

В. М. СМИРНОВ, А. В. СМИРНОВ

# ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ, ВЫСШАЯ НЕРВНАЯ И ПСИХИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

*Учебник  
для студентов учреждений  
высшего профессионального образования,  
обучающихся по направлению подготовки  
«Психология»*



Москва  
Издательский центр «Академия»  
2013

УДК 612.8(075.8)

ББК 28.707я73

C50

Рецензенты:

проф. кафедры высшей нервной деятельности Московского государственного университета им М. В. Ломоносова *А. В. Латанов*; проф. кафедры физиологии Российского университета дружбы народов *Н. В. Ермакова*

**Смирнов В. М.**

C50 **Физиология сенсорных систем, высшая нервная и психическая деятельность : учебник для студ. учреждений высш. проф. образования / В. М. Смирнов, А. В. Смирнов. — М. : Издательский центр «Академия», 2013. — 384 с. — (Сер. Бакалавриат).**

ISBN 978-5-7695-6829-9

Учебник создан в соответствии с Федеральным государственным образовательным стандартом по направлению подготовки «Психология» (квалификация «бакалавр»).

В учебнике подробно описаны общая и частная физиология сенсорных систем (кодирование информации в сенсорных системах, возбуждение рецепторов, три отдела сенсорных систем), современные представления о ВНД человека (механизмы памяти, сон и сновидения, эмоции и мотивации, типологические основы ВНД), основные формы психической деятельности, механизмы формирования поведенческих реакций, системогенез, особенности психической деятельности человека, кортиковисцеральные взаимодействия.

Для студентов учреждений высшего профессионального образования.

УДК 612.8(075.8)

ББК 28.707я73

*Учебное издание*

**Смирнов Виктор Михайлович, Смирнов Андрей Викторович**

**Физиология сенсорных систем, высшая нервная и психическая деятельность**

**Учебник**

Редакторы *Г. Г. Есакова, И. В. Пирогова*. Технический редактор *О. Н. Крайнова*

Компьютерная верстка: *Л. А. Смирнова*. Корректор *Г. Н. Петрова*

Изд. № 101115622. Подписано в печать 15.10.2012. Формат 60 × 90/16. Гарнитура «Ньютон».

Бумага офсетная № 1. Печать офсетная. Усл. печ. л. 24,0. Тираж 1 000 экз. Заказ №

ООО «Издательский центр «Академия». [www.academia-moscow.ru](http://www.academia-moscow.ru)

129085, Москва, пр-т Мира, 101В, стр. 1.

Тел./факс: (495) 648-0507, 616-00-29.

Санитарно-эпидемиологическое заключение № РОСС RU. АЕ51. Н 16067 от 06.03.2012.

Отпечатано с электронных носителей, предоставленных издательством,

в ОАО «Саратовский полиграфкомбинат». [www.sarpk.ru](http://www.sarpk.ru)

410004, г. Саратов, ул. Чернышевского, 59.

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

© Смирнов В. М., Смирнов А. В., 2013

© Образовательно-издательский центр «Академия», 2013

© Оформление. Издательский центр «Академия», 2013

**ISBN 978-5-7695-6829-9**

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Учебник состоит из трех частей и приложения.

Во **Введении** дана краткая характеристика аналитико-синтетической деятельности мозга как единого целого, описаны нейронная организация коры большого мозга, отмечена кортиколизация функций.

В **первой части** учебника даны современные представления об общих закономерностях деятельности сенсорных систем, рассмотрены их структурно-функциональная организация по И. П. Павлову (что также соответствует современным представлениям), роль в приспособительной деятельности организма, функции отдельных сенсорных систем описаны более подробно. Обоснованы введенное в физиологию понятие «система боли», состоящая из «болевого» и «обезболивающий» систем, а также авторское представление о роли электрического поля в формировании нервных импульсов в проводниковом и корковом отделах сенсорных систем, о механизме проведения возбуждения по нервному волокну как элементу проводникового отдела сенсорных систем.

**Вторая часть** посвящена рассмотрению вопросов, касающихся высшей нервной деятельности: приведены классические и современные представления о ВНД, подробно описаны механизмы памяти, врожденные и приобретенные формы деятельности, функциональные состояния, механизмы сна и бодрствования.

В **третьей части** изложены современные представления о формах психической деятельности, управляющей всеми видами осознанной деятельности организма, приведены различные виды поведения, их мотивации, организация поведенческих реакций организма, а также особенности психической деятельности человека по сравнению с таковой животных.

Особенностью учебника является наличие в нем авторских (наряду с классическими) классификаций условных и безусловных рефлексов, инстинктов, потребностей, определений высшей нервной и психической деятельности. Проведенный авторами анализ спорных понятий о разных видах психической деятельности поможет читателю глубже вникнуть в те или иные дискуссионные вопросы.

Приложение представляет собой руководство для практической работы студентов на занятиях.

# ВВЕДЕНИЕ: АНАЛИТИКО-СИНТЕТИЧЕСКАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ МОЗГА

## В.1. Понятие об аналитико-синтетической деятельности мозга как о едином процессе

*Единство аналитической и синтетической деятельности мозга* заключается в том, что организм с помощью сенсорных систем (анализаторов, по И. П. Павлову) различает (анализирует) все действующие внешние и внутренние раздражители (предметы, явления, изменения показателей внутренней среды) и на основании этого анализа формирует представление о них, а при необходимости — ответную реакцию организма с помощью вегетативной нейрогормональной и/или соматической (поведенческой) регуляции. Например, при недостатке воды в организме возникает жажда, включаются соответствующие регуляторные реакции, в том числе и поведенческого характера (поиск и питье воды).

