Когда это снижение потенциала достигает достаточной величины, деполяризуется также мембрана примыкающего аксона и

по нерву распространяется серия спайков (потенциалов действия). Различия в свойствах рецепторного потенциала и потенциала действия указывают на возможное различие свойств мембраны в соответствующих участках:

Мембрана аксона в рецепторе	Мембрана аксона вне рецептора
Электрическая реакция — частичная деполяризация Локальный (местный) процесс Корреляция между интенсивностью сигнала и степенью деполяризации (аналоговый ответ) Отсутствие рефрактерности	Электрическая реакция — полная деполяризация Распространяющийся процесс Ответ типа «всё или ничего» (бинарный) Рефрактерное состояние после прохождения импульса

Возникает вопрос: каким образом внешний стимул преобразуется рецептором в периодические импульсы? Или, говоря на языке кибернетики, каким образом в рецепторе происходит *преобразование аналогового сигнала в бинарный*? Как мы видели, рецепторный потенциал отражает интенсивность и длительность стимула: деполяризация пропорциональна силе входного сигнала, и она длится, пока длится стимуляция. Именно поэтому электрическую реакцию рецептора можно назвать *аналоговым ответом*, который отражает параметры стимула.

Место преобразования. Нервные сигналы типа «всё или ничего» мы находим при изучении электрических изменений в любой части периферического афферентного нервного пути. Отсюда можно сделать вывод, что преобразование аналоговых сигналов в бинарные, т. е. кодирование, совершается в рецепторе. Затем нервные сигналы передаются центральным нейронам в этой преобразованной форме, которая облегчает передачу, а возможно, и хранение (см. гл. II).

Информация. Под информацией обычно понимают сообщения или новые сведения о каком-нибудь событии или изменении. В этом смысле нервные импульсы, идущие от периферических рецепторов в головной мозг, передают информацию точно так же, как импульсы, бегущие по телефонному кабелю, или радиоволны. Чем меньше вероятность события, тем большую ценность представляет информация о нем. С помощью теории вероятности информацию можно измерить и придать ей численное выражение. Единицей при измерении количества информации, содержащейся в сообщении, служит *бит*. Это количество информации получается при единичном выборе типа «да или нет», если вероятность события равна 0,5. Теория информации интересуется только количественными сторонами информации, оставляя в стороне ее смысл и значение для получателя,

В отличие от этого нейрофизиология имеет дело также с качеством информации, т. е. с той пользой, которую организм может извлечь из полученного сообщения для своего благополучия и приспособления.

Кодирование. Сообщения передаются в нервной системе, как вообще в коммуникационных системах, в форме сигналов (кодов). Преобразование в определенную систему сигналов (кодирование) облегчает передачу и хранение информации. Необходимое условие состоит в том, чтобы сообщение могло быть *декодировано* в конечном воспринимающем звене. В случае нервной системы можно сказать, что кодирование происходит в рецепторах, а декодирование — в головном мозгу.

Бинарный код. Кодированные системы, в которых используются только два вида сигналов (0 и 1), называются бинарными (двоичными). В нервной системе информация, вероятно, передается с помощью такого *бинарного кода*. Во всяком случае, на это указывает правило «всё или ничего» для нервных сигналов, состоящих из серии импульсов, за которыми следуют рефрактерные периоды.

Бинарные сигналы применяются для передачи и хранения информации также в компьютерах. Использование двоичной системы счисления, предложенное Нейманом (Neumann) и другими, удобно, так как позволяет применять простую и надежную электронную аппаратуру.

Информационный канал. Для передачи информации требуется соответствующая среда. Это то, что мы называем *каналами* (рис. 3). Информационными каналами служат, например, телефонные кабели и аксоны нервных клеток. *Пропускную способность* таких каналов определяют как максимальное количество информации, которое может быть передано в единицу времени; ее выражают числом битов в секунду. Сигналы, поступающие в систему извне, называются *входными*, а сигналы, выходящие на другом ее конце, — *выходными*. На практике часть информации при передаче теряется в результате искажения входных сигналов под влиянием различных факторов (так называемого шума), мешающих передаче сообщений в нервной системе. Вопрос о такого рода искажении, в частности в перехватах Ранвье по ходу миелинизированных нервных волокон и в других местах, составляет еще не решенную нейрофизиологическую проблему. Возможно, что искажения импульсации — бинарных сигналов, передаваемых по нервному волокну, — корректируются сигналами в других, параллельных волокнах, передающими ту же самую информацию. Как указывает Нейман, использование параллельных зашумленных каналов статистически дает благоприятные результаты. Таким образом, сравнительно слабая изоляция нервных волокон в конечном итоге улучшает функцию нервного пути посредством статистической

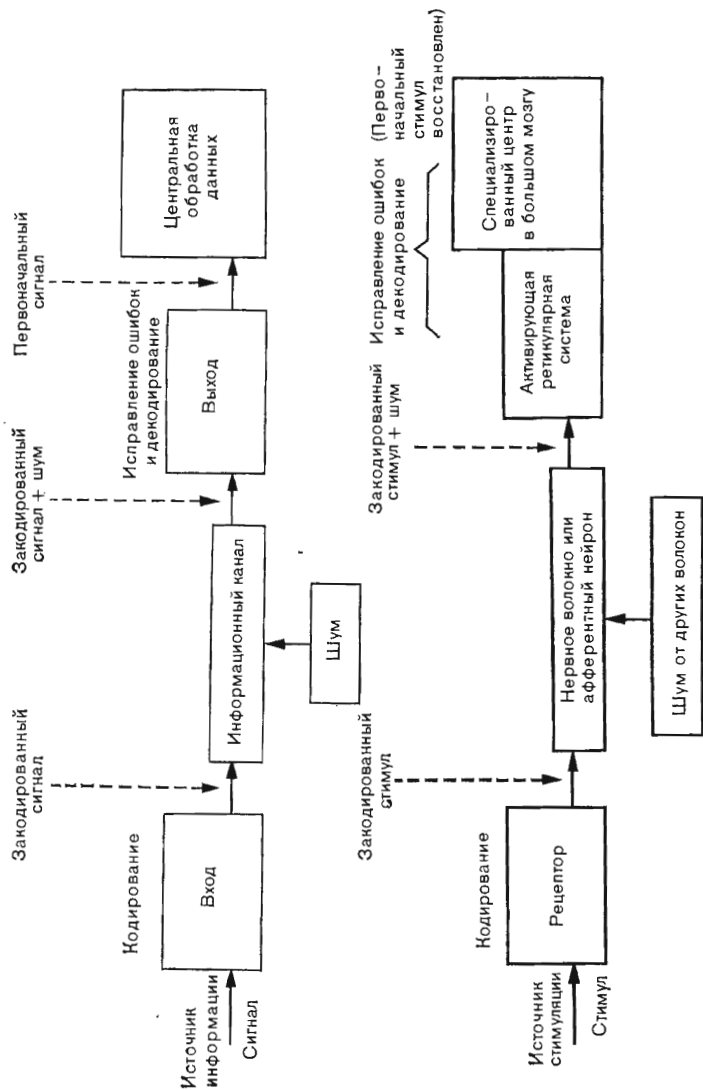


Рис. 3. Схема передачи информации в технических коммуникационных системах (вверху) и в нервной системе (внизу).

корреляции серий импульсов, идущих по нескольким каналам.

Кодирующий механизм рецепторов пока еще мало изучен. Два типа активности мембраны у аксона, связанного с рецепторной клеткой, указывают на то, что перекодирование должно происходить *в месте соединения участков мембраны того и другого типа*. В механорецепторах (например, в рецепторе давления — тельце Пачини) критической точкой является первый перехват Ранвье по ходу миелинизированного волокна, идущего от рецепторной клетки (см. рис. 1).

Сальтаторное проведение. Бинарный импульс, идущий по нервному волокну с миелиновой оболочкой, перескакивает от перехвата к перехвату. Такое *сальтаторное проведение* выявлено в эксперименте. Показано, что порог возникновения импульса в аксоне очень низок именно в перехватах Ранвье. Хаксли и Стемпфли (Huxley, Stämpfli) отводили микроэлектродами потенциал действия от участка нерва между двумя перехватами и нашли, что на всем отрезке волокна между двумя перехватами потенциалы действия появляются одновременно без задержки в проведении. Такая задержка обнаруживается только между двумя соседними перехватами (рис. 4).

Изоляция нервных волокон. В соответствии с принципом изолированного проведения импульс проводится каждым волокном самостоятельно, без передачи соседним волокнам. Это не исключает возможности взаимодействия между параллельными волокнами. Показано, что местные токи, вызываемые деполяризацией в нервных волокнах, снижают порог в соседних волокнах на 20%. Но эти токи лежат ниже порога и не вызывают импульсации в волокне, на которое они действуют. Импульсы, бегущие по отдельным волокнам нервного пучка, могут быть ослаблены взаимодействием разных входных сигналов. Однако следует ясно понимать, что нервная система не могла бы функционировать без изоляции волокон.

Синхронное проведение. В центральной нервной системе изолированное проведение может сменяться синхронной активностью нервных волокон. Сильное взаимодействие между нервными волокнами, механизм которого еще не совсем понятен, может приводить к их одновременной деполяризации и в результате к синхронизированному проведению импульсов. Волокно, «диктующее» частоту импульсов остальным волокнам, действует как пейсмейкер (водитель ритма).

Диаметр аксона и скорость проведения. В более толстых волокнах перехваты отстоят дальше друг от друга, чем в более тонких волокнах. Поэтому в первых потенциал действия перемещается быстрее, так как ему приходится совершать более длинные скачки. Таким образом, существует тесная корреляция между диаметром волокна и скоростью распространения импульсов. *Если известен диаметр аксона, можно вычислить*

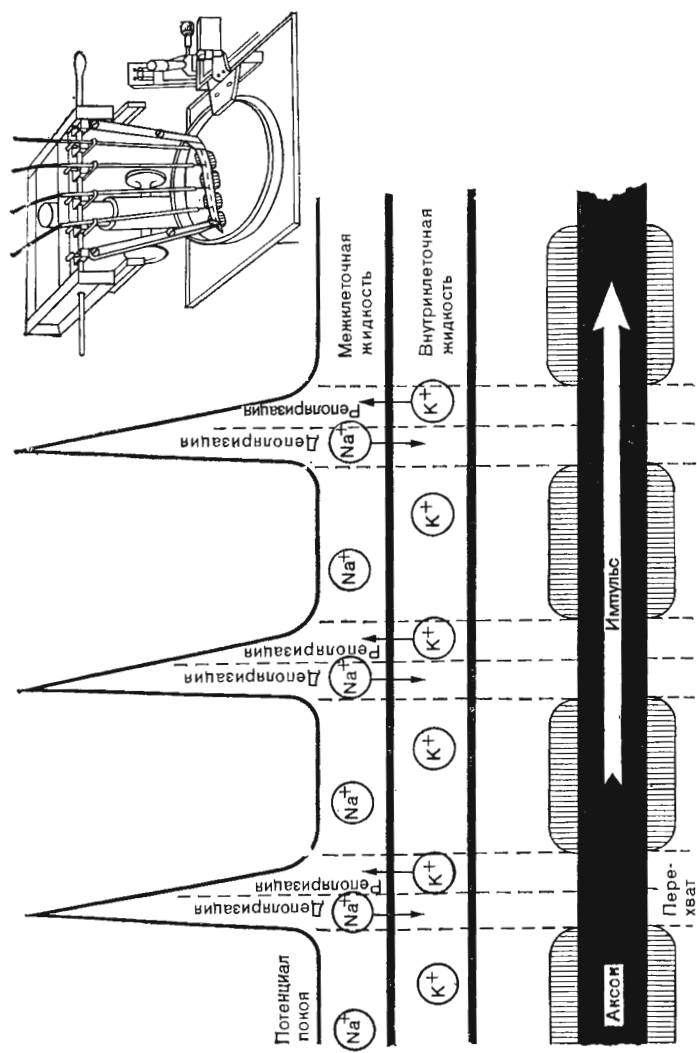


Рис. 4. Методика регистрации потенциала действия (справу слева) и сальтаторное распространение импульсов. Потенциал действия можно отводить только от перехватов Ранвье, которые не покрыты миелиновой оболочкой.

скорость проведения; и наоборот, если известна скорость проведения, из нее можно вывести диаметр аксона. Максимальная скорость проведения составляет 120 м/с, минимальная 1 — 2 м/с. По сравнению со скоростью распространения электрического тока даже самые крупные нервные волокна проводят импульсы очень медленно. Поэтому понятно, что *время реакции*, которое требуется для двигательного ответа и значительная часть которого идет на проведение, достигает нескольких миллисекунд.

Бинарные сигналы, т. е. серии импульсов, бегущие по афферентным нервам к центральным нейронам, однотипны. Сигналы, одновременно регистрируемые на многоканальном электронно-лучевом осциллографе в нервах, идущих от зрительных, слуховых и осязательных рецепторов, не отличаются друг от друга. Эти совершенно неспециализированные сигналы расшифровываются нейронами центральной нервной системы. Двоичные сигналы декодируются, т. е. вновь преобразуются в аналоговые, в зонах центрального представительства сенсорных нервных путей.

Частотный код. Насколько мы теперь знаем, функция периферического рецепторного аппарата состоит в переводе стимулов внешнего мира в *частотный код*, пригодный для передачи. Именно это происходит, когда рецепторные потенциалы аналоговой природы, т. е. количественно зависящие от силы стимула, преобразуются в потенциалы действия одинаковой амплитуды, различающиеся только по частоте («всё или ничего»). Таким образом, частота спайков коррелирует с интенсивностью стимула. Этот механизм рецепторного кодирования, на который впервые указал Эдриан (Adrian), и поныне считается основой передачи информации в нервной системе. Однако это, как полагают, лишь один из элементов *неизвестной системы кодов*. В эту систему могут входить также пространственная интеграция импульсов, идущих по отдельным волокнам (которые могут оказывать друг на друга возбуждающее или тормозное действие), и взаимодействие между волокнами. Выяснение механизмов центрального декодирующего аппарата — одна из самых интригующих проблем психофизиологии.

Функциональное единство анализаторов

Центр и периферия. Очень трудно провести анатомическую границу между периферическими (первично воспринимающими) и центральными (перерабатывающими) частями анализаторов. Решения этой задачи можно ждать только от филогенетического исследования. Все специализированные сенсорные пути состоят из трех—пяти нейронов. Первые два нейрона зрительного пути лежат еще в сетчатке, т. е. на периферии, тогда как вторые нейроны путей, проводящих сенсорную информацию от

кожи или мышцы, топографически составляют уже часть центральной нервной системы. В дальнейшем изложении все процессы восприятия, которые происходят в центральной нервной системе, мы будем считать центральными независимо от их конкретной локализации, будь то спинной мозг, ствол мозга или сложное переплетение церебральных нейронов.

Еще раз о методических проблемах

Дилемма методов. Мы уже упоминали о сложных методологических проблемах, которые встают при изучении функции рецепторов. Эта дилемма хорошо знакома и биологам, и психологам. Она связана с тем, что функцию живых организмов можно исследовать на разных уровнях — от макромолекулярных процессов до поведения целостного нормального организма. При изучении молекулярных процессов в мозговых клетках утрачиваются психологические аспекты деятельности мозга, и наоборот, если мы будем иметь дело только с внешними проявлениями поведения (метод «черного ящика»), то ничего не узнаем о биофизических, биохимических и физиологических основах этих явлений. Решение этой дилеммы лежит в применении комплексных методов. Именно такой подход принят в современных психофизиологических исследованиях. Ниже будут вкратце описаны наиболее важные физиологические методы, поскольку различные биофизические и биохимические подходы, а также методы классической психологии для нас здесь несущественны.

Субъективный отчет. Классическими методами изучения функции органов чувств являются психофизические методы, применявшиеся еще первыми исследователями этой области (Иоганнесом Мюллером, Вебером и другими). Анализ корреляций между физическими характеристиками внешних стимулов и субъективным ощущением был в те дни важным новым подходом, и с некоторыми ограничениями он применим и сейчас. Общая особенность психофизических методов — то, что они опираются на отчет испытуемого. Эти методы действительно необходимы, так как они используют словесный отчет, т. е. данные интроспекции (самонаблюдения) — единственно возможный подход к некоторым аспектам психологических процессов. Сходные или идентичные интроспективные данные, полученные от большой группы испытуемых, собственно говоря, можно считать объективными. Но в то же время доминирующая роль субъективного отчета является общим недостатком психофизических методов. Хорошо известны источники ошибок, связанные с использованием интроспективных данных. Эти данные недостаточно воспроизводимы; на конечный результат влияет множество психологических и соматических факторов. Одно и то

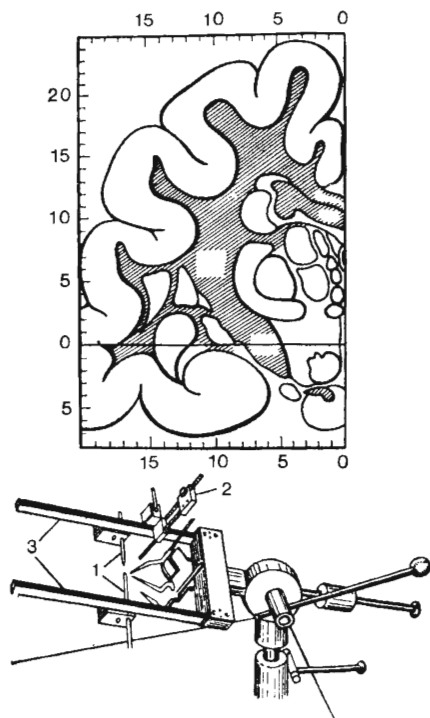


Рис. 5. Стереотаксическая карта с миллиметровой шкалой (вверху) и схематическое изображение стереотаксического аппарата (внизу). Голову наркотизированного животного зажимают в металлическую рамку с двумя параллельными стержнями (3). Рамка фиксируется на ушах металлическими острями (1). Держатель электрода (2) помещается на стержне. На нем имеется миллиметровая шкала, и его можно двигать во всех направлениях. При помощи держателя электрод можно ввести внутрь черепа и придать ему нужное положение.

же изображение или звук воспринимается одним и тем же человеком по-разному в зависимости от того, устал он или отдохнул, в хорошем или в мрачном настроении. Результат будет также иным, если испытуемый возбужден. Ввиду этих недостатков легко понять, что время от времени в психологии и нейрофизиологии возникала тенденция отказаться от подобных методов. Хорошо известна скептическая позиция американских бихевиористов, а также некоторых представителей павловской школы.

Из всего сказанного, однако, должно быть ясно, что психофизические методы служат полезным, а иногда и необходимым подходом, которым следует пользоваться при изучении связи между стимулами и ощущением (см. ниже). Тем не менее при исследовании восприятия предпочтение все же отдается *объективным* методам, относящимся к области биологии. Известно несколько таких методов, причем большей частью они применяются в сочетании друг с другом, так что одни восполняют недостатки других.

Экстирпация. Метод экстирпации частей головного мозга был известен еще Галену. После удаления или разрушения некоторых областей мозга наблюдаются изменения в работе органов чувств. Результаты экстирпации позволяют делать выводы об участии удаленной области мозга в регуляции сенсорной деятельности. Павлов, однако, указывал, что этот метод неточен, так как экспериментальное повреждение сказывается также на соседних структурах и их функции.

Стереотаксис. Нанесение точно локализованных повреждений в глубоких слоях мозгового вещества облегчается методикой стереотаксиса, впервые введенной Хорсли и Кларком (Horsley, Clarke) (рис. 5). Этот метод позволяет составить точную карту любой области мозга и получить данные, строго соотнесенные с определенными точками черепа (например, с нижним краем глазницы). Череп животного зажимают в металлический каркас и в предварительно просверленное в черепе отверстие вводят укрепленный на каркасе электрод. Электрод можно передвигать относительно каркаса во всех направлениях и при помощи карты устанавливать его кончик внутри головы в любой желаемой точке, определяемой по трем координатам. Введенный таким образом электрод можно использовать для разрушения или же стимуляции данной области¹. Составлены стереотаксические карты мозга почти для всех животных, используемых в нейрофизиологических исследованиях; оказалось, что размеры черепа и мозга у взрослых крыс, морских свинок, обезьян и т. д. всегда одни и те же. Стереотаксическая методика применяется также при операциях на мозге, производимых с лечебной целью. В этих случаях фиксированными точками, облегчающими ориентацию, служат выбранные мозговые структуры.

Стимуляция. Метод стимуляции впервые применили в прошлом столетии Фрич и Гитциг (Fritsch, Hitzig). Они наносили химические или электрические стимулы в определенных участках сенсорно-перцептивной системы и наблюдали возникавшие при этом объективные и субъективные изменения. Электрический ток особенно пригоден для стимуляции: можно точно регулировать не только его силу и длительность, но и «форму» импульсов, т. е. скорость изменения напряжения. Наиболее подходящий тип таких импульсов — прямоугольные с резким началом, которые можно внезапно прерывать.

Условный рефлекс. Наблюдение за поведением экспериментальных животных и его регистрация стали стандартным объективным методом изучения деятельности органов чувств еще в начале нашего столетия. Павлов описал метод условных рефлексов, который явился, в частности, полезным орудием для исследования органов чувств. Пределы способности к восприятию и различению у животных можно установить только при помощи *дифференцировочного торможения*, используемого в экспериментах с условными рефлексами. Вырабатывается условный рефлекс на стимул, качество которого можно контролировать (см. гл. 10). Этот рефлекс служит свидетельством восприятия. Если применяются два разных условных стимула, а животное реагирует только на один из них, мы можем заключить, что оно их различает, т. е. различает два разных качества ощущения.

¹ А также для регистрации активности в ней. — *Прим. ред.*

Условнорефлекторный метод широко применяется при исследовании органов чувств.

Биоэлектрическая активность. Еще один важный объективный подход, применимый к исследованию нервной деятельности на всех ее уровнях, — это регистрация биоэлектрических потенциалов. Собственно говоря, этот метод используется чаще всех других и находит множество применений в области физиологии восприятия. Как мы уже видели, появление и распространение потенциалов действия в том или ином нервном образовании надежно свидетельствует о наличии нервных сигналов. Этот периодически возникающий феномен используется при электрофизиологическом исследовании функций органов чувств.

Электроэнцефалография. В 19-м веке Катон (Caton) и Данилевский независимо друг от друга открыли в мозгу волновую активность, а в 1929 г. Бергер (Berger) впервые описал метод регистрации (с соответствующим усилением) ритмической электрической активности при помощи электродов, укрепленных на коже головы. Эти волны получили название бергеровских волн, или электроэнцефалограммы (ЭЭГ). Отводимые потенциалы настолько малы, что их измеряют в микровольтах. Поэтому в современной аппаратуре для регистрации ЭЭГ применяется усиление в несколько миллионов раз. У здоровых людей ЭЭГ-волны имеют характерную форму. У человека, который спокойно сидит с закрытыми глазами, регистрируются правильные синусоидальные колебания, называемые *альфа-ритмом*. Они имеют частоту 8—10 в секунду и напряжение 50 мкВ. Альфа-ритм выражен сильнее всего при отведении от задней поверхности черепа. Если испытуемого попросят открыть глаза или как-либо иначе приведут его в состояние активного бодрствования, амплитуда волн уменьшится, но они станут более частыми (от 13 до 30 в секунду). Такая картина, характерная для бодрствующего состояния, называется *бета-активностью*. В связи с функцией органов чувств интерес представляют именно альфа- и бета-ритмы, точнее — переход от альфа-ритма покоя к бета-активности. Когда человек спит, регистрируется третий тип волн — *дельта-ритм*. Растянутые, медленные волны этого ритма обычно имеют амплитуду больше 50 мкВ и частоту ниже 4 в секунду.

Блокада альфа-ритма. Если испытуемому, который находится в состоянии покоя с закрытыми глазами, неожиданно нанести раздражение, то картина изменится — произойдет блокада (депрессия) альфа-ритма. Переход к бета-активности, т. е. более высокой частоте, показывает, что сенсорная импульсация, вызванная внешним стимулом, достигла какого-то важного участка центральной нервной системы. Подробнее это явление будет описано в гл. 7. Здесь мы отметим только, что блокада альфа-

ритма (или десинхронизация) служит объективным свидетельством процессов восприятия.

Вызванные потенциалы. Более важным методом изучения сенсорной функции является метод *вызванных потенциалов* (рис. 6), который в последние десятилетия находит все большее применение. Давно известно, что в ответ на стимуляцию какого-либо рецепторного аппарата или сенсорного нерва в определенных группах нейронов соответствующей области мозга регист-

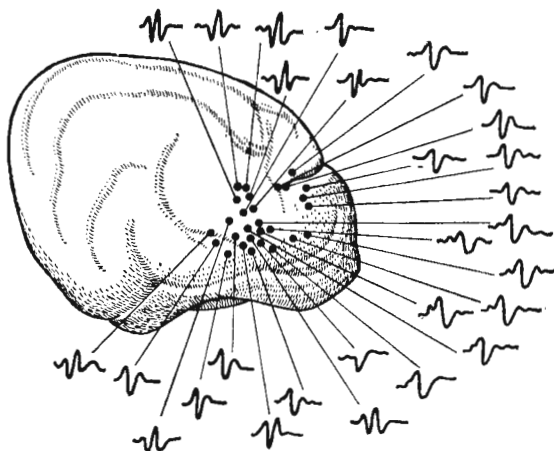


Рис. 6. Карта, составленная путем отведения вызванных потенциалов от сенсорных областей мозга кошки. Показана корковая топография интероцептивных сенсорных импульсов, приходящих от внутренних органов.

рируется хорошо различимый ответ. На электроэнцефалограмме он имеет вид двухфазной кривой, состоящей из очень большой (до 500 мкВ) положительной волны и последующей отрицательной волны. Этот ответ резко выделяется на фоне «спонтанной» нормальной ЭЭГ. Такая специфическая реакция на стимул, вызываемая импульсами, которые приходят по какому-то специфическому сенсорному пути, называется вызванным потенциалом. В отличие от обычных волн ЭЭГ этот потенциал «высокого напряжения» регистрируется лишь в определенных участках головного мозга и только в ответ на соответствующие сенсорные импульсы. Следует отметить, что вызванные потенциалы отводятся только от клеток сенсорных путей, т. е. от корковых и подкорковых сенсорных областей.

Карты головного мозга. Благодаря указанным особенностям вызванные потенциалы можно использовать для составления карт сенсорных центров в головном мозгу. При этом вызванные потенциалы отводят от обнаженного мозга экспериментальных животных, например, следующим образом. Предъявляют звуковой стимул, а отводящий электрод милли-

метр за миллиметром перемещают по слуховой коре. Таким способом находят точки с наибольшей амплитудой и наименьшим латентным периодом ответа. Эти точки можно считать центральным представительством стимулируемого слухового органа.

Вызванные потенциалы как в коре, так и в более глубоких структурах (в промежуточном или среднем мозгу) можно объяснить суммацией волн местной деполяризации в нейронах.

Соматические изменения. Среди объективных методов изучения сенсорной функции следует также отметить регистрацию определенных физиологических изменений в организме. Физиологи хорошо знают, что восприятие сопровождается рядом изменений, охватывающих весь организм в целом. Внезапное внешнее раздражение может изменить кровяное давление (повысить или понизить его), дыхание (увеличить или уменьшить его частоту), вызвать тонкие изменения в деятельности желудочно-кишечного тракта и т. д. Разумеется, эти изменения не так велики, чтобы значительно нарушить деятельность организма, но если проследживать их с помощью чувствительных приборов, то они могут служить объективными свидетельствами процессов восприятия. Среди главных физиологических показателей, которые чаще всего исследуют, нужно упомянуть кровяное давление, глубину и частоту дыхания, сердечный ритм и электрическое сопротивление кожи, которое измеряют специальным аппаратом. Изменения кожного сопротивления скорее всего связаны с изменением функции потовых желез.

Мы сочли нужным рассмотреть объективные биологические методы изучения центральных нервных механизмов, прежде чем перейти к вопросу о сенсорных функциях, чтобы читатель был осведомлен о возможностях и ограничениях в этой области. Пока еще не выработано единой схемы методов исследования, которая позволила бы уверенно сопоставлять параллельные периферические и центральные процессы во всей их сложности.

Связь между стимулом и восприятием

Проблема декодирования. В естественных науках нам хорошо знакома трудность, которая состоит в том, что хотя мы сравнительно много знаем об отдельных механизмах какой-либо системы, общие принципы работы этой системы как целого нам неизвестны. Это относится также и к психологии, как мы неоднократно увидим в следующих главах. Самую главную проблему в области сенсорной функции составляет декодирование. Как уже говорилось, в рецепторной клетке внешние стимулы порождают аналоговый сигнал (электрический потенциал). В нервном волокне это аналоговое сообщение кодируется, т. е.

переводится в двоичный частотный код, который затем поступает к центральным нейронам. Это сообщение, несомненно, декодируется соответствующими центральными структурами. Но, к сожалению, правила, по которым совершается этот процесс декодирования, нам неизвестны. Мы только предполагаем, что (если снова применить жаргон техники связи) в центральных структурах должно осуществляться *двоично-аналоговое преобразование*. Таким образом, процесс организован наподобие «сэндвича» — исходное сообщение преобразуется дважды. Тот факт, что в конечном итоге возникает аналоговый ответ, подтверждается не только повседневным опытом, но и научной аргументацией, как будет показано позже.

Мы все больше и больше узнаем о некоторых механизмах внутри центральной декодирующей системы. Известны корковые и подкорковые группы нейронов, специализированные для восприятия цвета или формы (в зрительной системе), высоты и тембра звуков (в слуховой системе), изменений в скорости и направлении движений. Существуют отдельные клетки для восприятия разных цветов и форм или изменений в положении конечностей и т. д.

Первичные сенсорные системы. Говоря об отношении между стимулами и восприятием, следует упомянуть о проблеме первичных сенсорных качеств. Несомненно, существуют специфические сенсорные пути и разные виды чувствительности, например зрение, слух, вкус и обоняние, но число первичных сенсорных систем точно еще не установлено. В дополнение к традиционным «пяти чувствам» научное исследование выявило еще много других сенсорных систем. Они были описаны при помощи упоминавшихся выше субъективных и объективных методов еще в конце 19-го века. Тем не менее остается ряд нерешенных вопросов. Например, в коже обнаружено множество рецепторов холода, тепла, прикосновения, давления и боли, которые, по представлениям классической физиологии, каждый по отдельности воспринимают свои специфические стимулы. Однако давно описанная анатомами и патологами специфическая чувствительность отдельных рецепторов в последнее время подвергнута сомнению. Оказалось, что некоторые рецепторы прикосновения и давления чувствительны также к химическим, а иногда и к тепловым стимулам. Точно так же получены данные, говорящие против представления о специфичности интероцепторов, т. е. рецепторов, лежащих во внутренних органах.

Классификация. Классификация органов чувств тоже отражает эти неясности. Согласно классической теории Шеррингтона, можно различать экстероцепторы, отвечающие на стимулы из внешней среды, и интероцепторы, передающие информацию о состоянии внутренних органов. Однако между этими двумя категориями трудно провести границу, и вопросов становится еще

больше, когда дело идет о классификации внутри каждой из них. Какое, например, место занимают в этой системе вкусовые рецепторы во рту? Считать ли хеморецепторы во вкусовых луковицах экстеро- или же интерорецепторами? В таких случаях возможно лишь произвольное деление, большей частью формальное, чисто терминологическое. Гораздо важнее решить, отвечают ли эти рецепторы исключительно на химические стимулы или же они чувствительны и к механическим воздействиям. На этот вопрос нейрофизиологические исследования еще не дали однозначного ответа. Ниже приведена чаще всего применяемая классификация, но не следует забывать об отмеченных выше недостатках этой системы.

**Классификация рецепторов по типу воспринимаемых стимулов
(по Шеррингтону)**

По положению источника стимуляции относительно организма	По типу физической энергии
Экстерорецепторы Телерецепторы Контактные рецепторы	Фоторецепторы Механорецепторы (слуховые, вестибулярные и кожные) Терморецепторы Хеморецепторы
Интерорецепторы Проприоцепторы Висцерорецепторы	Механорецепторы Хеморецепторы Терморецепторы Осморецепторы

Психофизические принципы. Выше уже было сказано о достоинствах и недостатках психофизических методов. С их помощью был сделан ряд важных выводов, таких, как, например, закон Вебера (Weber). Этот закон, выражаемый формулой $\Delta I/I = K$, гласит, что отношение между двумя стимулами, едва различимыми испытуемым, есть величина постоянная. Закон Вебера относится в равной степени к кожной рецепции, зрению, слуху и другим видам чувствительности.

Законы Фехнера и Стивенса. Фехнер (Fechner) основывал свои рассуждения на законе Вебера. Он принял логарифмическую связь между стимулом и ощущением, т. е.

$$\psi = K \cdot \log \phi,$$

где ϕ — интенсивность стимула, а ψ — сила ощущения. Иными словами, это значит, что ощущение меняется в прямой зависимости от *логарифма* стимула. Современные исследования с применением психофизических и электрофизиологических методов показали недостаточность этого *закона Фехнера*. В частности, Стивенс (Stevens) предложил следующую формулу:

$$\psi = K \cdot \phi^n,$$

выражающую отношение между стимулом и ощущением и виде экспоненциального уравнения. Значение n варьирует в зависимости от характера стимула; например, оно равно 0,3 для звуковых стимулов, 3,5 для электрокожных и т. д. Возникает вопрос: как можно принять численно выраженную корреляцию между двумя переменными, из которых одно — стимул — легко измеримо, между тем как регистрация второго — ощущения — зависит от субъективных факторов, и это при нашем критическом отношении к точности интроспективного метода? Ответ надо искать в большом числе испытуемых, участвующих в таких опытах, и в статистических приемах оценки результатов. Если все субъективные отчеты многих испытуемых свидетельствуют об одном и том же, то такой метод можно считать объективным. Полезность законов Фехнера и Стивенса недавно была подтверждена электрофизиологическими исследованиями. Например, Маунткасл (Mountcastle) и его сотрудники нашли аналогичную экспоненциальную зависимость между частотой импульсов, идущих от кожных и мышечных рецепторов, и интенсивностью внешнего стимула (например, степенью деформации кожи). Используя световые и звуковые стимулы, разные исследователи подтвердили наличие прямой зависимости частоты импульсации от интенсивности стимула, взятой в определенной степени.

Физиологические особенности восприятия

Теория гештальта. Бихевиористская теория. Наши современные взгляды на процесс восприятия имеют своими истоками две противоположные теории. Одна из них известна как *теория гештальта*. Приверженцы этого направления мысли считали, что нервная система животных и человека воспринимает не отдельные внешние стимулы, а их комплексы: например, форма, цвет и движение предмета воспринимаются как единое целое, а не по отдельности разными видами чувствительности. В резком противоречии с этой теорией *бихевиористы* прокламировали существование только элементарной сенсорной функции, приписывая способность к синтезу одному лишь головному мозгу. Современная физиология попыталась примирить эти две крайние теории, предположив, что восприятие в действительности сложнее, чем ряд элементарных различий, но не столь сложно, как «целостное» восприятие в теории гештальта. Окончательным решением скорее всего явится постепенный синтез этих двух гипотез на разных уровнях.

Многомерность. Несомненно, функция восприятия не сводится просто к прибытию серий импульсов к центральным нейронам. В центральных структурах должен идти сложный процесс анализа и синтеза, придающий восприятию многомерный

характер. Восприятие должно быть сложнее, чем вызывающий его стимул. Разумеется, это не противоречит философскому понятию отражения, а лишь подчеркивает роль субъективных факторов в нервных реакциях на объективные внешние стимулы. Здесь в качестве примеров можно привести так называемую иллюзию Бецольда—Брюкке (Bezold, Brücke), состоящую в том, что при изменении освещенности цвет одного и того же предмета кажется несколько различным, или тот факт, что низкочастотные тоны при малой интенсивности звука кажутся более низкими, чем при большой. В начале нашего века физиологи пытались устранить такие «иллюзии», но в наше время эта проблема представляет для исследователей совершенно определенный интерес.

Организация, избирательность. Еще одно важное свойство сенсорной функции — это организация. Мозг способен различать комплексы внешних стимулов, которые представляются связанными между собой, т. е. обнаруживают некоторую степень организации, и он способен отбирать их среди массы избыточной информации. Как говорят о системах связи, отделение сигнала от шума происходит в сенсорном аппарате весьма эффективно. Механизм этой *избирательности* пока еще неизвестен.

Транспозиция. Важным свойством сенсорного аппарата является также способность осуществлять *транспозиции*. Восприятие всегда относительно — абсолютная оценка стимулов невозможна. Тем не менее распознавание определенных «конфигураций» (паттернов) может быть перенесено на комплексы стимулов иной интенсивности. Транспозиция позволяет опознавать комплексы стимулов сходной организации, но разного состава как сходные. Например, способность к транспозиции используется, когда мы узнаем одну и ту же букву, написанную разными почерками, или один мотив, сыгранный на разных инструментах.

Прошлый опыт. Изучая восприятие, необходимо должным образом учитывать роль прошлого опыта. Врожденные реакции и приобретенные способности составляют одинаково важные элементы восприятия. Например, как мы увидим, зрительное восприятие глубины является приобретенной способностью, которой лишен мозг новорожденного младенца. Теперь мы знаем о сложности процесса восприятия — от преобразования аналоговых сигналов в бинарные в рецепторном аппарате до центрального декодирования ритмического ряда импульсов.

Центральный контроль. Задачи сенсорного аппарата не исчерпываются передачей информации в центральные структуры, т. е. афферентацией. В результате того, что мы называем *центральной* *контролем*, рецепторы получают инструкции от центральной нервной системы. Эти инструкции, управляющие чувствительностью рецепторов, поступают в рецепторные клетки по

эфферентным путям. Функцию эфферентных волокон, идущих к сетчатке глаза, описал Гранит (Granit), а волокна, соединяющие головной мозг с рецепторными структурами внутреннего уха, описаны Галамбосом (Galambos) и другими авторами.

Признание центрального управления органами чувств имеет также философское значение. В противоположность прежним взглядам, согласно которым психические функции жестко определяются стимулами из внешней среды, теперь признают существование более сложных — можно сказать, более диалектических — отношений между мозгом и окружающей средой. В свете этих современных представлений о психической деятельности ощущение рассматривается как *активный* процесс, в котором участвуют как афферентные, так и эфферентные элементы.

Глава 2

Восприятие электромагнитных волн: зрение

Адекватным стимулом для сетчатки глаза служит видимый спектр электромагнитных волн в пределах от 400 до 800 нм. В этом диапазоне различные длины волн воспринимаются как разные цвета (рис. 7).

В ответ на световые стимулы рецепторные клетки сетчатки посылают серии периодических импульсов в центральную нервную систему. Проследим этот процесс от сетчатки до зрительной коры.

Воспринимающий конец пути — сетчатка

Строение сетчатки. Сетчатка построена очень сложно. Она состоит из десяти слоев, и ее можно считать аванпостом нервных центров, так как большая часть ее ткани состоит из нервных клеток. В этом отношении она отличается от всех остальных органов чувств. Для восприятия имеют значение три типа клеток сетчатки.

