

Министерство образования Республики Беларусь
Учреждение образования
«Белорусский государственный университет
информатики и радиоэлектроники»

Кафедра инженерной психологии и эргономики

И. С. Асаенок, Д. А. Пархоменко, А. В. Копыток

***ФИЗИОЛОГИЯ
ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
И СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ***

Методическое пособие
для студентов специальности 1-58 01 01
«Инженерно-психологическое обеспечение информационных технологий»
всех форм обучения

Минск БГУИР 2011

УДК [612.821+591.18](075.8)
ББК 88.4+28.706я73
А90

Р е ц е н з е н т ы:

проректор по научной работе учреждения образования
«Высший государственный колледж связи»,
кандидат технических наук Д. А. Мельниченко,

доцент кафедры общественного здоровья и здравоохранения
ГУО «БелМАПО», кандидат медицинских наук, доцент М. В. Щавелева

Асаенок, И. С.

А90 Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем : метод.
пособие для студ спец. 1-58 01 01 «Инженерно-психологическое
обеспечение информационных технологий» всех форм обуч. /
И. С. Асаенок, Д. А. Пархоменко, А. В. Копыток. – Минск : БГУИР, 2011. –
36 с.

ISBN 978-985-488-545-2.

Рассмотрены вопросы физиологических основ психической деятельности, в том числе процессы по передаче и переработке сенсорных сигналов зрительной, слуховой, вестибулярной и другими системами; психофизиологические механизмы речи, памяти как главные связующие звенья человека с окружающей средой.

Предназначено для студентов специальности 1-58 01 01 «Инженерно-психологическое обеспечение информационных технологий».

**УДК [612.821+591.18](075.8)
ББК 88.4+28.706я73**

ISBN 978-985-488-545-2

© Асаенок И. С., Пархоменко Д. А.,
Копыток А. В., 2011
© УО «Белорусский государственный
университет информатики
и радиоэлектроники», 2011

Содержание

Введение.....	4
Тема 1. Восприятие	5
Тема 2. Зрительное восприятие	7
Тема 3. Восприятие слуха	13
Тема 4. Вкусовое восприятие	16
Тема 5. Обонятельное восприятие	18
Тема 6. Соматосенсорная и висцеральная системы	20
Тема 7. Психофизиология внимания	25
Тема 8. Речь	30
Литература.....	35

ВВЕДЕНИЕ

Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем входит в комплекс дисциплин, целью которых является усвоение физиологических основ психической деятельности человека. Психология, как известно, тесно связана с физиологией, а появление современных методов исследования стирает рамки между психофизиологией и физиологической психологией. В связи с этим распространение психофизиологических знаний за пределы узкого круга специалистов, в том числе среди студентов технического профиля является необходимым.

Данное методическое пособие включает 8 тем, посвященных физиологическим основам психической деятельности человека: процессам по передаче и переработке сенсорных сигналов зрительной, слуховой, вестибулярной и другими системами человеческого организма (1–6); особенностям психофизиологии внимания, сознания, эмоций, стресса и их связь со структурой деятельности людей (7); психофизиологическим механизмам речи, памяти как главным связующим звеньям человека с окружающей средой (8). После каждой темы в пособии приведены контрольные вопросы, которые могут служить средством как контроля, так и закрепления полученных знаний студентами.

Тема 1. ВОСПРИЯТИЕ

1.1. Организация систем восприятия

Восприятие – это процесс познания явлений окружающего мира при помощи органов чувств. Человек, как и другие высшие животные, получает информацию о том, что происходит вокруг и о том, что происходит в его организме, исключительно через рецепторы. Ощущения не отражают свойства предметов и явлений окружающего мира, поскольку рецепторы лишь посылают сигнал в мозг о наличии раздражителей, способных активировать данный тип рецепторов. Нервная система человека воссоздает внешнюю реальность, основываясь на ограниченных данных, полученных от рецепторов.

Восприятие включает внутреннюю обработку сенсорной информации и внутренний код, необходимый для этой цели. Носителями кода являются нейроны. Код складывается как из порядка следования импульсов нейронов, так и из пространственной организации этих нейронов. Код, таким образом, является внутренним пространственно-временным выражением приходящих извне сигналов, которые и представляют собой сенсорную информацию.