Механизмы высшей нервной деятельности (ВНД) включаются в тех случаях, когда низшая нервная деятельность не может своевременно обеспечить оптимальную приспособительную реакцию из-за непостоянства и изменчивости внутренней и окружающей среды.

В процессах аналитико-синтетической деятельности мозга участвуют все его отделы (рис. В.1). И. П. Павлов сформулировал основные законы ВНД на основе объективного метода ее изучения с помощью метода условных рефлексов. Он установил, что для образования условного рефлекса необходимо появление в ЦНС, в первую

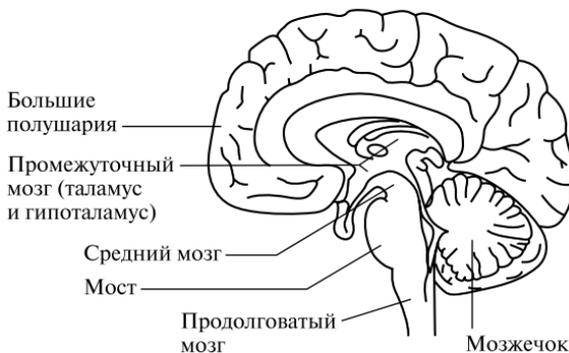


Рис. В.1. Основные отделы головного мозга

очередь в ее высших отделах, временной связи (ассоциации, замыкания) между нейронами, воспринимающими условное раздражение, и нейронами, входящими в дугу безусловного рефлекса. Благодаря ассоциациям различной сложности индифферентные ранее раздражители, предшествующие той или иной деятельности организма, становятся сигналом этой деятельности, приобретают способность посылать информацию в ЦНС — опережающее возбуждение соответствующего биологического качества. Например, раздражитель, неоднократно предшествовавший акту еды и ставший условным, повышает тонус пищевого центра, усиливает пищевую мотивацию, стимулирует секрецию пищеварительных желез, запускает пищеводобывательную реакцию.

В результате микроэлектродных исследований выявлено, что до 94 % нейронов корковых и подкорковых образований способны участвовать в замыкании временных связей. После нескольких сочетаний условного раздражителя и безусловного подкрепления они приобретают способность отвечать на условный раздражитель новой формой реакции. Нейронные механизмы замыкания условно-рефлекторной связи — это механизмы высшего анализа и синтеза и реализуются с помощью механизмов памяти.

Стабильные реакции нейронов на условный раздражитель возникают значительно раньше, чем соответствующий рефлекс проявляется поведенчески. В новой системе раздражителей стереотип реакции меняется, поэтому он и называется динамическим.

Высшая нервная деятельность представляет собой аналитико-синтетическую деятельность коры и ближайших подкорковых образований головного мозга, которая проявляется в способности выделять из окружающей среды ее отдельные элементы и объединять их в комбинации, точно соответствующие биологической значимости явлений окружающего мира. Акт формирования временной связи между двумя раздражениями — сложный синтетический процесс. Процессы синтеза осуществляются всей корой головного мозга, в то время как анализ раздражителя выполняется преимущественно определенными проекционными зонами — двойными представительскими соответствующими рецепторных полей, получившими название корковых концов анализаторов.

Особо важную роль в процессах аналитико-синтетической деятельности мозга играет тот факт, что один и тот же нейрон может реагировать на несколько химических сигналов (рис. В.2). Аналитико-синтетическая деятельность высших отделов ЦНС осуществляется при обязательном восходящем, биологически специфичном активирующем влиянии на кору со стороны подкорковых образований. По данным исследователей школы П. К. Анохина, восходящая активация коры больших полушарий головного мозга имеет разную нейрохимическую специфику в зависимости от биологического качества деятельности, от ее эмоциональной основы. Избирательные нейро-

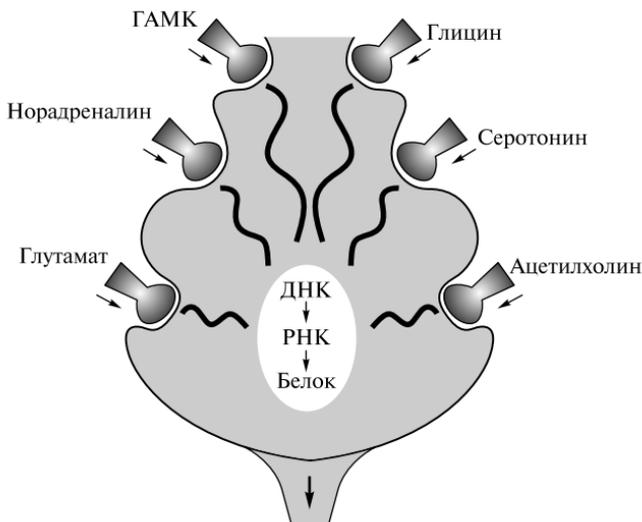


Рис. В.2. Деятельность одного и того же нейрона может возбуждаться или тормозиться с помощью различных медиаторов

химические активации перестраивают химизм кортикальных нейронов, делают их более восприимчивыми к афферентной импульсации. В результате нейроны начинают реагировать на ранние подпороговые афферентные влияния. За счет этого процесса увеличивается способность нейронов к отбору информации, что приводит к тонкому анализу воздействий окружающего мира и внутренней среды организма.