Первый тип — это *рецепторные клетки*, палочки и колбочки. В центральной ямке, которая лежит в центре желтого пятна напротив зрачка, палочек нет, но к периферии их становится больше, чем колбочек (рис. 8). Сетчатка человеческого глаза содержит около 120 млн. палочек и 6 млн. колбочек. Примечательно, что свет, прежде чем достичь светочувствительного аппарата, должен пройти не только через оптическую систему глаза (роговицу, переднюю камеру глаза, зрачок, хрусталик,

стекловидное тело), но также через слои сетчатки. Палочки и колбочки не связаны прямо со зрительным нервом, идущим в головной мозг. Они образуют синапсы с *биполярными клетками*, составляющими целый нейронный слой. Одна рецепторная клетка может быть соединена с несколькими биполярными, и, наоборот, несколько рецепторных клеток могут образовать синапсы с одной биполярной клеткой. Это делает возможным широкий диапазон вариаций. В свою очередь биполяры подходят к *ганглиозным* клеткам, волокна которых образуют зрительный нерв. Связи между биполярными и ганглиозными клетками тоже многообразны. Совокупность палочек и/или колбочек, связанных со зрительным нервом через одну ганглиозную клетку (через посредство биполяров), называется *рецептивным полем* этой клетки. Импульсы проводятся в мозг по волокнам примерно миллиона ганглиозных клеток приблизительно от 130 млн. рецепторных клеток. Поскольку отношение здесь составляет около 130:1, имеет место сильно выраженная конвергенция.

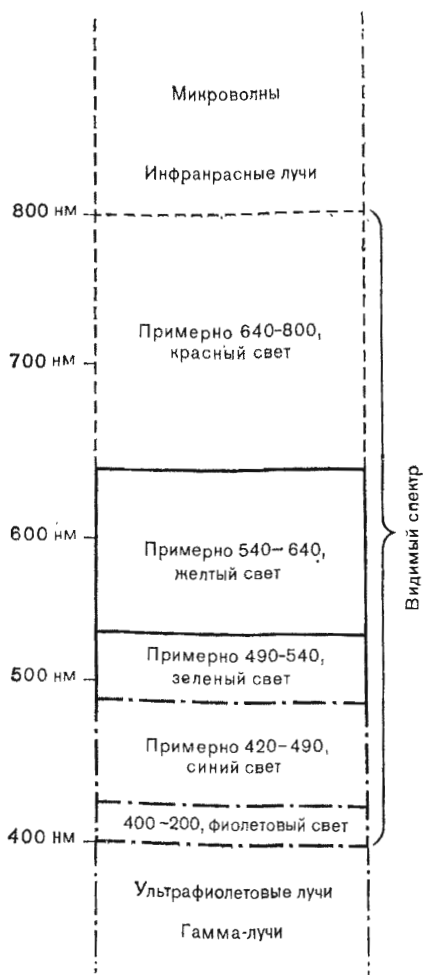


Рис. 7. Видимая часть спектра электромагнитных волн.

На этом конце зрительного пути начинается различение световых стимулов, т. е. элементарные процессы восприятия формы и цвета.

Острота зрения. Давно известно, что при нормальной оптической системе глаза у человека острота зрения составляет около 1 минуты; это значит, что глаз видит две точки отдельно, если расстояние между ними в центральной ямке, т. е. в точке самого ясного видения, не меньше 1 дуговой минуты. По-

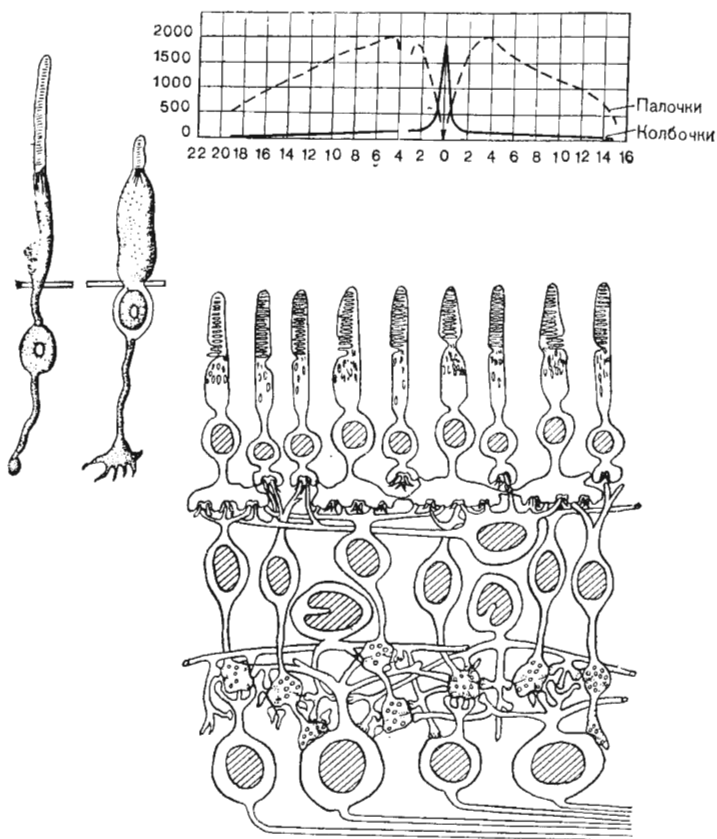


Рис. 8. Строение сетчатки с ее рецепторными клетками. На этой схеме, составленной по электронным микрофотографиям, показаны более толстые колбочки и более тонкие палочки в верхнем слое. Палочки и колбочки связаны с биполярными клетками в среднем слое, которые в свою очередь связаны с ганглиозными клетками в нижнем слое. Аксоны ганглиозных клеток образуют зрительный нерв. Слева схематически представлена морфология палочки и колбочки, а кривые наверху показывают распределение палочек и колбочек в сетчатке. По оси ординат — число рецепторных элементов, по оси абсцисс — расстояние от центральной ямки (принятой за 0) в миллиметрах.

казано, что в этом случае между двумя стимулируемыми колбочками должна лежать одна «молчащая» колбочка, что соответствует расстоянию на сетчатке в 4 мкм (средний диаметр колбочек равен 3 мкм).

On- и off-клетки. Недавно установлено, что отдельные ганглиозные клетки при стимуляции сетчатки ведут себя по-разному. Куффлер (Kuffler) измерял потенциал действия ган-

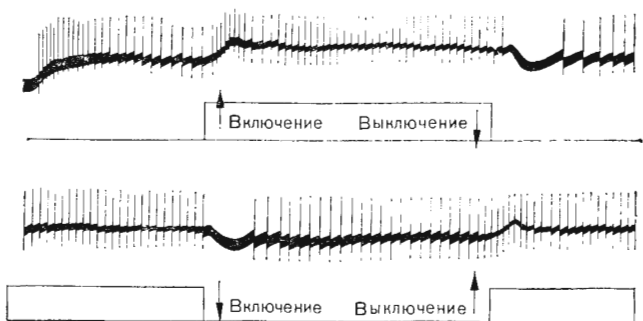


Рис. 9. Схема изменений импульсации оп-клетки (вверху) и off-клетки (внизу) при включении и выключении источника света.

глиозных клеток, вводя микроэлектроды в глаза разных млекопитающих животных. Он нашел, что в одних клетках световой стимул усиливал потенциал покоя, а в других снижал его (наблюдалась ритмическая спонтанная импульсация нестимулируемых рецепторных клеток). Это значит, что световой стимул включал активность одних клеток и выключал ее в других клетках (рис. 9). Соответственно эти два типа клеток называются оп- и off-элементами¹. Примечательно, что оп-элементы всегда окружены кольцом из off-элементов, и наоборот (рис. 10). Такое мозаичное распределение возбуждающих и тормозящих элементов в сетчатке обеспечивает первичную переработку информации в глазу. При засвете двух оп-элементов их импульсы суммируются, прежде чем пойдут по зрительному пути. Но если одно световое пятнышко подействует на оп-клетку, а другое — на off-клетку, два импульса, вызывающие противоположные эффекты, нейтрализуют друг друга, и может случиться, что мозг не получит никакой информации.

Чувствительность к контрастам. Импульсация при диффузном освещении *всей* сетчатки гораздо слабее, чем при освещении небольших ее участков. Вероятно, это объясняется резко разграниченным мозаичным распределением оп- и off-клеток в сетчатке и показывает, что зрительные нейроны более всего чувствительны к *контрасту*. Разрешающая способность сетчатки выше всего в центральной ямке, потому что здесь каждая из тесно расположенных колбочек может составлять отдельное рецептивное поле (т. е. соединяться с одной ганглиозной клеткой). Таким образом, острота зрения в центральной ямке составляет 1 минуту (4 мкм) в отличие от периферии, где диаметр одного рецептивного поля может быть равен нескольким миллиметрам, что соответствует остроте зрения в 3 градуса.

¹ От англ. switch on — включать и switch off — выключать. — Прим. перев.

У некоторых млекопитающих (например, у кролика) частота передаваемых импульсов меняется в зависимости от *направления* движения света. Ни для человека, ни для высших млекопитающих животных, например для кошки или обезьяны, такая зависимость не доказана. Эти детекторы, чувствительные к движению, обнаружены только в головном мозгу.

Критическая частота слияния мельканий (к. ч. с.). Это явление связано с очень важным свойством сетчатки. Мелькающий свет воспринимается как непрерывный: выше определенной частоты мелькания сливаются.

В ранних исследованиях к. ч. с.— частоты, при которой мелькания исчезают,— применялось вращающееся колесо, состоявшее из прозрачных и непрозрачных секторов, позади которого находился источник света. Теперь для этой цели служит стробоскоп с электронным управлением, создающий мелькания нужной частоты. Хотя к. ч. с.— это корковая функция, в эффекте слияния несомненно участвует и сетчатка. Установлено, что частота электрических ответов в ганглиозных клетках глаза у подопытных животных соответствует частоте световой стимуляции. Выше критической частоты ответ перестает быть аналоговым, и возникает только один ганглиозный потенциал. Отдельные рецепторные клетки имеют каждая свою собственную к. ч. с. Высказано предположение, что слияние в мозгу основано на индивидуальных к. ч. с. рецепторных клеток сетчатки.

Явления, о которых до сих пор шла речь, никак не связаны с длиной волны света, т. е. с цветом. Чувствительность разных рецепторов в сетчатке к разным длинам волн различна, и поэтому идущие в сетчатке процессы имеют существенное значение для *цветового зрения*.

Теория двойственности. Физиологи, изучающие органы чувств, и офтальмологи давно поняли, что два типа рецепторных клеток в сетчатке, т. е. палочки и колбочки, различны по своим функциональным свойствам. Колбочки служат для острого видения при дневном свете и реагируют на разные длины волн,

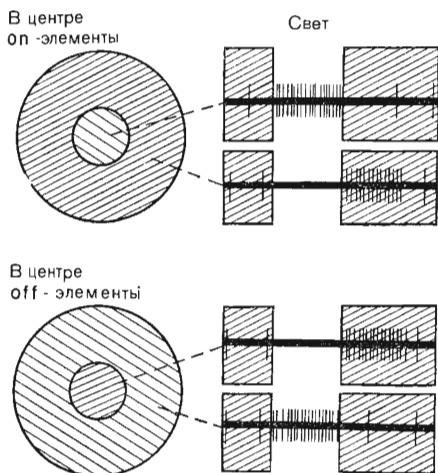


Рис. 10. Концентрическое расположение оп-элементов (участки с редкой штриховкой) и off-элементов (участки с густой штриховкой) в сетчатке и соответствующие потенциалы действия. (По Хьюбелу.)

Палочки же выполняют функцию отличения света от темноты и тем самым служат для ночного зрения и видения в сумеречном свете. Порог возбуждения палочек ниже, а благодаря особому фотохимическому процессу световая чувствительность сетчатки в темноте повышается. Это называют *темновой адаптацией*. В темноадаптированном глазу чувствительность сетчатки приближается к максимально возможной: самым низким порогом для палочек является один квант лучистой энергии (света). Обладая такой фантастической световой чувствительностью, палочки в то же время не реагируют на различия в длине волны; различение цвета составляет функцию колбочек, у которых зато световая чувствительность гораздо ниже (минимальный порог равен 5—7 квантам). В центральной ямке имеются только колбочки, и здесь, как уже говорилось, рецептивное поле может состоять из одной колбочки. К периферии возрастает число палочек. Таким образом, зрение основано на совместной функции рецепторов двух типов на воспринимающем конце.

Фотохимические процессы. И в палочках, и в колбочках генерации рецепторного потенциала, ведущего к возникновению импульсации, предшествуют специфические фотохимические процессы. В палочках содержится вещество *родопсин*, называемое также зрительным пурпуром, которое расщепляется под действием света (для расщепления одной молекулы требуется один квант). Продукты расщепления играют какую-то роль в генерации рецепторного потенциала. Это процесс обратимый, и продукты распада — ретиналь и опсин — в темноте снова соединяются в зрительный пурпур. Подобные вещества можно обнаружить и в колбочках, но здесь механизм их распада недостаточно ясен. Согласно Уолду (Wald), в трех разных группах колбочек имеются три вида светочувствительных пигментов. Одни колбочки содержат пигмент, чувствительный к зеленому свету, а другие чувствительны соответственно к красному и синему свету. Это подтверждает *трехцветную (трихроматическую)* теорию Юнга (Young), предложенную им еще в 1801 году. Согласно этой теории, восприятие около 160 оттенков, которые способен различать человеческий глаз, является результатом одиночных или суммируемых ответов трех видов рецепторов, из которых каждый чувствителен к определенной длине волны, т. е. к определенному цвету.

Доминаторы и модуляторы. Трехцветная теория была подтверждена опытами Гранита, который с помощью микроэлектродов регистрировал потенциалы действия ганглиозных клеток в сетчатке кошки. Он нашел, что и в темно-, и в светоадаптированной сетчатке большая часть клеток (главным образом палочки) чувствительна к широкому спектру длин волн и реагирует на такие стимулы импульсацией. На кривой чувствительности сетчатки доминирует этот единый ответ на все цве-

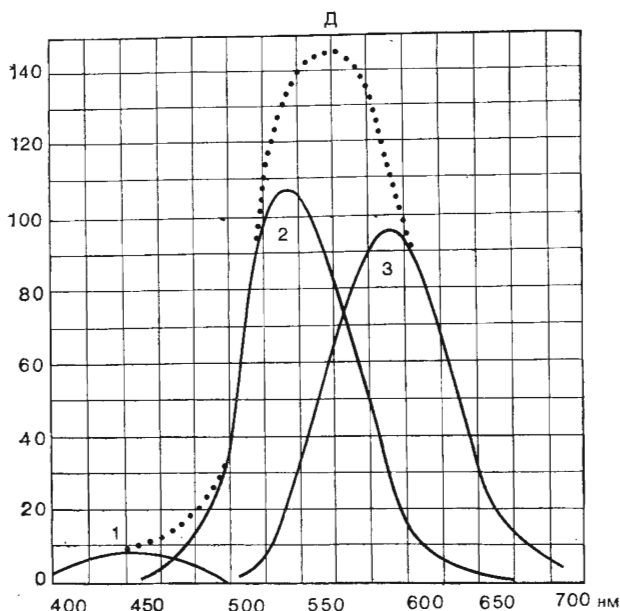


Рис. 11. Кривые чувствительности доминаторов (Д) и модуляторов (1, 2, 3); последние чувствительны к разным длинам волн.

та, который Гранит назвал *доминаторным* ответом. Но имеется также небольшая группа ганглиозных клеток, отвечающих импульсацией только на один из трех основных цветов. Эти ганглиозные клетки, связанные с рецептивными полями из колбочек, были названы *модуляторами*. Они видоизменяют импульсацию доминаторов в соответствии с длиной волны воспринимаемого света (рис. 11).

Как мы видели, сетчатка является важным звеном световоспринимающего аппарата. Здесь отбираются и группируются импульсы, возникающие в ответ на световые стимулы видимого спектра, топографически организуются контуры и модулируется восприятие цвета до того, как оно будет передано в мозг. 130 млн. рецепторных элементов связаны с одним миллионом ганглиозных клеток и соответствующих аксонов. Все это элементы сложной кодирующей системы, доставляющей информацию в еще более сложную передающую и декодирующую систему.

Таламус — центральная переключательная станция

Выйдя из сетчатки, волокна ганглиозных клеток соединяются в зрительный нерв — зрительный путь, идущий к таламусу. Около ствола мозга половина волокон зрительного пути

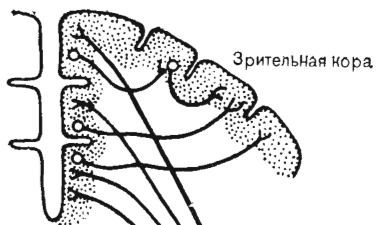


Рис. 12. Схема зрительного пути. Отдельные точки сетчатки имеют представительство в соответствующих пунктах таламуса и зрительной коры.

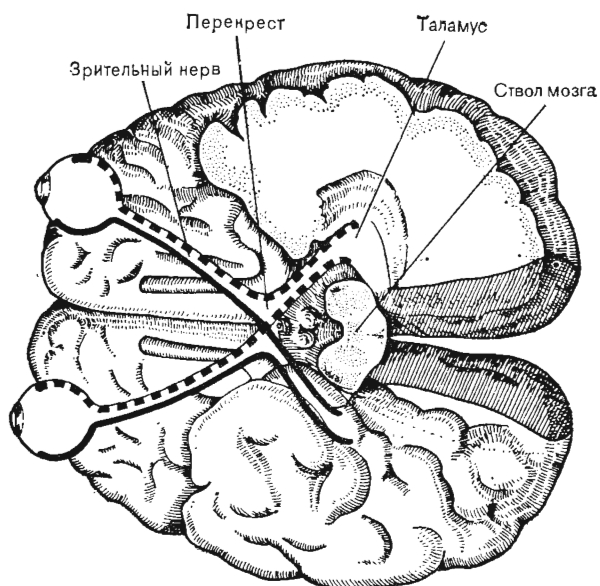
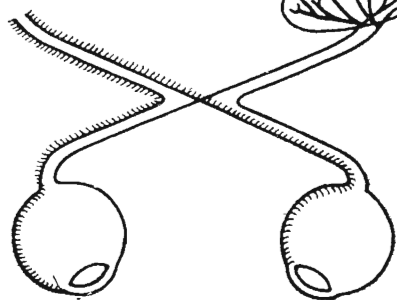


Рис. 13. Схема зрительных путей, спроецированная на основание мозга. Одни волокна, идущие от сетчатки, приходят в таламус без перекреста, другие перекрещиваются. Заштрихованные участки — зрительная кора.

перекрещивается. Таким образом, оба больших полушария получают волокна от обеих сетчаток (рис. 12 и 13). Таламус, представляющий собой крупную массу нейронов, служит переключательной станцией для *всех* сенсорных путей, за исключением обонятельного нерва. Волокна зрительного пути образуют синанпсы с клетками латерального колленчатого тела, лежащего в заднем отделе таламуса. С помощью метода вызванных потенциалов (см. выше) были составлены карты проекций сетчатки на латеральное колленчатое тело и установлено, что каждый участок сетчатки представлен соответствующей точкой в таламусе.

Какую роль в зрительном восприятии играют таламические нейроны, неизвестно. Животные с удаленной корой больших полушарий, сохранившие только таламус, не утрачивают элементарной способности к восприятию света, но не в состоянии распознавать и дифференцировать стимулы (предметы, пищу).

Он- и off-поля. При микроэлектродном исследовании таламических клеток обнаружены он- и off-клетки, расположенные так же, как в сетчатке, с той разницей, что он-элементы еще резче отграничены от окружающих off-элементов. Таким образом на этом уровне зрительной системы возможность отличать диффузное освещение от четких контуров еще более очевидна.

Каково общее значение таламуса для восприятия, неизвестно. Некоторые исследователи считают, что он играет важную роль в субъективной эмоциональной окраске сенсорных импульсов. Согласно этой теории, впервые предложенной Кэнноном (Сеппон) в начале 20-го века, удовольствие или неудовольствие, получаемое от стимулов, зависит главным образом от таламуса. Тесная связь таламуса с сенсорной корой (см. ниже) указывает на единство таламокортикальной сенсорной функции.

Декодирующий центр в коре

Среди отделов коры большого мозга, которые первыми стали известны физиологам, были зрительные области. Дженнари (Jeppari) в 1776 г. описал зрительную кору. Теперь ее размеры и строение на макро- и микроуровне хорошо изучены. Выявлены также некоторые физиологические свойства зрительной коры, но декодирующий процесс как целое, т. е. сложная функция зрительного восприятия, полностью еще не раскрыт. Однако те немногие детали этого сложного механизма, которые стали известны в последние годы (главным образом благодаря обширным микрофизиологическим исследованиям), обнадеживают и побуждают к дальнейшему изучению.

Зрительная кора. При изучении корковой проекционной зоны сетчатки применялись почти все методы исследования, упомянутые в гл. 1. У обезьян эта зона обнаружена в заднем отделе

затылочной доли; анатомические, нейрохирургические и неврологические данные говорят о том, что в головном мозгу человека она занимает то же положение (рис. 14). Центральная ямка представлена участком в несколько квадратных сантиметров на наружной, выпуклой поверхности затылочной доли. При стимуляции одной точки сетчатки светом или толчками электрического тока вызванные потенциалы возникают в *нескольких*, по меньшей мере в двух, точках коры.

В отличие от сравнительно однородной организации латерального коленчатого тела зрительная кора состоит из несколь-

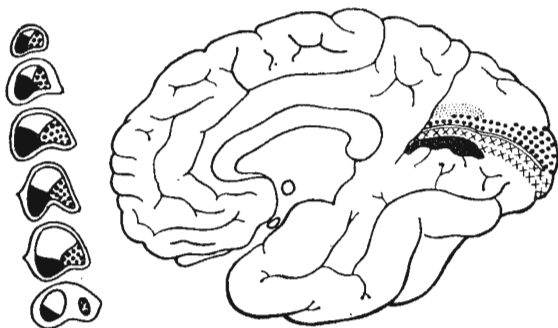


Рис. 14. Схема проекций сетчатки в медиальной области зрительной коры (справа) и на срезах латерального коленчатого тела таламуса (слева). Участки коры, отмеченные крестиками и мелкими точками, соответствуют белым участкам в коленчатом теле.

ких слоев. Волокна от коленчатого тела оканчиваются в четвертом (от поверхности коры) из шести различных под микроскопом слоев. Обширная сеть волокон передает отсюда информацию к соседним слоям. От третьего и пятого слоев отходит множество волокон, идущих к подкорковым нейронам и соседним областям коры.

Примечательная особенность этой системы состоит в том, что вертикальных, колончатых связей между отдельными слоями гораздо больше, чем горизонтальных, боковых связей. Из такой организации следует, что корковыми проекциями отдельных рецептивных полей служат ограниченные вертикальные колонки. Эта колончатая организация была подтверждена электрофизиологическими данными.

Ориентационные колонки. Недавно Хьюбел и Визель (Hubel, Wiesel) установили, что все нейроны этих *кортикальных колонок* отвечают на простые линейные стимулы одного типа, т. е. на прямые световые линии (щели или границы контраста), идущие в определенном направлении. Например, если кошке показать вертикальную линию на белом поле, то от соответствующих клеток коры отводятся высокочастотные потенциалы действия.

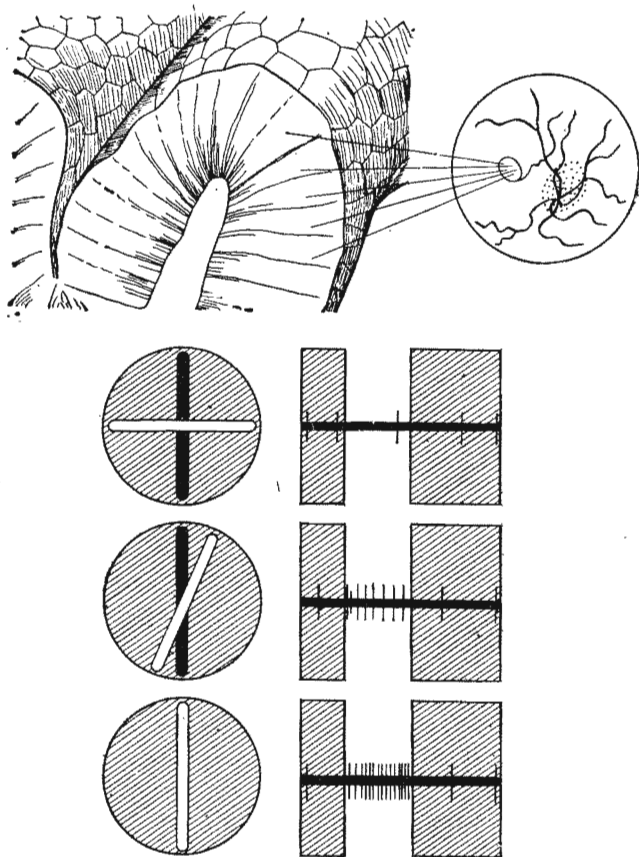


Рис. 15. Колончатая организация клеток в области корковой проекции сетчатки (*вверху*) и схема ориентационно-специфического ответа «простых» корковых клеток (*внизу*). Клетка, специфически отвечающая потенциалами действия на вертикальные стимулы, не отвечает на стимуляцию горизонтальной линией. Частота ответа растет по мере того, как линия поворачивается и приближается к вертикальному положению.

Но если ориентацию линии изменить, электрический ответ этих клеток исчезнет (рис. 15). Клетки других колонок реагируют на линии с иной ориентацией. На этом основании в качестве основной аналитической единицы постулирован набор ориентационных колонок, содержащих все специальные разновидности в пределах 180° (гиперколонка). В то же время оказалось, что сложность ответов варьирует с расстоянием от поверхности коры, что указывает на существование нескольких слоев «простых» и более «сложных» клеток,

«Простые» и «сложные» клетки. Нейроны, отвечающие на простые линейные стимулы (щели, края или темные полосы), получили название «простых», а те, которые отвечают на стимулы сложной конфигурации и на движущиеся стимулы, были названы «сложными».

Он- и off-клетки тоже можно обнаружить в зрительной коре, но здесь они расположены не концентрически. Эти два вида клеток резко разграничены, и направление разделяющей их границы зависит от ориентационной специфичности нейрона (рис. 16). Предполагается, что функция ориентационных колонок осуществляется путем латерального торможения.

Распределение колончатых функциональных единиц в зрительной коре неоднотипно. Показано, что «простые» клетки преобладают в поле 17 по Бродману, которое лежит в центре зрительной коры, а в полях 18 и 19 чаще встречаются «сложные» клетки. Высказано предположение, что информация, проанализированная и переработанная простыми клетками, передается

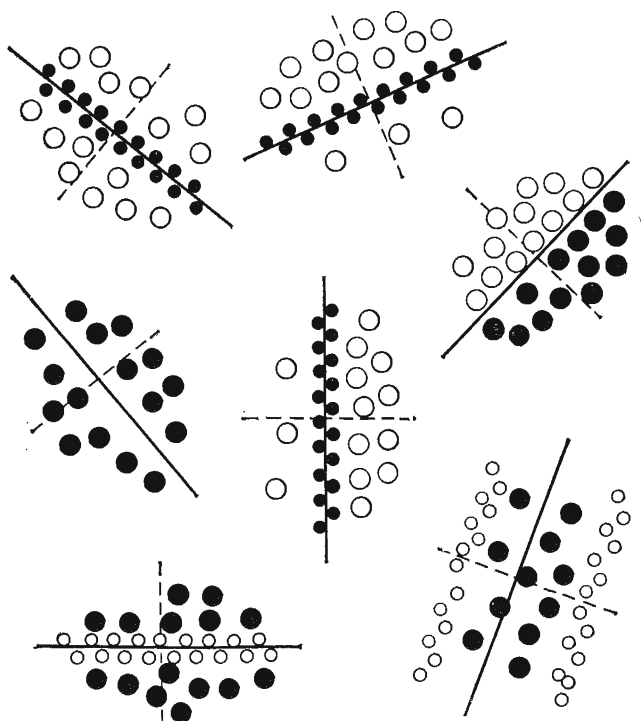


Рис. 16. Различная ориентация рецептивных полей «простых» корковых нейронов. Он-клетки (белые кружки) резко отграничены от off-клеток (черные кружки). Направление разделяющей их линии соответствует ориентации, к которой чувствителен данный «простой» нейрон. Диаметр рецептивного поля составляет у кошки около 1 мм.

сложным для дальнейшего анализа. Таким образом, весьма вероятно, что зрительное восприятие — результат кооперации разных клеток.

Информация, закодированная, проанализированная и переработанная в сетчатке и таламусе, декодируется несколькими миллионами нейронов в коре. В конечном результате, таким образом, получается аналоговое сообщение в соответствии с принципом отражения внешней среды.

«Сверхсложные» нейроны. В зрительной коре описан также третий класс нейронов, а именно «сверхсложные» клетки. Это истинные интегрирующие единицы, выполняющие в зрительной системе функцию синтеза. Они получают информацию от нижележащих нейронов и обеспечивают единообразие восприятия пространства и формы.

Восприятие цвета. Хотя эти электрофизиологические данные создают прочную основу для дальнейшего изучения работы мозга, их недостаточно для интерпретации восприятия в понятиях психологии. Множество вопросов все еще остается без ответа. Как на сравнительно простой пример укажем на то, что мы почти ничего не знаем о *цветовоспринимающей функции* мозга. Кажется несомненным, что сообщение о цвете кодируется доминаторно-модуляторной системой сетчатки, но нет никаких данных о перерабатывающей и декодирующей активности в латеральном колленчатом теле и коре. В таламусе обезьяны были исследованы нейроны разных типов, отвечающие на различные цветовые стимулы, но полученные результаты противоречивы. Скудность данных объясняется тем, что лабораторные млекопитающие (грызуны, кошки, обезьяны) плохо различают цвета. Собака, например, совсем их не различает. Большая часть информации получена в опытах на лягушках. И хотя эти опыты выполнены весьма остроумно и имеют большое значение, их результаты нельзя перенести на человека.

Центральная регуляция зрения

Взаимодействие афферентных и эфферентных механизмов в зрительной системе очевиднее, чем в любой другой сенсорной системе. Для возникновения зрительного ощущения необходимы как *сенсорные* волокна, идущие от сетчатки в мозг, так и *моторные*, проводящие импульсы из мозга в глаз. Зрение невозможно без центрального контроля, т. е. без того, чтобы движения периферического сенсорного аппарата регулировались мозгом. Известны три вида эфферентных механизмов.

Зрачковый рефлекс. Самым известным примером регулирующей функции мозга служит зрачковый рефлекс на свет. Сенсорные импульсы проводятся афферентным звеном рефлекторной дуги — особыми волокнами зрительного нерва, идущего от

сетчатки в мозг. Волокна этого типа образуют отдельные пучки в стволе мозга и идут к специальной группе мезэнцефальных нейронов (к ядру Эдингера — Вестфаля), где вступают в связь с эфферентными нервами, регулирующими величину зрачков в соответствии с интенсивностью и отдаленностью источника света. Таким образом, стимул сам определяет размеры зрачка и количество света, которое сможет попасть в глаз

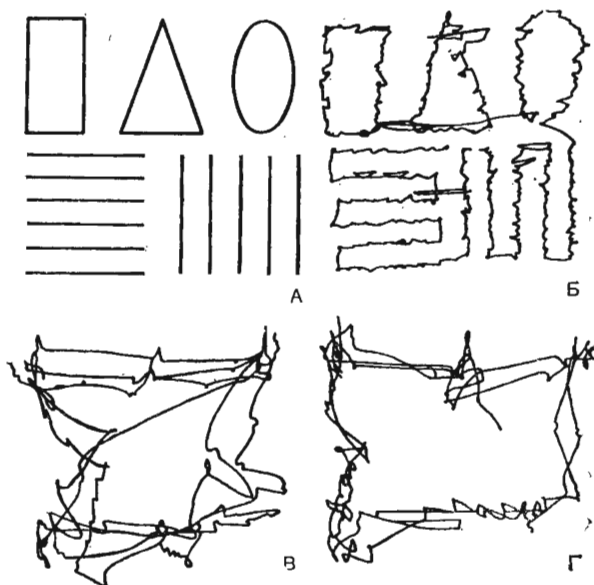
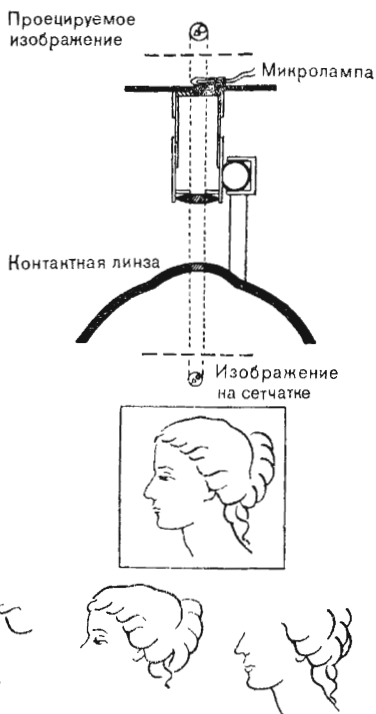


Рис. 17. Движения глаз, зарегистрированные во время рассматривания геометрических фигур. А — фигуры; Б — движения глаз испытуемого, получившего инструкцию рассматривать фигуры поочередно; В и Г — испытуемый смотрел на фигуры, не получив какой-либо специальной инструкции.

в следующую тысячную секунды. Зрачковый рефлекс служит важным средством устранения «шума» из зрительной информации, приходящей извне. Блокада рефлекса атропином или каким-либо другим веществом, парализующим мышцы, которые сужают зрачок, снижает остроту зрения, а также нарушает восприятие формы и цвета.

Движения глаз. Работа мышц, движущих глазные яблоки, тоже подчинена центральной регуляции. Без этого зрительное восприятие было бы невозможно. Когда мы смотрим на предмет, наши глаза совершают безостановочные движения. При неподвижной сетчатке изображение не воспринимается; для того чтобы возникло зрительное восприятие, *сетчатка должна смещаться относительно рассматриваемого объекта.* Движения глазного яблока фотографическим путем регистрировал Ярбус

Рис. 18. Установленный на контактной линзе проектор Притчарда (*вверху*), с помощью которого можно проецировать изображения на сетчатку так, чтобы они не смещались относительно нее. Через несколько секунд восприятие частично или полностью исчезает (*внизу*). Четкое видение возможно лишь при смещении изображения в результате микродвижений наблюдаемого объекта или самого глаза.



(рис. 17). Притчард (Pritchard) доказал, что зрительное восприятие невозможно, если глазное яблоко не может перемещаться по отношению к стимулу. Он укрепил микропроектор на контактной линзе и таким способом устранил движение сетчатки относительно изображений, которые проецировались на нее с помощью этого аппарата. В первую секунду опыта испытуемый видел ясное изображение, но потом оно расплывалось, исчезало и восстанавливалось лишь частично (рис. 18).

Три пары мышц, приводящих в движение глазное яблоко, находятся фактически под контролем затылочной зрительной коры, но, кроме того, ими непосредственно управляет поле 8 по Бродману в премоторной зоне лобной коры (или, точнее, ядра среднего и продолговатого мозга, подчиненные полю 8; рис. 19).

Эфферентный контроль сетчатки. О третьем важном механизме центральной регуляции зрительного восприятия мало что известно. Как уже говорилось, установлено, что ко всем органам чувств от головного мозга идут эфферентные волокна, которые, по всей вероятности, проводят импульсы центрального контроля. Этот эфферентный контроль сетчатки описан Додтом

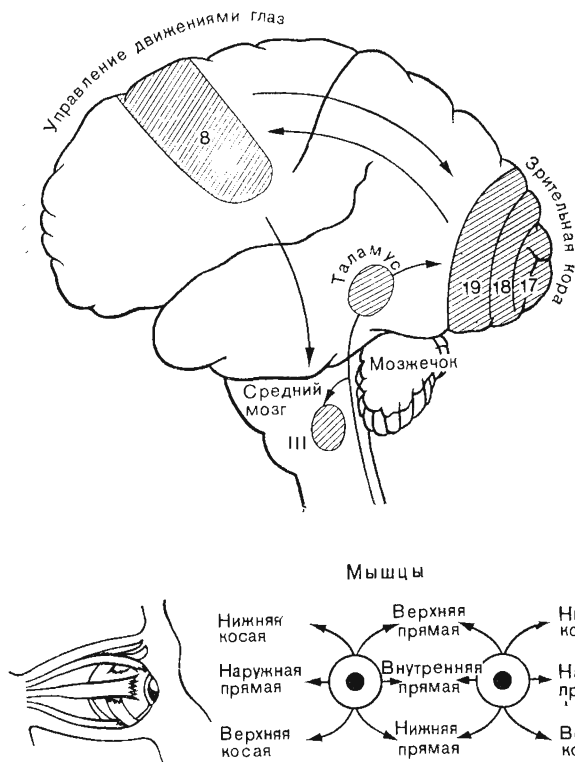


Рис. 19. Центральная регуляция движений глаза. Управляющий движениями участок коры (поле 8) находится в лобной доле и тесно связан со зрительной корой затылочной доли (поля 17, 18, 19). Внизу представлены три пары мышц, приводящих в движение глазное яблоко.

(Dodt), а также Гранитом. Между биполярными и ганглиозными клетками сетчатки лежит слой так называемых амакриновых клеток. Аксоны этих клеток образуют синапсы с волокнами, которые оканчиваются в неидентифицированных областях центральной нервной системы, скорее всего в ретикулярной формации (см. ниже). Вызываемые световым стимулом импульсы в рецепторах можно модифицировать, раздражая эти волокна.

Восприятие формы

Если перед самым глазом испытуемого поместить освещенную внутреннюю поверхность полусферы, например половинку шарика для пинг-понга, то будет виден лишь слабый свет без какого-либо специфического зрительного восприятия. Это от-

существование перцептивного акта не зависит от цвета и освещенности однородного поля и связано с отсутствием *минимального расчленения*. Для того чтобы возникло зрительное восприятие, объект должен обладать некоторой организацией и *структурой* (разумеется, нужны еще упомянутые выше движения глаза, которые тоже служат необходимым условием зрительной функции). Отсутствие расчленения раньше или позже приводит к галлюцинациям, например к миражам, которые люди иногда видят на плоских равнинах, где однотонность ландшафта и неба вызывает галлюцинации.

Восприятие формы. Восприятие форм и структур является врожденной способностью, поскольку описанные выше механизмы обработки информации в сетчатке, таламусе и коре действуют с момента рождения. Тем не менее в восприятии формы играют также очень важную роль элементы, приобретаемые в процессе *научения*. Показано, что дети в возрасте до шести лет не распознают загадочные картинки или спрятанные фигуры, а также не разделяют фотографии, наложенные одна на другую. Это объясняется их ограниченной способностью к восприятию форм. Детям нужно больше времени, чтобы распознать сложные изображения, но в то же время перевернутые картинки они узнают с большей легкостью. До шестилетнего возраста зрение у детей туннельное, т. е. фигуры, лежащие на периферии поля зрения, не воспринимаются. Даже у младенцев внимание гораздо легче привлечь изображениями знакомых, чем незнакомых предметов (рис. 20). Все эти факты говорят о роли опыта и научения в восприятии форм. После удаления врожденных катаракт нужны месяцы, чтобы зрительные впечатления стали соответствовать прежнему тактильному опыту, и функция восприятия форм развивается лишь постепенно. Цвета такие больные начинают различать раньше, чем формы. Вначале они могут не отличить квадрат от шестиугольника или петушиные перья от конского хвоста. Таким образом, эти наблюдения опять-таки свидетельствуют о роли факторов научения в восприятии форм.