Сенсорная информация об объекте может меняться, но мозг продолжает, несмотря на это, воспринимать все тот же объект. Этот феномен называется *константностью*. Например, длина волны света, отраженного от поверхности стола, зависит от освещения, однако для мозга цвет стола остается одним и тем же в разное время суток. Проекция лица говорящего собеседника на сетчатку глаза в любое мгновение отличается от той же проекции в предыдущий момент, но центральная нервная система продолжает воспринимать именно лицо и именно этого человека. Изображение предмета зависит от расстояния, на котором он расположен относительно глаза, но мозг оценивает его истинный размер, хотя расстояние может постоянно меняться, например, при восприятии качающихся качелей.

Можно заключить, что задача мозга при восприятии состоит в том, чтобы вычленять постоянные (инвариантные) признаки объектов из непрерывно меняющегося потока поступающей от них информации.

1.2. Сенсорные системы

Мозг получает информацию исключительно посредством органов чувств, и, воспринимая события окружающего мира, человек реагирует только на узкий диапазон воздействий. Органы чувств являются фильтром, который ограничивает поток доступной информации уже на входе. Это связано с тем, что наше представление о мире заключено в рамки, определяемые диапазоном энергии, на которую настроены рецепторы. Человек может ощущать лишь те виды энергии, которые органы чувств способны обнаружить и превратить в нервные импульсы. Этот диапазон, по-видимому, сформировался в процессе эволюции и ограничен ощущениями, без которых выживание конкретного вида становится сомнительным.

Рецепторы представляют собой преобразователи, превращающие один вид энергии в другой. Каждый тип рецепторов воспринимает определенную

энергию, к которой он максимально приспособлен, и затем превращает ее в электрическую энергию нервного импульса. Например, глаза реагируют на электромагнитное излучение в крайне узкой части его спектра от 350 до 750 нм (нанометр $1/10\ 000\ 000$ м). Это малая толика всего диапазона электромагнитных волн, но она обуславливает ощущение всего видимого человеком света, используемого растениями при фотосинтезе. Только у отдельных видов животных рецепторы выходят за пределы этого диапазона. То, что человек и животные воспринимают именно этот тип электромагнитного излучения, не является случайным. При прохождении через атмосферу Земли диапазон электромагнитной энергии Солнца вследствие поглощения ее воздухом сужается до диапазона 32 011 000 нм; именно он и оказывает физиологическое воздействие.

Подобные ограничения существуют и в других органах чувств. Так, оптимальный диапазон частот воспринимаемых человеком звуковых волн определяется особенностями источника звука (голосовых связок), приемника звука (уха), спектром шумов (посторонними источниками звуков, маскирующих сигнал), желаемой разрешающей способностью и дальностью связи.

Для передачи большого количества информации, тесно связанного с разрешающей способностью передающего канала, лучше подходят высокие частоты. В случаях, когда особая важность придается не качеству, а дальности передачи информации, более приемлемы низкие частоты, поскольку затухание звуковых волн усиливается примерно пропорционально квадрату их частоты. Нижнюю границу частоты воспринимаемых звуковых волн представляют звуки, возникающие при движении мышц тела человека. Заткнув уши, каждый может услышать звуки, издаваемые мышцами в процессе еды или произнесения слов. Эти низкочастотные шумы близки к пороговым значениям слуха в диапазоне низких частот. Следовательно, слух невосприимчив ровно настолько, чтобы не слышать звуки тела человека.

Оптимальными для человеческого восприятия являются частоты от 200 до 4000 Гц. В этом диапазоне уши и голосовые связки человека максимально приспособлены для речевого общения, причем полоса частот достаточно широка, чтобы их модуляцию можно было использовать в качестве носителя информации.

Человек не ощущает отсутствия каких-то видов восприятия (кроме тех, утрата которых препятствует эффективной адаптации), если не имел их от рождения, пока какие-то обстоятельства не укажут ему на это.

Рецепторы только воспринимают информацию с той или иной степенью точности, ограниченной разрешающей способностью сенсорного датчика. Далее эта информация передается в центральную нервную систему для обработки. Вместе взятые, рецепторы, воспринимающие информацию, нервные пути, передающие ее в мозг, и области мозга, обрабатывающие и анализирующие эту информацию, составляют *анализатор*. Восприятие требует целостности всех частей анализатора. Далее информация, прошедшая процесс

переработки и анализа, либо осознается, либо остается на неосознанном уровне, но тем не менее может в той или иной степени влиять на поведение человека.

Одной из нерешенных проблем в современной психофизиологии является кодирование информации, получаемой рецепторами, и ее интерпретация в головном мозге.