В тех случаях, когда результат действия не соответствует сложившемуся на основе афферентного синтеза намерению, возникает ориентировочно-исследовательская реакция, сопровождающаяся поисками новых форм приспособления. Характерная особенность ориентировочно-исследовательской реакции состоит в широкой мобилизации сенсорных систем организма за счет возбуждения ретикулярной формации ствола мозга, оказывающей на кору большого мозга активирующее действие. Тонизирующее действие подкорки на корковые отделы сенсорных систем обеспечивает наиболее благоприятные условия кортикальной возбудимости для объединения внешних раздражений и выработки новых условных реакций.

Взаимоотношение ориентировочно-исследовательской реакции с различной, уже сформировавшейся на основе временных связей деятельностью организма проявляется в трех видах. 1. Наиболее часто встречаются конфликтные взаимоотношения, состоящие в том, что ориентировочно-исследовательская реакция тормозит все другие виды деятельности. Это доказано в классических опытах И. П. Павлова по внешнему торможению. 2. Возбуждение, возникающее во время

ориентировочно-исследовательской реакции, может суммироваться с текущей деятельностью и усиливать ее по закону доминанты. Так, например, при пищевом возбуждении всякий новый индифферентный раздражитель вызывает пищевую реакцию. 3. Ориентировочно-исследовательская реакция не влияет на текущую деятельность, а выявляет какую-то скрытую доминанту, обычно оборонительного характера, возникающую при определенных обстоятельствах в данной обстановке, но не проявляющуюся в обычных условиях.

Хотя мозг работает как единое целое, следует заметить, что ведущую роль в аналитико-синтетической деятельности играет кора большого мозга.

## В.2. Кортиколизация функций

*Кортиколизация функций* — это возрастание в филогенезе роли коры большого мозга в регуляции функций организма, в подчинении себе нижележащих отделов ЦНС, в обеспечении психической деятельности организма. Например, регуляция локомоторных двигательных функций (прыжки, ходьба, бег) и выпрямительных рефлексов у низших позвоночных полностью обеспечивается стволом мозга, и удаление больших полушарий практически не изменяет их. У кошек после перерезки ствола между средним и промежуточным мозгом локомоция сохраняется лишь частично. Выключение коры большого мозга в эксперименте у обезьян и в патологических случаях у человека приводит к потере не только произвольных движений, но и выпрямительных рефлексов.

В процессе обработки информации нейроны различных отделов коры большого мозга играют специфическую роль.

## В.3. Локализация функций в коре большого мозга

В коре большого мозга выделяют сенсорные, ассоциативные и двигательные области, которые взаимодействуют между собой.

**Сенсорная кора.** Сенсорная кора — это участки коры, в которые поступает информация от сенсорных рецепторов (син.: *проекционная кора, корковые отделы сенсорных систем*). Они расположены преимущественно в теменной, височной и затылочной долях. Афферентные пути в сенсорную кору поступают в основном от специфических сенсорных ядер таламуса (вентральных, задних латерального и медиального). Сенсорная кора имеет хорошо выраженные слои II и IV и называется гранулярной.

Особенностью корковых полей является экранный принцип их морфофункциональной организации. Из-за того что афферентный

вход проецирует свой сигнал не на один нейрон, а на их поле, образуемое коллатеральными и связями нейронов, сигнал фокусируется не «точка в точку», а на множество нейронов, что обеспечивает его полноценный анализ и возможность передачи в другие вовлекаемые в процесс структуры.

Участки сенсорной коры, раздражение или разрушение которых вызывает четкие и постоянные изменения чувствительности организма, называются *первичными сенсорными зонами* (ядерными частями анализаторов, как считал И. П. Павлов). Они состоят преимущественно из моносенсорных нейронов и формируют ощущения одной модальности. В первичных сенсорных зонах обычно имеется четкое пространственное (топографическое) представительство рецепторных полей различных частей тела. Вокруг первичных сенсорных зон находятся менее локализованные *вторичные сенсорные зоны*, полимодальные нейроны которых отвечают на действие нескольких раздражителей.

Важнейшей сенсорной областью являются *теменная кора постцентральной извилины и соответствующая ей часть парацентральной дольки на медиальной поверхности полушарий* (поля 1—3). Эту область обозначают как ***первичную соматосенсорную зону (SI)***. Здесь имеются проекции разных видов кожной чувствительности противоположной стороны тела — тактильной, болевой, температурной, а также интероцептивной (висцеральной — от внутренних органов) и проприоцептивной (от рецепторов опорно-двигательного аппарата — мышечных, суставных, сухожильных) чувствительности. При этом проекция головы и верхних отделов туловища расположена в нижелатеральных участках постцентральной извилины, проекция нижней половины туловища и ног — в верхнемедиальных зонах извилины, проекция нижней части голени и стоп — в коре парацентральной дольки на медиальной поверхности полушарий (рис. В.3). Проекции наиболее чувствительных участков (язык, губы, гортань, пальцы рук) имеют относительно большие размеры по сравнению с проекциями от других частей тела. Проекции в коре, установленные методом вызванных электрических потенциалов, представляют своеобразного уродца — гомункулюса.

Кроме SI выделяют меньших размеров вторичную соматосенсорную зону SII, расположенную на верхней стенке боковой борозды, на границе ее пересечения с центральной бороздой. Функции филогенетически более древней SII изучены плохо. Известно, что локализация поверхности тела в ней менее четкая, импульсация сюда поступает как от противоположной, так и от «своей» стороны. Предполагают ее участие в сенсорной и моторной координации двух сторон тела.