Восприятие форм у животных. Функция восприятия паттернов обнаружена и у некоторых беспозвоночных животных. Так, например, осьминог различает разные треугольники, но не способен дифференцировать зеркальные изображения. Интересно отметить, что он лучше отличает горизонтальные линии от вер-

тикальных или фигуру  от , чем  от . Некоторые виды беспозвоночных (например, прыгающие пауки) узнают свои замаскированные безжизненные жертвы. Насекомые со сложными глазами обычно хорошо различают формы. Паразитную способность пчел к восприятию цвета и форм уже давно описал Фриш (Frisch). Этой способностью обладают и

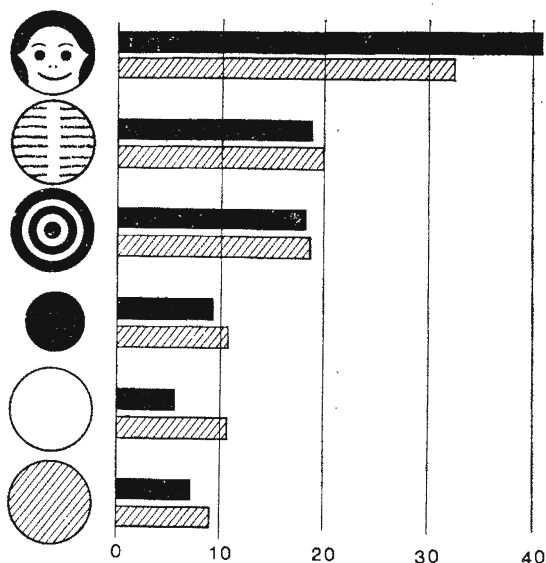


Рис. 20. Для детского восприятия расчлененность изображения важнее, чем его цвет или освещенность. Даже грудные младенцы в самом раннем возрасте (черные столбики) фиксируют знакомые изображения, например человеческое лицо, дольше, чем фигуры с иной организацией. Такие же различия обнаружены у детей старше трех месяцев (заштрихованные столбики). По оси абсцисс — длительность фиксации в процентах ко всему периоду наблюдения. (По Фанцу.)

почти все виды позвоночных животных. Всем известно зрительное чувство направления у перелетных птиц. Например, славка находит свой путь ночью по положению звезд, и ее можно также стимулировать, проецируя перед ней в планетарии световые пятнышки, изображающие звезды. Восприятие форм описано Лэшли (Lashley) у крыс и Клювером (Klüver) у обезьян.

Зрительное восприятие глубины и расстояния

Отдаленность предмета человек может оценивать, даже если он смотрит одним глазом. При *моноккулярном зрении* расстояние различных предметов от глаза, т. е. третье измерение, выводится из разных признаков — относительной величины предметов, их освещенности и взаимного положения. Эта особенность приобретает в раннем детстве условнорефлекторно.

В одном опыте клетку с только что вылупившимися цыплятами, которые обладают моноккулярным зрением, освещали снизу, после того как на дно клетки было насыпано зерно. Через несколько дней цыплятам стали показывать фотографии клеток, освещенной снизу, и они принимались клевать эти картин-

ки. Это показывает, что научение делает возможной оценку расстояния и глубины даже при монокулярном зрении.

Стереоскопическое зрение. Восприятие глубины более совершенно при *бинокулярном зрении*. При этом изображения, информация о которых передается от обоих глаз в кору, не совсем одинаковы. Чем ближе предмет к глазам, тем больше различие (диспаратность) между изображениями. На слиянии обоих изображений основано объемное, т. е. *стереоскопическое*, зрение. В изображении на правой сетчатке больше видна правая сторона предмета, а на левой сетчатке — левая сторона, как если бы два фотографа снимали двумя камерами, расположенными на небольшом расстоянии одна от другой. В зрительном центре в коре оба изображения сливаются, создавая глубинный эффект бинокулярного зрения. Он возникает вследствие стимуляции неидентичных точек сетчатки. Элементы объектов, которые проецируются на неидентичные точки и сдвинуты к височным сторонам сетчаток, воспринимаются как более близкие, а элементы, сдвинутые на сетчатках ближе к носу, — как более удаленные. Элементы, попадающие на идентичные точки обеих сетчаток, видны в одной и той же плоскости.

Две плоские картинки можно зрительно совместить при помощи зеркал или призм, расположенных таким образом, что каждый глаз будет видеть лишь одну из этих картинок, и в результате возникнет впечатление объемного восприятия. Применяемый с этой целью прибор называется стереоскопом. При рассмотрении таким способом двух идентичных картинок эффект глубины не возникает. Стереоскоп приспособили также для рассмотрения отдаленных предметов, объемное восприятие которых невозможно из-за большого расстояния. В созданном таким путем телестереоскопе диспаратность между двумя глазами усиливается благодаря системе зеркал.

Подделанные копии документов или фальшивые деньги, помещенные вместе с оригиналом в стереоскоп, создают объемное изображение, и тем самым обнаруживается подделка, так как выявляются небольшие различия между двумя изображениями.

Слияние. Стереоскопическое зрение представляет собой кортикальную функцию, приобретаемую в результате научения. Бинокулярные изображения сливаются благодаря интегративной деятельности клеток коры. Микроэлектродными исследованиями в коре мозга обнаружены нейроны, отвечающие на стимуляцию обеих сетчаток, что говорит о *конвергенции* на этих нейронах импульсов, приходящих от обоих глаз.

По зрительному восприятию накоплено больше экспериментальных данных, чем по всем остальным органам чувств взятым вместе. У человека зрительная система — наиболее

высокоорганизованная из сенсорных систем; чтобы это понять, не нужно быть биологом или психологом: очевидно, что зрение доминирует над всеми органами чувств. Поэтому остальные сенсорные системы мы рассмотрим только в плане их отличия от зрительной.

Глава 3

Восприятие механических колебаний: слух

Согласно шеррингтоновской классификации, слуховой аппарат принадлежит к классу механорецепторов. Это система, специализированная для приема механических колебаний частотой от 16 до 20 000 Гц (полных колебаний в секунду). Переработка информации в слуховом аппарате и в зрительной системе во многом сходна.

Строение слухового анализатора

Общие особенности. Слуховой аппарат человека — весьма чувствительный рецептор. Его строение тщательно исследуют представители новой дисциплины — бионики, которые хотели бы создать прибор, обладающий такой же точностью и избирательностью. Чувствительность человеческого уха всем хорошо известна. Ухо реагирует на чрезвычайно слабые колебания, почти эквивалентные по энергии ударам молекул воздуха о барабанную перепонку. В то же время оно противостоит чрезвычайно сильным вибрациям, создаваемым пневматическими сверлами или сверхзвуковыми самолетами. В качестве примера избирательности можно указать на всем знакомую ситуацию, когда в шумном помещении человек способен сосредоточить внимание на голосе одного говорящего. Точно так же музыканты отбирают из звучания целого оркестра мелодию, исполняемую на одном инструменте, и следуют за ней.

Периферический рецепторный орган слуха — кортиев орган — находится во внутреннем ухе. Он принимает колебания, которые передаются к нему барабанной перепонкой и косточками среднего уха, преобразует их в электрические импульсы и направляет в мозг. Ухо человека нечувствительно к колебаниям частотой менее 16 Гц, и поэтому звуки, производимые движениями его собственных мышц, сухожилий и других частей тела, обычно не слышны. Самые высокие частоты, граничащие с ультразвуком, воспринимают только молодые люди; верхний предел слышимых частот после 30 лет постепенно снижается на 100—120 Гц в год.

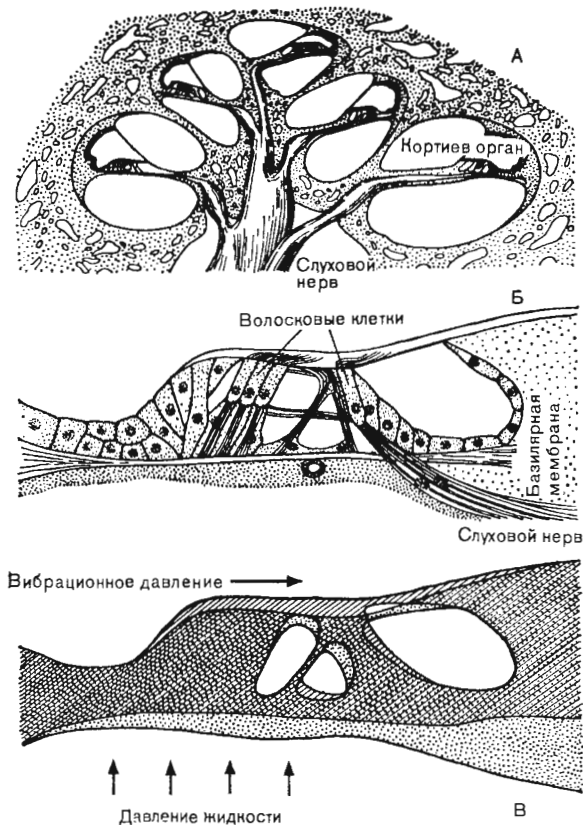


Рис. 21. Кортиев орган во внутреннем ухе. *А* — поперечный разрез улитки с волосковыми клетками; *Б* — строение кортиева органа; *В* — действие вибрационного давления на рецепторные клетки. Стрелки — направление давления в эндолимфе, заполняющей внутреннее ухо. (По Бекешу.)

Роль среднего уха. Звуковые волны колеблют барабанную перепонку, и эти колебания передаются через среднее ухо по трем маленьким косточкам (молоточку, наковальне и стремечку) жидкости, наполняющей внутреннее ухо. Самая последняя из трех косточек — стремечко (весом около 1,2 мг) соприкасается с этой жидкостью через овальное окно и, действуя подобно поршню, приводит ее в движение в соответствии с ритмом звуковых волн. В свою очередь колебания жидкости заставляют колебаться мембрану кортиева органа. Эта сложная передающая система очень эффективна: колебания большой амплитуды и малой энергии трансформируются в колебания гораздо меньшей амплитуды, но в 20 раз большей интенсивности.

Звуковые волны передаются не только через барабанную перепонку; кости черепа тоже способны проводить колебания. Звук нашего собственного голоса, каким мы его слышим сами, всегда отличен от того, каким его слышат другие, так как звуковые волны, образующиеся в гортани и ротовой полости, доходят до внутреннего уха также путем *костной проводимости*. Таким образом, слышимый нами звук — результат *двойной* передачи и через среднее ухо, и через кость. А другие люди воспринимают те же звуки только через среднее ухо, менее чувствительное к низким частотам.

Кортиев орган. Этот орган содержит *волосковые клетки* (рис. 21); когда до них доходят колебания давления, передающиеся во внутреннее ухо, они генерируют рецепторные потенциалы. Колебания жидкости во внутреннем ухе передаются базилярной (основной) мембране, лежащей в улитке, которая имеет форму спирали из $2\frac{3}{4}$ витков общей длиной 33 мм. *Низко-*

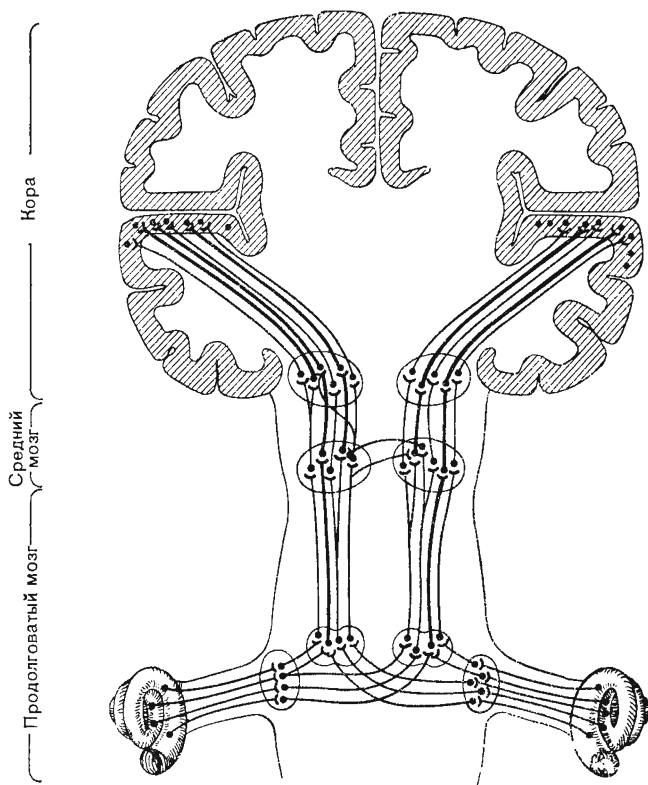


Рис. 22. Нейроны слухового пути (сильно упрощенная схема). Волокна, представленные более толстыми линиями, проводят импульсы от обеих ушей. Число волокон возрастает по направлению к коре.

частотные колебания действуют на *апикальные* (верхушечные) участки базилярной мембраны, а высокие тоны — на ее *основание*. При этом волосковые клетки, деформируясь, подвергаются механической стимуляции и преобразуют аналоговый сигнал смещения в серию бинарных сигналов — импульсов.

Таламический центр. Каждая волосковая клетка соединена с отростками двух нейронов — биполярных нервных клеток, которые находятся в ганглиях, расположенных близ внутреннего уха. Это первые нейроны слухового пути, который в отличие от зрительного состоит не из трех, а из пяти нейронов (рис. 22). Большая часть этих волокон, но не все по пути в большой мозг перекрещиваются. Таламус является важной передаточной станцией: от лежащего в нем медиального коленчатого тела начинается пятый нейрон, который идет к слуховой коре.

Слуховая кора. Слуховая кора точно картирована с помощью метода вызванных потенциалов. У верхней границы височной доли, близ нижнего края силвиевой борозды, обнаружено множественное представительство слуховой системы. Это значит, что слуховые импульсы, приходящие от отдельных клеток кортиева органа, активируют в коре одновременно несколько нейронных групп. Кортикальные проекционные области имеют такую же топическую структуру, как зрительная кора, т. е. импульсы, вызываемые высокими частотами, проецируются в одни точки, а вызываемые низкими частотами — в другие в соответствии с различиями в эффекте стимуляции разных участков кортиева органа. Эта так называемая *топотопическая* организация характерна для *всего* слухового пути, т. е. для улитки, медиального коленчатого тела и слуховой коры.

Кодирование и декодирование в слуховой системе

Серии потенциалов действия в биполярных нейронах, которые контактируют с клетками, реагирующими на звуковые стимулы, изучаются при помощи микроэлектродной методики. В некоторых клетках импульсы могут возникать и без стимуляции (нейроны с фоновой частотой 10 и 50 Гц). Клетки второго типа называют «молчащими», так как они генерируют импульсы только в ответ на звуковые стимулы.

Отдельные звуки вызывают импульсы в ограниченной группе волокон слухового пути; эти волокна окружены «молчащими», заторможенными волокнами. Явление контраста (т. е. состояние, когда возбужденные группы клеток окружены заторможенными), о котором шла речь в связи со зрительным восприятием, встречается и в слуховом пути. Восприятие *высоты тона* (частоты колебаний) зависит от положения возбужденных волокон в слуховом пути или, точнее, от положения их границ с соседними волокнами. Что касается интенсивности, то она

зависит от числа возбужденных волокон. Оба параметра играют важную роль при центральном декодировании.

Тонотопическую организацию слуховой коры соответственно частотам (рис. 23) надо представлять себе как *статистическую*, а не как проекцию из точки в точку. Соседние области могут значительно перекрываться, но в то же время они могут очень различаться по своей частотной чувствительности. Колончатая организация, найденная в зрительной коре, обнаружена

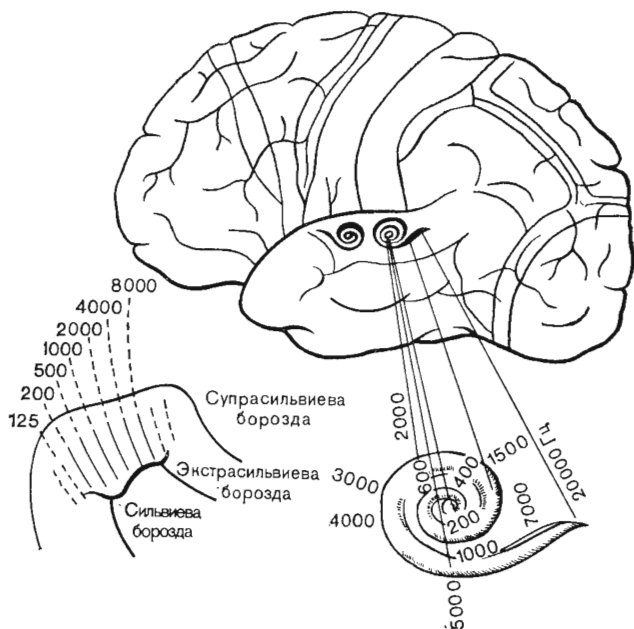


Рис. 23. Первичное и вторичное представительства кортиева органа в коре мозга у человека. Слева внизу — топография слуховой коры собаки с представительствам разных частот.

и здесь. Все участки коры, расположенные вертикально под нейронами, специфически реагирующими на звуки определенной частоты, отвечают на специфический стимул одинаково.

Восприятие акустической конфигурации и направления к источнику звука

Установлено, что кошки с удаленной корой сохраняют способность различать разные тоны. Следовательно, различение частоты является функцией таламуса, а кора, по-видимому, выполняет более сложные функции.

Снова слияние. Импульсы, вызываемые стимуляцией обеих ушей, объединяются в медиальном коленчатом теле и в клет-

ках коры, подобно тому как импульсы, приходящие от обоих глаз, объединяются в зрительной коре. Слуховое ощущение является результатом активности нейронов, отвечающих на специфические частоты, а также вышележащих клеток с координирующей функцией, подобной функции «сложных» зрительных клеток.

«Up»- и «down»-нейроны. При микроэлектродной регистрации активности отдельных клеток были найдены нейроны, которые отвечали не на какую-то определенную частоту, а на ее повышение («up»-нейроны) или понижение («down»-нейроны). Уитфилд (Whitfield) и его сотрудники полагают, что слуховая кора организована сходно со зрительной, хотя данных для подтверждения этой гипотезы еще недостаточно.

Ответа на вопросы, связанные с анализом сложных акустических конфигураций, можно ждать от опытов на животных, способных воспринимать ультразвук. Это могут быть летучие мыши, в мозгу которых найдены клетки, отвечающие на широкий диапазон частотных модуляций.

Восприятие направления. Восприятие направления на источник звука возможно благодаря бинауральному слуху. Если звуковые стимулы одинаковой интенсивности достигают обоих ушей одновременно, то возникает единое слитное ощущение и звук слышится в медиальной плоскости. Если же два стимула различаются по интенсивности или времени прихода к обоим ушам, источник звука проецируется ближе к тому уху, которое получило более интенсивный или более ранний стимул («латерализация»). Восприятие направления звуков является церебральной функцией, т. е. результатом анализа импульсов, приходящих в мозг от обоих ушей с разницей во времени или в интенсивности. Важную роль в точной локализации звуков играют *движения головы* и ее правильная ориентация по отношению к источнику звука.

При стимуляции обоих ушей по отдельности щелчками с различием во времени меньше 2 мс слышится один (слитный) щелчок, но он локализуется с одной стороны. Если разница во времени больше, то эти два щелчка слышны по отдельности. Минимальный временной интервал, создающий латерализацию, составляет 0,03 мс.

Самые нижние уровни, где происходит бинауральное слияние, лежат в продолговатом и среднем мозгу. Декортицированные кошки еще способны к примитивному слуховому восприятию, и у таких животных в опыте вырабатываются условные рефлексы на звуковые стимулы. Но они неспособны к более тонкому слуховому различению, например к различению направления звуков.

Для слуховой ориентации в пространстве необходима интактная кора.

Центральная регуляция в слуховой системе

Центральная нервная система — не просто пассивный приемник слуховых стимулов, она выполняет активную функцию их переработки и анализа. Наиболее заметная эфферентная реакция состоит в *повороте головы* по направлению к звуковому стимулу.

Кроме того, эфферентные волокна идут к специальным *поперечнополосатым* мышцам, прикрепленным к косточкам среднего уха. Эти волокна служат для центральной регуляции реактивности косточек по отношению к колебаниям: сокращение мышц демпфирует колебания, а расслабление усиливает их.

Рецепторные клетки тоже находятся под центральным контролем. На *волосковых клетках* кортиева органа найдены эфферентные волокна, которые идут из продолговатого мозга и могут снижать реактивность клеток и тормозить их.

Глава 4

Восприятие положения тела

Рассмотрев две самые важные сенсорные системы, опишем вкратце *проприоцепцию*, т. е. сенсорную систему, которая доставляет информацию о положении и движениях тела и его различных частей. Как всем известно, о положении и движениях головы, конечностей и всего тела мы обычно узнаём без помощи зрения. Даже при закрытых глазах мы знаем, вытянута или согнута у нас рука или нога, повернута голова вперед или вбок, стоим ли мы прямо. Рецепторы этой сенсорной системы находятся в мышцах и суставных сумках, а также в вестибулярном аппарате внутреннего уха. Эти рецепторы получили название *проприоцепторов*; это значит, что они информируют нас о состоянии нашего собственного тела (от лат. *proprius* — собственный). Рецепторы в коже, о которых речь пойдет позднее, тоже участвуют в сигнализации об изменениях в положении тела; трудно отделить осязание и чувствительность к давлению от проприоцепции.

Не все элементы статической и кинетической информации (т. е. информации о положении и движениях тела) достигают большого мозга. Генерируемые в проприоцепторах импульсы могут активировать врожденные автоматизмы, приводящие к рефлекторной деятельности, которая регулируется не корой, а продолговатым или средним мозгом; иногда эти импульсы даже прямо проводятся к передним рогам спинного мозга. Некоторые движения, связанные с прямостоянием, совершаются авто-

матически. Реакции, связанные с тонким регулированием положения тела и головы, доходят до сознания с задержкой или же не доходят вовсе. Таким образом, некоторые процессы, происходящие в проприоцептивном анализаторе, остаются неосознанными, подобно переработке информации в висцеральном сенсорном аппарате, о котором речь пойдет позднее.

Строение и кодирующая активность проприоцепторов

Проприоцепторы, как уже говорилось, расположены в скелетных мышцах, суставных сумках и внутреннем ухе.

Мышечные веретена и тельца Гольджи. Проприоцепторы, находящиеся в мышцах, заключены в *веретена* — группах особых мышечных волокон длиной 3—4 мм, окруженных капсу-

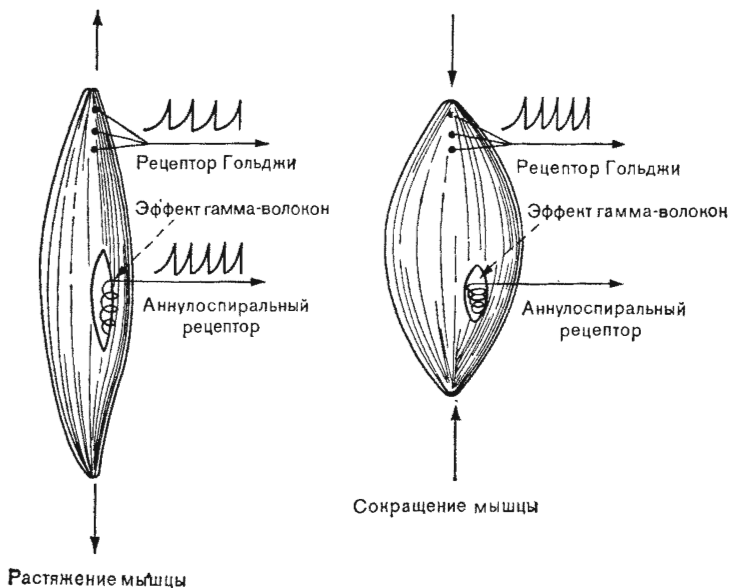


Рис. 24. Схема активации проприоцепторов. Аннулоспиральный рецептор разряжается только при растяжении мышцы, а рецептор Гольджи, с более высоким порогом, отвечает и на растяжение, и на сокращение. Механизм гамма-эфферентов контролирует только аннулоспиральные рецепторы.

лой. Вокруг таких волокон обвиваются аннулоспиральные рецепторы. При растяжении мышцы импульсы от рецепторов направляются к нейронам в сенсорном ганглии, расположенном около спинного мозга. В мышечном веретене есть и другие, менее важные рецепторы. В сухожилиях в месте их соединения с мышцами находятся рецепторы еще одного типа — *тельца*

Гольджи. Импульсы в них возникают, когда мышца растянута или сокращена. Волокна от телец Гольджи тоже идут к сенсорному ганглию, лежащему около спинного мозга. Порог раздражения у мышечных веретен гораздо ниже, чем у сухожильных телец Гольджи. Для возбуждения этих последних требуется

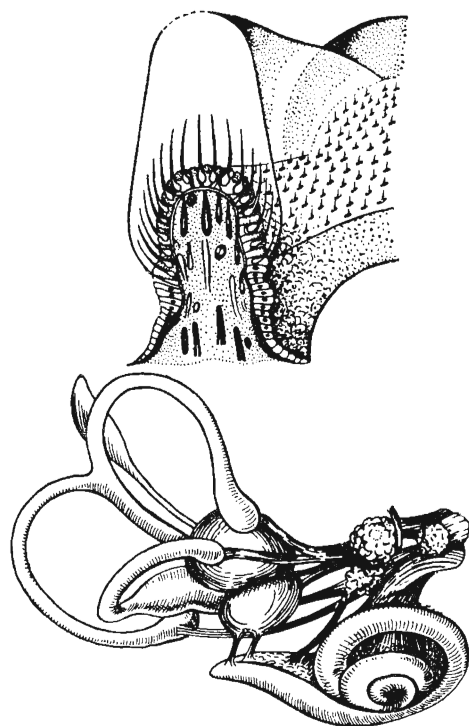


Рис. 25. Вестибулярный аппарат. Вверху — волосковые клетки, погруженные в студенистую массу. Внизу — полукружные каналы с ампулами, содержащими рецепторные клетки. Лабиринт лежит рядом с улиткой слуховой рецепторной системы, но эти два образования не связаны друг с другом.

чрезвычайно сильное растяжение или сокращение (рис. 24). В чувствительных аннулоspirальных рецепторах импульсы возникают только в ответ на растяжение мышцы, в которой они заключены. Импульсы, как правило, направляются самым коротким сенсорным путем к спинному мозгу и возбуждают так называемый рефлекс на растяжение. Функция этой системы состоит в том, чтобы мышечные волокна принимали и сохраняли такую длину, какая требуется для данного положения тела. Стимулом для этого рефлекса служит земное притяжение, которое нужно преодолевать для поддержания нужной позы. Эти рефлексy называют также *антигравитационными спинальными рефлексами*. Импульсы не доходят до головного мозга, и рефлексy сохраняются у экспериментальных животных, лишенных всех нервных структур выше

спинного мозга. Второй путь, по которому передаются проприоцептивные импульсы, несущие важную статическую и кинетическую информацию, идет к большому мозгу и мозжечку.

Лабиринт. Лабиринт, или *вестибулярный аппарат* внутреннего уха, является вторым важным проприоцептором. Он структурно и генетически не зависит от улитки, хотя лежит во внутреннем ухе непосредственно над слуховым аппаратом. Вестибулярный аппарат состоит из отолитовых органов (круглого и

овального мешочков) и трех полукружных каналов, которые расположены в трех взаимно перпендикулярных плоскостях. Как и улитка, полукружные каналы заполнены эндолимфой. Рецепторными клетками, так же как и в кортиевом органе, являются волосковые клетки, погруженные в студенистую массу (рис. 25). Группы волосковых клеток найдены как в ампулах полукружных каналов, так и в отолитовых органах. Таким образом, каждый вестибулярный аппарат включает пять рецепторных систем. Волосковые клетки круглого и овального мешочков служат для получения информации о статическом положении головы. В студенистую массу погружены известковые частицы (*отолиты*), на которые воздействует сила тяжести. Порог раздражения этих рецепторов очень низок, поэтому импульсы от них постоянно идут в продолговатый мозг. Нервные окончания у основания волосковых клеток реагируют, когда известковые частички тянут волоски. Рецепторы полукружных каналов (волосковые клетки на *кристах*) воспринимают ускорение — положительное или отрицательное — движения головы. Таким образом, пока голова неподвижна, о ее положении сигнализируют в центр отолитовые органы, а о движениях головы сообщают рецепторы полукружных каналов. Порог раздражения полукружных каналов, реагирующих на изменения тока жидкости в их полости, выше, чем у отолитовых органов. Если голова неподвижна или движется с равномерной скоростью, эти рецепторы не посылают сигналов.

Не вся информация, передаваемая вестибулярным аппаратом, достигает коры. Часть ее доходит только до продолговатого или среднего мозга, приводя в действие сложный, но бессознательный автоматизм, регулирующий положение тела.

Корковое представительство. Проекционные зоны проприоцепторов в коре изучались методом вызванных потенциалов. Как выяснилось, проприоцепторы имеют свое представительство главным образом в мозжечке, который служит важным центром координации движений, но группы клеток, отвечающих на стимуляцию различных проприоцепторов (в мышцах или в вестибулярном аппарате), найдены также в соматосенсорной области коры (поля 1, 2 и 3 по Бродману) (рис. 26). Поскольку нейроны в соматосенсорной коре расположены в соответствии с топографией тела (представительство головы и верхней части туловища находится в нижнем конце, близ затылочной борозды, а представительство ног — наверху), различные группы мышц тоже представлены в соответствующих частях соматосенсорной коры. Вестибулярный аппарат проецируется на представительство головы. Подобно зрительным и слуховым импульсам, сигналы, посылаемые проприоцепторами, тоже имеют станцию переключения в таламусе. Таламическое ядро

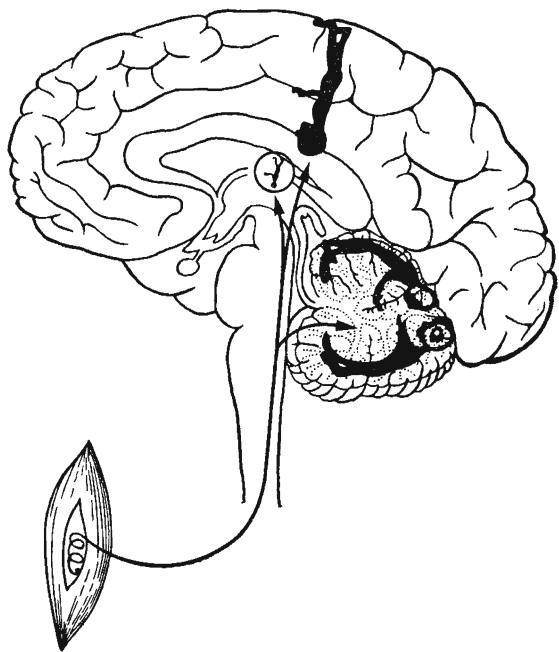


Рис. 26. Двойное представительство проприоцепции в коре большого мозга и в мозжечке (сильно упрощенная схема).

n. ventralis posterior служит промежуточной станцией для всех кожных, мышечных и висцеральных сенсорных путей.

Таким образом, проприоцептивные импульсы идут по сложному, самовозбуждающемуся кольцевому пути, который включает сенсорные и моторные зоны коры, определенные группы нейронов в стволе мозга (анатомы назвали их базальными ганглиями), упомянутые выше нейроны таламуса и мозжечковые структуры. Эту реверберационную систему, которая регулирует позу и координирует движения, неврологи называют *экстрапирамидной системой*. В то время как пирамидный тракт, идущий от моторной коры к мотонейронам спинного мозга, состоит всего из двух или трех нейронов и осуществляет точные, запланированные произвольные движения, экстрапирамидный тракт управляет бессознательными, грубыми движениями. Рецепторами, снабжающими эту систему информацией, служат проприоцепторы, о которых шла речь выше.

Декодирование в коре информации о положении тела

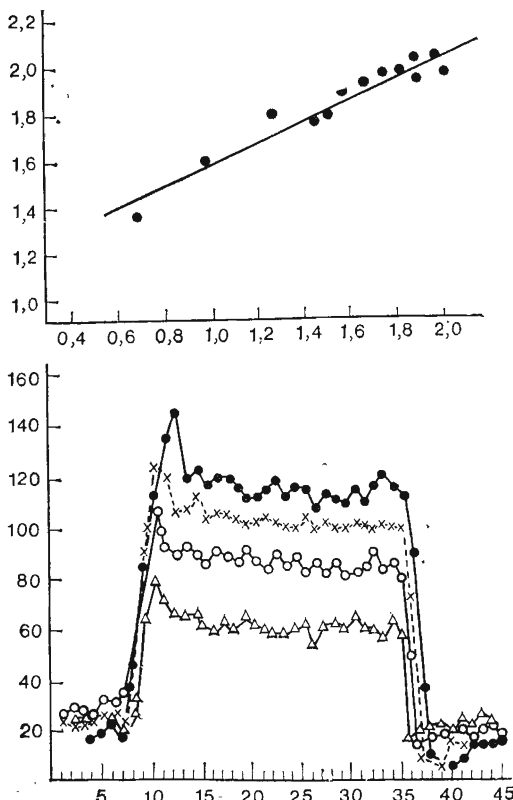
Маунткасл и его сотрудники показали, что о положении и движениях конечностей мозгу сообщают проприоцепторы мышц, сухожилий и суставных сумок (рис. 27). В эксперимен-

тах прослеживалось движение периферических импульсов. Было установлено, что все сенсорные волокна, участвующие в регуляции движений конечностей, обладают *угловым порогом возбуждения*. Когда сгибание или выпрямление сустава достигает порогового угла, возникают импульсы, идущие к центру.

«Односторонняя» и «двусторонняя» реакция. Одни волокна обнаруживают «одностороннюю» реакцию: импульсация в них достигает наибольшей частоты при максимальном разгибании или сгибании конечности. Другим волокнам свойственна «двусторонняя» реакция: в этом случае частота импульсов достигает максимума при каком-то промежуточном положении конечности и снижается как при разгибании, так и при сгибании. Таким образом, мозг получает информацию и об *угловом положении* сустава, и о *направлении движения*. Об импульсации, поступающей ко второму нейрону ствола мозга, мало что известно.

Маунткасл получил очень интересные данные о декодировании импульсации в таламусе обезьяны. Здесь нейроны, как

Рис. 27. Графики Маунткасла, иллюстрирующие связь между углом поворота сустава и частотой импульсации таламических нейронов. Вверху — частота импульсации одиночного таламического нейрона (по оси ординат) как функция угла длительного разгибания колена (по оси абсцисс). Чем больше угол разгибания, тем выше частота импульсации. Внизу — частота импульсации (по оси ординат) одиночного таламического нейрона при разных фиксированных углах сгибания сустава. По оси абсцисс — время в секундах. Разгибание началось на 7-й секунде и длилось до 35-й секунды. Частота импульсации зависела от угла разгибания сустава.



правило, дают «одностороннюю» реакцию, и их угловые пороги в 4 раза выше, чем у рецепторных волокон. Например, если максимальная частота импульсов в рецепторе возникает при разгибании сустава на 10° и на один таламический нейрон конвергируют четыре таких волокна, то он выдает максимальную импульсацию при 40° . В одних группах клеток при сгибании частота растет, в других она падает; в третьих такого же рода реакцию может вызывать разгибание.

Отношение между углом сгибания сустава и частотой импульсации выражалось уравнением

$$\psi = K \cdot \varphi^n,$$

где ψ — частота импульсации, а φ — величина угла.

Психофизика и электрофизиология. Приведенное выше экспоненциальное уравнение идентично уравнению для психофизического закона Фехнера, видоизмененного Стивенсом (с. 28). Это хороший пример совпадения психофизических и электрофизиологических данных, т. е. субъективного ощущения и результатов объективной регистрации импульсов, которые свидетельствуют о линейном преобразовании протекающих в мозгу процессов в информационной системе стимул — ощущение от рецепции стимула до словесного отчета.

Гамма-эфферентный механизм: центральный контроль мышечных рецепторов

Гамма-эфферентный механизм — это, пожалуй, самый известный и наиболее изученный пример центрального контроля рецепторной функции. Волокна этого эфферентного пути идут к мышечным веретенам прямо от спинного мозга и проводят импульсы от продолговатого мозга и даже от центров еще более высокого уровня. Эти эфферентные волокна названы *гамма-волокнами* из-за их размеров (класс волокон $A\gamma$). Тела этих нейронов, так же как α -нейроны эффекторных мышечных нервов, находятся в спинном мозгу. Функция гамма-эфферентного механизма состоит в приспособлении сокращения мышечных волокон в веретене к данному состоянию скелетной мышцы. Импульсация гамма-эфферентных волокон, как правило, снижает порог возбуждения аннулоспиральных рецепторов. Этот механизм играет важную роль в поддержании определенного положения тела.

Гамма-эфферентный механизм составляет часть саморегулирующейся системы. Когда тело или какая-либо часть его принимает определенное положение, растяжению соответствующих мышц предшествует приход гамма-эфферентной импульсации, регулирующей частоту импульсов, порождаемых аннулоспиральными рецепторами. Затем центрально управляемые

моторные нервы вызывают сокращение соответствующих мышц, причем активность этих нервов контролируется рефлекторно гамма-эфферентами. Таким образом, эта система включает один афферентный и два эфферентных пути (ее называют также *гамма-петлей*).

Глава 5

Виды чувствительности неопределенной классификации: кожные и химические рецепторы

Биологов, нейропсихологов и других специалистов, привыкших мыслить в терминах классической физиологии, а также просто читателей, знакомых с работой органов чувств, может удивить название этой главы. Давно признано, что тельца Мейснера и Меркеля служат рецепторами давления, колбы Краузе — холодовыми и тельца Руффини — тепловыми рецепторами, а за ощущение боли ответственны свободные нервные окончания. Однако в последнее время специфичность этих кожных органов чувств оспаривается. Кроме того, нет единой классификации для хеморецепторов вкуса и запаха.

Весьма вероятно, что в отличие от зрительной и слуховой чувствительности, для которой стимулами служат вполне определенные, однотипные физические изменения в окружающей среде, чувства вкуса и обоняния, а также различные виды кожной чувствительности определяются комбинациями стимулов разных модальностей.

Физиологический анализ ощущений, возникающих благодаря кожным рецепторам

При поточечном тестировании кожной поверхности выявляются значительные различия в чувствительности к разным стимулам. Плотность расположения точек, чувствительных к прикосновению, давлению, холоду или теплу, сильно варьирует в разных участках кожи. В настоящее время полагают, что, хотя отдельным кожным рецепторам свойственна избирательная чувствительность к этим стимулам, возникающие в конечном итоге ощущения определяются совместной активностью таких рецепторов. Ощущение тепла не существует без тактильного ощущения, и наоборот. При сильных повреждающих раздражениях в создании ощущения боли могут участвовать все эти типы рецепторов.

Пути, по которым идут волокна от кожных концевых органов в центральную нервную систему, хорошо известны.