Предполагается, что сенсорная информация может кодироваться частотой потенциала действия (ПД). Все рецепторы преобразуют свойственный им тип энергии в энергию электрического импульса. Он генерируется нейронами однотипно – по принципу «все или ничего». Нервы, идущие от рецепторов, также не обладают специфичностью. Специфичность свойственна областям коры, в которые, в конечном счете, и поступает информация. Предполагается, что кодирование сигналов возможно частотой разрядов нейронов, плотностью импульсного потока, особенностью организации импульсов в группе (пачке), интервалами между отдельными импульсами, периодичностью пачек, их длительностью, числом импульсов в пачке.

В коре головного мозга, в свою очередь, находятся высоко-специализированные клетки – *детекторы*, избирательно реагирующие на следующие параметры стимула: ориентация, скорость и направление движения. Эти нейроны организованы в иерархические структуры в соответствии со сложностью анализа, который они производят. Окончательный образ складывается, по-видимому, не на основе активности одной клетки, располагающейся на самой вершине такой иерархической структуры, а благодаря функционированию групп нейронов – *нейронных ансамблей*.

Контрольные вопросы

1. Что такое восприятие?
2. Какова связь восприятия с ощущениями?
3. С чем связывают ограниченность восприятия?
4. Что включает в себя восприятие?
5. В чем суть константности восприятия?
6. Является ли диапазон восприятия единым для человека и животных?
7. Назовите составляющие анализатора.
8. Как на настоящий момент времени объясняется кодирование сенсорной информации?

Тема 2. ЗРИТЕЛЬНОЕ ВОСПРИЯТИЕ

2.1. Физиология зрительного восприятия

Зрительные рецепторы находятся в глазных яблоках, расположенных в орбитальных отверстиях черепной коробки. Они приводятся в движение шестью экстраокулярными мышцами, прикрепленными к внешней оболочке глаза – *склере*. Склера прозрачна в передней части, называемой *роговицей*. Количество света, поступающего в глаз, регулируется *радужной оболочкой* (круговой окрашенной мышцей) путем увеличения или уменьшения размеров

зрачка. За радужной оболочкой расположен *хрусталик*, имеющий вид прозрачной двояковыпуклой линзы. Его кривизна регулируется с помощью *цилиарных мышц*. Процесс изменения кривизны хрусталика, способствующий установлению фокусного расстояния глаза для эффективного расположения изображения на сетчатке, называется *аккомодацией*. После преломления в хрусталике свет проникает через прозрачную желеобразную массу – *стекловидное тело* – и попадает на сетчатую оболочку глаза – *ретину*. Она прилегает к *сосудистой оболочке* глаза и в отличие от остальных оболочек происходит из *эктодермы*, т. е. в большей мере относится к мозгу.

Сетчатая оболочка состоит из нескольких слоев нейронов, их аксонов, дендритов и фоторецепторов. Первый слой составляют рецепторы, следующий слой – *биполярные клетки* и, наконец, слой *ганглиозных клеток*. Рецепторный слой находится на внутренней поверхности сетчатой оболочки глаз. Фоторецепторы связаны синапсами с биполярными клетками, аксоны которых в свою очередь передают информацию ганглиозным клеткам, а их отростки составляют зрительный нерв. Сетчатая оболочка содержит также *амакриновые клетки*, лежащие горизонтально и параллельно сетчатке, что позволяет им комбинировать информацию от разных рецепторов. Свет, проходя через несколько прозрачных сред – роговицу, хрусталик, стекловидное тело, преломляется таким образом, что на сетчатке получается уменьшенное и перевернутое (слева направо и сверху вниз) изображение объекта. Подобное изображение возникает и на фотопластинке. Преломляющую силу любой линзы выражают в диоптриях. Одна диоптрия представляет собой преломляющую силу линзы с фокусным расстоянием 100 см. Преломляющая сила глаза человека при рассматривании далеких предметов составляет 59 дп., близких – 70,5 дп.

2.2. Сетчатка и ее функции

На сетчатой оболочке глаза имеется два типа рецепторов – *палочки* (около 120 млн) и *колбочки* (около 6 млн). Колбочки являются рецепторами цветового зрения и возбуждаются при ярком свете. Палочки активируются в сумерках и способствуют возникновению ощущения серого цвета, именно поэтому ночью все предметы воспринимаются как серые.