***Другой первичной сенсорной зоной*** является *слуховая кора* (поля 41, 42), которая расположена в глубине латеральной борозды (кора поперечных височных извилин Гешля). В этой зоне при раздражении слуховых рецепторов кортиева органа формируются звуковые ощу-

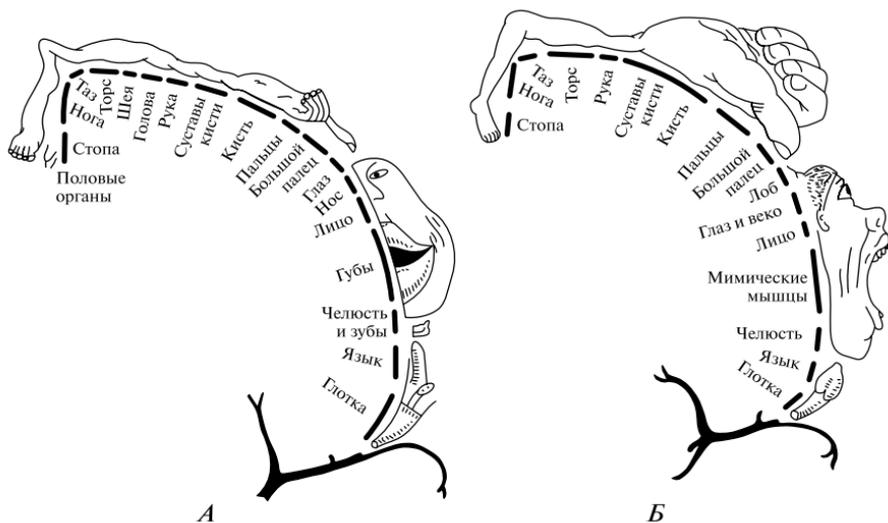


Рис. В.3. Схема чувствительного (А) и двигательного (Б) гомункулюсов (по У. Пенфильду, Т. Расмуссену).

Разрез полушарий во фронтальной плоскости: А — проекция общей чувствительности в коре постцентральной извилины; Б — проекция двигательной системы в коре предцентральной извилины

шения, различающиеся по громкости, тону и другим качествам. Здесь имеется четкая топическая проекция: в разных участках коры представлены различные участки кортиева органа. К проекционной коре височной доли относится предположительно также центр вестибулярного анализатора в верхней и средней височных извилинах (поля 20 и 21). Обработанная сенсорная информация используется для формирования «схемы тела» и регуляции функций мозжечка (височно-мозжечковый путь).

**Еще одна первичная проекционная зона новой коры** расположена в затылочной коре — **первичная зрительная зона** (кора части клиновидной извилины и язычковой дольки, поле 17). Здесь имеется топическое представительство рецепторов сетчатки, и каждой точке сетчатки соответствует свой участок зрительной коры, при этом зона желтого пятна имеет сравнительно большее представительство. В связи с неполным перекрестом зрительных путей в зрительную зону каждого полушария проецируются одноименные половины сетчатки. Наличие в каждом полушарии проекции сетчатки обоих глаз является основой бинокулярного зрения. Раздражение коры поля 17 приводит к возникновению световых ощущений. Около поля 17 расположена кора **вторичной зрительной зоны** (поля 18 и 19). Нейроны этих зон полисенсорны и отвечают не только на световые, но и на тактильные, слуховые раздражители. В данной зрительной области

осуществляется синтез различных видов чувствительности, возникают более сложные зрительные образы и происходит их опознание. Раздражение этих полей вызывает зрительные галлюцинации, ауру (навязчивые ощущения), движение глаз.

Основная часть информации об окружающей среде и внутренней среде организма, поступившая в сенсорную кору, передается для дальнейшей ее обработки в ассоциативную кору.

**Ассоциативные области коры.** Ассоциативные области коры включают участки новой коры большого мозга, которые, не являясь сенсорными или двигательными, выполняют интегрирующую роль между ними. В ассоциативную кору поступает информация от всех сенсорных систем организма. Ассоциативная кора является филогенетически наиболее молодой частью новой коры, получившей наибольшее развитие у человека, составляя 70—75 % неокортекса. Границы этих областей обозначены недостаточно четко. Неопределенность преимущественно связана со вторичными проекционными зонами, функциональные свойства которых являются переходными между свойствами первичных проекционных и ассоциативных зон.

Основной физиологической особенностью нейронов ассоциативной коры, отличающей их от нейронов первичных зон, является полисенсорность: они отвечают с почти одинаковым порогом не на один, а на несколько раздражителей — зрительные, слуховые, тактильные и др. Полисенсорность нейронов ассоциативной коры создается как ее кортикокортикальными связями с разными проекционными зонами, так и главным ее афферентным входом от ассоциативных ядер таламуса, в которых уже произошла сложная обработка информации от различных чувствительных путей. В результате этого ассоциативная кора представляет собой мощный аппарат конвергенции различных сенсорных возбуждений, позволяющий произвести сложную обработку информации о внешней и внутренней среде организма и использовать ее для осуществления высших психофизиологических функций.

Обычно выделяют теменную и лобную ассоциативную кору, некоторые авторы — и височную.