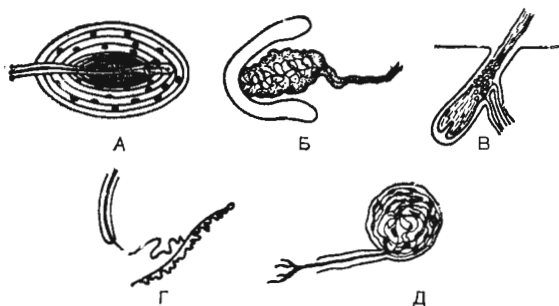
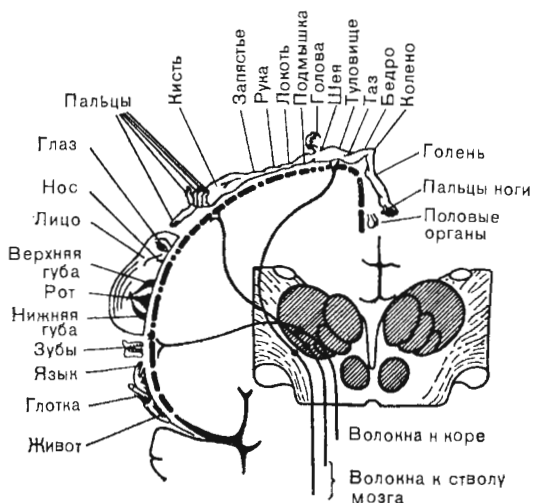
Импульсы от кожных рецепторов приходят в сенсорные ганглии, лежащие рядом со спинным мозгом, по периферическим волокнам биполярных (или псевдоуниполярных) нейронов, тела которых находятся в этих ганглиях. Центральные волокна этих нейронов, передающие импульсацию, входят в спинной мозг в составе задних нервных корешков отдельных сегментов. Их путь подобен описанному выше пути для импульсов от мышечных рецепторов. Некоторые из пришедших в спинной мозг импульсов участвуют в рефлекторных реакциях, обеспечивающих защиту от вредоносных кожных раздражений. Реакция обычно выражается в каком-нибудь движении раздражаемой конечности, производимым без участия высших нервных центров. Импульсы от рецепторов подошв, шеи, кожи спины вместе с проприоцептивными импульсами служат источниками информации для механизмов поддержания позы.

Пути кожной чувствительности. Большая часть импульсов, идущих от кожных рецепторов, достигает соматосенсорной коры после двух синаптических переключений. Волокна, проводящие импульсацию от рецепторов прикосновения, тепловых, тактильных и болевых рецепторов отдельных областей кожи, четко сгруппированы в спинном мозгу. Для кожной чувствительности, так же как и для ощущений, возникающих от возбуждения мышечных рецепторов, переключательной станцией служит таламическое ядро *n. ventralis posterior*. Далее импульсы следуют в кору, в поля 1, 2 и 3 по Бродману, где их проекции организованы строго топографически (рис. 28).

Пространственно-временная организация. Кодирование импульсов, вызываемых прикосновением и давлением на кожу (т. е. деформацией кожи), изучали Грей (Gray) и его сотрудники при помощи микроэлектродной методики. Передача информации зависит от частоты импульсации и от числа волокон, проводящих ее. Это значит, что в организации этой сенсорной системы в равной степени участвуют и временные, и пространственные факторы. Например, число нервных волокон, по которым пойдут импульсы от телец Пачини на подошве у кошки, будет зависеть от интенсивности стимула. Установлено, что параметры механического воздействия на кожу можно определить, зная 1) число и распределение стимулируемых рецепторных элементов и соединенных с ними волокон, 2) амплитуду и форму возникающих при этом потенциалов действия и 3) распределение порогов возбуждения стимулируемых концевых органов. Возможно, что бинарные сигналы, приходящие в головной мозг, декодируются по тому же принципу.

Интенсивность стимула и частота импульсации. Маунткасл с сотрудниками установили тесную корреляцию между интенсивностью стимулов и частотой импульсов, идущих от чувствительных к давлению телец Игго в подошве кошки. Уже через

Рис. 28. Различные механорецепторы в коже (внизу, А—Д) и их представление в таламусе и коре (вверху).



300 мс после начала стимуляции наблюдалось постоянное отношение, выражаемое уравнением

$$\psi = K \cdot \varphi^n + C,$$

где ψ — общее число импульсов (в единицу времени), φ — интенсивность стимула (деформации кожи), C — частота спонтанного импульсного разряда до стимуляции и K — коэффициент. Показатель степени n , как правило, меньше единицы. Это такая же зависимость, какую выражают психофизические законы Плато (Plateau) и Стивенса. Так же как мы видели в случае мышечной чувствительности, объективные законы генерации импульсов соответствуют здесь субъективным феноменам ощущения, изучаемым психологией.

Порог различения двух точек. Плотность распределения механорецепторов в коже исследовали, определяя пороги различения двух точек (рис. 29). С помощью циркуля на коже

определяют минимальное расстояние между двумя точками, на котором эти точки при их одновременной стимуляции воспринимаются испытуемым раздельно. Это расстояние тем меньше, чем больше плотность рецепторов в исследуемой зоне или чем чувствительнее центральное декодирование импульсов, приходящих от раздражаемых точек. Установлено, что возбужденные стимуляцией клетки окружены такими же «молчащими»

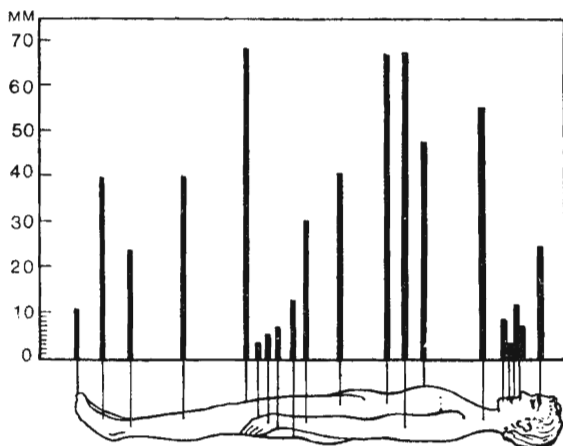


Рис. 29. Пороги различения двух точек. Высота столбиков — наименьшее расстояние между двумя стимулируемыми точками, при котором два стимула еще воспринимаются раздельно.

нейронами (off-элементами), какие описаны в сетчатке и кортеном органе. Вернер и Маунткэсл статистически анализировали различительную способность центральных нейронов при помощи матриц стимул — импульс. Механизм различения двух точек в центральном декодирующем аппарате показан на рис. 30; эта схема отражает результаты нейрофизиологических исследований, проведенных без учета заторможенных (off-)участков, описанных Маунткэслом.

Теория болевой чувствительности. Особого упоминания заслуживает периферическая интеграция болевой чувствительности. Было высказано предположение, что болевое ощущение возникает в головном мозгу (вероятно, в таламусе) в том случае, когда сенсорная система активируется числом импульсов, превышающим определенный порог. Сенсорные импульсы интегрируются специальными аппаратами на уровне спинного и продолговатого мозга. Богатая нейронами *роландова желатинозная субстанция*, находящаяся в сером веществе спинного мозга у места вхождения задних корешков, получает, интегрирует и перерабатывает афферентные импульсы, прежде чем пе-

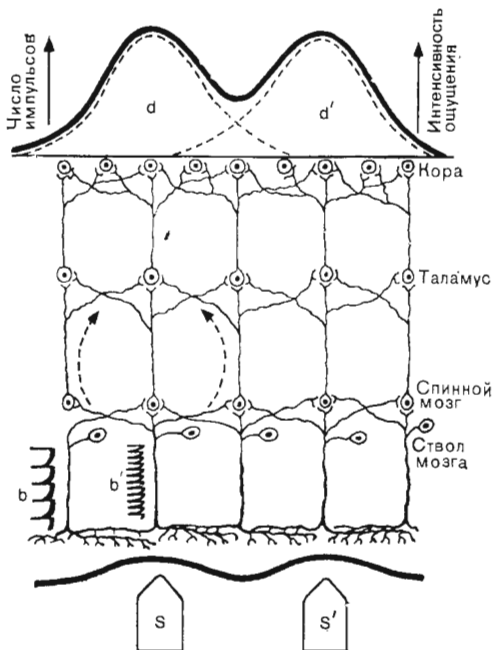


Рис. 30. Нервный механизм, участвующий в пороговом различении двух точек (по Руху). S и S' — стимулируемые точки, b и b' — возникающие при этом импульсы, v и v' — возбужденные очаги в коре.

редать их дальше в центр. Эта субстанция играет также важную роль в переработке информации, поступающей от висцеральных рецепторов. Этим объясняется иррадиация боли от внутренних органов на некоторые области мышц и кожи — так называемые зоны Хэда. Интегративную функцию приписывают также *ретикулярной формации* в продолговатом мозгу, о которой будет речь позже.

Кодирующие и декодирующие механизмы во вкусовой и обонятельной системах

Наши познания в этой области, к сожалению, довольно скудны. Как показывают данные микроэлектродных исследований, механизмы передачи и обработки импульсов здесь, по-видимому, сходны с описанными для других органов чувств.

Вкус. Различные химические вещества, растворенные в воде, раздражают хеморецепторы вкусовых сосочков в ротовой полости и на языке. Пока еще неясно, какой компонент стимулирующих веществ нарушает потенциал покоя (т. е. равновесие между поверхностями рецепторной мембраны), создавая таким образом рецепторный потенциал. Например, когда испытывают

действие четырех классических вкусовых качеств (сладкого, горького, кислого и соленого) на одиночный рецептор (например, чувствительный к соленому), локальный рецепторный потенциал регистрируется микроэлектродами при нанесении не только соли (NaCl), но и других стимулов (хинина в качестве горького, сахара — сладкого и соляной кислоты — кислого вещества), хотя потенциалы в трех последних случаях будут слабее (рис. 31). Эти данные противоречат представлению о четырех первичных вкусовых качествах, тем более что нормальные вкусовые ощущения всегда бывают смешанными и первичные вкусовые качества не воспринимаются независимо друг от друга.

Несомненно, и в этом случае распространяющиеся импульсы представляют собой частотный код. Волокна седьмого (VII), девятого (IX) и одиннадцатого (XI) черепных нервов передают импульсацию к вкусовым нейронам продолговатого мозга, а оттуда к таламическому ядру *n. ventralis posterior*, которое, как уже говорилось, служит важной переключательной станцией. Декодирующий аппарат находится в соматосен-

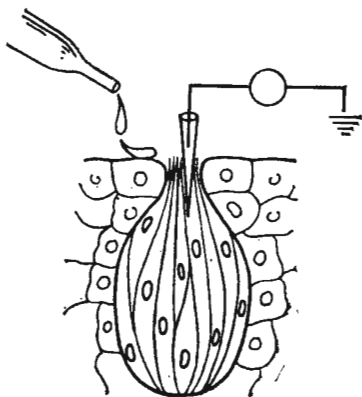


Рис. 31. Потенциалы действия (внизу) рецепторов во вкусовых почках (вверху) ротовой полости вызываются стимуляцией различными растворами.



сорной коре в проекционной зоне рта и языка.

Обоняние. У человека вкус и обоняние неразделимы. Комбинированное нарушение этих двух видов чувствительности — обычное явление при заболеваниях ротовой и носовой полостей, например при обыкновенной простуде. Некоторые авторы считают, что при нормальных условиях вряд ли можно говорить о независимых вкусовых и обонятельных ощущениях. Рецепторы обонятельного эпителия, расположенного в верхней части носовой полости и занимающего общую площадь $2,5 \text{ см}^2$, реагируют на химическую стимуляцию, производимую летучими веществами (рис. 32). Единой классификации запахов пока еще не создано, хотя разные авторы предлагают ряд различных систем.

В обонятельной системе тоже обнаруживаются элементы частотного кода, но импульсация здесь поступает прямо в обонятельный центр мозга — пириформную область, минуя таламус.

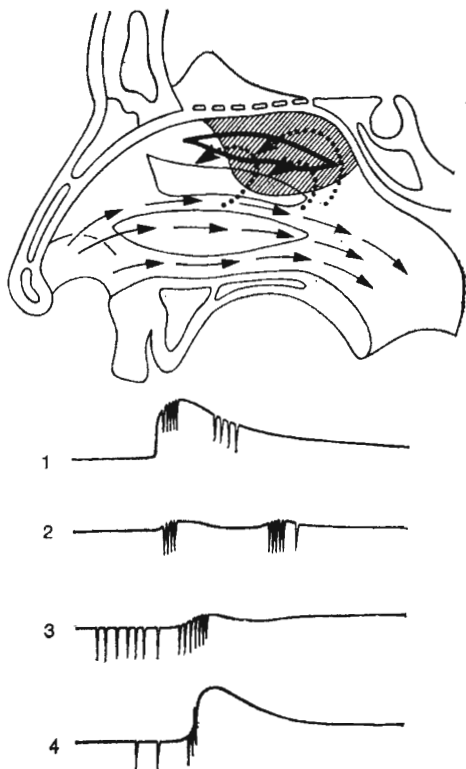


Рис. 32. А. Рецепторная зона (заштрихованный участок) слизистой оболочки в носу человека лежит над главным потоком вдыхаемого воздуха. Чтобы почувствовать запах, нужно специально принюхиваться. Б. Потенциалы действия, появляющиеся в ответ на различные стимулы (1 — камфора; 2 — лимон; 3 — сероуглерод; 4 — этилбутират).

Глава 6

Интероцепция — сенсорная функция без ощущений

Противоречие между данными об interoception и представлениями психофизики. Более ста лет назад Цион и Людвиг (Cyon, Ludwig) опубликовали работу о функции *nervus dep-*

ressor, идущего от дуги аорты. Через сорок лет, в 1906 г., Шеррингтон, используя новые сведения о сенсорной активности во внутренних органах, включил интероцепторы в физиологию органов чувств. Примечательно в этой области то, что спустя семьдесят лет интероцепция все еще не признана полностью неотъемлемой частью сенсорного аппарата. Это тем более поразительно, что в последние годы идет непрерывный поток публикаций о периферическом механизме работы рецепторов, во множестве находимых в сердечно-сосудистой, пищеварительной, мочеполовой и дыхательной системах. С одной стороны, об интероцепции получены интересные данные, а с другой — синтез их еще не достигнут. В чем причина такого противоречия? По нашему мнению, ее надо искать в преобладающей психофизической интерпретации экспериментальных данных без попыток сформулировать общую точку зрения на центральные механизмы. В психофизическом смысле сенсорная функция связана с ощущением (которое можно регистрировать психологическими методами), возникающим при стимуляции рецептора.

Экспериментальные работы психофизического направления, несомненно, создали основу для значительных успехов, достигнутых в конце прошлого и начале нынешнего столетия в области сенсорной физиологии. Установление связи между физическими характеристиками внешних стимулов и ощущением имело в те дни первостепенное значение, и — как не раз подчеркивалось — психофизический подход по-прежнему приносит пользу в экспериментальной работе.

Однако импульсация, возникающая, например, в стенках сосудов или в сердце, не вызывает ощущений, и поэтому ее нельзя обнаружить психофизическими методами. Именно поэтому во времена бурного развития сенсорной физиологии сведения о висцеральных рецепторах были довольно скудны. Еще в 1863 г. Сеченов говорил о «темных чувствах», возникающих в грудной и брюшной полостях. Шеррингтон констатировал, что интероцептивные стимулы не вызывают ощущений, и поэтому их действие нельзя изучать психофизическими средствами. Он попытался выявить с помощью методов классической физиологии изменения кровяного давления у кошки, вызываемые висцеральными афферентными импульсами. Хотя вегетативные реакции часто использовались как объективные показатели висцеральной афферентной стимуляции, надежная оценка интероцептивной функции стала возможной лишь после разработки Эдрианом (Adrian) электрофизиологического метода и появления павловского метода условных рефлексов.

Электрофизиология и условные рефлексы. Электрофизиологический подход дал отличные результаты. Например, Грей с сотрудниками применили его к изучению не только кожных ре-

цепторов, но и интероцепторов — телец Пачини в брыжейке кошки. В этой интероцептивной системе была выявлена количественная зависимость между генераторным потенциалом и ритмической активностью. Основные свойства периферических висцеральных рецепторов сейчас во многом выяснены. Однако этого нельзя сказать о центральных механизмах интероцепции. Электрофизиологических данных в этой области еще мало, и информацию о центральных декодирующих механизмах можно получить только условнорефлекторным методом. Выработка

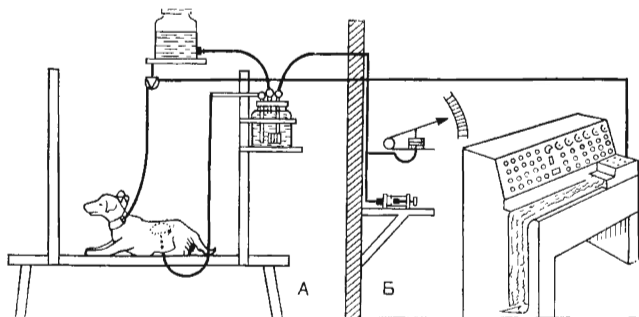


Рис. 33. Экспериментальная установка для исследования интероцептивных условных рефлексов с почечных лоханок. А. Животное в экспериментальной камере. В почечную лоханку через фистулу введен катетер. Лоханку раздражают введением стерильной борной кислоты под контролируемым давлением. Через хронически вживленные серебряные электроды с проводами, впаянными в ошейник собаки, регистрируют ЭЭГ. Б. Помещение для экспериментатора со шприцем, применяемым для стимуляции, манометром для контроля давления и многоканальным электроэнцефалографом.

условных рефлексов путем сочетания стимуляции висцеральных рецепторов с действием какого-либо безусловного раздражителя показала, что сигналы от интероцепторов действительно достигают высших нервных центров (рис. 33). Таким методом можно адекватно изучать анализаторную активность внутренних органов. Исследования по интероцептивным условным рефлексам, проведенные Быковым, дали важные результаты, но для выяснения принципов интероцептивной сенсорной интеграции одного этого метода недостаточно. Нужны комплексные исследования с применением электрофизиологических методов, изучения поведения, а также интроспекции и психофизических методов.

Строение висцерального сенсорного аппарата

Изучение анатомического и гистологического строения интероцептивной системы началось примерно через 50 лет после того, как были сделаны основные физиологические наблюдения.

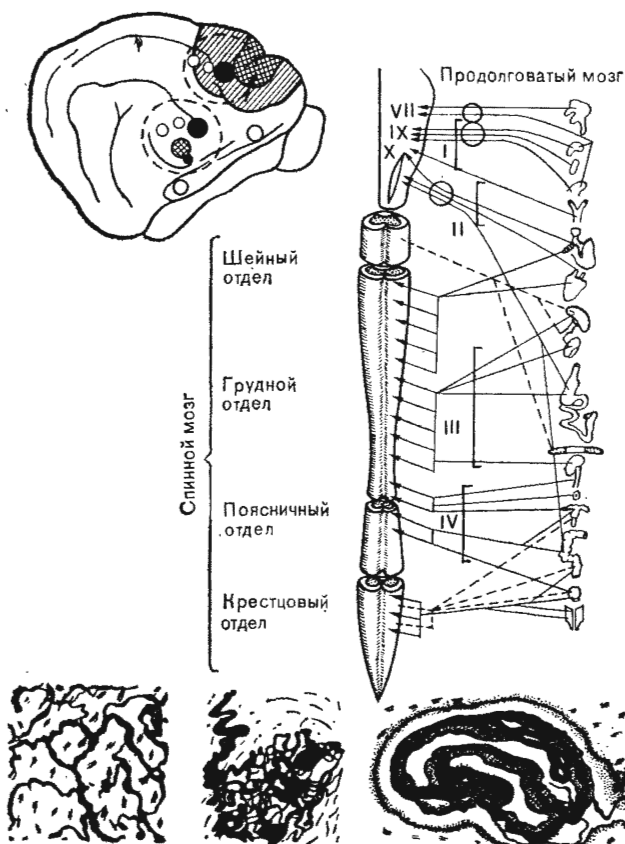


Рис. 34. Схема строения интероцептивной системы. Внизу — гистологические картины различных висцеральных рецепторов. Вверху справа — афферентные сенсорные пути от внутренних органов к спинному и продолговатому мозгу, образующие четыре главных тракта (I—IV). Римские цифры в продолговатом мозгу обозначают соответствующие черепные нервы. Вверху слева — головной мозг кошки с представительствами интероцептивных афферентов (черные, белые и заштрихованные участки) и две самые главные первичные проекционные области (обведены пунктиром).

Причина задержки состояла в том, что такие весьма авторитетные морфологи, как Рамон-и-Кахал и другие, полагали, что все известные окончания вегетативных нервов во внутренних органах выполняют только эфферентные функции. Это можно понять, если вспомнить об укоренившемся представлении Лэнгли (Langley), что автономная нервная система имеет исключительно эфферентный характер. Однако в наше время интероцептивную систему считают афферентным звеном вегетативной нервной системы (рис. 34).

Гистология интероцепторов. Гистологически висцеральные рецепторы представляют собой окончания типа клубочков, лишённые капсулы, но имеющие определенные границы, или же инкапсулированные структуры. Несмотря на их сложную функцию, они выглядят под микроскопом сравнительно простыми. В органах с различной функцией, например в стенке желудка и в легочных альвеолах, часто встречаются рецепторы идентичного или сходного строения. Возможно, это означает, что разные виды интероцепторов (например, механо- и хеморецепторы) не всегда можно различить по морфологическим особенностям. Они могут различаться по субмикроскопическим или химическим свойствам. Интероцепторы большей частью представляют собой диффузные структуры в отличие от зрительных и слуховых рецепторов, которые составляют части организованного аппарата. Скорее они похожи на кожные рецепторы. Сеть интероцепторов можно найти во всех внутренних органах — в сердечно-сосудистой, пищеварительной и мочеполовой системах, в различных железах и т. п.

Висцеральные сенсорные пути и центры. Аfferентные пути, идущие от этих рецепторов, организованы гораздо сложнее. Большая часть импульсов приходит от висцеральных рецепторов в центральную нервную систему по четырем главным трактам: по IX и X черепным, по чревным и тазовым нервам. Морфология их входов в спинном и продолговатом мозгу сравнительно хорошо изучена. Насколько сейчас известно, большинство аfferентных интероцептивных импульсов приходит в таламическое ядро п. *ventralis posterior* — важную станцию переключения, о которой мы неоднократно упоминали. Короткое представительство интероцепции можно обнаружить в сомоторной коре, а также в лимбической области, расположенной на медиальной, скрытой поверхности больших полушарий. Наличие этого центрального представительства позволяет понять, почему интероцептивные стимулы, не вызывая ощущений, тем не менее часто влияют на поведение человека и животных.

Кодирование интероцептивных импульсов

Дифференциация. Висцеральные рецепторы у человека обычно делят на четыре группы: *механорецепторы*, *хеморецепторы*, *терморецепторы* и *осморецепторы*. Недавно к ним прибавился пятый тип — *рецепторы объема*. Такая дифференциация возникла скорее всего в результате филогенеза. В будущем, возможно, будут открыты и другие функциональные типы висцеральных рецепторов, реагирующих на различные качества стимулов.

Двойная роль интероцепторов. Интероцепторы всех типов выполняют две основные функции: во-первых, они составляют

афферентное звено специальных вегетативных рефлексов, играющих важную роль в поддержании гомеостаза в организме; во-вторых, посылая информацию о состоянии внутренних органов, они влияют на состояние центральной нервной системы. Импульсы от этих рецепторов оказывают глубокое воздействие на высшую нервную деятельность.

Специфичность интероцепторов по отношению к разным видам физической энергии оспаривается. Пейнтел (Paintal) показал, например, что механорецепторы желудка отвечают также на химические раздражители. Цоттермен (Zotterman) обнаружил у терморецепторов языка чувствительность к некоторым химическим стимулам. Еще не решено, является ли специфичность характерной особенностью периферических рецепторов. Некоторые авторы отрицают специфичность интероцепторов, подобно тому как ее отрицают в случае кожных чувствительных органов.

Частотный код. По-видимому, доказано, что интероцептивная информация передается частотным кодом, как это описано и для других сенсорных систем. Некоторые закономерности такой передачи впервые были установлены для телец Пачини в брыжейке кошки. Обнаружена корреляция между интенсивностью стимула (давлением на стенку сонной артерии) и частотой импульсации, отводимой от синусного нерва.

Декодирование висцеральных импульсов

Исследования на человеке. Для изучения висцеральной афферентации у человека в тонкий кишечник испытуемого под контролем рентгеноскопии вводили дуоденальный зонд с прикрепленным к нему резиновым баллончиком. Одновременно регистрировали ЭЭГ. Прослеживались ее изменения, вызываемые раздуванием баллончика, который, растягивая кишку, стимулировал механорецепторы соответствующего ее сегмента. Оказалось, что безболезненное растяжение кишечной стенки вызывает десинхронизацию ЭЭГ, т. е. блокаду альфа-ритма покоя (рис. 35). От определенных областей коры удавалось также отводить вызванные потенциалы. В то же время эти безболезненные раздражения не вызывали никаких ощущений — испытуемый не мог определить момента растяжения кишки. Это показывает, что интероцептивные импульсы действительно доходят до головного мозга и изменяют электрическую активность некоторых корковых нейронов, но не достигают сферы той психической деятельности, которую за отсутствием более подходящего выражения можно назвать сознательной.

Интероцепция и бессознательное. Как мы уже говорили, импульсы, идущие в мозг от висцеральных рецепторов, не вызывают ощущений в психологическом смысле. На основании этих,

а также других наблюдений стали различать два типа афферентных нервных механизмов, а именно *осознаваемую* и *неосознаваемую* активность. Выяснение различий между этими механизмами — задача будущих нейрофизиологических исследований, но во второй части книги мы обсудим эту проблему. В связи с висцеральной системой мы только хотим подчеркнуть, что, по нашему мнению, сознание — это продукт общественного существования человека, формирующийся в

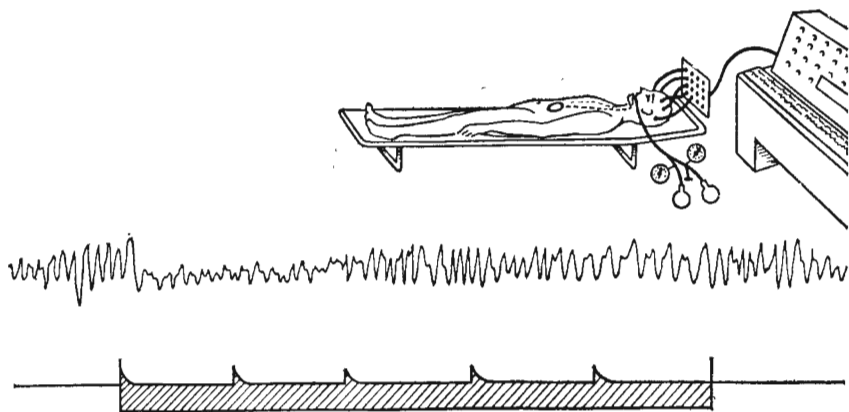


Рис. 35. Влияние безболезненного растяжения двенадцатиперстной кишки на электрическую активность большого мозга. Заштрихованной полосой внизу указан период стимуляции (отметка времени — 1 с). Посередине — электроэнцефалограмма при затылочном отведении. Обратите внимание на блокаду альфа-ритма при начале стимуляции. Вверху — экспериментальная установка.

процессе активной деятельности. В понятиях физиологии это значит, что сознательное полностью зависит от экстероцептивной системы, реагирующей на внешние стимулы, так как и общественное существование, и труд требуют от нервной системы анализа информации, получаемой из внешней среды. Именно поэтому можно постулировать, что у человека интероцептивные импульсы остаются в сфере бессознательного. Но все же известны исключения из этого правила; осознаются, например, сенсорные импульсы от мочевого пузыря и области ануса, а также, возможно, висцеральная импульсация, связанная с голодом и жаждой. В ходе онтогенетического развития человек начинает воспринимать растяжение стенок мочевого пузыря и прямой кишки и контролировать их опорожнение. Можно предположить, что первое время после рождения интероцептивные импульсы, возникающие в этих висцеральных областях, так же не осознаются, как и остальные афферентные интероцептивные импульсы. Затем ребенок научается воспринимать эти сигналы

в результате сознательного усилия, вырабатывает условный рефлекс путем сочетания импульсов.

Сейчас мы не располагаем никакими данными о декодирующем механизме в головном мозгу, ответственном за бессознательную интеграцию огромной массы висцеральных импульсов и превращение неосознаваемых сигналов, идущих из области таза, в осознаваемую информацию. Изучение таких механизмов тесно связано с проблемами, которые будут обсуждаться во второй части книги, а именно с проблемами сознательной и бессознательной деятельности, бодрствования и сна.

ЭНЕРГЕТИКА УМСТВЕННОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ: БОДРСТВОВАНИЕ, СОН, ВНИМАНИЕ, СОЗНАНИЕ

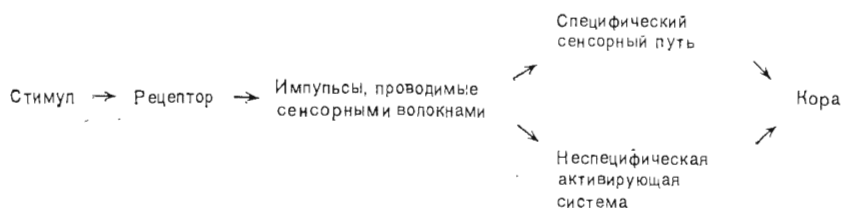
В первой части обсуждались различные аспекты проведения сенсорных импульсов от рецепторов к декодирующим аппаратам в коре. Описаны важные процессы на всех уровнях афферентных путей, имеющие целью дифференцировать и отбирать элементы входной сенсорной информации для получения благоприятного отношения сигнал/шум. Весьма вероятно, что в головном мозгу сигналы бинарного кода вновь преобразуются в аналоговые сигналы в специализированных нейронах, расположенных в соответствии со специфической топографией. К такого рода преобразованиям информации применяется психологический термин *ощущение*.

Условие, необходимое для бодрствующего состояния мозга. До сих пор мы не касались второго возможного пути проведения сенсорной активности. Для возникновения ощущения недостаточно того, чтобы сенсорные импульсы, вызванные световыми, звуковыми или тактильными стимулами, достигли специальных центральных нейронов в таламусе или коре. Осознаваемое ощущение возникнет только в том случае, если центральные клетки окажутся в *активированном состоянии*, т. е. будут способны к приему импульсов и декодированию информации. Говоря обыденным языком, человек должен бодрствовать.

Второй сенсорный путь. Бодрствование — это тоже результат прихода афферентных импульсов от рецепторов, но эти импульсы идут в кору *по другому пути*. Ниже мы попытаемся суммировать сведения, накопленные за последние пятнадцать лет об этой специальной активирующей системе в стволе мозга. Все сенсорные пути, проходя через ствол мозга, отдают *коллатерали* в продолговатый, средний и промежуточный мозг к особой нервной структуре — так называемой ретикулярной формации или ретикулярной активирующей системе. Волокна этой структуры идут вверх к коре, и по ним ретикулярная система может активировать («пробуждать») кору и регулировать ее тонус в ответ на сенсорные импульсы.

Двойной путь. Волокна активирующей ретикулярной системы не передают сенсорной информации; однако никакая сенсорная

информация не вызовет ощущения без участия ретикулярной системы. Иными словами, для того чтобы возникло ощущение, импульсы должны пройти по обоим путям. До ствола мозга идет единый путь, и в коре он снова становится единым:



Открытие *двойного пути* для сенсорных импульсов явилось важным достижением также с точки зрения нейрокибернетического исследования. Активирующая ретикулярная формация составляет важную часть механизма саморегуляции центральных нервных структур, поддерживающего бодрствование и внимание.

Глава 7

Активированные нейроны в головном мозгу: бодрствование и внимание

Ориентировочный рефлекс. Павлов привлек внимание к тому факту, что неожиданные, внезапные изменения в окружающей животное среде вызывают соответствующее изменение в его поведении. Например, в ответ на звуковые стимулы собака вздрагивает, поворачивается в сторону звука, настораживается и т. п. Этот простой врожденный рефлекс был описан Павловым еще в 1910 г. и назван *ориентировочным рефлексом*.

Павловская экспериментальная камера. Павлов придавал особое значение тому, чтобы в опытах по поведению животных были устранены все внешние помехи, не позволяющие правильно интерпретировать реакции животного на применяемые стимулы. Поскольку все неожиданные раздражения вызывают ориентировочный рефлекс, обстановка эксперимента должна исключать возможность таких реакций. Поэтому Павлов предложил пользоваться звуко- и светонепроницаемыми камерами. Павлов придавал большое значение ориентировочному рефлексу, который, по его представлениям, служит одной из важных основ поведения животных. Его описание этой реакции явилось первым в литературе указанием на активирующие центры в стволе мозга.

«Изолированный мозг», изолированные полушария. Примерно через 25 лет после этих наблюдений Павлова выдающийся бельгийский исследователь Бремер (Bremer) стал производить перерезки между спинным и продолговатым мозгом у собак и кошек и обнаружил, что рефлекторная деятельность у таких животных не нарушалась, причем ЭЭГ свидетельствовала о бодрствовании большого мозга. Однако после перерезок между средним и промежуточным мозгом животные спали, и никакие стимулы не могли их пробудить; мышцы у них были расслаблены, и картина ЭЭГ была типичной для сна. Бремер пришел к выводу, что для бодрствования необходима сохранность среднего и продолговатого мозга. Он назвал животное, у которого все корковые структуры выше спинного мозга оставались интактными, препаратом «изолированного мозга» (*encéphale isolé*), а животное с большими полушариями, отделенными от продолговатого и среднего мозга, — препаратом «изолированных полушарий» (*cerveau isolé*). У препаратов последнего типа нельзя было вызвать пробуждение. Бремер заключил из этого, что в изолированном головном мозгу имеется центр пробуждения (рис. 36), расположенный в продолговатом и среднем мозгу. Как часто бывало в истории биологии, это весьма важное открытие вскоре было забыто, и о нем вспомнили лишь тогда, когда в 50-х годах Мэгун (Magoun) и Морuzzi (Moruzzi) описали роль активирующей ретикулярной формации ствола мозга.

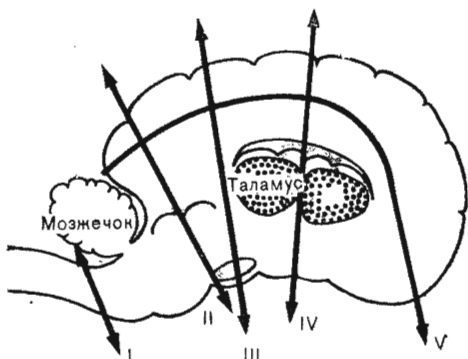


Рис. 36. Перерезки головного мозга у кошки в нейрофизиологических экспериментах: I — по границе между спинным и продолговатым мозгом; II — через нижнюю часть среднего мозга; III — между средним и промежуточным мозгом; IV — впереди таламуса; V — декортикация. Бремер применял перерезки II и III.

Активирующая ретикулярная формация ствола мозга

Сеть из нервных клеток, находящаяся в середине ствола мозга, была описана венгерским анатомом Йозефом Ленхосшеком (József Lenhossék) еще в 1855 г. Филогенетически она представляет собой древнюю группу клеток, которая есть у всех позвоночных и играет важную роль в регуляции активности центральной нервной системы,

В середине — ретикулярные клетки; по бокам — сенсорные пути. У человека ретикулярная формация начинается выше спинного мозга в продолговатом мозгу и тянется до промежуточного мозга через мост и средний мозг. Особенность этого образования состоит в том, что *латерально* (с боков) оно окружено сенсорными путями, описанными в первой части книги. Таким образом, волокна ретикулярной формации лежат в центре и окружены снаружи слоем сенсорных путей. Нервная сеть ретикулярной формации весьма неоднородна: размеры нейронов варьируют в пределах от 10 до 100 мкм, и расположены они также по-разному. В ретикулярной формации возможно как быстрое, так и медленное проведение импульсов. По мнению большинства авторов, она лишена какой бы то ни было организации: в этом диффузном вытянутом в длину образовании нельзя различить никаких определенных структур. Недавно, правда, исследователи предположили наличие в ретикулярной формации отдельных групп клеток. Однако по-прежнему все согласны в том, что различия здесь только функциональные: в одних участках найдены тормозные, а в других — активирующие ядра.

Множественные связи. Кахал первый пришел к заключению, что все сенсорные пути, идущие от спинного и продолговатого мозга в кору, отдают *коллатерали* к активирующей ретикулярной системе. Для ретикулярной активации эти коллатерали имеют первостепенное значение. Коллатерали к ретикулярной формации идут также от коры, таламуса и мозжечка. Со своей стороны ретикулярная формация тоже посылает волокна в кору, а также к мотонейронам спинного мозга.

«Нейроны бодрствования». Функция активирующей ретикулярной формации была впервые продемонстрирована в опытах Мэгуна и Морucci в 1949 г. Они стимулировали ретикулярную систему через электроды, вживленные в ствол мозга, и таким образом вызывали реакцию пробуждения, т. е. будили спящее животное. При этом в картине ЭЭГ можно было наблюдать переход от альфа- к бета-активности. Соответственно менялось и поведение животного.

Восходящая активирующая система. Весьма интересно то, что пробуждение можно вызвать изолированной стимуляцией ретикулярной системы даже при перерезанных сенсорных путях. Между тем в противоположном случае — после повреждения ретикулярной формации высокочастотным электрическим током при сохранности всех сенсорных путей — никакая стимуляция не выводит животное из глубокого сна. Как было установлено, открытие Мэгуна и Морucci находится в связи с описанным выше наблюдением Бремера и с павловским ориентировочным рефлексом. Систему в стволе мозга, поддержива-

ющую тонус коры больших полушарий, Мэгун назвал *восходящей активирующей системой* (рис. 37).

Пробуждение, но не информация. Степень ретикулярной активности определяется исключительно импульсами, поступающими в ретикулярную формацию по коллатералям сенсорных путей, т. е. внешними раздражениями. Ретикулярная формация лишена собственной спонтанной активности. Ее функция состоит в том, чтобы «пробуждать» всю массу нейронов в обоих больших полушариях. *Поддержание бодрствования* — это,

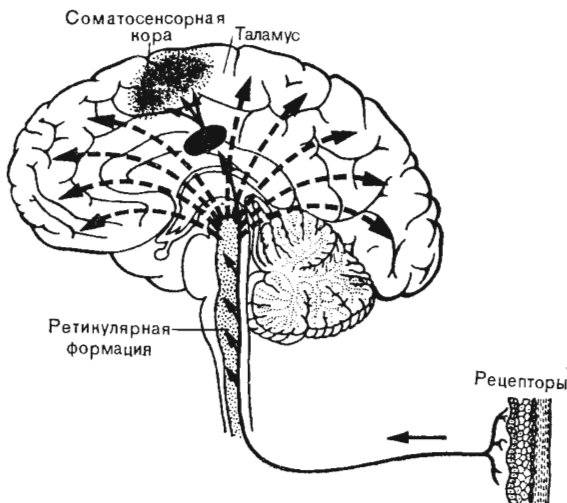


Рис. 37. Схема, показывающая специфическую и неспецифическую сенсорные системы (вторая из них представлена прерывистыми стрелками).

вероятно, функция коры; ретикулярная формация только «включает» корковые нейроны. Она является общей «системой тревоги», которая на все сенсорные импульсы отвечает одинаково независимо от того, приходят ли они от слуховых, зрительных или кожных рецепторов. Ее функция состоит в пробуждении коры, а не в передаче конкретной информации.