**Теменная ассоциативная кора** (поля 5, 7, 40) получает основные афферентные входы от задней группы ассоциативных ядер таламуса (латеральное заднее ядро и подушка), имеет эфферентные выходы на ядра таламуса и гипоталамуса, моторную кору и ядра экстрапирамидной системы. Основными функциями теменной ассоциативной коры являются гнозис, формирование «схемы тела» и праксис. Под *гнозисом* понимают функцию различных видов узнавания: формы, величины, значения предметов, понимание речи, познание процессов, закономерностей и др. К гностическим функциям относится также оценка пространственных отношений, например взаимного расположения предметов. В теменной коре выделяют центр стереогнозиса, расположенный сзади от средних отделов постцентральной извилины

(поля 7, 40, частично 39) и обеспечивающий способность узнавания предметов на ощупь. Вариантом гностической функции является формирование в сознании трехмерной модели тела («схемы тела»), центр которой расположен в поле 7 теменной коры. Под *праксисом* понимают целенаправленное действие. Центр праксиса находится в надкраевой извилине (поля 39 и 40 доминантного полушария) и обеспечивает хранение и реализацию программы двигательных автоматизированных актов (например, рукопожатие, причесывание, зажигание спички и др.).

**Лобная ассоциативная кора** имеет основной афферентный вход от теменной ассоциативной коры и ассоциативного медиодорсального ядра таламуса. Главной функцией лобной ассоциативной коры является *формирование программ целенаправленного поведения* (особенно в новой для человека обстановке), под влиянием *доминирующей мотивации*, обеспечивающей направление поведения человека. Эта функция основана на тесных двусторонних связях лобной коры с лимбической системой и ролью последней в регуляции эмоций человека, связанных с его социальной деятельностью и творчеством. Причем лобная кора *обеспечивает вероятностное прогнозирование*, что выражается изменением поведения в ответ на изменения обстановки окружающей среды и доминирующей мотивации. В лобной коре осуществляется *самоконтроль действий* путем постоянного сравнения результата действия с исходными намерениями, что связано с созданием аппарата предвидения — акцептора результата действия в функциональной системе (по П. К. Анохину).

В результате проведения по медицинским показаниям префронтальной лоботомии, при которой пересекаются связи между лобной долей и таламусом, наблюдается развитие «эмоциональной тупости» — отсутствие мотивации, твердых намерений и планов, основанных на прогнозировании. Такие люди становятся грубыми, нетактичными, ненадежными, у них появляется тенденция к повторению каких-либо двигательных актов, хотя обстановка уже изменилась и нужно выполнять другие действия.

Некоторые авторы выделяют и **височную ассоциативную кору**. Следует, однако, заметить, что там локализируются первичная слуховая кора (поля 41, 42), частично кора вестибулярной системы, а также вторичная слуховая кора (поля 21, 22), нейроны которой преимущественно бисенсорные (реагируют на звуковые и световые раздражители). При повреждении височной коры нарушается понимание устной и письменной речи вследствие повреждения сенсорного центра речи (центр Вернике). Все перечисленные поля не являются ассоциативной корой.

Психофизиологические функции, осуществляемые ассоциативной корой, инициируют поведение организма, обязательным компонентом которого являются произвольные целенаправленные движения, осуществляемые при обязательном участии двигательной коры.

Ряд авторов выделяют *теменно-затылочно-височную ассоциативную область*, функции которой в основном совпадают с описанными выше, а также *лимбическую область*, участвующую в формировании мотиваций, эмоций и поведения.

**Двигательная кора.** Понятие о двигательной коре большого мозга начало формироваться с 80-х гг. XIX в., когда было показано, что у животных электрическое раздражение некоторых корковых зон вызывает движение конечностей противоположной стороны (Г. Фрич, Е. Гитциг, 1870). В двигательной коре выделяют первичную и вторичную моторные (двигательные) зоны. Моторными ядрами считаем целесообразно называть только те двигательные ядра, нейроны которых ( $\alpha$ - и  $\gamma$ -мотонейроны) непосредственно связаны со скелетными мышцами.

В *первичной двигательной коре* (прецентральная извилина, поле 4) расположены нейроны, иннервирующие мотонейроны мышц лица, туловища и конечностей. В ней имеется четкая топографическая проекция мышц тела (см. рис. В.3). При этом проекции мышц нижних конечностей и туловища расположены в верхних участках прецентральной извилины и занимают сравнительно небольшую площадь, а проекции мышц верхних конечностей, лица и языка расположены в нижних участках извилины и занимают большую площадь («двигательный человек» Пенфильда). Основной закономерностью топографического представительства является то, что регуляция деятельности мышц, обеспечивающих наиболее точные и разнообразные движения (речь, письмо, мимика), требует участия больших по площади участков двигательной коры (более половины первичной коры). Двигательные реакции на раздражение первичной моторной коры осуществляются с минимальным порогом (высокая возбудимость). Они представлены элементарными сокращениями мышц противоположной стороны тела (для мышц головы сокращение может быть билатеральное). При поражении этой корковой зоны утрачивается способность к тонким координированным движениям рук, особенно пальцев.

**Вторичная двигательная кора** (поле 6) расположена в лобных долях на латеральной поверхности полушарий, впереди прецентральной извилины (*премоторная кора*) и на медиальной стороне полушария (*дополнительная моторная область*). Она осуществляет высшие двигательные функции, связанные с программированием и координацией произвольных движений. Кора поля 6 получает основную часть импульсации от базальных ядер и мозжечка и участвует в перекодировании информации о программе сложных движений. При раздражении коры поля 6 возникают более сложные координированные движения, чем при раздражении первичной двигательной коры, например поворот головы, глаз и туловища в противоположную сторону, содружественные сокращения мышц-сгибателей или мышц-разгибателей на противоположной стороне. В премоторной коре

расположен *центр моторной речи Брока*. При поражении центра Брока развивается моторная афазия: больной понимает речь, но сам говорить не может. Там же расположен музыкальный моторный центр (поле 45), определяющий тональность речи, способность петь.