Запуск реакции тревоги. Весьма вероятно, что активирующая ретикулярная формация связана также и с эндокринными механизмами. Например, после введения подопытным животным адреналина можно судить о ретикулярной активации по десинхронизации ЭЭГ. Показано, что адреналин, т. е. повышенная симпатическая активность, неизменно вызывает ретикулярную активацию, которая усиливает бодрствующее состояние животного. Возникающее в результате сложное видоизменение функций организма Кэннон (Cannon) назвал *реакцией тревоги* (alarm reaction). Это состояние проявляется в ускорении

ритма сердца, повышении кровяного давления и температуры тела, гипергликемии и т. д. Таким образом, активирующая ретикулярная система может и сама вызывать повышение симпатического тонуса, который в свою очередь усиливает состояние бодрствования и готовность всего организма к защите.

Защита от стрессорных факторов. Со времени работы Селье (Selye) стало известно, что вся гормональная система — прежде всего гипофиз, расположенный у основания черепа, и кора надпочечников — активируется цепной реакцией, которую запускает усиленная симпатическая активность. Поэтому весьма вероятно, что вся сложная система защиты и адаптации регулируется активирующей ретикулярной формацией. Вредоносные внешние стимулы (стрессорные воздействия) активируют ретикулярную формацию, а тем самым также и кору по коллатералим сенсорных путей. Одновременно возрастает симпатическая активность и выделяется адреналин, продлевая бодрствующее состояние коры. Таким образом, неспецифический гормональный защитный механизм, описанный Кэнноном и Селье, и активирующая ретикулярная система функционально взаимосвязаны.

Управление положением тела. Ретикулярная активирующая система не только участвует в гормональной регуляции, но выполняет и другие функции. Подробно изучено ее участие в контроле *двигательной активности* и поддержании мышечного тонуса. В коре и подкорковых областях имеется ряд специальных двигательных центров, которые составляют часть сложной саморегулирующейся моторной системы, включающей многие отделы от спинного мозга до коры. Мозжечок тоже играет важную роль в этой системе. Самый нижний — спинальный — уровень эфферентной моторной системы находится под контролем активирующей ретикулярной формации. Этот контроль осуществляется двумя видами воздействий.

Во-первых, ретикулярная формация влияет на рефлекс, контролирующий *положение тела* вопреки силе тяжести и другим отклоняющим силам (мы уже упоминали об этих рефlekсах в связи с проприоцепторами, образующими афферентное звено коркового контроля двигательной активности). Этот контроль, вероятно, осуществляется по *гамма-эфферентным волокнам*, идущим к мышечным веретенам. Во-вторых, ретикулярные влияния играют важную роль в поддержании тонуса мышц в покое. Скелетные мышцы не расслабляются, даже когда они неактивны, а находятся в состоянии некоторого общего тонуса. Их можно сравнить со струнами рояля, которые натянуты еще до того, как будут изданы звуки. В регуляции мышечного тонуса очень важную роль играет афферентная активность проприоцепторов (мышечных веретен) (см. с. 57). Таким

образом, при оборонительных реакциях или при агрессии ретикулярная формация не только активизирует кору и запускает гормональные реакции, но также приводит скелетные мышцы в состояние готовности.

Регуляция деятельности вегетативной нервной системы. Уже описанные выше функции свидетельствуют о важном значении этой сравнительно небольшой группы нейронов. Но, кроме того, с ретикулярной формацией имеют связь центры жизненно важных функций, находящиеся в продолговатом мозгу: нейроны, контролирующие дыхание, и ядра, управляющие кровообращением и различными пищеварительными механизмами. Таким образом, можно сказать, что диффузная ретикулярная система интегрирует всю вегетативную активность, регулирующую ствол мозга.

Тормозные эффекты. Как уже говорилось, стимулы, вызывающие импульсную активность в экстеро- и интероцепторах, активируют ретикулярную формацию, которая в свою очередь усиливает активность коры. Однако некоторые афферентные импульсы, наоборот, уменьшают ретикулярную активность и этим снижают тонус коры. Анализ волокон IX и X черепных нервов выявил сенсорные волокна, которые начинаются в стенке аорты и сонной артерии и стимуляция которых приводит к ослаблению ретикулярной активности.

Физиологическая функция этих тормозных эффектов не совсем ясна. Возможно, они составляют часть *тормозного аппарата* (Моруцци и др.), ответственного за состояние сна. Тормозные ретикулярные нейроны можно найти и внутри и вне ретикулярной формации. Этот вопрос будет подробно рассмотрен в главе, посвященной сну. Здесь же тормозные механизмы упоминаются только как часть саморегулирующегося аппарата ретикулярной формации.

Саморегуляция. Организм животного или человека ввиду его способности к саморегуляции можно рассматривать как автоматическую систему. В такой системе регуляция — это процесс, с помощью которого поддерживается постоянство определенных ее параметров. Понятие о регуляции возникло в биологии задолго до эры кибернетики и компьютеров. Более того, различные биологические системы использовались как модели для конструирования автоматических регуляторов. Описанный Кэнноном принцип *гомеостаза* явился основой ряда приборов, созданных для изучения саморегуляции.

Обратная связь. Основным механизмом саморегуляции является *обратная связь*, которая обеспечивает непрерывный приток в контрольный центр информации о результатах его команд. Цель обратной связи состоит в подстройке регуляторных воздействий, в их коррекции центральным регулирующим аппаратом. В технике обратная связь используется, в частности,

в сервомеханизмах. Автоматический контроль невозможен без обратной связи, т. е. без получения контрольным центром информации об эффекте его команд. Обратная связь бывает положительной, если она приводит к усилению возникшего отклонения, и отрицательной, если она уменьшает такое отклонение. В сенсорных системах и в функции пробуждения действуют оба эти механизма обратной связи.

Церебральный управляющий центр. Самую важную часть всех саморегулирующихся автоматических систем составляет аппарат, контролирующий приспособление организма и обеспечивающий постоянство его параметров. Эта часть называется *управляющим центром*. Человеческий мозг можно считать таким центром, в котором механизмы обратной связи модифицируют команды и этим обеспечивают оптимальное функционирование.

Торможение ретикулярной формации. Если считать ретикулярную формацию блоком, регулирующим уровень бодрствования организма, то должен существовать механизм обратной связи, который тормозил бы ее пробуждающую активность. В последнее время описано несколько таких механизмов.

Кортикальное торможение. Первый из этих механизмов — тормозное действие коры. Между корой и ретикулярной формацией есть не только восходящие, но и нисходящие волокна, которые проводят импульсы от коры. Таким образом, ретикулярные импульсы, регулирующие тонус коры, сами контролируются корковыми центрами. Вместе эти отделы образуют саморегулирующуюся систему, построенную по принципу рефлекторного кольца.

Таламическое торможение. Таламус тоже содержит нервную сеть, которая за ее диффузное строение была названа *таламической ретикулярной формацией* и которая участвует в контроле ретикулярной активации. Как мы увидим, низкоамплитудная высокочастотная ЭЭГ, характерная для бодрствования, является результатом возбуждения стволовой ретикулярной формации, а высокоамплитудная низкочастотная активность во время сна обусловлена таламической ретикулярной активностью. Таламические ретикулярные клетки являются антагонистами ретикулярной формации ствола мозга. Электростимуляция этих таламических нейронов может оказывать тормозное действие, которое обуславливает наряду с другими эффектами медленную синхронизованную активность коры. Таламические тормозные структуры впервые были описаны швейцарским физиологом Гессом (Hess) около тридцати лет назад.

Медуллярное торможение. Антагонистами ретикулярной активности являются также тормозные нейроны в продолговатом мозгу (*medulla oblongata*), описанные Моруцци. Хотя эти нейроны и входят составной частью в ретикулярную формацию,

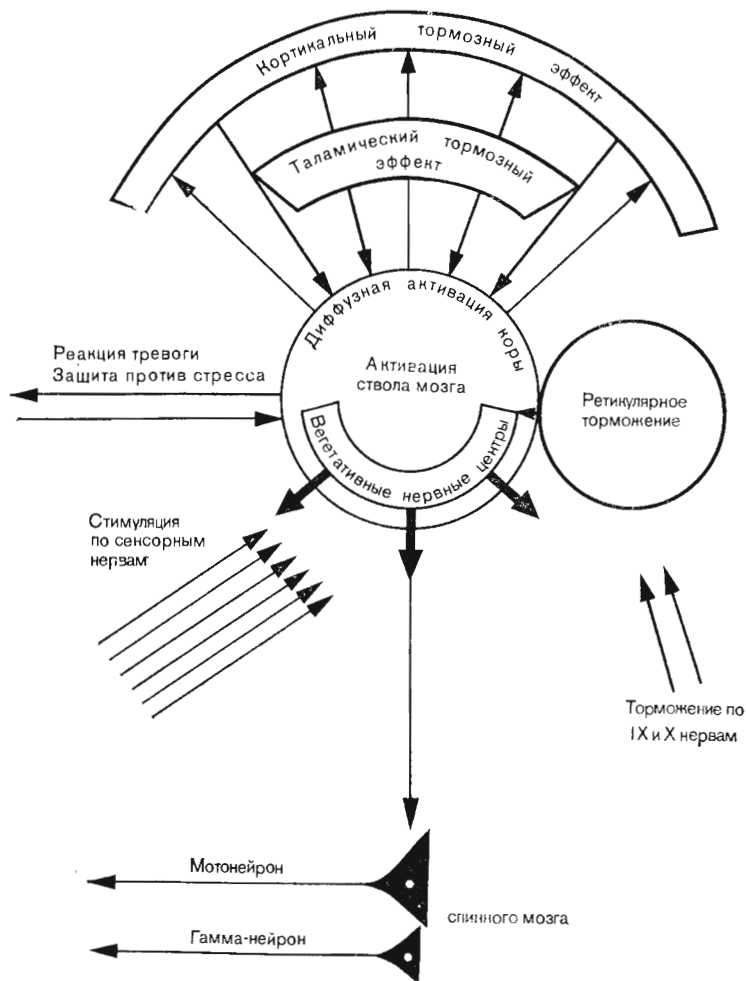


Рис. 38. Схема функций активирующей ретикулярной системы.

они выполняют не активирующую, а тормозную функцию. По мнению Моруцци и других авторов, медуллярные тормозные нейроны играют важную роль в механизме сна.

Бодрствование головного мозга поддерживается саморегулирующейся системой, которая состоит из ретикулярной формации и описанных выше тормозных структур. Уровень тонуса коры, т. е. способность мозга возбуждаться под действием сенсорного притока, зависит от баланса между активирующими и тормозными механизмами (рис. 38).

Электроэнцефалография

Объективная регистрация состояния бодрствования с помощью электроэнцефалографии стала в наше время одной из повседневных процедур нейробиологического исследования и клинической неврологии (рис. 39) (см. стр. 24).

Альфа-волны. Основным типом волн у нормальных взрослых людей являются *альфа*-волны, представляющие собой кривую, близкую к синусоиде. Впервые такую активность описал Бергер (Berger). Частота альфа-ритма составляет 8—13 Гц. Лучше всего он отводится от затылочной области и характерен

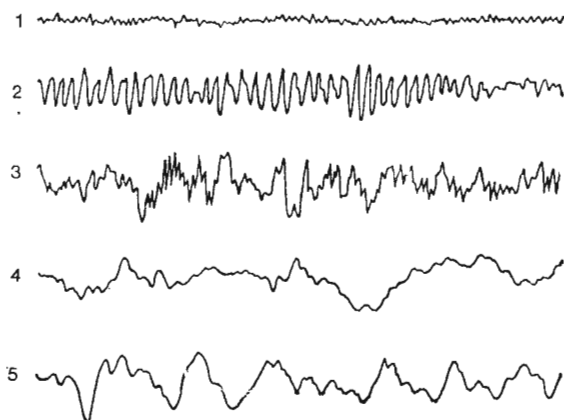


Рис. 39. Основные волны ЭЭГ: 1 — бета-волны; 2 — альфа-волны; 3 — альфа- и тэта-волны; 4 — тэта- и дельта-волны; 5 — дельта-волны.

для людей, находящихся в состоянии физического и психического расслабления, с закрытыми глазами.

Бета-волны. Для активной сенсорной деятельности характерны *бета*-волны частотой 13—30 Гц, с амплитудой ниже, чем у альфа-волн, т. е. в диапазоне от 5 до 50 мкВ. Бета-волны вызываются разными факторами (например, открыванием глаз, фиксацией взора, звуковыми или кожными стимулами или иными активирующими воздействиями). Бета-ритм регистрируется в лобных областях в состоянии покоя.

Дельта-волны. Основной формой ритмической активности во время сна являются *дельта*-волны. Их частота равна 4 Гц, а амплитуда обычно превышает 50 мкВ. Они регистрируются у нормальных детей в возрасте до 10 лет во время бодрствования и у взрослых во время сна.

Тэта-волны. У этих волн, промежуточных между альфа- и дельта-волнами, амплитуда выше, чем у первых, и ниже, чем

у вторых. В норме они регистрируются у взрослых в дремоте перед пробуждением или при засыпании.

Всем этим типам волн свойственна большая индивидуальная изменчивость даже при одинаковых условиях отведения. Однако здесь все же возможны некоторые обобщения.

В раннем возрасте доминируют высокоамплитудный дельта-ритм и высокочастотный бета-ритм. ЭЭГ взрослого типа формируется после полового созревания. В затылочных отведениях частота всегда ниже, а амплитуда выше, чем в лобных. Электрическая активность в обоих полушариях приблизительно одинакова, если она регистрируется в симметричных точках. Частота снижается (высокая амплитуда, низкая частота) при снижении уровня кислорода или повышении уровня CO_2 в крови и возрастает, когда содержание кислорода в крови увеличивается, а содержание CO_2 падает.

Наиболее явная корреляция обнаружена между формой ЭЭГ и тонусом больших полушарий. Амплитуда находится в обратной, а частота — в прямой зависимости от уровня бодрствования. Быстрая активность характерна для бодрствующего мозга. Переход от альфа- к бета-активности наблюдается при яркой вспышке света или в том случае, если человеку предлагают сосредоточиться на решении умственной задачи (например, произвести сложение). Это явление называется *блокадой альфа-ритма* или *десинхронизацией*. Чем большая часть мозга заторможена, т. е. находится в состоянии сна, тем выше амплитуда и тем ниже частота волн. «Медленная активность» характерна для мозга, на который не воздействуют внешние раздражения. Поскольку форма ЭЭГ достаточно верно отражает состояние бодрствования или сна, ее используют при контроле наркоза во время операций.

Применение в клинике. Если форма ЭЭГ противоречит функциональному состоянию человека (например, если у бодрствующих людей появляются дельта-волны), то это надо считать признаком патологии. Применение ЭЭГ в клинике полезно при диагностике некоторых опухолей, абсцессов, эпилептогенных очагов и др.

Происхождение волн ЭЭГ. Потенциал, регистрируемый электроэнцефалографом, несомненно, является суммой электрической активности большого числа корковых нейронов. Но какого рода *потенциалы* суммируются? И какой механизм обуславливает регулярность альфа-ритма? На первый вопрос смогут ответить микроэлектродные исследования. Вероятно, каким-то образом суммируются спайки корковых нейронов, и в этом участвуют также локальные постсинаптические потенциалы.

Что касается механизма, организующего потенциалы в характерную форму регулярных волн, то тут возможны только гипотезы. Регулярность «медленной активности» (альфа- и

дельта-ритмов) показывает, что группы нейронов в той области, от которой она отводится, по какой-то причине деполяризуются *синхронно*.

Синхронизация. Синхронизация, вероятно, контролируется таламусом. При стимуляции ретикулярных клеток таламуса серией электрических импульсов частотой 5—15 Гц в коре регистрируются волны, сходные с синхронизованными волнами ЭЭГ. Как полагают, эти «волны вовлечения» создаются таламическими ядрами. При стимуляции неспецифических ядер таламуса синхронизованные «волны вовлечения» появляются во всей коре. Поэтому можно думать, что синхронизованные волны в неактивной коре контролируются таламической ретикулярной формацией.

Десинхронизация. Лучше известен механизм «быстрой активности» корковых нейронов. Она не содержит синхронизованных составляющих — наоборот, в это время происходит десинхронизация. Когда ЭЭГ начали использовать в клинике, вскоре было замечено, что внешние стимулы вызывают прекращение альфа-ритма, который переходит в низкоамплитудную бета-активность. Тот факт, что у экспериментальных животных десинхронизацию можно вызвать электрическим раздражением ретикулярной формации ствола мозга, помог выяснить, каким образом альфа-ритм блокируется сенсорными импульсами. Для бодрствования коры, т. е. для появления бета-волн, необходима интактная ретикулярная формация. Импульсы, поступающие по специфическим афферентным путям, не могут пробудить мозг без участия ретикулярной формации. Все эти данные показывают, что изменение ЭЭГ при пробуждении, т. е. замена медленной синхронизованной дельта-активности более быстрыми альфа-волнами, а затем бета-волнами, происходит благодаря тому, что в процесс постепенно вовлекается ретикулярная формация.

Две сенсорные системы. Как показывают также и волны ЭЭГ, рецепторы сенсорной системы связаны с корой афферентными волокнами двух видов.

Один вид неспецифический, и он участвует в реакции пробуждения, проявляющейся в ЭЭГ. От специфических сенсорных путей идут коллатерали к ретикулярным нейронам; эти волокна оканчиваются в коре диффузно после нескольких переключений. Таким образом стимуляция сенсорных путей вызывает ретикулярную активацию и ускорение ЭЭГ-активности.

Вторая сенсорная система — та, что описана в предыдущих главах; это система собственно сенсорных путей, состоящих из трех или более нейронов каждый, с четко оформленными таламическими ядрами, высоким уровнем организации и *разграниченными* корковыми представительствами. Как уже говорилось при описании методов исследования сенсорной деятельно-

сти, специфические афферентные сигналы проявляются в соответствующих корковых областях в виде вызванных потенциалов. Таким образом, двум афферентным системам соответствуют два типа электрических реакций, регистрируемых в коре: специфические сенсорные импульсы создают вызванные потенциалы в соответствующих зонах коры, а затем во всей коре возникают бета-волны, означающие ретикулярную активацию.

Внимание и привыкание

Внимание представляет собой особое состояние или энергетический уровень бодрствующего организма. Согласно некоторым авторам, это психологический термин для обозначения павловского ориентировочного рефлекса. Животное направляет свои органы чувств на восприятие неожиданных или биологически важных стимулов (например, таких, которые требуют оборонительной или агрессивной реакции) для создания оптимальных условий рецепции стимула. Иногда животное приближается к стимулу или совершает по направлению к нему поисковые движения.

Внимание как отбор стимулов. Некоторые исследователи полагают, что назначение ориентировочного рефлекса состоит в выборе данного стимула из совокупности одновременных стимулов. Другие считают (и мы согласны с ними), что *выбор стимула* — процесс более сложный, чем ориентация, и именно этот выбор психологи называют «вниманием». Ориентация — это *общая* реакция на специфический стимул; внимание же представляет собой нечто большее: это отбор определенных стимулов и подавление других, причем в одних нейронах усиливается возбуждение, а другие тормозятся. В мозгу растет число нейронных групп, находящихся в противоположных состояниях, что позволяет обеспечить более высокое отношение сигнал/шум и получить больше полезной информации. Ориентировочный рефлекс служит той же цели, т. е. увеличивает количество информации, но при этом не применяются никакие «фильтрующие» устройства; иными словами, при этом нет сильного торможения. Между тем в феномене внимания тормозные механизмы играют важную роль. Этот вопрос будет рассмотрен более подробно, когда речь пойдет о научении.

С нейрофизиологической точки зрения *ориентация* — это прежде всего *ретикулярная* функция. Стимул «включает» активирующую систему ствола мозга, что ведет к диффузной активации больших полушарий. Внимание тоже основано на неспецифическом усилении тонуса коры, но оно является *таламической* и *корковой* функцией. Ненужные в данный момент участки произвольно или спонтанно затормаживаются. Ливанов

регистрировал вызванные потенциалы одновременно в нескольких десятках точек коры при помощи многоканального аппарата, демонстрирующего корковый феномен внимания в форме ярких и тусклых световых пятен. На экране его электроэнцефалоскопа можно было следить за «миграцией» очагов активности, т. е. их расширением и концентрированием.

«Нейроны внимания». С помощью микроэлектродов в коре обнаружены специальные клетки, названные «нейронами внимания». Например, Галамбос (Galambos) нашел такие клетки в слуховой коре кошки. Их потенциалы действия регистрировались только тогда, когда поведение кошки показывало, что ее внимание направлено на применяемый стимул.

Привыкание и адаптация. И ориентация, и внимание — процессы нестабильные. При многократном повторении стимула ответы постепенно ослабевают. Стимул перестает быть новым, и активность ретикулярных клеток падает. Повышенный тонус ядер таламуса и коры не поддерживается. Это явление называют *привыканием*. Феномен привыкания отличен от адаптации периферических рецепторов — хорошо известной реакции на непрерывную или многократную стимуляцию, основанной на повышении порога возбуждения.

Привыкание — это *центральный* процесс: повторная стимуляция приводит к постепенному ослаблению ретикулярной реакции, как показывает запись потенциалов в стволе мозга. Привыкание служит примером пластичности коры, т. е. ее способности по-разному отвечать на повторные раздражения. В этом оно сходно с научением. Механизм его неизвестен, но полагают, что в нем участвует саморегулирующаяся система, которая состоит из ретикулярной формации ствола мозга и ее антагонистов — прежде всего коры, гиппокампа и лимбической системы (см. гл. 9).

Как полагают, явления ориентировочной реакции, внимания и привыкания, находящиеся под ретикулярным контролем, играют важную роль в оценке количества входной информации и в отделении сигнала от шума.

Глава 8

Спящий мозг

Обращаясь к разным уровням бодрствования, мы неизбежно сталкиваемся с проблемой сна — особого бессознательного состояния, которое можно считать противоположным ориентировочному рефлексу и вниманию. Чередование сна и бодрствования — это самый характерный пример периодичности жиз-

ненных функций. Как мы увидим в дальнейшем, уже удалось разрешить целый ряд физиологических проблем, связанных со сном. Но еще не решен основной вопрос: почему нам приходится треть жизни тратить на сон? Пока мы доживем до 60 лет, мы 20 лет проспим, причем 15 из них проспим глубоким сном без сновидений, а пять — с яркими сновидениями.

«Сон тела» и «сон души». Сон — это отдых всего организма. По мнению Экономо (Есопото), во сне отдыхают и тело, и дух. Уровень активности всех органов и всех систем органов устанавливает кора. Перед сном человек и животные ведут себя характерным образом: они ищут тихое место, принимают удобное положение и стараются по возможности исключить внешние стимулы. Во сне порог возбуждения для рефлексов повышается, мышечный тонус снижается. Что касается вегетативных функций, то происходит сдвиг от симпатического тонуса к парасимпатическому: работа сердца замедляется, кровяное давление снижается, температура тела падает, дыхание становится менее частым.

Пассивный сон? В плане функции ретикулярной системы ствола мозга сон можно считать пассивным состоянием, наступающим тогда, когда эта система не активизирует кору, т. е. в определенное время суток не посылает в нее импульсы. Такую теорию впервые выдвинул Бремер, который вызывал у кошек сон путем декортикации. Однако это не объясняет неэффективности звуковых, тактильных и других стимулов во время сна, его периодичности и ряда других особенностей.

Гипногенные клетки. Ввиду сказанного выше мы должны постулировать существование активной «гипногенной» деятельности, приводящей ко сну, которая способна затормозить ретикулярную активацию. Первым теорию центра сна предложил швейцарский физиолог Гесс. Через вживленные электроды он раздражал у кошек нижнюю часть таламуса и таким способом вызывал у них сон. Но поскольку действие применяемого им сильного электрического тока не могло ограничиваться указанной областью и поскольку кошки и без электрического стимула спят на протяжении 60—70% суток, его данные трудно оценить. Более точными представляются методы Моруцци: повреждая определенные области, раздражая их и определяя химическую чувствительность клеток с помощью гистохимической методики, он обнаружил в ретикулярной формации группы гипногенных клеток. Эти нейроны лежат вдоль средней линии продолговатого мозга, содержат серотонин, и их разрушение вызывает в ЭЭГ прекращение дельта-активности. У некоторых животных, возможно, существует связь между содержанием серотонина в мозгу и потребностью в сне.

Сновидения

Три признака сновидений. Исследования последнего времени не только облегчили объективную регистрацию явлений, связанных со сном, но также пролили свет на проблему сновидений. В 1953 г. Азерински и Клейтман (Aserinsky, Kleitman) сообщили о быстрых движениях глаз во время сновидений; эти движения можно было регистрировать электродами, укрепленными на коже вокруг глазницы. Позднее Димент (Dement) и Клейтман установили связь между сновидениями и появлением быстрых бета-подобных волн в ЭЭГ при доминирующей дельта-активности (рис. 40). Третий важный признак сновидений был открыт Жувé (Jouvet) у кошек: кроме быстрых движений глаз и особенностей ЭЭГ он наблюдал у них полное расслабление мышц. Мышечный тонус во время сна без сновидений и полное расслабление мышц при сновидениях можно наблюдать и у человека. Сон с этими характерными признаками (быстрыми движениями глаз, высокочастотной ЭЭГ и расслаблением мышц) называют «парадоксальным», «глубоким» или «быстрым».

Жуве выявил также группу клеток, ответственную за парадоксальный сон, в верхней части продолговатого мозга (в мосту). Эта темноокрашивающаяся группа нейронов в locus coeruleus (голубом пятне) лежит среди ретикулярных клеток и

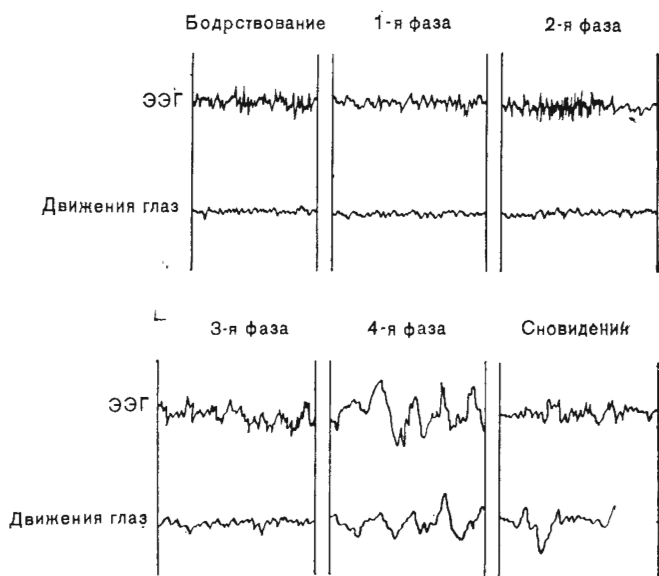


Рис. 40. ЭЭГ и записи движений глаз, характерные для разных стадий сна.

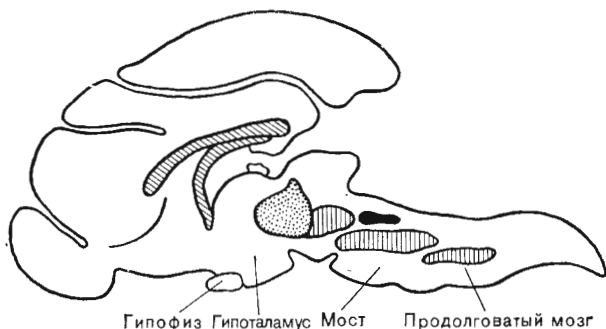
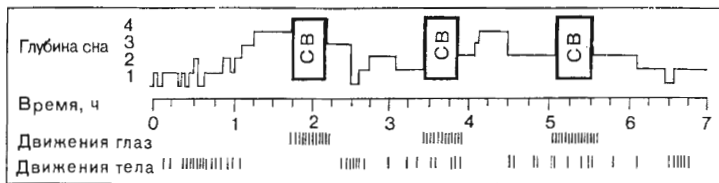


Рис. 41. Внизу — центры сна (гипногенные центры) в стволе мозга кошки. Участки с вертикальной штриховкой — ядра, связанные со сном без сновидений; зачерненный участок соответствует нейронам, контролирующим парадоксальный сон. Вверху — ритмическое чередование движений глаз и тела в течение семи часов сна, включающих три фазы быстрых движений глаз (СВ — сновидения). (По Жуве.)

содержит много адреналина и моноаминоксидазы в отличие от клеток «медленного сна» (рис. 41).

Быстрый и медленный сон. Итак, и медленный сон без сновидений, и быстрый сон со сновидениями регулируется структурами в нижней части мозгового ствола — антагонистами активирующих нейронов ретикулярной формации ствола мозга (рис. 42).

Во время нормального ночного сна обе эти формы регулярно чередуются: периоды сновидений разделены промежутками около 90 минут. У большинства людей в течение 7—8 часов ночного сна регистрируются три или четыре таких периода сновидений, длящихся от 10 до 30 минут.

Но возможность регистрировать внешние признаки сновидений не дает ответа на вопрос о сущности и биологическом значении этого феномена. Все, что мы знаем, сводится к тому, что сновидения, часто смутные и причудливые, не всегда связанные, большей частью зрительные, состоят из некоординированных и неуправляемых комплексов прежних переживаний. Для всех сновидений характерна сильная эмоциональная окраска,

приятная или неприятная. Возможно, что сновидения — это всего лишь неупорядоченная умственная деятельность.

Повреждая соответствующие центры в мосту или препятствуя снижению мышечного тонуса, животных лишали парадоксального сна. После этого они были беспокойны даже после достаточного по времени нормального «медленного» сна. По-видимому, 60—90 минут парадоксального сна каждую ночь

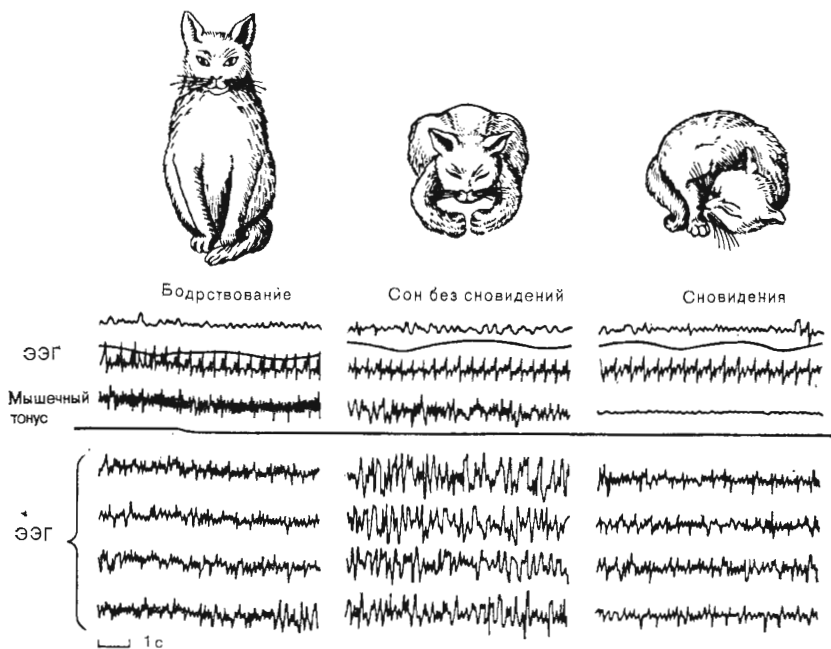


Рис. 42. Три основных энергетических состояния большого мозга. (По Жуве.)

биологически необходимы. Такого рода сон обнаружен у многих животных, в том числе у черепах, различных птиц и млекопитающих; вероятно, он есть у всех позвоночных. Разумеется, неизвестно, бывают ли у них также и сновидения. Сразу после рождения преобладает парадоксальный сон, а медленный сон появляется только через несколько дней.

Все ли люди видят сны? Регулярное появление перечисленных признаков парадоксального сна говорит о том, что сны видят все люди. Однако обследования показали, что одни люди могут вспомнить свои сновидения, а другие не могут, и этим последним иногда кажется, что они никогда не видят снов. Способность вспоминать их связана с памятью — свойством, о котором речь пойдет позже.

Гипноз

Из повседневного опыта хорошо известно, что сон бывает разной глубины — разбудить спящего может быть легче или труднее. Разные школы психологии, нейрофизиологии и психиатрии предлагали разные системы для характеристики глубины сна. Критериями при этом служили сознательное и бессознательное состояние, самоконтроль и т. д.

Стадии глубины сна. Димент предложил выделять четыре такие стадии на основании картины ЭЭГ: на первых трех попеременно регистрируются альфа-, тэта- и дельта-волны, а на четвертой — стадии глубокого сна — преобладает дельта-активность, прерываемая периодами парадоксального сна. Обе основные формы сна (медленный и быстрый сон) принадлежат к четвертой стадии.

Остальные три стадии поверхностного сна имеют для исследователей первостепенное значение, так как в этом интересном состоянии, промежуточном между сознательным и бессознательным, возможны гипнотические процессы.

Гипнотическое состояние. Для физиолога сон можно определить как проявление коркового *торможения*. Это определение предложено Павловым, который считал сон торможением, разлитым по коре. Согласно такому представлению, гипноз — это частичное торможение больших полушарий. В последующих главах будет дано описание выработанных тормозных процессов, которые участвуют в научении. Такие локальные тормозные процессы, ограниченные определенными участками головного мозга, могут переходить в сон, или же, наоборот, сон может свестись к локальному выработанному торможению.

Если один и тот же стимул вызывает возбуждение в какой-то области центральной нервной системы в течение долгого времени, то наступает торможение; если стимул продолжает действовать и после этого, тормозный процесс распространяется и на другие области больших полушарий и человек или животное засыпает. Значит, такое торможение и сон — это разные стадии одного процесса, причем первое можно считать частичным сном. Таким образом, по Павлову, сущность сна состоит в *прорадиации торможения*.

Так, например, если условный рефлекс, выработанный на звук зуммера, угашают, предъявляя звуковой стимул без подкрепления, то при первых предъявлениях условный рефлекс еще возникает, но затем он исчезает в результате торможения. Если на этой стадии повторять тот же стимул, мышечный тонус животного будет снижаться, оно опустит голову и вскоре заснет. Хорошо известно такое же действие монотонных раздражителей на человека; так бывает во время скучной лекции, когда из-за торможения в слуховой коре слушатель уже

не следит за словами лектора. Если не появится новое раздражение (например, перерыв), торможение распространяется на другие части коры и слушатели могут уснуть (чего никогда не бывает в перерыве между лекциями). Животные или люди легко засыпают, если находятся в среде, бедной стимулами (в тихом, слабо освещенном помещении), или там, где стимуляция однообразна.

Дежурные пункты. При нормальном физиологическом сне торможение никогда не бывает полным. В коре всегда остаются бодрствующие участки, возбужденные даже во сне. Глубина сна зависит от размеров заторможенной области коры. В дремоте мы еще можем слышать и видеть, но иногда не в состоянии двигаться из-за торможения двигательных центров. В нормальном сне время от времени мы совершаем движения в результате активности бодрствующих пунктов в мозгу. В глубоком наркозе или коме такие участки сокращаются до очень малых размеров. В этих состояниях продолжают работать только центры мозгового ствола, выполняющие жизненно важные функции.

Наличие бодрствующих участков в больших полушариях подтверждается многими наблюдениями. Известны случаи, когда солдаты засыпали на марше или в седле. Это можно объяснить активным состоянием двигательных центров в то время, когда другие области заторможены. Способность просыпаться в назначенное время тоже объясняется активностью бодрствующего пункта. У матери такие пункты реагируют на голос ее ребенка, а другие звуковые стимулы не нарушают глубокого сна.

Три фазы по Павлову. Переходный период между сном и бодрствованием называется *гипнотическим состоянием*. Нервная система каждый раз впадает в такое состояние, когда мы засыпаем или просыпаемся. Павлов разделил гипнотическое состояние на три фазы в зависимости от размеров области, охваченной торможением, и соответствующей реактивности разных мозговых центров. Первая из этих фаз называется *уравнительной*. В это время сильные и слабые стимулы вызывают одинаковые ответы. Было, например, отмечено, что на сильные и слабые звуковые условные раздражители выделялось одинаковое количество слюны. *Парадоксальная* фаза характеризуется более глубоким сном. В этой фазе слабые раздражители вызывают более интенсивный ответ, чем сильные. *Ультрапарадоксальная* фаза означает еще более глубокий сон, когда ответ вызывают только слабые стимулы, а сильные приводят к еще большему распространению торможения. За этими тремя стадиями следует глубокий сон, при котором торможение охватывает наибольшую область головного мозга. Общеизвестно, что на дремлющего человека шепот действует сильнее, чем гром.

кий звук, но даже шепот не оказывает действия, когда человек заснул.

Гипнотическое состояние между бодрствованием и сном известно давно. Если силой удерживать животное долго в неудобной позе, то возникающее при этом сильное возбуждение проприоцепторов вызывает особое состояние: животное засыпает, но его мышцы фиксированы в неудобном положении. Наступает состояние, называемое парадоксальным гипнотическим сном (не смешивать с парадоксальным сном при сновидениях!). У человека гипнотическое состояние вызывается монотонными раздражениями, но при этом нужно следить за тем, чтобы в слуховом пути и других участках большого мозга оставались пункты, удерживаемые в состоянии бодрствования речевыми стимулами, чтобы сохранялся контакт с экспериментатором.

После того как работа Павлова стала известна, некоторые исследователи стали считать гипноз частичным сном. Согласно представлениям этой школы, человек находится в подобном состоянии, когда, например, он сидя спит в поезде; он слышит разговоры других пассажиров, а они слышат его храп и видят другие признаки глубокого сна. Это и в самом деле парадоксальное состояние.

Первое упоминание о гипнозе встречается в книге Брэда (Braid) «Нейрогипнология», вышедшей в 1846 г. Позднее Шарко (Charcot), Бернгейм (Bernheim) и другие способствовали выяснению связи между гипнозом и сном. Описанная выше теория Павлова четко определила эту связь. Гипноз был принят как важный терапевтический прием, так как советы и приказы, получаемые в состоянии гипноза, более убедительны, и когда больной проснется, они могут оказать на него благоприятное действие.

Оказалось, однако, что проблема эта не так проста. Было установлено, что в гипнозе волны ЭЭГ сходны с ЭЭГ бодрствования, а не сна. Выяснилось также, что одни люди более подвержены гипнозу, чем другие, а некоторые вовсе не поддаются ему. Хилгард (Hilgard), Орне (Orne) и другие разработали объективные способы определения подверженности гипнозу и соответственной классификации людей. Возник вопрос, действительно ли у людей, лучше поддающихся гипнозу, легче поддерживать состояние неглубокого сна. Ответ на этот вопрос, вероятно, надо дать отрицательный. Поэтому возможно, что было бы неверно считать гипнотическое состояние особой формой сна.

И действительно, в последние годы появились и другие теории. Согласно этим теориям, гипноз нельзя приравнивать ни к сну, ни к бодрствованию; скорее это особое пограничное состояние сознания, которое у одних людей вызывать легче, чем

у других. Это состояние сравнивали с актерскими способностями, которые у одних людей есть, а у других отсутствуют. Сейчас мы еще не можем сказать, какая теория окажется верной.

Внушение и гипноз. Для гипноза характерна повышенная внушаемость, но внушение не идентично гипнозу. Согласно Павлову, оно объясняется сильным возбуждением какого-то очага в большом мозгу, окруженного обширными заторможенными зонами. При благоприятных условиях такой очаг можно создать и во время бодрствования. Настойчивые советы или распоряжения, даваемые врачом больному,— это своего рода внушение, которое в большинстве случаев оказывает благотворное действие. Хорошо известен также феномен самовнушения. Его можно назвать самодисциплиной, и он составляет важный момент воспитания даже в случае маленьких детей. Однако мы не знаем, почему внушение более эффективно в дремотном состоянии (либо при засыпании, либо в гипнотическом сне, вызванном специалистом).

Гипнопедия. С этими теориями связана модная идея «обучения во сне». Можно создать в мозгу бодрствующий пункт, причув себя засыпать под включенную запись урока иностранного языка (не слишком громкую и не слишком тихую) и не просыпаться от звучания магнитофона. В гипнотическом сне можно, совершенно не осознавая того, слышать эти повторно включаемые записи. И если на следующее утро прослушать тот же текст в сознательном состоянии, то он может показаться знакомым и будет легче усвоен.

Разумеется, нельзя себе представить, чтобы можно было изучить иностранный язык без сознательных усилий. Самое большее, что можно приобрести во сне, это знание слов, но выучить что-либо, что требует умственного усилия или логического мышления, во сне невозможно. Практика гипнопедии поднимает ряд проблем (потребность в отдыхе для людей, обучающихся во сне; трудности, связанные с приспособлением к соответствующей глубине сна, и др.), и поэтому вряд ли можно ожидать, что она найдет широкое применение.

Глава 9

Сознательное и бессознательное состояние

В предыдущих главах время от времени появлялось часто употребляемое, но недостаточно определенное понятие — «сознание». Это дискуссионное понятие, не изученное с биологической точки зрения. Тем не менее им нельзя пренебрегать,

когда речь идет об энергетике умственных процессов и о бодрствовании.

Мы неоднократно отмечали, что многие сенсорные (зрительные, слуховые, тактильные) сигналы, приходящие в центральную нервную систему, осознаются, тогда как другие сигналы, например интероцептивные, не достигают сознания, т. е. не вызывают ощущений. Естественно, что эмпирическая констатация существования доходящих и не доходящих до сознания импульсов привлекла внимание к существованию двух видов нервных механизмов.

Физиологической предпосылкой сознания является *бодрствование*. Как мы видели, во время бодрствования активность высших центров усиливается и их порог возбуждения снижается. Этому состоянию способствует активирующее действие ретикулярной формации ствола мозга.

Бодрствование и сознание. В то же время нельзя считать, что бодрствование идентично сознанию. Без бодрствования, например во сне, никакое восприятие или познание невозможно. Но не все сенсорные процессы достигают сознания даже в бодрствующем состоянии. Мы осознаем одни (большей частью экстероцептивные) стимулы, но не ощущаем других (главным образом интероцептивных), хотя об этих последних известно, что они тоже доходят до высших центров и активируют ретикулярную формацию. По-видимому, бодрствование является необходимым условием сознания, но не объясняет его, как предположил Пенфилд (Penfield) в связи со своей центрэнцефалической теорией.

Согласно условнорефлекторной теории Павлова, сигналы осознаются, когда они приобретают характер элементов второй сигнальной системы, т. е. выражаются словом. Внешние стимулы не только воспринимаются, но субъект *знает* о факте этого восприятия, что выражается латинским словом *conscientia*. Таким образом, согласно этой теории, сознание означает одновременное присутствие в высших нервных центрах импульсов, возникающих под действием первичных стимулов из окружающей среды, и импульсов, вызываемых абстрактными, вербальными сигналами. Такое представление согласуется с прежней психологической концепцией, в которой сознание определяется как совокупность всех ощущений и психических явлений в данный момент. В этом смысле сознательное состояние есть результат одновременной деятельности различных корковых и подкорковых функциональных единиц. Возможно также, что эти единицы участвуют в сознательной деятельности как единая функциональная система.

Отсутствие биологической теории сознания. Число теорий о сущности сознания поистине огромно, но большая часть их лишена прочного экспериментального обоснования. Пожалуй, ни

одна проблема в изучении мозга не породила столько спекуляций. Например, Клейтман, проводивший много ценных исследований в поисках биологического истолкования сновидений, смог определить сознание только в таких поэтических выражениях, как «способность индивидуума использовать прошлое в интересах будущего». Еще одним примером может служить формулировка Морuzzi. Он описывал физиологические факторы, определяющие сознание, как способность использовать сенсорную информацию, критически реагировать на нее умственной или двигательной активностью и сохранять ее в памяти.

Физиологи пока еще не пришли к согласию относительно определения сознательных и бессознательных психических процессов, хотя этой проблемой занималось несколько научных конференций. Тома трудов таких конференций отражают состояние этой проблемы [см. симпозиумы, собиравшиеся в США между 1950 и 1954 гг., труды которых изданы под редакцией Абрамсона (Abramson), а также дискуссию на Московском симпозиуме 1966 г., опубликованную под редакцией Банщикова]. Такие неясности возникали и в других областях, когда не были известны биологические основы рассматриваемых функциональных систем.

Более продуктивен подход к этой проблеме со стороны *бессознательного* в связи с накоплением данных о тех физиологических процессах в мозгу человека, которые неизменно остаются неосознаваемыми.

Биологическое и фрейдистское бессознательное. Хотя философы 17-го—19-го столетий, начиная со Спинозы и Лейбница, неоднократно отмечали большое значение подсознательных психических процессов, только Шарко и Жане — основатели современной психиатрии — первыми применили экспериментальные методы к изучению бессознательной нервной деятельности в связи с патологическими состояниями нарушенного сознания. Однако проблема сознательного и бессознательного оказалась в центре внимания только благодаря работам Фрейда. Его заслуга, состоящая в том, что внимание психиатров и физиологов было привлечено к этому аспекту психической деятельности, остается бесспорной независимо от того, разделяем ли мы его нейропсихиатрические, психологические и философские взгляды. Объем настоящей книги не позволяет подробно рассмотреть фрейдизм и различные неопрейдистские теории. Концепция Фрейда, хотя многое в ней теперь отвергнуто, по-прежнему оказывает значительное влияние на современное научное мышление, и ее следует рассматривать в надлежащей перспективе.

Критика фрейдистского бессознательного. Фрейд считал, что поведение человека определяется помимо окружающей среды, социальных факторов и сознательных процессов также процес-

сами, протекающими в той сфере нервной деятельности, которую он, как и некоторые его предшественники, называл бессознательной. Мы не отрицаем существования бессознательных психических процессов, но не согласны с дальнейшими умозрительными рассуждениями Фрейда. Имеется множество экспериментальных данных, полученных при нейрофизиологических исследованиях, о том, что на поведение человека действительно влияют висцеральные проприоцептивные импульсы, а также гормональные и гуморальные воздействия. Эта информация, приходящая из внутренних органов, служит источником импульсов для сферы бессознательного поведения.

Фрейд считал, что человек не может приспособиться к своей биологической или социальной среде из-за неуправляемого и неконтролируемого бессознательного — врожденного и таинственного id или «das Es» («оно»), которым сознание не в состоянии руководить. Сознание и бессознательное представляют собой в этой теории полярные противоположности. Такие идеи не привлекают нейрофизиолога, не говоря уже об интерпретации бессознательного, в которой чрезмерно большая роль отводится комплексам половых инстинктов и самосохранения, о концепции подавления, об истолковании сновидений, а также об использовании абсурдных символов и мифологических аналогий.

Фрейд различал предсознание (Vorbewußtsein) и бессознательное (Unbewußtsein). Элементы первого могут стать осознанными, тогда как элементы второго переходят в сознательную сферу с трудом или же совсем не переходят. Это соображение неверно. Психологические исследования показали, что с расширением пределов человеческого познания объем накопленного бессознательного тоже становится больше. Отдельные части его могут всплывать, когда этого требуют встающие перед человеком мыслительные задачи. Погружение переживаний в сферу бессознательного («забывание»), а затем их возвращение в сознание («вспоминание») являются необходимыми условиями нормальной психической деятельности. Эти противоположные процессы действуют в единстве и находятся в своеобразном равновесии. Таким образом, бессознательное служит *облегчающим* и *резервным* фактором человеческой психики.

Три краеугольных камня фрейдизма. Согласно Фрейду, содержание бессознательного связано с половыми инстинктами и инстинктом самосохранения, которые аморальны и неподдаются. Ошибочность этого положения должна быть очевидна даже непсихологам. Человек принимает и сознательно использует инстинкты (и не только те два, которые выделены Фрейдом) для построения гармоничной личности. Второе основное положение теории Фрейда, а именно что бессознательные инстинкты противоположны сознанию со всем его разумным, социальным

и моральным содержанием,— тоже несостоятельно. Как уже говорилось, эти две сферы психики дополняют одна другую. Третье из главных положений фрейдизма также представляется неадекватным. Фрейд считал, что основные, главным образом бессознательные, процессы человеческой психики формируются в раннем детстве и что в дальнейшем психическая жизнь почти или совсем не развивается. Это утверждение будет опровергнуто в настоящей книге позже, когда речь пойдет о пластических процессах научения и памяти. Всем хорошо известно, что и сознательные, и бессознательные психические процессы остаются пластичными у взрослого человека даже в старости, причем нейроны большого мозга сохраняют способность хранить, перерабатывать и анализировать информацию.

Мы расходимся с Фрейдом в интерпретации содержания бессознательного. С точки зрения биолога, его нельзя ограничивать горсткой пусть даже важных инстинктов. Благодаря современным нейрофизиологическим исследованиям накапливается все больше данных об эмоциональных факторах человеческого поведения, о связях между гормональной системой и работой мозга, о двигательных автоматизмах и так называемых подсознательных процессах, в том числе interoцепции и др. Несомненно, большая часть этих процессов у человека бессознательна, хотя и не в фрейдистском понимании, согласно которому инстинктивное поведение подавляется и *ab ovo* сдерживается поведением разумным. Эти физиологические механизмы, еще не полностью изученные, дополняют или, вернее, являются синергистами сознательных процессов, определяемых социальными факторами или результатами научения. Разумеется, в некоторых случаях они могут быть и антагонистами. В согласии с другими критиками Фрейда, мы отдаем должное его проницательному эмпиризму и убедительной феноменологии, но отвергаем его теорию инстинктов, которую нельзя примирить с данными нейрофизиологии. Тем не менее заслуга Фрейда в том, что он привлек внимание к проблемам бессознательного, даже если определение последнего было неверным. Биологам павловской школы следовало бы заняться этой проблемой с большей энергией, поскольку понятия сознательного и бессознательного почти совсем отсутствуют в павловской теории высшей нервной деятельности. А без них невозможно разрабатывать проблему биологических аспектов человеческой психики.

Бессознательные физиологические процессы

Рассмотрим такие протекающие в головном мозгу процессы, которые, судя по психологическим и психиатрическим наблюдениям, не достигают сознания. Сюда прежде всего относятся

управление действиями, которые в совокупности называют *автоматизмами*. Таковы многие привычные движения человека, его походка, позы, а также почерк и манера говорить. Основной словарь и некоторые идиоматические выражения употребляются без сознательных усилий. Эти приобретенные процессы становятся автоматизмами в раннем детстве и позднее принадлежат к сфере бессознательной деятельности.

«Установка». Среди двигательных автоматизмов Узнадзе описал феномен *установки* (самонастройки). Например, перед испытуемым кладут два металлических шара. Он поднимает один из них весом, скажем, в 10 кг. Затем на основании предыдущего опыта он готовится поднять второй с таким же мышечным усилием. Если второй шар, хотя и той же величины, весит намного меньше, испытуемый будет «разочарован», так как он подготовил мышцы к тому, чтобы поднять значительно больший груз. Фактор установки составляет часть двигательной активности человека и служит примером выработанных бессознательных психических процессов в автоматических формах поведения.

Висцеральные условные рефлексy. Можно было бы перечислить целый ряд бессознательных условных рефлексов. Из работ Быкова и его сотрудников известно, что висцеральные условные рефлексy можно вырабатывать, сочетая экстероцептивные стимулы с вегетативными реакциями. Например, если помещать испытуемого в комнату с температурой 30 °C в один и тот же час в течение нескольких дней и регистрировать его дыхание, температуру тела и другие вегетативные реакции, то уже на второй или третий день будет отмечаться приспособление терморегуляции и висцеральных процессов к высокой температуре. Если через несколько дней снизить температуру в помещении до 20 °C, то вначале испытуемый будет реагировать так же, как в жарком помещении. Это можно объяснить выработкой терморегуляторного условного рефлекса на стимулы данной обстановки, т. е. зрительные, обонятельные, тактильные и другие раздражители, связанные с определенным помещением. С помощью условных рефлексов можно воздействовать на сердечно-сосудистую и дыхательную функции, деятельность пищеварительных желез (как было показано Павловым в его классических опытах с собаками), на моторику пищеварительного тракта, работу почек и т. д. Это значит, что на висцеральные вегетативные процессы могут влиять «нейтральные» обстановочные стимулы при их сочетании с другими стимулами, без участия сознания.

Гормональные влияния. Гормональная система тоже относится к факторам, которые воздействуют на поведение человека, минуя его сознание. Известно, что уровень гормонов в крови значительно влияет на психическую деятельность. Секреторная

активность эндокринных желез, вырабатывающих гормоны (от половых до гормонов щитовидной и поджелудочной желез) находится под контролем высших нервных центров. В свою очередь высшая нервная деятельность по механизму обратной связи регулируется качественными и количественными изменениями этих гормонов. Все эти процессы остаются неосознанными. В Венгрии интенсивные исследования в этой области проводит группа сотрудников профессора К. Лишшака (K. Lissák) на кафедре физиологии Медицинской школы университета города Печ.

Эмоциональные реакции. Эмоциональные реакции представляют собой важную часть подсознательной психической деятельности человека. Общеизвестно, что помимо рассмотренных выше факторов на наше поведение влияют также процессы, которые психологи называют эмоциями или аффектами. Все внешние и внутренние стимулы имеют эмоциональную окраску, т. е. могут быть приятными или неприятными, что также влияет на вызываемые ими реакции. Биология эмоций — это сейчас одна из самых интригующих проблем в области изучения мозга. Эти большей частью бессознательные процессы недавно удалось связать с *лимбической системой* (рис. 43 и 44).

Лимбическая система. Эта система, спрятанная на стыке двух полушарий в их медиальных зонах, тесно связана с висцеральными функциями (почему она и получила название «висцерального мозга»), а также с эмоциональным поведением. Функцию лимбической системы помогли понять опыты Дельгадо (Delgado) на животных. С помощью хронически вживленных электродов и двусторонних радиопередатчиков, смонтированных в ошейники группы обезьян, Дельгадо стимулировал разные части лимбической системы. В зависимости от индивидуальных склонностей обезьян, их положения в группе и локализации стимулируемых нейронов поведенческая реакция была или агрессивной, или дружелюбной (рис. 45). Таким образом, лимбическая система оказалась связанной с бессознательным эмоциональным поведением, а также с отношением животного к другим членам группы. Эти экспериментальные данные могут иметь лишь ограниченное значение для понимания человеческого поведения, поскольку оно в первую очередь обусловлено не биологически, а социально. Однако и в поведении человека явно участвуют бессознательные эмоциональные факторы.

Субсенсорные явления. Субсенсорные феномены тоже принадлежат к области бессознательных процессов. Гершуни показал, что возможна выработка условных рефлексов на такие сенсорные стимулы, которые остаются ниже порога ощущения. Примером субсенсорного стимула может служить звук такой малой

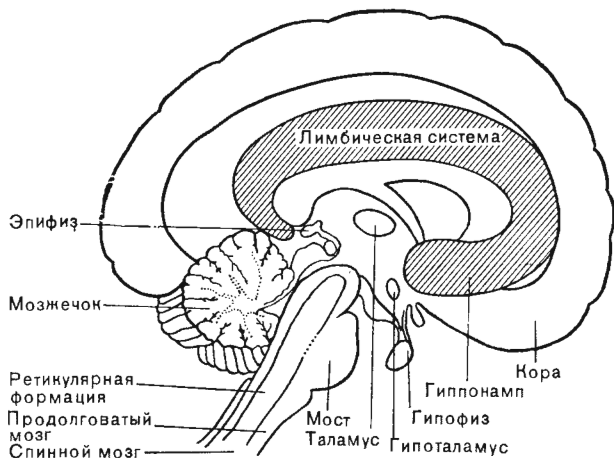


Рис. 43. Лимбическая система (заштрихована) в скрытой медиальной зоне больших полушарий.

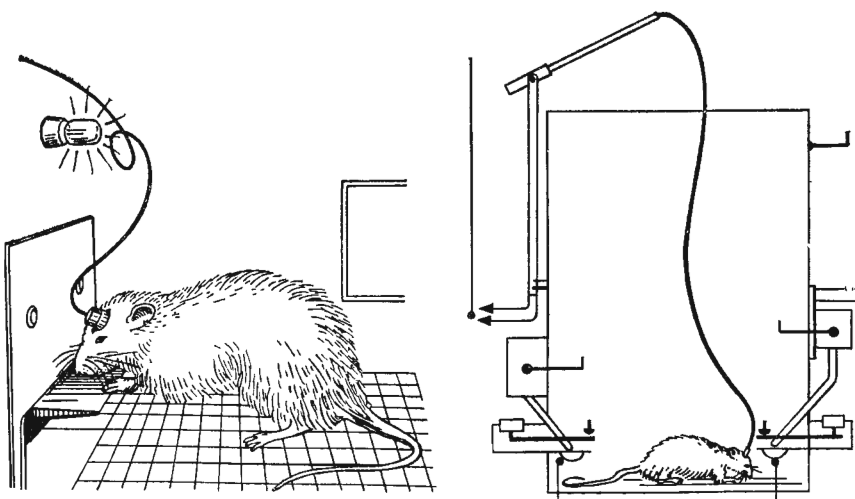


Рис. 44. Эксперименты Олдса по самостимуляции. Слева видна педаль, которая замыкает цепь, когда крыса нажимает на нее. В результате через вживленные электроды происходит самостимуляция. На схеме справа показано другое экспериментальное устройство с педалями на противоположных концах камеры. Одна из них служит для получения пищи, другая — для замыкания электрического тока.

интенсивности, что испытуемый его не слышит, хотя этот звук изменяет электрическую активность его мозга.

Интероцепция. Обратимся к интероцептивным висцеральным импульсам, которые, как мы видели, доходят до высших центров, не вызывая ощущений. В то же время они сильно влияют на поведение человека или животного. «Темные чувства», возникающие во внутренних органах, были описаны Сеченовым еще в 1866 г. За неимением более точного термина

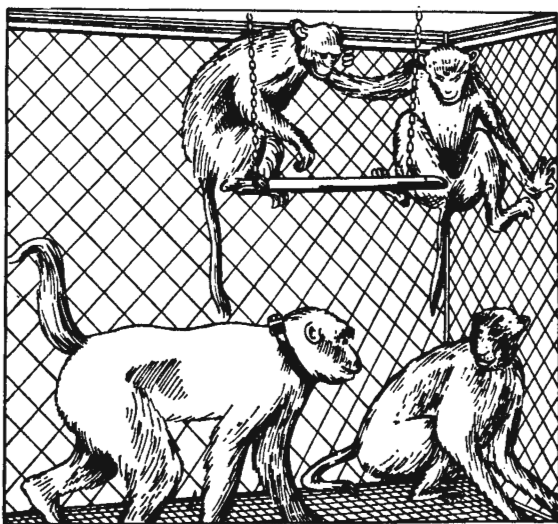


Рис. 45. Опыт Дельгадо с телеуправлением. Лимбическая система или гипоталамус стимулируется через коротковолновый радиоприемник, встроенный в ошейник животного. В ответ возникает или агрессивное, или дружелюбное поведение.

эти ощущения в совокупности описывались как «общее состояние» или «висцеральное ощущение». Очевидно, что совокупность импульсов, поступающих по висцеральным афферентным путям, влияет на психическую деятельность через посредство какого-то бессознательного механизма.

Собственные исследования. В одном из наших опытов испытуемые-добровольцы проглатывали трубку с резиновым баллончиком на конце. Трубка вводилась в верхний отдел тонкого кишечника под контролем рентгеноскопии. Баллончик раздували при помощи резиновой груши, и давление в нем контролировалось манометром. На голове лежащего расслабившегося испытуемого укрепляли электроды для записи ЭЭГ. Когда появлялась обычная альфа-активность покоя, приступали к сти-

муляции кишечника: при раздувании баллончика стенка кишки безболезненно растягивалась. Такое interoцептивное раздражение приводило у всех испытуемых к исчезновению альфа-ритма и десинхронизации ЭЭГ; это показало, что стимуляция кишечника совершенно так же, как экстероцептивные стимулы, вызывает ретикулярную активацию. С изменением ЭЭГ сопоставляли субъективные ощущения испытуемых. В 70% случаев испытуемые ничего не чувствовали: ретикулярное «пробуждение» не сопровождалось субъективными феноменами. В 30% случаев появлялось смутное ощущение натяжения; боль возникала лишь очень редко.

В другой серии опытов испытуемые проглатывали трубку с двумя баллончиками. Расстояние между ними составляло 15—20 см, и раздувались они независимо друг от друга. Давление также контролировалось в каждом баллончике отдельно. Регистрация ЭЭГ в этих опытах показала, что высшие центры дифференцировали стимуляцию двух разных отрезков кишки (рис. 46). В этих опытах испытуемые тоже не сообщали ни о каких ощущениях. Как показали результаты, висцеральные импульсы влияют на активность центральных нервных структур, не достигая сознания, и, таким образом, ретикулярная активация и сознательная деятельность связаны с разными механизмами.

Сознательная активность, хотя она и требует усиления ретикулярной функции, отличается от пробуждения: диффузное бодрствование не означает осознанных ощущений. Это также показали наши опыты.

Перевод висцеральных импульсов в сознание. Как уже упоминалось, ребенок научается сознательно контролировать импульсы, приходящие из двух висцеральных рецепторных зон. В результате растяжение мочевого пузыря и прямой кишки становится ощутимым и соответственно их опорожнение — управляемым. Исходя из этого, мы попытались условнорефлекторным путем добиться того, чтобы импульсы, поступающие из кишечника, доходили до сознания. Как и в эксперименте, описанном выше, испытуемый проглатывал трубку с баллончиком, а на голове у него укреплялись электроды для записи ЭЭГ, после чего определяли порог десинхронизации альфа-ритма (объективный порог). Затем ступенями по 5—10 мм рт. ст. усиливали давление на кишечную стенку, пока не достигалась такая его величина, при которой испытуемый ощущал в животе натяжение. Это принимали за субъективный порог. После этого производили ряд проб, уменьшая максимальное давление ступенями по 10 мм рт. ст., но теперь это сочеталось с речевыми стимулами, например: «дается раздражение» или «сейчас вы почувствуете растяжение в животе». После 20—30 таких сочетаний испытуемые сообщали об ощущении натяжения

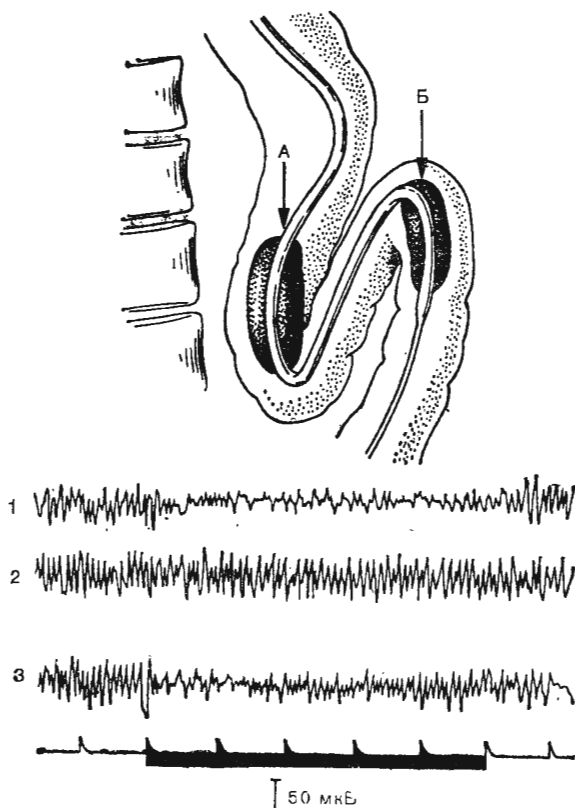


Рис. 46. Высшие нервные центры способны различать импульсы, которые возникают в участках кишки, разделенных расстоянием 15—20 см. Раздувание баллона А вызывает типичную блокаду альфа-ритма (1). Многократная стимуляция ведет к привыканию (2). После привыкания электрическая активность головного мозга вновь меняется при раздувании баллона В (3).

гораздо ниже прежнего субъективного порога. Иными словами, при помощи словесного подкрепления у испытуемых вырабатывали осознание кишечных стимулов, которые раньше не осознавались. Таким образом, в этих опытах мы воспроизводили тот процесс, в результате которого ребенок научается осознавать импульсы, возникающие в мочевом пузыре и прямой кишке.

Возникает вопрос: может ли такое обучение, в результате которого висцеральные импульсы доходят до сознания, происходить естественным путем? В настоящее время мы можем ответить, что уже в раннем детстве ребенок научается условно-рефлекторным путем осознанно воспринимать целый ряд висцеральных компонентов жизненных функций (голод, жажду,

позывы на мочеиспускание или дефекацию). Сознательное восприятие иных висцеральных стимулов, кроме указанных выше, следует считать патологией или по меньшей мере излишним бременем для высших центров.

Еще одно проявление условнорефлекторной выработки сознательного восприятия висцеральной активности, сходное с нашими опытами, наблюдается, когда после долгой болезни сердца больные начинают ощущать малейший недостаток кислорода в сердечной мышце. Поэтому можно сказать, что у здоровых людей многие висцеральные импульсы должны оставаться неосознанными. Наше мнение по этому вопросу сходно с тем, что мы высказывали в связи с фрейдистским психоанализом, а именно что доведение инстинктивных, бессознательных процессов до сознания может помочь излечению некоторых болезней, но в то же время иногда вызывает нежелательные комплексы или невроз. В психоаналитической практике известны случаи, когда внимание ничего не подозревающих пациентов привлекалось к несуществующим комплексам, связанным, например, с их родителями. Терапия путем «забывания» часто оказывается более благотворной, чем доведение бессознательных процессов до сознания.

Биология сознательного состояния — неизученная область

Прочтя предыдущий раздел, читатель-небиолог вправе задать несколько своеобразный вопрос: если столько важных психических процессов и событий в висцеральной сфере происходит вне сознания, то что же остается в сознательной сфере и какие психические процессы определяют сознательное состояние?

Восприятие — сознательная деятельность. Мы попытались ответить на этот вопрос в начале главы и хотим только добавить, что большинство сенсорных и моторных функций, связанных с *внешней средой* (ввод или прием информации, выдача инструкций, говоря на языке кибернетики; *соматические* афферентные или эфферентные процессы — на языке физиологии), осуществляются сознательно. Таким образом, осознание прежде всего распространяется на информацию из внешнего мира, которая отражается в ощущениях и обработка которой приводит к активности, главным образом к произвольным движениям.

Кроме того, мы осознаем также целый ряд психических явлений, не связанных непосредственно с сенсорными и двигательными функциями. Мы испытываем какую-либо эмоцию (радость, горе и т. п.) и в то же время осознаем это (наряду с этим, конечно, существуют и неосознаваемые переживания,

как мы уже говорили). Мы можем вспоминать что-нибудь и тут же осознавать, что мы это вспоминаем, и т. д.

Самосознание. Сознательное состояние, таким образом, означает, что мы осознаем существование наших собственных психических процессов. Этот накладывающийся феномен и служит основой самосознания. В связи с нашими ощущениями, действиями и переживаниями мы осознаем существование и единство нашей личности. Психофизические методы, описанные в на-

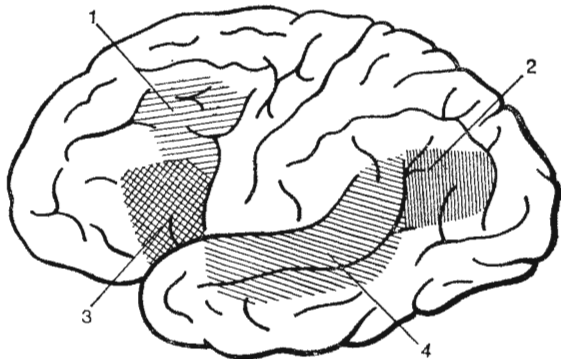


Рис. 47. Кортикальная локализация речевой функции. Повреждения разных участков коры больших полушарий могут нарушать письмо (1), чтение (2), речевую артикуляцию (3) или понимание речи (4).

чале книги, используют эту способность человека, называемую интроспекцией.

Возникает вопрос: каким образом развилась эта человеческая способность осознавать психические процессы, связанные с окружающей средой? Как уже упоминалось выше в этой главе, осознание включает в себя одновременное отражение событий в форме речи или мысли («внутренней речи»).

Вторая сигнальная система. В ранней истории человечества должно было наступить качественное изменение в способах коммуникации, выходящее за пределы сигнального языка, свойственного сообществам животных. Это должно было произойти, когда возникла нужда в *членораздельной человеческой речи* в связи с примитивной общественной жизнью и коллективным трудом (рис. 47). Развитие речевой функции одновременно означало появление сознания. Язык примитивных людей был предельно конкретным: каждое естественное явление называлось своим именем. Так, например, имелись разные слова для дождливой погоды, ясной погоды и солнечной погоды, а отвлеченного понятия «погода» не существовало. Такие языки, сходные со звуками животных, были односложными, и в них преобладали бессознательные эмоциональные элементы.

В процессе все более дифференцированной трудовой деятельности и общественного развития из этой бессознательной, односложной, конкретной, эмоциональной речи развилась наша сознательная, членораздельная, абстрактная и рациональная речь. Мы не можем рассматривать здесь физиологию речи, но отметим, что, учась первым словам (вторичным сигналам), обозначающим внешние раздражители, ребенок делает первые шаги по пути к абстракции. Говоря «окно», он называет не только определенный знакомый ему предмет, но и все те сходные предметы, которые он может воспринять с помощью первой сигнальной системы.

Физиологическую основу обобщения вторичных сигналов надо искать в процессах иррадиации и генерализации возбуждения в коре большого мозга. Все новые слова, выученные ребенком, приводят в действие такой механизм. Когда мы выражаем общие качества окружающих предметов, процессы *абстрагирования* приводят к тому, что слова становятся понятиями. Понятия возникают в результате отделения существенных свойств и отношений от несущественных. В мозгу это происходит в форме концентрации возбуждения. Таким образом, биологическая основа абстрагирования — это иррадиация и концентрация в мозговых нейронах вновь образованных сигналов, выраженных в словесной форме.

По мнению большинства авторов, мысли человека, не выраженные вслух, можно рассматривать как «внутреннюю речь». Возбуждение, относящееся ко второй сигнальной системе, в этом случае возникает, но оно не вызывает двигательных реакций, т. е. движений, необходимых для произнесения слов (мышцы гортани, языка, лицевые мышцы и др. не приводятся в действие). Сознание, таким образом, связано со второй сигнальной системой.

Фрагментарность биологических данных. Читатель, который хочет получить сведения об энергетике человеческой психики, с удивлением увидит, что эта часть нашей книги предлагает ему только умозрительные гипотезы, а не твердо установленные биологические факты, как в остальных частях книги. Причина этого — отсутствие данных, которые позволили бы сформулировать физиологическую теорию сознания. Даже имеющиеся разрозненные сведения не все полностью проверены. Таковы, например, клинические наблюдения, которые привели к предположению о связи между сознанием и лобными долями коры.

В последние несколько лет пришлось внести значительные изменения в теории относительно сознания. Имеющиеся данные, хотя они все еще похожи на неузнанные части складной картинки, говорят о том, что сейчас необходим решительный

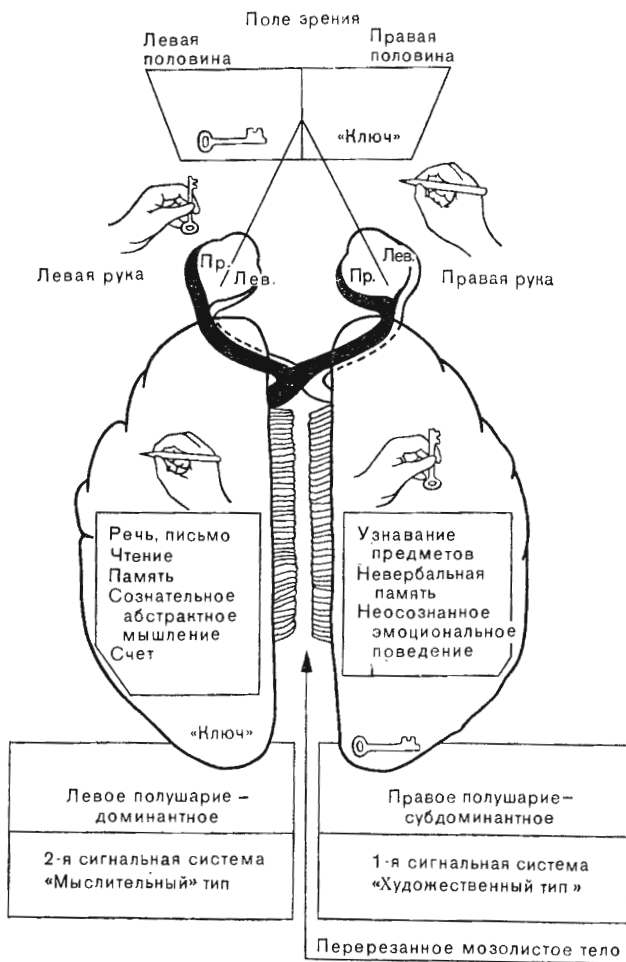


Рис. 48. Данные Сперри, полученные при исследовании больных с «расщепленным» мозгом. Перерезка связей между полушариями позволяет установить, что сознательное абстрактное мышление и обработка речевой информации происходят в доминантном полушарии, а конкретным отражением среды и восприятием информации с эмоциональной окраской ведаёт другое, субдоминантное полушарие.

пересмотр представлений о механизме переработки информации в головном мозгу.

Начиная со второй половины 60-х годов Роджер Сперри (R. Sperry) опубликовал ряд статей о больных, у которых с лечебной целью пришлось перерезать всю систему волокон, соединяющих большие полушария. Это так называемое мозо-

листое тело содержит около 200 млн. волокон и служит для координации активности симметричных мозговых центров. После перерезки этого пучка волокон оба полушария становятся независимыми центрами переработки информации.

У этих больных с «расщепленным» мозгом не было обнаружено никаких резких отличий от нормальных людей; не изменились по сравнению с дооперационным состоянием их речь, интеллект, память, движения и эмоции, т. е. вся их личность. Но когда при помощи специальной аппаратуры подвергли анализу переработку зрительной информации, приходящей от левой или правой половины поля зрения, восприятие звуковых стимулов, поступающих в правое или левое ухо, и тактильные ощущения, возникающие при прикосновении к предмету одной рукой, обнаружили значительные различия между двумя полушариями.

Остроумный и тонкий прибор, сконструированный для раздельного исследования односторонних ощущений, позволил показать, что у правшей речь и числа воспринимаются левым полушарием, к функциям которого относятся также узнавание букв и восприятие абстрактных понятий. Правое полушарие ответственно за узнавание физических объектов, за переработку информации, не связанной со словами или числами, и за восприятие информации с эмоциональной окраской, возникающей при человеческом общении. У левшей отношения обратные. Очевидно, «доминантное» полушарие реагирует на абстрактные сигналы «второй сигнальной системы», а «субдоминантное» — главным образом на конкретные сигналы «первой сигнальной системы» (рис. 48). Если связи между полушариями не нарушены, эта асимметрия незаметна благодаря координирующей функции мощной сети волокон. Возможно, однако, что у одних людей «речевое» полушарие доминирует над «неречевым», а у других отношения обратные. Еще Павлов различал людей «мыслительного» и «художественного» типа.

Доминирование одного полушария над другим известно давно. В 1860 г. Брокá (Вроса) локализовал центр речи у правшей в левом полушарии (см. рис. 47). Еще в 1874 г. Джексон (Jackson) обнаружил, что контралатеральное полушарие играет роль в «гармонизации» зрительных ощущений. Позднее современные хирургические и экспериментальные методы позволили исследовать функции каждого полушария отдельно. Открытые недавно законы полушарной специализации, возможно, позволят ближе подойти и к пониманию сознания. Может оказаться, что предпосылкой сознания является специфическое взаимодействие между совокупностями информации, перерабатываемыми по отдельности двумя полушариями.

ПРИБРЕТАЕМЫЙ МОЗГОМ ОПЫТ: НАУЧЕНИЕ И ПАМЯТЬ

В частях I и II был прослежен до разных уровней головного мозга путь, который проходят сигналы, поступающие из внешней среды или от собственного тела, и была рассмотрена переработка этих сигналов. Были указаны два механизма передачи входной информации нейронам большого мозга. Один из них состоит из системы специфических сенсорных путей с ощущением в качестве «конечного продукта», а второй — из неспецифической ретикулярной системы ствола мозга, которая управляет бодрствованием, т. е. энергетикой переработки информации.

В дополнение к этим двум механизмам в переработке информации участвует еще третий механизм: внешние стимулы инициируют в головном мозгу также процессы научения и запоминания. В результате могут меняться пределы и направление деятельности мозговых нейронов. Иными словами, мозг «включает» и поддерживает чрезвычайно пластичные и гибкие функции, которые обеспечивают приспособление к окружающей обстановке. Это третье свойство системы, перерабатывающей информацию, — способность *накапливать прошлый опыт*, — пожалуй, дает центральной нервной системе наилучшие возможности приспособления к среде.

Тройной путь информации. Этот «тройной путь» образует сложно взаимосвязанную систему: истинное ощущение невозможно без его осознания или без появления следов памяти, а функция памяти в свою очередь зависит от ощущения и бодрствования.

Третий путь будет рассматриваться в двух последних главах. Биология научения и памяти сейчас в моде. Это можно объяснить двумя причинами: 1) во многих отраслях науки укореняется кибернетический подход, и все системы управления содержат блоки памяти, основанные на аналогии с функцией биологической памяти; 2) на различных общественных и научных уровнях мы сталкиваемся с проблемой обучения, т. е. с овладением быстро растущим объемом информации и ее хранением.

Ниже будут рассмотрены физиология научения и механизмы записи и хранения информации, т. е. важнейшие функции мозга, обеспечивающие приобретение опыта.

Глава 10

Образование связи между процессами, протекающими в мозгу: научение

Большинство сенсорных механизмов, будучи врожденными, в течение всей жизни индивидуума служат его приспособлению к среде одним и тем же способом. Действует ли на роговицу глаза струя воздуха или прикосновение постороннего тела, мигательный рефлекс одинаково вызывается импульсами, возникающими в болевых рецепторах роговицы. Такие формы приспособления определены генетически, и у всех представителей данного вида (например, у всех людей) возникают одни и те же рефлексы. Такие рефлексы называются безусловными.