В двигательной коре лучше, чем в других зонах коры, выражен слой, содержащий гигантские пирамидные *клетки Беца*. Нейроны двигательной коры получают афферентные входы через таламус от мышечных, суставных и кожных рецепторов, а также от базальных ядер и мозжечка. Афферентный выход двигательной коры на стволовые и спинальные моторные центры формируют пирамидные клетки V слоя (*пирамидные пути*). Пирамидные и сопряженные с ними вставочные нейроны расположены вертикально по отношению к поверхности коры. Такие рядом лежащие нейронные комплексы, выполняющие сходные функции, называют функциональными двигательными колонками. Пирамидные нейроны двигательной колонки могут возбуждать или тормозить мотонейроны стволовых и спинальных центров, например, иннервирующих одну мышцу. Соседние колонки в функциональном плане перекрываются, а пирамидные нейроны, регулирующие деятельность одной мышцы, расположены обычно не в одной, а в нескольких колонках.

Основные эфферентные связи двигательной коры осуществляютсся через *пирамидные и экстрапирамидные пути*, начинающиеся от гигантских пирамидных клеток. Крупные пирамидные клетки имеют быстропроводящие аксоны и фоновую импульсную активность около 5 Гц, которая при движении увеличивается до 20—30 Гц. Эти «быстрые» пирамидные клетки иннервируют крупные (высокопороговые)  $\gamma$ -мотонейроны в двигательных центрах ствола мозга и спинного мозга, регулирующие фазические движения. От мелких пирамидных клеток отходят тонкие медленнопроводящие миелинизированные аксоны. Эти клетки имеют фоновую активность около 15 Гц, которая во время движения увеличивается или уменьшается. Они иннервируют мелкие (низкопороговые)  $\gamma$ -мотонейроны в стволовых и спинальных двигательных центрах, регулирующих тонус мышц.

Пирамидные пути состоят из 1 млн волокон кортикоспинального пути, начинающихся от коры верхней и средней трети прецентральной извилины, и 20 млн волокон кортикобульбарного пути, начинающегося от коры нижней трети прецентральной извилины (проекция лица и головы). Волокна пирамидного пути оканчиваются на  $\alpha$ -мотонейронах двигательных ядер III—VII и IX—XII черепных нервов (кортикобульбарный путь) или на  $\alpha$ -мотонейронах спинальных двигательных центров (кортикоспинальный путь). Пирамидные пути от первичной двигательной коры отвечают за произвольные простые движения и сложные целенаправленные двигательные программы, например профессиональные навыки, формирование которых начинается в базальных ядрах и мозжечке и заканчивается во вторичной

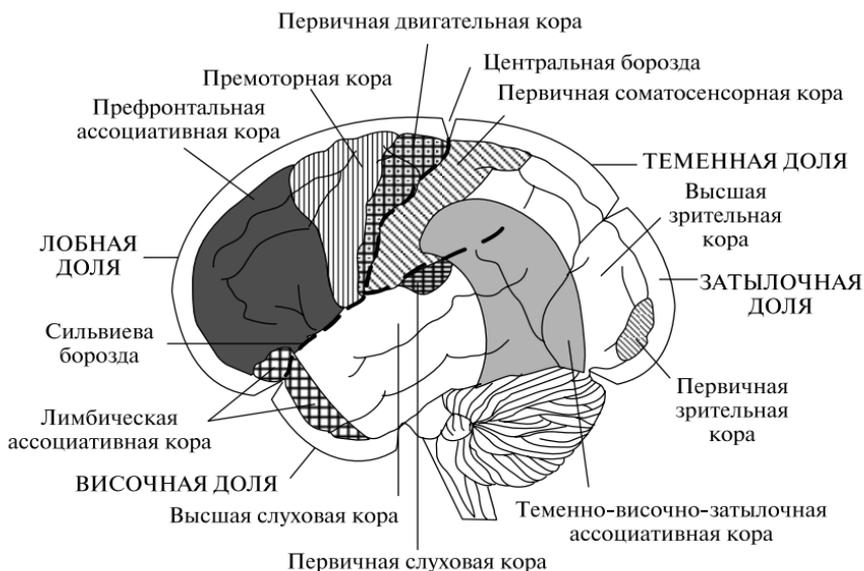


Рис. В.4. Функциональные области коры большого мозга (вид сбоку)

моторной коре. Большинство волокон пирамидных путей переходят на противоположную сторону, однако небольшая часть волокон остаются неперекрещенными, что способствует компенсации нарушенных функций движения при односторонних поражениях. Через пирамидные пути осуществляет свои функции и премоторная кора: двигательные навыки письма, поворот головы, глаз и туловища в противоположную сторону, а также речь (речедвигательный центр Брока, поле 44). В регуляции письма и особенно устной речи имеется выраженная асимметрия больших полушарий мозга: у 95 % правшей и 70 % левшей устная речь контролируется левым полушарием.

Роль ассоциативной коры, пирамидной и экстрапирамидной систем и других структур в формировании произвольных движений рассмотрена в подразд. 13.4—13.6.

Основные функциональные области коры большого мозга представлены на рис. В.4.

## Глава 1

### ОБЩАЯ ФИЗИОЛОГИЯ СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Одной из форм психической деятельности являются ощущения (субъективные феномены), формирующиеся с помощью органов чувств. И. П. Павлов ввел в физиологию понятие «*анализаторы*», которые в настоящее время называют *сенсорными системами*.

**Сенсорная система (анализатор)** — совокупность периферических и центральных образований нервной системы организма, обеспечивающих восприятие раздражителей внешней и внутренней среды, их анализ с помощью возникающих при этом ощущений и формирование адаптивной ответной реакции организма.

**Орган чувств** — периферическое образование, главной частью которого являются сенсорные рецепторы, обладающие максимальной чувствительностью только к определенному виду раздражителей (*адекватный раздражитель*). Другими словами, рецепторы обладают специфической чувствительностью и преобразуют в биологические сигналы лишь определенные формы энергии. Так, периферическим отделом системы зрения является глаз, имеющий набор рецепторов (палочек и колбочек) и вспомогательных образований (оптическую и защитную системы), обеспечивающих специфическую чувствительность к световому излучению. Совокупность ощущений, вызываемых действием адекватного раздражителя, объединяют термином *модальность*. Все сенсорные системы сформированы по единому принципу, и каждая из них включает три отдела: периферический, проводниковый и корковый.

#### 1.1. Классификация сенсорных систем

Существует несколько классификаций сенсорных систем. Считаем целесообразным выделить две основные — по *ощущениям* и по *их роли в жизнедеятельности организма*. Одни сенсорные системы

информируют организм о высокой или низкой температуре окружающей среды, другие — о появлении запахов, третьи — об изменении положения тела и т. д.

По ощущениям традиционно выделяют пять сенсорных систем соответственно пяти органам чувств: зрения, слуха, вкуса, обоняния и осязания. Однако реально видов чувствительности значительно больше. Например, чувство осязания включает ощущение прикосновения, чувство давления, вибрации, мышечное чувство, температурное чувство и щекотки. Есть ощущение положения суставов и тела в пространстве, чувства движения; такие ощущения связаны с деятельностью вестибулярной и проприоцептивной систем и их взаимодействием со зрительной системой. Существуют также эмоционально окрашенные ощущения голода, жажды, половой потребности (либидо), а также субъективно противоположные им ощущения. Такие ощущения обусловлены биологическими потребностями организма и обеспечиваются функционированием специальных рецепторов, чувствительных к изменениям внутренней среды организма. Например, уменьшение концентрации глюкозы в крови активирует глюкоресепторы, что ведет к возникновению чувства голода; повышение осмотического давления внутренней среды при обезвоживании организма активирует осморесепторы, при этом возникают чувство жажды и соответствующая мотивация. Мотивации неизменно сопровождаются эмоциями, степень выраженности которых зависит от силы мотивации, т. е. от степени удовлетворения той или иной потребности, лежащей в основе мотивации. Если возникающие ощущения связаны с изменениями внутренней среды (голод, жажда), это побуждает организм к действию — удовлетворению существующей потребности. Если на организм действует внешний неприятный раздражитель, формируется защитная реакция.

По роли в жизнедеятельности организма можно выделить четыре основные группы. Эта классификация является всеобъемлющей, поскольку включает все сенсорные системы по единому критерию.

1. **Системы внешней среды** воспринимают и анализируют изменения в окружающей среде. К ним следует отнести системы зрения, слуха, тактильную, температурную, обоняния и вкуса, возбуждение которых воспринимается субъективно в виде ощущений. Роль этих сенсорных систем — познание внешнего мира, приспособление к окружающей среде, поддержание тонуса ЦНС, что обеспечивается активностью их периферических отделов.

Сенсорные системы внешней среды интегрированы в единую многоканальную систему связи организма с окружающим миром. С помощью сенсорных систем внешней среды организм познает свойства предметов и явлений окружающей среды, полезные и негативные стороны его воздействия на организм. В жизни человека эти сенсорные системы (в основном зрительная и слуховая системы)

обеспечивают все многообразие психической и физической деятельности.

**2. Системы положения тела** воспринимают и анализируют изменения положения тела в пространстве и частей тела относительно друг друга. Они играют важную роль в регуляции мышечного тонуса и поддержании с помощью этого естественной позы, в восстановлении нарушенной позы, в координации движений. К ним следует отнести *вестибулярную* и *проприоцептивную* системы. Долгое время оставался открытым вопрос, доходят ли до сознания импульсы от мышечных веретен. Выяснилось, что активность этой сенсорной системы осознается. Об этом свидетельствует, в частности, опыт Д. Маклоски, который он поставил на самом себе. Мышца с помощью накожных электродов раздражалась электрическими стимулами, пороговыми для первичных афферентов мышечных рецепторов. Увеличение частоты импульсации этих нервных волокон вызывало у испытуемого субъективные ощущения изменения положения соответствующей конечности, хотя ее положение в действительности не изменялось. В естественных условиях человек определяет положение конечностей, собственную позу без участия системы зрения. Это объясняется тем, что импульсация, поступающая в кору большого мозга, воспринимается субъективно в виде ощущений («темное чувство», по выражению И. М. Сеченова). В опыте Д. Маклоски убедительно показано, что проприоцептивная импульсация воспринимается субъективно. Именно поэтому организм может успешно управлять деятельностью своих конечностей. Это особенно важно для слепого человека.