Безусловные и условные стимулы. Сенсорный путь участвует также в приобретенной рефлекторной активности, которая формируется у индивидуума в течение жизни. В процессе филогенеза фиксированная система врожденных, *неизменных* рефлексов оказалась недостаточной для выживания в изменяющейся среде. Животному, например, поздно начинать защищаться, когда враг уже схватил его. Поэтому развились такие поведенческие функции — более пластичные, чем безусловные рефлексy, — которые позволили животному приспосабливаться к непрерывным изменениям среды. Такие рефлексy вырабатываются, когда импульсы поступают в головной мозг по разным путям более или менее одновременно: условные рефлексy — это результат образования связи между процессами, происходящими в мозгу. Разного рода стимулы, сами по себе несущественные (шумы, запахи, тени и т. п.), могут вызывать ощущения, которые ассоциируются с другими, например с возникающими при нападении врага. В дальнейшем эти ассоциированные «сигналы» тоже будут вызывать оборонительное поведение.

Результат условнорефлекторного научения, часто входящий в сложные поведенческие акты в качестве скрытого, едва заметного компонента, может принадлежать к одному из следующих двух типов (оба они воспроизводимы в лабораторных условиях): первый тип — это павловский классический условный рефлекс, авторой — оперантная реакция.

Тип I. Научение путем выработки классического условного рефлекса

При описании роли рефлексов в поведении лучше всего следовать за ходом мысли Павлова. У детенышей в течение некоторого времени после рождения слюноотделение (в данном случае безусловнорефлекторное) можно вызвать, только положив животному пищу в рот, т. е. химически стимулируя вкусовые луковицы. В дальнейшем *сами по себе несущественные* стимулы, например цвет или запах мяса, сделаются *сигналами* безусловных (например, существенных химических) раздражителей, и животное будет отвечать слюноотделением на разные сочетающиеся с безусловными зрительные или обонятельные стимулы. Это уже не врожденная реакция (она никогда не возникает у животных, вскормленных молоком) — животное должно ей обучиться.

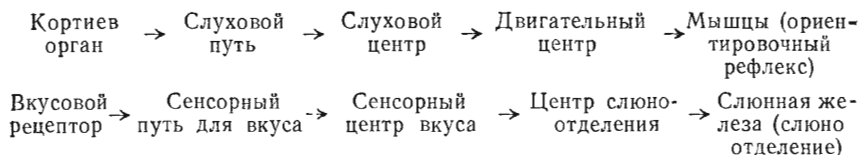
Условный стимул как сигнал. Импульсы, вызываемые безусловным стимулом (например, химическим раздражением от мяса), могут дойти до специфических нейронов в головном мозгу одновременно с импульсами, вызванными другим, ранее несущественным стимулом (например, запахом мяса); несколько таких совпадений превратят нейтральный стимул в сигнал, способный самостоятельно вызвать автоматическую реакцию (например, слюноотделение).

Естественные условные рефлексы, например такие, как описанный выше, формируются в течение жизни животного. В то же время в лабораторных условиях с помощью специального оборудования можно вырабатывать искусственные условные реакции. При простейшей форме выработки животному одновременно дают пищу и включают звуковой стимул. После нескольких сочетаний один лишь звук начинает вызывать слюноотделение.

Необходимость сочетания стимулов. В такого рода экспериментах одновременно активируются *две сенсорные системы* животного: в подкорковые и корковые слуховые области приходит возбуждение от звукового раздражителя, а представлениям в продолговатом мозгу, таламусе и коре адресуется химический (вкусовой) стимул. Оба они сами по себе могут действовать как безусловные раздражители, так как каждый может вызывать автоматическую реакцию. Пища вызывает движение или слюноотделение, а звук — ориентировочный рефлекс (поворот головы к источнику звука).

Если импульсы, вызываемые двумя безусловными стимулами, несколько раз придут в центральные структуры одновременно, то между двумя центрами образуется особого рода связь. *Направлена* она будет в сторону биологически более важного, т. е. более сильного рефлекса. Для указанного выше

сочетания стимулов эту связь можно представить следующим образом:



Биологически менее важный ориентировочный рефлекс исчезает (привыкание), а звуковой стимул вызывает более сильную реакцию, связанную с приемом пищи. Для вновь образованного рефлекса используется эфферентная ветвь автоматической, врожденной рефлекторной дуги. Сущность механизма приобретенного рефлекса состоит в связи между центральными структурами, участвующими в обоих видах реакций. Но, как мы увидим, связь эта временная.

Новый рефлекс удовлетворяет условию сочетания стимулов: он образуется в результате одновременного прихода двух разных серий импульсов в высшие центры. Биологически менее важный стимул приобретает роль сигнала и становится условным стимулом, способным передать информацию, которая содержится в более сильном безусловном стимуле; если связь стала прочной, этот последний перестает быть необходимым.

Тип II. Инструментальное (оперантное) научение

С этой формой условнорефлекторного научения можно познакомиться на другом хорошо известном примере. Выработка рефлекса происходит без сочетания стимулов и без применения условного стимула. Принцип эксперимента состоит в том, что животное получает или награду (пищу), или наказание (боль) в зависимости от того, нажало оно или не нажало на рычаг. В нескольких первых пробах нажатие на рычаг осуществляется в результате спонтанной беспорядочной активности животного. При первом таком случайном нажатии животное получает пищу. Это *подкрепление* будет приводить к повторению удачной реакции: животное будет снова нажимать на рычаг в надежде получить пищу. Частота двигательных реакций зависит от самого животного: когда оно захочет получить корм, оно будет нажимать на рычаг. Наклон кривой, приведенной на рис. 49, отражает частоту осуществления выработанной реакции.

Важное значение подкрепления. Инструментальный (или оперантный, по терминологии Скиннера) условный рефлекс всегда представляет собой активную двигательную реакцию, для которой подкрепление служит самым важным фактором. На эту реакцию можно влиять, изменяя частоту подкрепления.

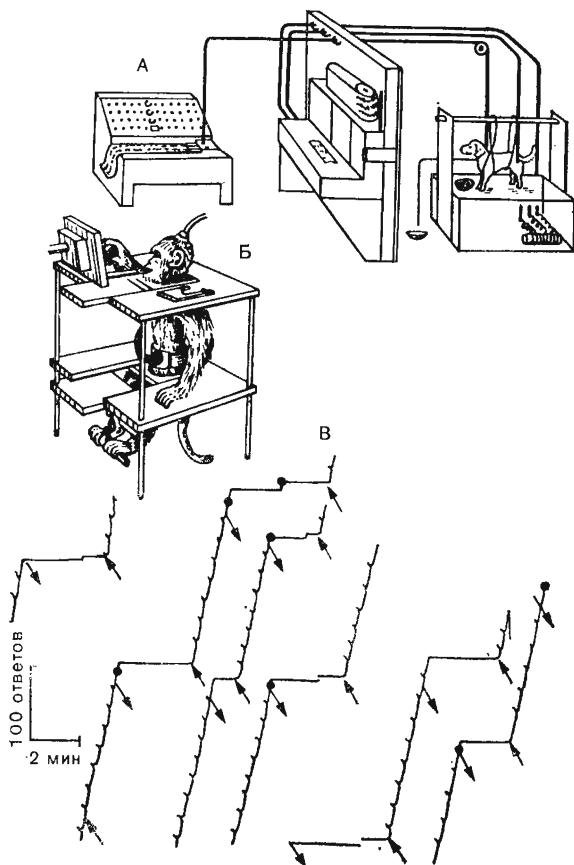


Рис. 49. А. Схема экспериментальной установки для выработки классических условных рефлексов. Б. Аппарат, применяемый для выработки инструментальных условных рефлексов. Животное не может двигаться, в его головной мозг вживлены электроды, а внутренние органы можно стимулировать через введенные в них трубки. Животное получает пищу при нажиме на рычаг. В. Кривая научения, показывающая частоту нажимов. В горизонтальных промежутках между двумя стрелками пищевое подкрепление не подается.

Оперантное научение очевидным образом отличается от описанного выше опыта с выработкой классического условного рефлекса. Этот тип научения впервые в 1913 г. описал Торндайк (Thorndike); он объяснил свои результаты явлением, которое он назвал *законом эффекта*. Согласно этому закону, двигательная реакция усиливается положительным результатом (например, получением пищи), к которому приводит случайная активность животного. Эта теория согласуется с представлением Дарвина, что только такое поведение прочно закрепляется, которое су-

ственно для выживания индивидуума и вида. Следует подчеркнуть, что в отличие от павловского условного рефлекса двигательная реакция в этом случае не вызывается внешним стимулом или сигналом, а вырабатывается на основе подкрепления, которое следует за определенным движением. Сложные стимулы, связанные с обстановкой, служат фоном и приобретают значение только в случае дифференцировки, когда, скажем, нажатие на рычаг подкрепляется при наличии одного стимула (например, шума машины) и не подкрепляется при другом стимуле (например, свистке).

Снова совмещение во времени. Что касается мозгового механизма инструментального научения, то и здесь, как и при павловском условном рефлексе, следует предполагать образование временной связи между двумя функциональными системами. При ориентировочной двигательной активности импульсы обратной афферентации активируют нейроны проприоцептивного представительства в головном мозгу. За этим следует возбуждение, вызванное пищевым подкреплением. В результате в обеих центральных областях происходит специфическое повышение возбудимости. По мнению большинства исследователей, предпосылки для выработки условных реакций того и другого типа одни и те же: требуется более или менее одновременное возбуждение двух разных областей мозга (рис. 50).

Развитие оперантных условных рефлексов скорее всего связано с удовлетворением какой-нибудь физиологической потребности (например, голода) в процессе подкрепления. Согласно Халлу (Hall), для того чтобы поведение прочно закрепилось, в его основе должно лежать стремление удовлетворить какую-то насущную потребность. Двигательная реакция, достигающая этой цели, тем самым ослабляет побуждение. К этому вопросу мы вернемся позже.

Программированное обучение: игральные автоматы. На основе работы Скиннера оперантное научение используется во многих областях человеческой деятельности. Созданные в последнее время теории программированного обучения тоже содержат элементы этих рефлексов, поскольку обратная связь у обучающегося используется для подкрепления. Программы с подкреплением используются также при конструировании различных игровых автоматов: время от времени играющий получает награду (подкрепление), чтобы он не потерял интерес к игре, но нажатие на рычаг (или вкладывание монеты) должно быть достаточно частым, чтобы владелец автомата получал прибыль.

Ошибочное научение; суеверия. Скиннер исследовал также биологическую основу суеверий и нашел, что у животных можно обнаружить формы поведения, сходные с различными суевериями у человека. Он установил, что в их основе лежит

образование какой-то «ошибочной» связи в головном мозгу, т. е. выработка неадекватного поведения.

«Заблуждающиеся» голуби. Неоправданное, случайное подкрепление (награда) в опытах с животными может вызывать у них «заблуждения». Примером такого случайного процесса может служить следующая экспериментальная ситуация. Голубя помещают в скиннеровский ящик, на одной из стенок которого

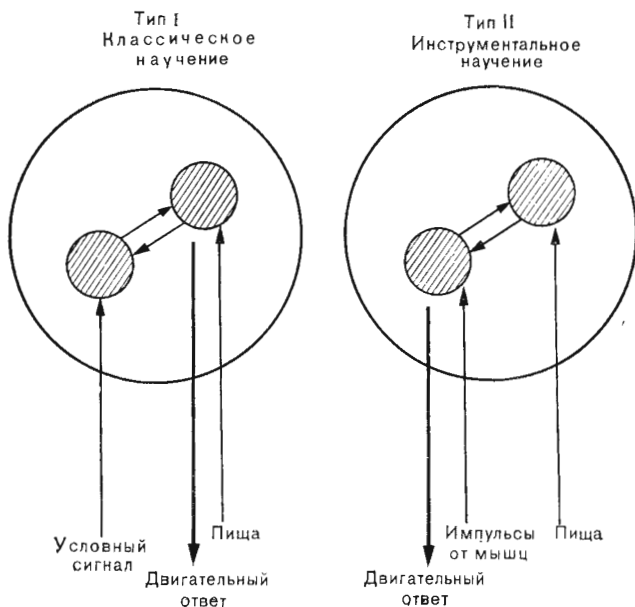


Рис. 50. Как классическое условнорефлекторное, так и инструментальное научение может быть объяснено теорией одновременного возбуждения.

расположены освещенные разноцветные кружки. В этой же стенке проделано отверстие, через которое голубь получает пищу каждый раз, когда он клюнет, скажем, красный кружок. После нескольких проб голубь начинает клевать его все чаще, и таким образом вырабатывается оперантный условный рефлекс. Корм подается после определенного числа ударов клювом, например после 20 или 50, и птица приспособляется к такой частоте подкрепления. Клевание оказывается довольно регулярным и прекращается только на время получения пищи, а затем возобновляется. Такая форма поведения может сохраняться в течение нескольких дней. Если из-за какой-то неисправности автоматической кормушки голубь неожиданно получит пищевое подкрепление, например после случайного движения правой ноги, он будет снова и снова повторять это движение, так как в высших центрах между этой двигательной реак-

цией и ее результатом (получением пищи) уже образовалась связь. Такова вкратце экспериментальная модель ошибочного поведения.

Мы также наблюдали ошибочное поведение у подопытных обезьян. Животное должно было нажать на рычаг 25 раз, чтобы получить конфету из металлической трубки, укрепленной на расстоянии около 10 см от рта. Однажды, когда обезьяна случайно коснулась трубки ртом, конфета выпала перед ней тогда, когда она не должна была ее получить, если бы автоматическая кормушка не была испорчена, так как это не было 25-е нажатие на рычаг. Случайное подкрепление побудило обезьяну стараться прикоснуться ртом к трубке, и мы еще долго могли наблюдать такое поведение.

Аналогия с человеком? Аналогия с действиями человека, основанными на суевериях, очевидна. Учителя и психологи часто наблюдают такие действия у детей, особенно в период полового созревания, когда научение идет особенно интенсивно. В развитии таких явлений у человека (и, возможно, у животных) участвует эмоциональное состояние тревоги. Известно, что ошибочные ассоциации возникают на фоне страха или тревоги и имеют целью избавление от страха. Суеверия, основанные на ошибочных заключениях о причинных связях, передаются из поколения в поколение и при сходных обстоятельствах возникают снова и снова. К безобидным проявлениям такой воображаемой причинной связи относится, например, ношение талисманов или надевание одной и той же одежды на экзамены.

Процесс выработки условного рефлекса

Процесс формирования оперантных условных реакций понятен из сказанного выше. За каким-то случайным движением следует награда, и это подкрепление ведет к повторению того же движения со все большей частотой. Выработка классического условного рефлекса происходит иначе.

Методика выработки условного рефлекса. Способ выработки классических условных рефлексов, принятый в павловских опытах, состоял в *одновременном* предъявлении двух стимулов. Один из них ранее не имел никакого отношения к данной реакции. Позднее он становится условным сигналом. Второй одновременно применяемый стимул, который называется безусловным или подкрепляющим, вызывает совершенно определенную реакцию. После нескольких таких сочетаний условный стимул сам начинает вызывать реакцию, которую можно теперь считать выработанной, или условной. Обычно условный стимул предъявляют одновременно с безусловным или на несколько секунд раньше. Оказалось, однако, что условная связь образуется и в том случае, когда более сильный безусловный стимул

предшествует более слабому условному, т. е. возможна и обратная последовательность. Если постепенно увеличивать интервал между безусловным и последующим условным стимулами, то эффект условного сигнала проявится.

Чтобы устранить ненужные ориентировочные реакции, вызываемые посторонними внешними раздражениями, опыты с условными рефlekсами проводят в специальных звуко- и светонепроницаемых камерах. Недавно к этому добавили также электрическую экранировку. Экспериментатор сидит у автоматического пульта управления в помещении, смежном с экспериментальной камерой, и отсюда задает параметры стимулов и регистрирует реакции животного (или человека). В последние годы для изучения условнорефлекторной деятельности в разных нейрофизиологических и психологических лабораториях применяется множество разнообразных экспериментальных установок. Как уже говорилось в начале этой книги, наряду с современными электрофизиологическими методами стимуляции и записи потенциалов действия опыты с обучением относятся к самым плодотворным способам исследования высшей нервной деятельности.

Привыкание. В процессе выработки классического условного рефlekса индифферентный слабый стимул сначала вызывает ориентировочный рефлекс, впервые описанный Павловым: животное поворачивается в направлении этого стимула, настораживается и т. п. Такая врожденная исследовательская реакция возникает в ответ на любое неожиданное раздражение и, как известно, связана с функцией ретикулярной формации ствола мозга. При выработке условного рефlekса ориентировочная реакция на условный стимул постепенно исчезает: происходит привыкание; это необходимое условие для появления условнорефлекторной реакции. В процессе привыкания условный раздражитель сначала становится «нейтральным», а затем в результате его сочетания с более сильным безусловным стимулом образуется временная связь между афферентным (сенсорным) звеном дуги ориентировочного рефlekса и эфферентным (двигательным) звеном сильного безусловного рефlekса. Таким образом, ориентировочный рефлекс относится к ранней фазе выработки условного рефlekса; его появление и угасание предшествуют образованию временной связи между разными мозговыми структурами.

Степень прочности. Множество экспериментальных данных указывает на то, что при одновременном возбуждении двух разных групп мозговых нейронов происходит кольцевое *распространение* возбуждения от одной из них к другой. Таким путем снижаются пороги возбуждения обеих нейронных групп, т. е. происходит облегчение передачи импульсов. Для первой фазы временной связи, без сомнения, характерно рефlekторное облегчение, возникающее между обеими центральными группами

нейронов. В результате условный стимул после нескольких сочетаний начнет вызывать условный рефлекс, но этот рефлекс будет еще слабым и может исчезнуть после нескольких проявлений, поскольку он основан только на снижении порога обоих центров вследствие распространения возбуждения.

Суммационный рефлекс. Эту раннюю лабильную форму условной реакции Павлов назвал суммационным рефлексом; другие авторы называли ее *сенситизацией*. Существует мнение, что низшие животные, главным образом беспозвоночные, способны только к такого рода суммационной реакции, или сенситизации.

Автоматизмы. После развития суммационной реакции дальнейшие повторения делают рефлекс весьма прочным, и теперь можно вызвать его даже спустя долгое время (через сутки или больше), а также выработать дифференцировку. На этой стадии реакцию можно считать истинным условным рефлексом. В последние годы были получены данные о том, что существуют особенно прочные условные связи, не исчезающие в течение всей жизни даже без подкрепления. Это выработанные автоматизмы, играющие у разных животных защитную роль. Например, как показал Кнолль (Knoll), если посадить крысу на металлическую пластинку, через которую пропущен электрический ток, она прыгнет с пластинки; после нескольких таких болевых раздражений крыса будет прыгивать с металлической пластинки на протяжении всей жизни, даже если больше не будет получать подкрепления, т. е. ударов током. Прочность условных рефлексов варьирует в широких пределах — от слабого суммационного рефлекса до выработанных автоматизмов, сохраняющихся всю жизнь. Степени прочности трудно разграничить, и вряд ли можно найти объективные критерии для такого разграничения.

Структурная организация условных рефлексов

Образование условных связей в спинном мозгу. Процессы научения, основанные на одновременном возбуждении двух групп нейронов, продемонстрированы на всех уровнях центральной нервной системы. Простые приобретенные реакции описаны у животных с удаленными большими полушариями, средним и продолговатым мозгом, но с интактным спинным мозгом. Процессы, происходившие в спинном мозгу, представляли собой весьма лабильные суммационные рефлексy, но тем не менее это были выработанные реакции.

Кошки с перерезкой над средним мозгом. Мы проводили также эксперименты на крысах и кошках с перерезками над средним мозгом. Нам удалось показать, что у таких кошек, проживших после децеребрации несколько недель, удастся выработать условные рефлексy (рис. 51). Хотя такие опыты не

пролили света на тонкие механизмы подобного рода связи, можно предполагать, что в образовании примитивных условных рефлексов участвует ретикулярная формация. Выработанная в этих опытах дыхательная реакция оказалась суммационным рефлексом: хотя для ее установления потребовалось множество сочетаний, без подкрепления она сохранялась не дольше суток. Таким образом, было показано, что ствол мозга, так же как и спинной мозг, способен к ассоциативным процессам.

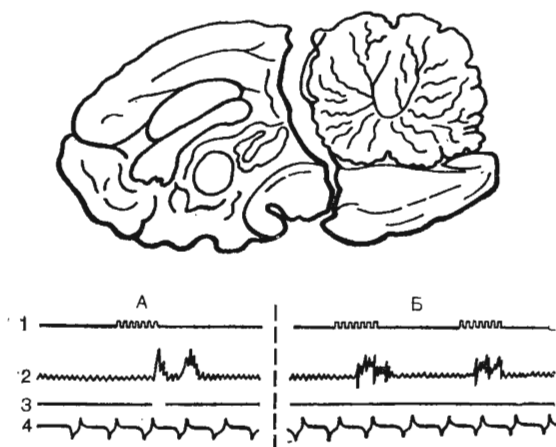


Рис. 51. Дыхательный условный рефлекс у кошек, лишенных большого мозга, т. е. обладающих только средним, продолговатым и спинным мозгом. Плоскость перерезки показана вверху. А. Дыхательный рефлекс у контрольных животных. Б. Та же выработанная реакция сохраняется после перерезки ствола мозга. 1 — условный звуковой стимул; 2 — условная дыхательная реакция; 3 — безусловный стимул (электрический удар); 4 — калибровка времени (1 с).

Еще со времени работ Павлова известно, что у декортицированных собак тоже вырабатываются условные рефлексы, но они чрезвычайно лабильны, варьируют по интенсивности и сходны с суммационными рефлексам. У таких животных, лишенных коры больших полушарий, можно выработать простые реакции на световые и звуковые стимулы, но без участия коры нельзя получить инструментальные реакции, требующие более сложной активности.

В сравнительно-физиологических исследованиях получены данные о выработке новых связей у низших животных, не имеющих мозговой коры. Временные связи наблюдались у всех изученных беспозвоночных. Кроме того, у насекомых возможно истинное условнорефлекторное поведение. Стойкие условные рефлексы образуются у всех позвоночных от рыб до человека. Но эти рефлексы исчезают, если лишить животное высшей

нервной структуры, присущей данному виду. Так, например, у пчел приобретенные реакции исчезают после разрушения надглоточного ганглия — их самого важного нервного центра.

На основании таких данных сейчас полагают, что в образовании условных рефлексов участвует самая высшая мозговая структура данного животного. У млекопитающих кора больших полушарий играет важную, хотя и не исключительную, роль в более сложных процессах условнорефлекторного научения. Менее сложные рефлексы могут формироваться у млекопитающих, и в том числе у человека, в низших нервных структурах, от спинного мозга до таламуса. Теоретически *все* уровни центральной нервной системы могут быть местом образования временных связей при условии совмещения возбуждений во времени.

Терминологические сложности. Можно поставить вопрос: вправе ли мы рассматривать такие процессы, протекающие в спинном и среднем мозгу или в таламусе, как условные рефлексы в классическом павловском смысле? Но это в большей или меньшей степени вопрос семантики. Механизмы суммационного и истинного условного рефлекса одни и те же. Суммационный рефлекс — это *начальная* стадия научения, по мере дальнейшего подкрепления он постепенно становится прочнее. Провести границу между разными стадиями было бы так же трудно, как отделить выработанные автоматизмы от условных рефлексов, требующих подкрепления (см. выше). Система, лежащая в основе сложных форм поведения, расположена в мозгу не горизонтально (т. е. не ограничена определенными уровнями — корой, таламусом, средним мозгом и т. п.), а имеет вертикальную организацию. Проявления активности различных корковых и подкорковых групп нейронов можно, таким образом, считать отдельными компонентами сложных процессов научения.

Негативный аспект научения: торможение

Условные связи не только постоянно образуются в мозгу, но, будучи временными, они также непрерывно исчезают. Торможение, возникающее при процессах научения одновременно с возбуждением, определяет преходящий характер условных рефлексов. Павлов обнаружил в высших нервных центрах многочисленные тормозные процессы, протекающие одновременно с возбуждением. Когда возбуждение затухает, вместо него развивается торможение, и наоборот. Пластичность сложной организации поведения определяется динамикой этих двух форм активности. Это явление Павлов назвал функциональной мозаикой в больших полушариях мозга,

Торможение — гиперполяризация. На нейронном уровне торможение обусловлено гиперполяризацией клеточной мембраны. В состоянии гиперполяризации электроотрицательность внутреннего содержимого клетки относительно окружающей ее жидкости еще усиливается, так что поляризация мембраны и порог генерации импульсов возрастают. Гиперполяризационный эффект создается в центральной нервной системе через *тормозные синапсы* (см. с. 137). Эти тормозные межнейронные связи могут препятствовать распространению возбуждения. Эксперименты с микроэлектродами показали, что одна нервная клетка может получать и посылать через разные входные и выходные каналы как возбуждающие, так и тормозящие импульсы. Кроме того, в центральной нервной системе известно несколько типов клеток, главная функция которых состоит в посылке тормозящих, гиперполяризующих сигналов.

Внешнее торможение. Самая простая форма торможения обусловлена тем, что во время условного рефлекса какой-то новый стимул внезапно вызывает возбуждение. В этом случае условный стимул не вызовет выработанной реакции. Это объясняется тем, что в ответ на неожиданный стимул возникает ориентировочный рефлекс, который, вероятно, изменяет направление распространения возбуждения и прерывает связь между двумя центральными очагами, понижающую их пороги. Это то, что мы называем внешним торможением, — явление, хорошо известное из повседневного опыта. Например, если внимание читателя отвлечено кем-то вошедшим в комнату, то условные связи в зрительной коре, действующие во время чтения, на время затормаживаются. Внешнее торможение не зависит от научения: это наследственная, врожденная форма активности.

Охранительное торможение. Запредельное, или охранительное, торможение — еще один врожденный поведенческий феномен. Если сила условного стимула превысит предел выносливости анализаторного нейрона, состояние возбуждения внезапно перейдет в охранительное торможение. Значение этого феномена, несомненно, состоит в защите мозговых центров от перегрузки. Механизмы охранительного торможения неизвестны, хотя ряд сопутствующих явлений был открыт и исследован Введенским и его последователями.

«Негативное» научение. Большая часть тормозных явлений, связанных с научением, — не врожденные, а приобретенные. Такие формы торможения можно было бы называть «негативным» («отрицательным») научением, поскольку они приобретаются совершенно так же, как соответствующие позитивные феномены — условные рефлексы. Если в течение длительного времени в состоянии возбуждения находится только один, а не оба высших центра, соединенных временной связью, неизменно

возникает тормозный процесс. Иными словами, такое торможение наступает в том случае, если условный стимул не подкрепляется. Любые условные стимулы могут вызвать торможение, если их долгое время применять без подкрепления. Павлов называл этот феномен внутренним торможением. Оно вырабатывается совершенно так же, как условные рефлексы, осуществлению которых оно препятствует.

Угашение. Самое важное проявление выработанного торможения — это *угашение*, наступающее, когда условный стимул не подкрепляется несколько раз подряд. Условная реакция постепенно слабеет, и через некоторое время сигнальный раздражитель можно считать угашенным. Скорость угашения находится в обратной зависимости от силы применяемых безусловного и условного стимулов: более сильные стимулы создают более прочную связь, и наоборот. Угашение, вероятно, объясняется тем, что в соответствующих высших центрах прекращается совпадение во времени двух возбуждений. Благодаря какому-то неизвестному механизму условный стимул, способный вызвать реакцию без подкрепления, вызывает также импульсацию, которая в конце концов приводит к торможению. Торможение, лежащее в основе угашения, является важной биологической функцией, так как оно способствует устранению условных рефлексов, ставших уже ненужными. Если сигнал перестает иметь значение для какой-либо биологически важной врожденной реакции (например, связанной с питанием), его продолжающееся действие было бы вредным с точки зрения адаптации к среде. Угашение, таким образом, помогает устранять ненужные функциональные связи в мозгу.

Растормаживание. Выработанное торможение — это не просто распад некоторой возбудительной системы, это активный процесс с отрицательным знаком. Для того чтобы доказать это, Павлов поставил свои остроумные опыты по растормаживанию, или торможению торможения. Неожиданные новые раздражения могут затормозить процесс угашения по механизму внешнего торможения. Например, у собаки вырабатывается условный рефлекс на свет; затем его угашают путем отмены пищевого подкрепления. На этой стадии новый, неожиданный стимул (например, звук зуммера), совпадающий со световым раздражением, приводит к восстановлению условного рефлекса благодаря переключению с торможения на возбуждение. Этот эксперимент ясно показывает, что животное не «забыло» реакцию — реакция только заторможена. Таким образом, феномен растормаживания позволяет показать активный характер торможения несмотря на то, что структурная основа этих явлений еще недоступна нейрофизиологу.

Дифференцировка. Угашение играет роль и в других формах выработанного торможения. Например, если выработан условный

рефлекс на звонок, а во время пробы включается также зуммер, то этот последний вследствие распространения возбуждения тоже будет вызывать условный рефлекс в нескольких последующих пробах. Но если звонок неизменно подкреплять пищей, а зуммер не подкреплять, то слюнный рефлекс на звонок сохранится, а на зуммер постепенно угаснет. Зуммер, таким образом, станет отрицательным стимулом, вызывающим торможение. Этот тип торможения можно объяснить тем, что высшие центры способны отличать подкрепляемые стимулы от неподкрепляемых несмотря на то, что вызываемые ими импульсы поступают в одни и те же центральные области. Это так называемое дифференцировочное торможение способствовало открытию важных нейрофизиологических феноменов.

Как мы уже говорили, описывая методы исследования органов чувств, тесты с использованием дифференцировочного торможения имеют особое значение. Такие факты, как неспособность собак различать цвета (они различают только интенсивность света), установлены с помощью этого теста. Обнаружено также, что собаки отличают движение по часовой стрелке от движения против часовой стрелки или четвертную ноту от восьмой. Дифференцировочное торможение выполняет важную функцию, так как оно помогает различать внешние стимулы. Его нейронный механизм был рассмотрен в главе, посвященной сенсорным функциям. Угашение и дифференцировка — это лишь самые существенные проявления торможения; в процессе научения встречаются и другие его формы, но здесь мы не будем их касаться.

Разлитое торможение — сон. В ответ на многократные монотонные стимулы неизменно развивается торможение. Как уже упоминалось, такие монотонные стимулы играют роль в наступлении сна. Если одиночный стимул вызывает возбуждение мозгового сенсорного центра в течение длительного времени, то развивается внутреннее торможение; если стимуляция продолжается и после этой стадии, то местные тормозные процессы распространяются на другие части больших полушарий и наступает сон. Павлов считал, что между внутренним торможением и сном существует лишь количественная разница и первое можно считать частичным сном. Монотонные раздражения неизменно вызывают гипнотическое состояние, а затем и сон вследствие распространения тормозного процесса. Повседневный опыт тоже подтверждает эту теорию. Например, во время монотонной лекции, при чтении скучной книги или пребывании в темной тихой комнате (т. е. в обстановке, бедной стимулами) неизбежно наступает дремота и в конце концов — сон.

Иррадиация — концентрация. Вернемся ненадолго к феномену дифференцировочного торможения. Как мы уже говорили, условный рефлекс вызывают помимо истинного условного сти-

мула и другие сходные с ним стимулы, возбуждающие ту же область коры (например, звонок можно заменить зуммером). Это объясняется иррадиацией, т. е. распространением, возбуждения. Если же первоначальный условный сигнал подкреплять, т. е. усиливать выработанный рефлекс, а дифференцировочный стимул применять без подкрепления, то разовьется дифференцировочное торможение. Этому процессу соответствует в мозгу концентрация возбуждения в той области, которая вначале активировалась первым условным стимулом (в нашем примере — звонком). Процесс концентрации служит основой способности высших нервных центров к дифференцировке стимулов. Согласно общему закону, *в ранних фазах* выработки условного рефлекса возбуждение, вызываемое стимулом, распространяется на соседние участки мозга. Затем рефлекс становится прочным, если возбуждение концентрируется в группе нейронов, которая служит центральным представительством условного стимула.

Отрицательная индукция. Прочно закрепившееся возбуждение очага положительного условного рефлекса вызывает в окружающих участках коры торможение (подобно тому как возбужденный участок затормаживает соседнюю область в зрительной коре). Это специфическое явление мозгового контраста называется отрицательной индукцией. Концентрированное возбуждение, вероятно, отграничено от смежных зон торможения в результате отрицательной индукции. Возможно, что и внешнее торможение основано на подобном же механизме: новый очаг возбуждения окружен зоной отрицательной индукции, которая включает оба центра, участвующие в выработке условной связи, или по крайней мере один из них. Чрезвычайно сильное торможение тоже может вызвать вокруг себя процессы противоположного знака, что можно назвать положительной индукцией. Нейрофизиологи все больше склоняются к мысли, что интенсивное, стабильное возбуждение или торможение нейронов в головном мозгу способно вызывать в других нейронах процессы обратного знака. Эти явления индукции, или контраста, относятся к основным закономерностям организации мозга.

Заключительные замечания

Сложные формы поведения. Приспособление к окружающей среде осуществляется не с помощью простых условных рефлексов, а в результате множества различных приобретенных и врожденных реакций, образующих сложную систему, компоненты которой соединены между собой многообразными связями. Сложность естественных условных рефлексов объясняется

тем, что на организм действуют не отдельные стимулы, а целые группы их. Пищевые или оборонительные условные рефлексы у животных — это в основном реакции на *окружающую среду*, так как они вызываются сложными сигналами, исходящими от среды. Если несколько раз подряд стимулы действуют в одной и той же последовательности, то безусловные или условные реакции тоже образуют *фиксированную последовательность*. Она может быть настолько прочной, что отдельный рефлекс будет ответом не на свой условный стимул, а на реакцию, вызванную предыдущим стимулом. Так создаются *динамические стереотипы* — физиологическая основа человеческих навыков. В обычных условиях более или менее недавно приобретенные стереотипные формы приспособления сочетаются с врожденными автоматическими реакциями. Пионерам исследования поведения удалось проанализировать эти комплексы и воспроизвести в лабораторных условиях их отдельные компоненты в виде различных моделей научения. Такие «чистые формы» выработанных реакций редко встречаются в естественных условиях.

Мотивация. Процессы научения у живых организмов чрезвычайно сложны, но не столько из-за сложности самой системы взаимосвязанных рефлексов, сколько из-за того, что условные реакции с мотивацией, т. е. с эмоциональной основой, образуются быстрее и сохраняются дольше, чем реакции, лишенные связи с биологическими потребностями. По мнению некоторых исследователей, единственное назначение выработки новых форм поведения состоит в удовлетворении основных физиологических потребностей и тем самым в уменьшении мотивации. Это может быть верно для научения второго типа — инструментального, но выработка рефлексов классического павловского типа отличается именно тем, что она не связана со снижением мотивации. К выработке условного рефлекса приводит образование связи между любыми двумя очагами возбуждения в мозгу, даже если ни один из использованных стимулов не имеет отношения к основным физиологическим потребностям. Например, испытуемый научается связывать индифферентные группы слов и реагировать на «пароль» экспериментатора. Однако мотивация играет роль и в классических условных рефлексах: если выработка рефлекса подкрепляется наградой или наказанием, то он будет прочнее и сохранится дольше, чем при сочетании биологически индифферентных стимулов. Тот же испытуемый быстрее научится связывать предъявляемые слова, если будет получать награду за успешный результат и наказание в случае неудачи. В свете этих фактов не удивительно, что использование мотивации стало таким популярным в различных современных теориях обучения.

Глава 11

**Другой аспект пластичности головного мозга:
фиксация и хранение информации**

Научение и память. Обычно эти два слова считают почти синонимами и, как мы увидим позже, не без основания. Однако в психологическом и биологическом плане между ними существуют значительные различия. Эти различия будут тщательно рассмотрены здесь в биологическом аспекте. Описав в предыдущей главе феномены научения, мы теперь обратимся к некоторым современным проблемам фиксации следов памяти.

Как мы подчеркивали, с биологической точки зрения научение—это результат совпадения двух сознательных или бессознательных процессов в головном мозгу. Память в известном смысле представляет собой менее сложный процесс, но в других отношениях она сложнее. Память проще в том смысле, что для ее ранней стадии, т. е. фиксации, достаточно прихода к нейронам одной серии импульсов. Эти импульсы производят в центральных нейронах какое-то функциональное или структурное изменение, создавая то, что называют *следом памяти*, или *энграммой*, за неимением более подходящего термина. Механизм фиксации следов памяти широко изучается, так как эта фаза наиболее доступна для современных экспериментальных подходов. Память в целом как психический процесс гораздо сложнее научения, поскольку она включает еще механизм *извлечения* информации; об этом механизме мы знаем лишь то, что он основан на ассоциациях, сходных с теми, какие образуются при научении.

Память и научение имеют еще одну общую особенность: и здесь и там важную роль играет повторение. Как научение основано на многократном сочетании одних и тех же стимулов, так и для образования следа памяти требуется повторение одной и той же информации.

Теория следов памяти. Было выдвинуто несколько теорий памяти, но ни одна из них не просуществовала так долго, как теория, принятая в настоящее время. Мы еще не нашли более наглядной метафоры для описания сущности памяти, чем сравнение с «восковой табличкой», использованное Платоном. Все выражения для описания явлений, связанных с памятью (след, запечатление, пластичность и т. п.), напоминают метафору Платона. В век магнитных элементов памяти это сравнение приобрело новую силу, и ученый, исследующий биологию памяти, выдвигая новые гипотезы, не обходится без той же метафоры.

Импринтинг. Термин «импринтинг» (запечатление) используется для обозначения одного из механизмов поведения животных. Австрийский зоолог Лоренц (Lorenz) вывел птенцов

из двух групп гусиных яиц: одну группу высидела мать-гусыня, другая группа была выведена в инкубаторе. Гусята, выведенные гусыней, повсюду следовали за ней, а инкубаторские птенцы, когда вылупились, первым увидели Лоренца и стали следовать за ним. Когда он смешал обе группы под одним большим ящиком, а затем убрал ящик, птенцы сразу же разделились, как только узнали своих «родителей». Такое явление, происходящее в очень раннем возрасте, Лоренц назвал импринтингом (рис. 52). Только что вылупившиеся птенцы запечатлевают в своем мозгу первый предмет, который движется и издает звуки и с этого момента следуют за ним. Это наблюдается

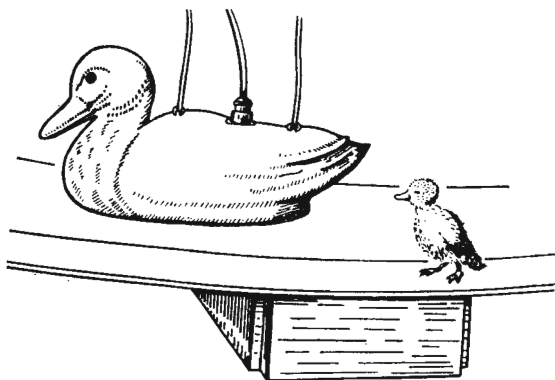


Рис. 52. В результате импринтинга утенок следует за каждым движением искусственной утки-матери — первого движущегося предмета, увиденного птенцом после вылупления.