**3. Системы внутренней среды** воспринимают и анализируют изменения внутренней среды организма, показателей деятельности различных органов. В отличие от сенсорных систем внешней среды, возбуждение которых при действии пороговых раздражителей воспринимается субъективно в виде ощущений, возбуждение сенсорных систем внутренней среды субъективно обычно не воспринимается. Так, здоровый человек не может субъективно определить величину артериального давления, сокращения желчного пузыря, судить о частоте сердечных сокращений и т. д. Однако информация, идущая от внутренней среды и работающих органов, играет важную роль в *регуляции функций внутренних органов и поддержании гомеостазиса*, обеспечивая приспособление организма в различных условиях его жизнедеятельности. Значение этих систем изучается по всему курсу физиологии (приспособительная регуляция деятельности внутренних органов).

Следует, однако, заметить, что изменение некоторых показателей внутренней среды организма может восприниматься и субъективно — в виде ощущений (голод, жажда), формирующихся на основе биологических потребностей. Для удовлетворения этих потребностей включаются поведенческие реакции. Например, при возникновении

чувства жажды вследствие возбуждения осмо- или волюморцепторов формируется поведение, направленное на поиск и прием воды, при недостатке питательных веществ в организме формируется ощущение голода, при этом поведение направлено на поиск пищи. Обычно выделяют сенсорную систему внутренней среды в единственном числе. Однако в действительности их несколько: *химизма внутренней среды* (например, с участием глюкорецепторов), осмотического давления (осморецепторы), количества жидкости (волюморцепторы), наполнения полых внутренних органов (рецепторы растяжения).

4. **Система боли** состоит из двух систем — болевой (ноцицептивной) и обезболивающей (антиноцицептивной).

*Болевая система* информирует организм о повреждающих действиях и патологических процессах. Согласно общепринятому ранее мнению, боль — это ощущение. Следует заметить, что в последнее время большинство авторов предлагает определять боль как *психологическое состояние*, сопровождаемое изменениями деятельности различных органов и систем, возникновением эмоций и мотиваций. Однако эмоции и мотивации возникают очень часто и в других ситуациях (голод, опасность, неприятное сообщение и др.), при этом состояние организма также сильно изменяется. С нашей точки зрения, боль — это неприятное, в виде страданий, ощущение, которое имеет сигнальное значение для организма подобно другим ощущениям, например зрительным, слуховым. Изменения деятельности органов при болевых воздействиях — это следствие; кроме того, при заболеваниях внутренних органов боль является не причиной, а следствием изменения состояния организма. Боль возникает и при кислородном голодании тканей. И в этом случае не боль ведет к изменению состояния организма, а изменение состояния организма вызывает боль. Таким образом, боль — это неприятное, в виде страдания, ощущение, возникающее при действии сверхсильных раздражителей, развития патологических процессов или кислородного голодания ткани.

*Обезболивающая система* рассмотрена в гл. 5.

Согласно представлению И. П. Павлова, все сенсорные системы построены по общему принципу, и каждый из них имеет *три отдела*.

## 1.2. Периферический отдел сенсорной системы

Основной частью периферического отдела является *сенсорный рецептор* (лат. *resertum* — принимать). Его назначение — восприятие раздражителей (изменений окружающей или внутренней среды организма) и первичный их анализ. Восприятие раздражителей следует

отличать от термина «восприятие», обозначающего вид психической деятельности (формирование в сознании образа объекта или явления, действующего на органы чувств).

Рецепторы — структурные элементы клеточных мембран, воспринимающие действие *определенного вида* раздражителя и запускающие формирование ответной реакции клетки. Для гормона рецепторы могут находиться и внутри клетки.

Восприятие раздражителей осуществляется с помощью трансформации энергии раздражителя в рецепторный потенциал (РП), инициирующий посредством своего электрического поля возникновение ПД в участке чувствительного нервного волокна, прилежащего к рецептору. Медиатором первичных афферентных нейронов является глутамат, а модулятором — ВИП и субстанция П. Для рецепторов характерна способность градуально реагировать на определенную форму энергии раздражителя (*адекватные раздражители*). Такие свойства рецепторов возникли в процессе эволюции. К адекватному раздражителю рецептор обладает максимальной чувствительностью.

Рецепторы могут возбуждаться и при действии неадекватных раздражителей, однако при этом энергия раздражителя должна многократно превосходить таковую адекватного раздражителя.

**Классификация рецепторов по назначению.** Выделяют сенсорные, нейронные и эффекторные рецепторы.

**Сенсорными** (лат. *sensus* — чувство) называются рецепторы, воспринимающие действие адекватных физических или химических раздражителей внешней или внутренней среды организма и запускающие процесс формирования сигнала (информации, потенциала действия — ПД) для посылки в ЦНС или в вегетативный ганглий. Это чувствительные нервные окончания или специальные рецепторные клетки. Восприятие раздражителя осуществляется с помощью преобразования энергии раздражения в рецепторный потенциал (РП), который посредством своего электрического поля обеспечивает возникновение ПД в окончании дендрита чувствительного (афферентного) нейрона. Таким образом, сенсорные рецепторы запускают только процессы информации об изменении внешней или внутренней среды организма.

**Нейронные** рецепторы воспринимают действие медиатора и запускают процесс обработки информации и ее хранения в нейронах, посылку сигналов (ПД) к другим нейронам и центрам, обеспечивающим формирование ответной реакции организма. При этом сигналы («приказы») поступают к рабочим клетками (мышечным и секреторным), которые должны обеспечить выполнение «приказов».

**Эффекторные** рецепторы воспринимают действие гормона или медиатора и запускают процесс формирования ответной реакции самой клетки. К ним относятся рецепторы рабочих (эффекторных) клеток — мышечных и секреторных.