не только у птиц, но также у некоторых насекомых, рыб и даже млекопитающих. Оно может происходить только в первый день после рождения. Причина этого неизвестна, но, как полагают, возникающие позже условные связи и эмоциональные реакции (например, страх) подавляют этот ранний механизм импринтинга, который имеет особое значение для всей последующей жизни животного. Согласно Хейббу (Hebb), значение импринтинга состоит в том, что ранние ощущения могут определять дальнейшее поведение животного (или человека). Интересно, что результат импринтинга зависит не столько от продолжительности процесса запечатления, сколько от *усилий*, производимых животным, когда оно следует за объектом импринтинга. Если экспериментальный участок усеян препятствиями, импринтинг протекает успешнее, чем в том случае, когда гусенок следует за своей естественной или искусственной матерью по гладко укатанной поверхности. Механизм такого рода запечатления должен быть сходен с фиксацией следов памяти у животных, о котором пойдет речь дальше.

Теория «двойного процесса». Важный вклад в создание современной теории следов памяти внес канадский ученый Хейбб. Основываясь на работах, проведенных до него, он опубликовал

в 1949 г. гипотезу о двойственности следов памяти. Его теоретические рассуждения послужили отправной точкой для дальнейших психологических и физиологических исследований памяти. Он полагал, что внешние стимулы тотчас же ведут к образованию лабильного следа памяти, который вскоре исчезает. Между тем длительная фиксация связана со структурными изменениями в мозгу. Механизмы этих двух процессов различны. Явление ретроградной амнезии, т. е. потери памяти на события, предшествовавшие мозговой травме, по-видимому, подтверждает теорию двойственности. Больной не может извлечь из памяти только те следы, которые фиксировались в ней в короткий период перед повреждением мозга, как и в случае судорог, вызываемых электрошоком, когда тоже стираются только лабильные кратковременные следы.

Кратковременная (лабильная) память

Замкнутые нейронные цепи. Интересно, что основой для гипотезы о физиологическом механизме кратковременной памяти послужили морфологические данные. Форбс (Forbes) в 1920 г. сообщил, что в центральной нервной системе наряду с разомкнутыми нейронными цепями на всех уровнях существуют также сложные замкнутые сети. Эти наблюдения использовал Лоренте де Но, который дал точное описание таких сетей в разных частях больших полушарий. На основе этого морфологического описания физиологам было уже нетрудно предположить практически нескончаемую *реверберацию* импульсов, не требующую подкрепления новыми сенсорными стимулами. Эти самостимулируемые, так называемые реверберирующие, замкнутые цепи, возможно, лежат в основе кратковременной памяти (рис. 53).

Самостимулируемая цепь. Базируясь на морфологических данных, Рашевски (Rashevsky) создал в 1938 г. модель памяти, состоящую из замкнутых цепей, в которых импульсы долгое время циркулируют *без подкрепления*. Новые афферентные импульсы только усиливают поток циркулирующих импульсов. Рашевски предположил также, что эти цепи играют роль не только в кратковременной памяти, но и в выработке условных рефлексов. Импульсация, вызываемая новым, условным стимулом, суммируется с реверберирующей волной деполяризации, вызывая тем самым условную реакцию. Рашевски дал также математическое описание своей теории, которая и поныне служит отправным пунктом современных теорий реверберационного хранения информации. Он применил свою математическую модель к различным психологическим процессам, связанным с памятью, но не смог объяснить с помощью этой теории усиление долговременной памяти со временем, особенно в старости.

Существование самостимулируемых цепей в сером веществе головного мозга было доказано только в 60-х годах Верцано и Негиси, которые вводили микроэлектроды в различные нейроны, лежащие на небольшом пространстве в несколько квадратных миллиметров. Они наблюдали волну импульсов, вызванную стимуляцией, которая с некоторой задержкой переходила от клетки к клетке. Задержка соответствовала времени, необходимому для синаптической передачи.

Электрическая модель памяти. В наших экспериментах, начатых также в 60-х годах, в коре, таламусе и ретикулярной формации среднего мозга у кошки регистрировались *условные вызванные потенциалы* при электрическом раздражении аффе-

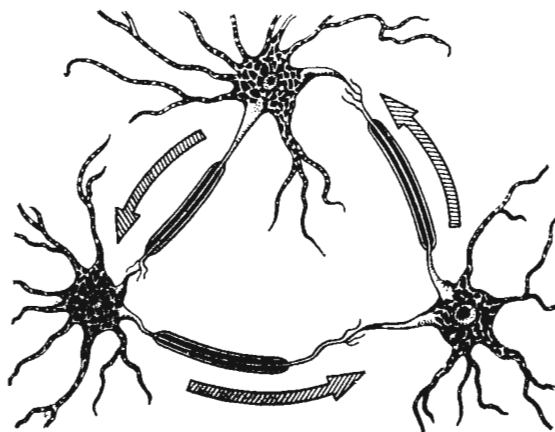


Рис. 53. Схема реверберующей нейронной цепи.

рентных нервов. Эти выработанные вызванные потенциалы мы рассматривали как «электрическую модель памяти». Без подкрепления ответы, возникавшие в одном опыте, быстро исчезали. Таким образом, их можно было считать следами кратковременной, лабильной памяти, основанными на реверберующей волне потенциалов действия в самостимулируемой цепи соответствующей группы мозговых нейронов. Для подтверждения нашей гипотезы был применен электрошок.

Действие электрошока. Воздействие электрошоком, введенное Черлетти и Бини (Cerletti, Bini), вызвало в литературе много споров. Действие на мозг электрического импульса в 120 В и 120—500 мА в течение 0,5—1 с вызывает эпилептоидные судороги. Такой электрошок приводит к полной потере сознания приблизительно на 3 мин. В течение 30 мин после шока наблюдается постепенно исчезающее затемнение памяти. Судороги длятся около минуты (тоническая фаза — несколько секунд, а затем клоническая фаза в течение 30 с). Согласно большинству авторов, импульс высокочастотного тока вызывает

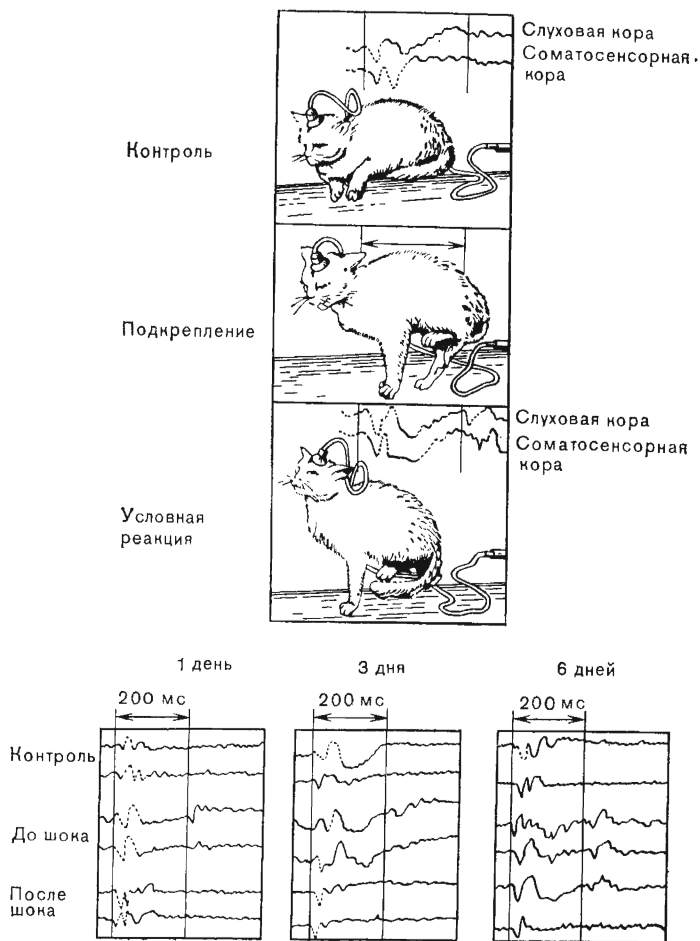


Рис. 54. Вверху: развитие запаздывающего вызванного потенциала у кошки. Внизу: спустя один день выработанный ответ еще можно угасить электрошоком, но через три и шесть дней он уже прочно закреплен.

отек мозга, который приводит к временному нарушению синаптических связей между нейронами. У больных, подвергающихся лечению электрошоком, наступает полная амнезия на события, происшедшие в течение очень короткого периода перед воздействием; память о них никогда не возвращается, и это говорит о том, что электрошок нарушает только кратковременную память. Мак-Гоу (McGaugh) полагает, что при этом разрываются функциональные реверберирующие цепи. Это позволило бы объяснить результаты наших опытов, в которых электро-

шок полностью уничтожал потенциалы, выработанные у кошек за один день при сравнительно небольшом числе предъявлений парных стимулов (около 200). Эти результаты были истолкованы как подтверждение того, что у животных создавались следы памяти в виде реверберирующих нейронных цепей. Сочетавшиеся сенсорные стимулы, разделенные промежутком в 200—400 мс, запускали циклическую активность соответствующей периодичности. Такой циклический поток импульсов состоит из бинарных элементов, но суммарный результат оказывается аналоговым — это вызванный потенциал, продукт суммации постсинаптических потенциалов (рис. 54).

Согласно гипотезе реверберирующих цепей, кратковременная память связана с изменениями только в *мембранах* нейронов. Поток импульсов, достигая высших уровней центральной нервной системы, запускает волну потенциалов действия типа «всё или ничего» в соответствующем замкнутом нейронном пути, но это ритмическое изменение потенциала не выходит за пределы мембраны и ее непосредственной близости — во всяком случае, так мы думаем теперь.

Долговременное (перманентное) хранение информации. Первая возможность: реорганизация синапсов

Большинство авторов согласно в том, что длительное сохранение следов памяти требует *структурных изменений* в центральных нейронах. Для объяснения длительного хранения информации предложены две хорошо известные гипотезы. Одна из них связывает долговременную память с усилением синаптических связей между нейронами, а вторая — с внутриклеточным хранением следов памяти.

В 1955 г. Сентаготаи (Szentagothai) описал различия в величине поверхностей синапсов в спинном мозгу в зависимости от их использования. Чтобы сделать суть этого открытия более понятной, опишем некоторые особенности синапсов — функциональных элементов, обеспечивающих передачу импульсов с одного нейрона на другой.

Строение синапсов. Аксоны одного нейрона образуют контакты с телом или дендритом следующего нейрона посредством концевых вздутий. Как эти вздутия, содержащие пузырьки, так и протоплазма следующей клетки окружены мембраной толщиной около 50 Å. Как показала электронная микроскопия, пресинаптическая мембрана отделена от постсинаптической мембраны щелью шириной 200 Å. В пресинаптических окончаниях заключено особое вещество — *медиатор*. Каждый приходящий импульс вызывает освобождение медиатора и переход его через синаптическую щель. С помощью электронного микроско-

па показано, что медиатор хранится в пузырьках, часть которых открывается в синаптическую щель.

ПСП — аналоговый сигнал. Если к синапсу не приходят импульсы, регистрация при помощи электродов, введенных в постсинаптический нейрон около мембраны, выявляет состояние покоя. При стимуляции пресинаптического волокна между двумя сторонами мембраны регистрируется разность потенциалов, которую называют постсинаптическим потенциалом (ПСП). Это *локальный* ответ, и он отличается от потенциала действия тем, что не следует закону «всё или ничего» и ограничен постсинаптическим участком мембраны. Он представляет собой аналоговый сигнал, способный генерировать в примыкающей мембране новую серию потенциалов действия (рис. 55).

В некоторых клетках медиаторы вызывают только *деполяризационные ПСП*, т. е. снижают потенциал покоя. В других клетках другие медиаторы вызывают гиперполяризационные ПСП — повышают потенциал покоя. Деполяризационные потенциалы — возбуждающие, а гиперполяризационные — тормозные. Как уже говорилось, ПСП представляет собой местный феномен, он не распространяется и служит только для запуска потенциалов действия, а сам ПСП генерируется под влиянием приходящего сигнала, т. е. потенциала действия пресинаптической клетки. Таким образом, в этой точке передача нервных импульсов происходит путем превращения бинарных сигналов в аналоговые с последующим превращением снова в бинарные сигналы — импульсы.

Медиаторы. Как полагают, в пузырьках синаптических концевых вздутий различных нейронов образуются и хранятся несколько видов веществ-медиаторов. Они служат или для передачи импульсов, или для ее торможения. Ацетилхолин служит возбуждающим медиатором; введя его, можно искусственно вызвать деполяризацию. Тормозным медиатором считают гамма-аминомасляную кислоту (ГАМК).

Таким образом, потенциал действия пресинаптического нейрона доходит только до концевой вздутия аксона, где он вызывает освобождение медиатора. Этот последний переходит через синаптическую щель на мембрану постсинаптического нейрона и изменяет ее ионную проницаемость. В зависимости от количества медиатора генерируется ПСП большей или меньшей величины. Если ПСП деполяризационный и достаточно большой, он порождает периодические потенциалы действия, которые передаются по отходящему от этой второй клетки аксону (рис. 56).

Два вида мембраны. В соответствии с этой теорией каждый нейрон должен обладать мембраной двух видов: одной напротив концевых вздутий и второй, покрывающей всю остальную клетку. Такие же два вида мембраны имеются у рецепторов,

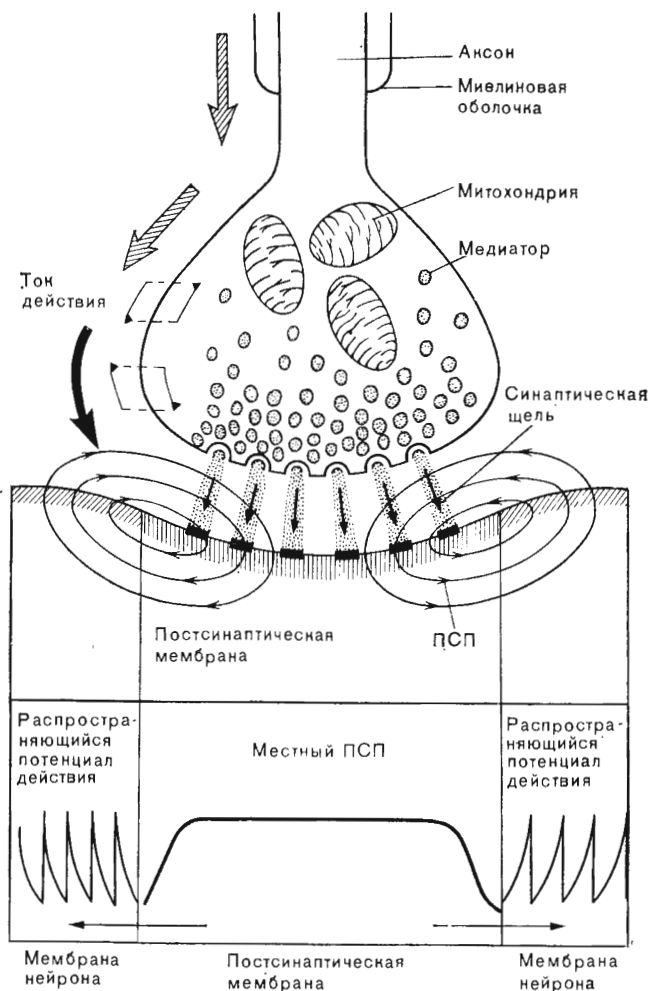


Рис. 55. Синаптическая передача импульсов. Область постсинаптических изменений, вызываемых медиатором, указана вертикальной штриховкой (здесь возникает местный ПСП).

Показано, что мембрана волокна в рецепторе способна генерировать локальный аналоговый сигнал, а в волокне вне рецептора регистрируются распространяющиеся сигналы типа «всё или ничего». Таким образом, ПСП — это генераторный потенциал, сходный с рецепторным потенциалом в местах воздействия сенсорных стимулов.

Синаптическая задержка. Время между приходом пресинаптического импульса к концевому вздутью и генерацией ПСП, называемое синаптической задержкой, измерялось при помощи микроэлектродов. Установлено, что у разных животных оно варьирует от 0,3 до 3 мс. Эта задержка складывается из отрезков времени, необходимых 1) для высвобождения медиатора, 2) для его диффузии к постсинаптической мембране и 3) для генерации ПСП.

Рост синаптических структур. Рассмотрим теперь возможную роль синапсов в хранении следов памяти. Как полагают, *абсолютное число синапсов* у одного нейрона и *величина концевых вздутий* зависят от использования пути, к которому они

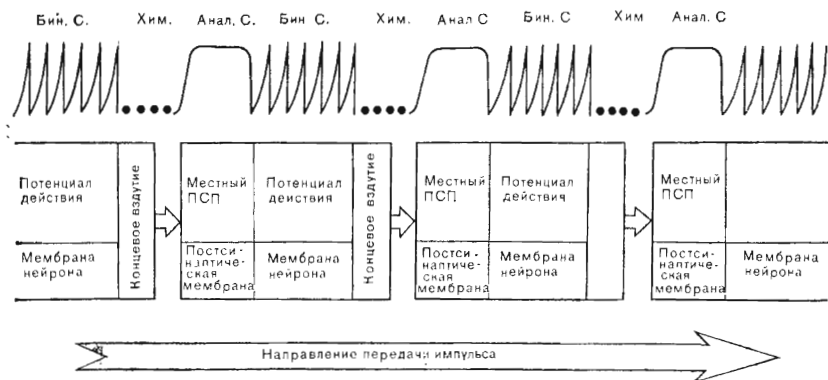


Рис. 56. Химическая передача, делающая возможным преобразование бинарных сигналов в аналоговые при распространении нервных импульсов по цепи нейронов.

принадлежат. При более интенсивном использовании эти параметры имеют тенденцию возрастать; и напротив, они уменьшаются, если проводящий путь бездействует. Это говорит о хорошей адаптационной способности аппарата, передающего импульсы. Изменения величины синапсов продемонстрированы гистологическими методами.

Более длительные ПСП. Экклс (Eccles) показал, что в высших нервных образованиях (головном мозгу) способность синапсов к адаптации выражена сильнее, чем на низших уровнях, например в спинном мозгу или в стволе мозга. Амплитуда и длительность ПСП в головном мозгу примерно в десять раз больше, чем в спинном, где ПСП, как правило, слабые и кратковременные (рис. 57). Поэтому Экклс полагает, что интенсивное использование синапсов в мозгу приводит к увеличению не только их поверхностей, но также и количества медиаторов, которые вызывают более длительный ПСП.

Посттетаническая потенция. Адапционная способность синапсов выявляется в опытах с созданием посттетанической потенции. Электрическое раздражение током высокой частоты (тетанизация) на протяжении нескольких минут ведет к облегчению передачи импульсов, т. е. к понижению порога постсинаптической мембраны. В постсинаптической клетке в течение нескольких минут после тетанизации потенциал действия будет возникать в ответ даже на стимулы, бывшие ранее подпороговыми. Нейрон как бы «помнит» высокочастотную стимуляцию, которая прекратилась за несколько минут до этого. Возможно, что подобный механизм участвует и в синаптическом процессе образования следов памяти.

Резюме: три вида изменений в синапсах. Итак, известны три разных свойства синапсов, которые могли бы служить физио-

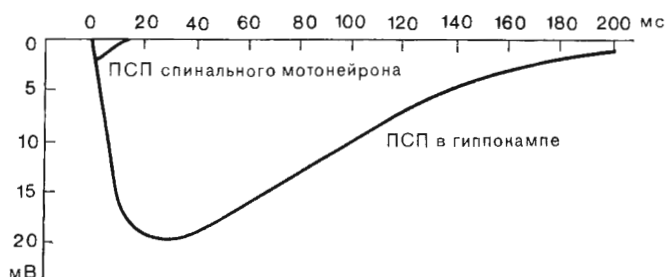


Рис. 57. График Эклса, показывающий, что в головном мозгу ПСП длится дольше, чем в спинном.

логической основой длительного сохранения следов памяти: увеличение синаптических поверхностей, большая продолжительность ПСП и снижение порога, сходное с постсинаптической потенцией. Все эти три изменения могли бы участвовать в создании свойства, характерного для нейронных путей в головном мозгу, которое состоит в том, что эти пути становятся более чувствительными по мере их использования, когда они, так сказать, «проторяются».

Ускоренный синтез белка. Никакое увеличение объема концевых вздутий и усиление выработки медиатора нельзя себе представить без ускорения сложных молекулярных процессов внутри клетки. Самый главный из них, несомненно, состоит в синтезе белков, управляемом РНК. В последние годы опубликованы данные, которые показывают, что в росте синапсов при их усиленном функционировании может играть роль образование полипептидных цепей. Следует подчеркнуть, что это ускорение синтеза белка не идентично хранению информации внутри клетки, о которой будет сказано ниже. В этом случае не

возникают новые белки с иной последовательностью аминокислот, а только ускоряется синтез белков в концевых вздутиях, что ведет к количественным изменениям в синаптическом аппарате и усиленной выработке медиатора.

Долговременная память.

Вторая возможность: качественные молекулярные изменения

Самые сенсационные, а также самые модные сейчас теории памяти — это те, в которых предполагается качественное изменение молекул РНК и белков в нейроне. Эти умозрительные гипотезы вызваны к жизни великим открытием нашего века — расшифровкой генетического кода молекул ДНК и РНК. Последовательность нуклеотидов в дезоксирибонуклеиновой кислоте (ДНК) хромосом служит кодированным сообщением, содержащим огромное количество информации, передаваемой из поколения в поколение. Синтез белка происходит на рибосомах цитоплазмы в соответствии с информацией, закодированной в молекуле ДНК и передаваемой в цитоплазму особым посредником — молекулой информационной РНК.

Содержание РНК в нейроне. Под влиянием упомянутого выше открытия Хиден (Hydén) в Швеции приступил в 50-х годах к изучению РНК и ДНК нейронов мозга и их возможной роли в хранении следов памяти. В своих первых экспериментах он попытался установить связь между участием нервных клеток в процессах памяти и содержанием в них РНК. Он нашел, что нейроны — самые активные продуценты РНК в организме. Содержание РНК в разных нейронах центральной нервной системы варьирует в пределах от 20 до 20 000 пг. Нейроны, содержащие ее в количествах, близких к верхнему пределу, способны хранить очень много информации. У человека способность усваивать информацию в среднем составляет 25 бит в секунду, и один человек способен за 10 лет накопить 4 млрд. бит, если принять, что ежедневно он воспринимает информацию в течение 10 часов. Для кодирования этого количества информации потребовались бы всего лишь два миллиона пар нуклеотидов, которые содержатся в нескольких нейронах. Более 90% РНК находится в цитоплазме клеток, точнее — в рибосомах. Ядра содержат ее очень мало. Что касается азотистых оснований РНК, то в нейронах находят больше гуанина и цитозина, чем аденина и урацила. Хиден исследовал содержание РНК в мозгу барракуды — рыбы, обитающей в Атлантическом океане. Эта рыба отличается поразительной активностью и подвижностью. Хиден установил у этого вида корреляцию между двигательной активностью и уровнем РНК в мозгу (рис. 58).

Нейроны и глиальные клетки. Хиден обнаружил связь между активностью нервной клетки и содержанием РНК также и при

исследовании в ином аспекте. Он установил, что нейроны спинного мозга содержат 400 пг РНК на клетку в возрасте 20 лет и 700 пг на клетку в 40 лет, а затем к 80 годам ее содержание снова снижается до 400 пг. В последующих экспериментах Хиден выявил регуляторные взаимодействия между количествами РНК в нейронах и окружающих глиальных клетках. Эти последние служат для нейрона энергетической базой: содержание в них РНК растет соразмерно с повышением уровня РНК в нейроне.

Белки. Хиден провел очень интересные опыты в связи с обучением и памятью. Чтобы достать с полки корм, крысы должны были балансировать на веревке, натянутой под уклоном 45° . Эту задачу, требующую исключительной ловкости, крысы выполняли за 45 секунд и обучались ей за 4—5 дней. Затем животных умерщвляли и определяли содержание РНК в ядрах Дейтерса в продолговатом мозгу по сравнению с контролем.

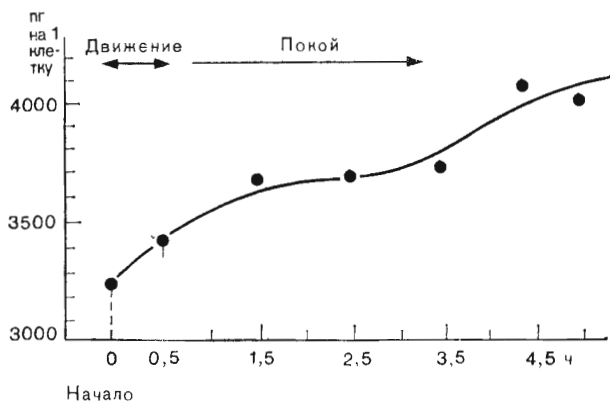


Рис. 58. Уровень РНК у барракуды при двигательной активности повышается гораздо сильнее, чем в покое. Усиленная активность связана, таким образом, с увеличением синтеза РНК (По данным Хидена.)

При помощи весьма демонстративной методики микропрепарирования Хиден доказал, что общее количество РНК, а также нуклеотидный состав ядерной РНК в вестибулярных нейронах, участвующих в поддержании равновесия, у экспериментальных животных были изменены. Возросло ее общее количество, доля аденина тоже возросла, а доля урацила снизилась (рис. 59). В то же время в *цитоплазматической РНК* соотношение нуклеотидов не изменилось. По мнению Хидена, главную роль в образовании следов памяти играют не столько количественные изменения (ускоренный синтез белка в связи с увеличением размеров синапсов), сколько специфический механизм хране-

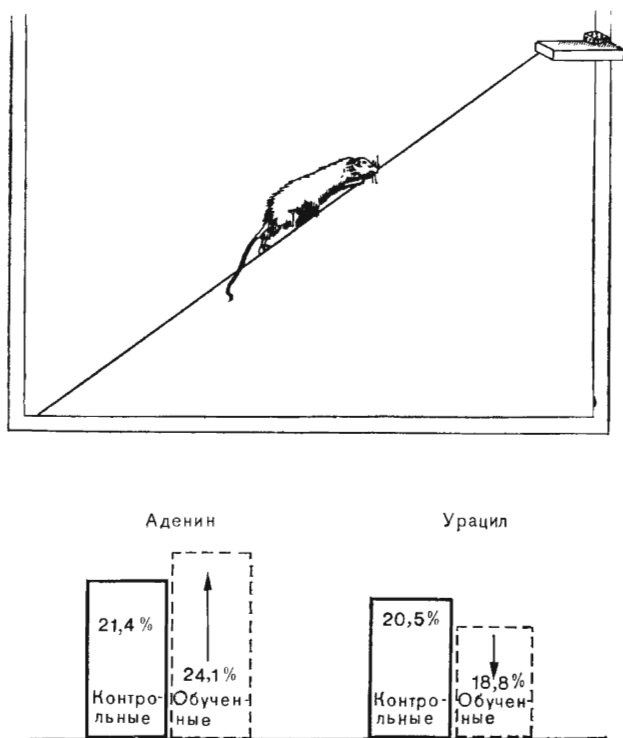


Рис. 59. Хиден обучал крыс балансировать на веревке. При этом у обучавшихся животных содержание аденина в ядерной РНК нейронов в ядрах Дейтерса возрастало, а содержание урацила понижалось.

ния информации, сходный с генетическим кодом РНК. Однако нет данных, которые позволили бы объяснить качественные и количественные изменения, происходящие при обучении не в цитоплазме, а в ядре. Молекула ДНК — чрезвычайно стабильный компонент клетки, не подверженный ни качественным, ни количественным изменениям в связи с активностью нейрона. Как же в таком случае объяснить изменение в составе РНК, для которой ДНК служит матрицей? Было высказано предположение, что это изменение создается электрическими импульсами, поступающими от мембраны. Связь между периодическими мембранными процессами типа «всё или ничего» и изменениями внутриклеточной РНК составляет еще не решенный вопрос биологической теории следов памяти.

Опыты с планариями. Примерно в том же направлении проводили исследования Мак-Коннелл (McConnell) и его сотрудники. Они вырабатывали условные реакции у плоских

червей — планарий. На этих животных, едва видимых невооруженным глазом, но хорошо различимых под микроскопом, воздействовали сочетанием светового (условного) и электрического (безусловного) стимулов. Условной реакцией было уплывание. По достижении 100%-ного обучения червей разрезали на две части, головную часть отбрасывали, а хвостовой давали возможность регенерировать головной конец (у планарии регенерация происходит очень быстро). К своему удивлению, экспериментаторы обнаружили, что животные с новой головой оказались способны осуществлять выработанную реакцию так же, как до перерезки тела. Информация об этой реакции могла храниться только в нейробластах хвостовой части.

Та же группа ученых получила и другие столь же необычайные результаты. Самым поразительным был эксперимент, связанный с «канныализмом» планарий. У группы червей были выработаны условные рефлексy. Затем черви были убиты и размельчены в ступке, а полученные таким образом фрагменты клеток скормлены необученным червям. Эти необученные животные тотчас же оказались способными осуществлять те условные реакции, которые были выработаны у съеденных ими червей.

Опыты лаборатории Мак-Коннелла породили целую лавину экспериментов, в которых делались попытки доказать или опровергнуть возможность «переноса памяти». Опыты с червями, поедающими других червей, были якобы подтверждены некоторыми исследователями, тогда как другие авторы сообщали об отрицательных результатах.

Утверждалось также, что следы памяти передаются с молекулами РНК. Для того чтобы доказать это экспериментально, червей держали в растворе с рибонуклеазой — ферментом, разрушающим РНК. У этих животных выработанная реакция и «перенос памяти» не наблюдались. Был поставлен и такой опыт: из обученных червей экстрагировали РНК и скормили ее необученным животным вместо вытяжки из всего тела. Сообщали, что в этом случае происходил перенос выработанной реакции.

«Перенос памяти» у млекопитающих. Сенсационные опыты на планариях были восприняты со смешанными чувствами. Поскольку турбеллярии обладают простой организацией и большой регенерационной способностью, сначала возникло предположение, что вводимый «код памяти» каким-то образом включался в вещество нервной системы этих животных. Но более опытные исследователи проявляли по этому поводу скептицизм.

Вскоре появилось несколько сообщений о феномене «переноса памяти» у млекопитающих, что немедленно вызвало в мировой литературе горячие споры. Первые данные были опубликованы в 1965 г. скандинавскими, чехословацкими и

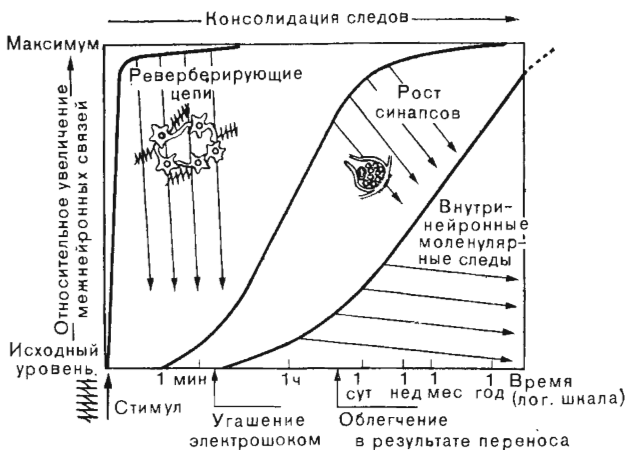


Рис. 60. Схема возможной комбинации биологических теорий памяти. Тонкие параллельные линии — скорость угасания следов (забывания). (По Робертсу.)

американскими учеными почти одновременно. Согласно этим сообщениям, вытяжки из всего мозга или РНК обученных животных стимулировали условнорефлекторную активность у необученных. Мы тоже провели эксперименты в таком роде, и хотя они подтвердили стимулирующее действие экстракта мозга на процессы научения, они показали также, что это объяснялось не «переносом памяти», а только неспецифическим стимулирующим эффектом некоторых компонентов. Такие вещества и раньше экстрагировались из органов животных, но никто не утверждал, что тем самым открыт «код памяти».

Таким образом, по-видимому, ясно, что «перенос памяти» химическим путем или решение вопроса о «коде памяти» оказывается мнимым, по крайней мере на нынешнем этапе развития молекулярной биологии. Шестидесятые годы — время больших ожиданий — сменились годами разочарования и более трезвого подхода. Не исключено, что пептиды мозговых вытяжек, содержащие большее или меньшее число аминокислот, могут играть стимулирующую роль в фиксации следов памяти. И действительно, Г. Унгар (G. Ungar) в Хаустоне и другие получили пептиды, стимулирующие научение. Но даже Унгар не стал бы в наше время заявлять, что, например, скотофобин — пептид из 15 аминокислот, открытие которого несколько лет назад было сенсацией, — содержит «код памяти» для условного рефлекса избегания света у крысы. Этот автор полагает, что правильнее считать его стимулятором, способствующим синаптической передаче.

Молекулярная теория памяти, как можно видеть, весьма дискуссионна. Даже первоначальные эксперименты Хидена не подтверждены однозначно. Доводы в пользу роли замкнутых цепей в кратковременной памяти, а также в пользу теории реорганизации синапсов несколько более многочисленны, однако и по этому поводу последнее слово еще не сказано.

Синтез теорий. Недавно появилась тенденция объединять три наиболее обоснованные теории памяти (рис. 60). Согласно таким представлениям, *электрические, синаптические и молекулярные* процессы, вызываемые многократными внешними стимулами, зависят один от другого и протекают последовательно.

1. Серия сенсорных импульсов, образующая частотный код, запускает реверберационную активность в самовозбуждающейся цепи. Реверберирующие бинарные сигналы, взятые в совокупности, сохраняют информацию в аналоговой форме. Эти следы памяти лабильны и быстро исчезают.

2. В случае очень интенсивных, часто повторяющихся стимулов или при сильной эмоциональной мотивации ритмические изменения мембранного потенциала — с помощью пока не выясненного механизма — ускоряют внутриклеточный синтез белка. Неспецифически стимулируется образование РНК в нейронах, что усиливает синтез белка. Этот процесс приводит к увеличению синаптических поверхностей между клетками. С кибернетической точки зрения это тоже аналоговый процесс. Информацию содержит не отдельный нейрон, а сеть нейронов, связанных синапсами, функциональная эффективность которых возросла. Закрепленные таким образом следы памяти весьма стабильны.

3. Наконец, в случае стимулов чрезвычайно большой силы или длительности не исключено и качественное изменение системы РНК — белок. Как и в системе генетического кода (ДНК—РНК), здесь приходящие электрические импульсы могли бы приводить к образованию качественно отличной РНК, которая затем будет управлять синтезом специфического белка, несущего в себе код памяти.

Из сказанного выше ясно, что хранение следов памяти пока может быть объяснено только с помощью ряда вдохновляющих гипотез.

Единая система памяти? Возможность существования кода памяти, сходного с генетическим кодом, породила умозрительные теории, из которых самые смелые даже постулируют *единую* в своей основе систему памяти для всего живого. Несомненно, кодирование информации, переходящей от поколения к поколению, доказано, и видовая память уже не является гипотезой. То же самое можно сказать о системе памяти защитных механизмов: взаимодействие антигенов с антителами, т. е. иммунная реакция, представляет собой весьма пластичный процесс — результат своего рода научения, который часто сохра-

няется в течение всей жизни индивидуума. Сопоставляя эти факты с описанными выше процессами хранения следов памяти, нам нетрудно увидеть, насколько привлекательным было бы такое обобщение. Разве не может быть, что мозговые механизмы индивидуальной памяти, длительные реакции «иммунологической памяти» и генетическая память вида — это лишь разные аспекты одного и того же биологического закона? Изобретательность ученых безусловно в конце концов поможет ответить на этот вопрос.

Литература

- Adám G.*, 1967. Interoception and Behaviour, Akadémiai Kiadó, Budapest, pp. 1—152.
- Buchholtz Ch.*, 1973. Das Lernen bei Tieren: Grundbegriffe der modernen Biologie, vol. 11, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart, pp. 1—160.
- Deutsch J. A.*, 1973. The Physiological Basis of Memory, Academic Press, New York and London, pp. 1—439.
- Gray J. A.*, 1975. Elements of a Two-Process Theory of Learning, Academic Press, New York, pp. 1—423.
- Hilgard E. E., Bower G. H.*, 1975. Theories of Learning, 4th ed., Prentice Hall, Englewood Cliffs.
- Luria A. R.*, 1976. The Neuropsychology of Memory, V. H. Winston and Sons, Washington, D. C., pp. 1—372.
- McGaugh J. L. (ed.)*, 1971. Psychobiology: Behavior from a Biological Perspective, Academic Press, New York, pp. 1—366.
- Miller E. N.*, 1971. Selected Papers, Aldine, Chicago, pp. 1—874.
- Milner M. P.*, 1971. Physiological Psychology, Holt, Rinehart and Winston, New York, pp. 1—531. [Имеется перевод: Милнер П. Физиологическая психология. — М.: Мир, 1973.]
- Monnier M.*, 1975. Functions of the Nervous System, vol. 3. Sensory Functions and Perception, Elsevier Scientific Publishing Company, Amsterdam, pp. 1—1040.
- Pappas G. D., Purpura D. P.*, 1972. Structure and Function of Synapses, Raven Press, New York, pp. 1—308.
- Quarton G. C., Melnechuk T., Schmitt F. O. (eds.)*, 1967. The Neurosciences. A study program, Rockefeller University Press, New York, pp. 1—962.
- Schmitt F. O. (ed.)*, 1970. The Neurosciences. Second study program, Rockefeller University Press, New York, pp. 1—1068.
- Schmitt F. O., Worden F. G. (eds.)*, 1974. The Neurosciences. Third study program, MIT Press, Cambridge, Massachusetts, pp. 1—1107.
- Somjen G.*, 1975. Sensory Coding in the Mammalian Nervous System, Appleton — Century — Crofts, New York, pp. 1—386. [Имеется перевод предыдущего издания: Сомьен Дж. Кодирование сенсорной информации в нервной системе млекопитающих. — М.: Мир, 1975.]

Оглавление

Предисловие редактора перевода	5
Предисловие	7

ЧАСТЬ I

Восприятие — усвоение информации мозгом

<i>Глава 1. Биология восприятия</i>	<i>9</i>
Экспериментальные методы	10
Генерация и проведение импульсов	11
Функциональное единство анализаторов	20
Еще раз о методических проблемах	21
Связь между стимулом и восприятием	26
Физиологические особенности восприятия	29
<i>Глава 2. Восприятие электромагнитных волн: зрение</i>	<i>31</i>
Воспринимающий конец пути — сетчатка	31
Таламус — центральная переключательная станция	37
Декодирующий центр в коре	39
Центральная регуляция зрения	43
Восприятие формы	46
Зрительное восприятие глубины и расстояния	48
<i>Глава 3. Восприятие механических колебаний: слух</i>	<i>50</i>
Строение слухового анализатора	50
Кодирование и декодирование в слуховой системе	53
Восприятие акустической конфигурации и направления к источнику звука	54
Центральная регуляция в слуховой системе	56
<i>Глава 4. Восприятие положения тела</i>	<i>56</i>
Строение и кодирующая активность проприоцепторов	57
Декодирование в коре информации о положении тела	60
Гамма-эфферентный механизм: центральный контроль мышечных рецепторов	62
<i>Глава 5. Виды чувствительности неопределенной классификации: кожные и химические рецепторы</i>	<i>63</i>
Физиологический анализ ощущений, возникающих благодаря кожным рецепторам	63
Кодирующие и декодирующие механизмы во вкусовой и обонятельной системах	67
<i>Глава 6. Интероцепция — сенсорная функция без ощущений</i>	<i>69</i>
Строение висцерального сенсорного аппарата	71
Кодирование интероцептивных импульсов	73
Декодирование висцеральных импульсов	74