Каждая колбочка связана с мозгом отдельным волокном, и функционирует по отдельности. Палочки работают группами, от каждой из которых только одно волокно входит в состав зрительного нерва. Палочки активируются светом умеренной интенсивности, что сопровождается появлением слабого ощущения цвета.

Рецепторы распределены по сетчатке неравномерно. В области центральной ямки находятся в основном колбочки (до 140 тыс. на 1 мм² поверхности). По направлению к периферии число колбочек уменьшается, а число палочек растет. Место входа зрительного нерва – *сосок зрительного нерва* – совсем не содержит рецепторов и нечувствительно к свету, поэтому называется *слепым пятном*. Обычно человек не замечает слепого пятна.

Существуют три типа колбочек, содержащих различные пигменты, чувствительные к синему, зеленому и красному свету. В пользу того, что нормальное трихроматическое цветовое зрение основано на трех независимых друг от друга рецепторных механизмах, говорит существование трех видов цветовой слепоты, проявляющихся при отсутствии одного из рецепторов.

Рецепторная клетка соединена с биполярной. Фоторецепторы и биполярные клетки сами не создают потенциала действия. Их обмен медиатором регулируется мембранным потенциалом. Деполяризация увеличивает его количество, гиперполяризация – уменьшает. Поскольку в норме медиатор гиперполяризует мембрану дендритов биполярных клеток, уменьшение медиатора ведет к ее деполяризации. Таким образом, свет гиперполяризует рецепторную мембрану и вызывает деполяризацию мембраны биполярных клеток. Эта деполяризация ведет к выбросу медиатора в синапсе между биполярной и ганглиозной клетками, вызывая изменение ее импульсации и, следовательно, изменение сигнала, поступающего в мозг.

2.3. Передача информации из глаза в мозг

От сетчатки глаза сигналы направляются в центральную часть анализатора по зрительному нерву, состоящему почти из миллиона нервных волокон. На уровне зрительного перекреста около половины волокон переходит в противоположное полушарие головного мозга, оставшаяся половина поступает в то же полушарие. Первое переключение волокон зрительного нерва происходит в латеральных колленчатых телах таламуса. Отсюда новые волокна направляются к зрительной коре большого мозга.

По сравнению с сетчаткой колленчатое тело является сравнительно простым образованием. Здесь есть лишь один синапс, поскольку входящие волокна зрительного нерва оканчиваются на клетках, которые посылают свои импульсы в кору.

Нейроны латеральных колленчатых тел посылают свои аксоны в первичную зрительную кору, называемую также *зоной V1* (visual – зрительный, англ.).

Связь колленчатых тел и зрительной коры осуществляется с высокой топографической точностью: зона V1 фактически содержит «карту» всей поверхности сетчатки. Поражение любого участка нервного пути, связывающего сетчатку с зоной V1, приводит к появлению *поля абсолютной слепоты*, размеры и положение которого точно соответствуют протяженности и локализации повреждения в зоне V1.

Волокна, идущие от латеральных колленчатых тел, контактируют с клетками четвертого слоя коры. Отсюда информация, в конечном счете, распространяется во все слои. Клетки третьего и пятого слоев коры посылают свои аксоны в более глубокие структуры мозга. Большинство связей между клетками зрительной коры идут перпендикулярно поверхности, боковые связи преимущественно короткие.

Участок сетчатки, который воздействует на простую клетку коры (рецептивное поле клетки) подобно полям нейронов сетчатки и колленчатых тел,

разделен на «on»- и «off»-области. Однако эти поля далеки от правильной окружности. В типичном случае рецептивное поле состоит из очень длинной и узкой «on»-области, к которой примыкают с двух сторон более широкие «off»-участки.

2.4. Анализ зрительной информации

Современные представления о структурах мозга, анализирующих зрительную информацию, сформировались практически за два последних десятилетия. Функциональная организация коры головного мозга связана с существованием модулей – колонок, которые представляют собой вертикально расположенные группы клеток с многочисленными связями между ними в вертикальном направлении и незначительным числом связей в горизонтальном направлении.

Данные исследований позволили выдвинуть концепцию функциональной организации зрительной коры, согласно которой цвет, форма, движение и, возможно, другие атрибуты видимого мира обрабатываются мозгом по отдельности.

Зрительная кора разделена приблизительно на 2500 колонок (модулей), каждая размером приблизительно $0,5 \times 0,7$ мм, и содержит примерно 150 000 нейронов. Ключ к работе распределительной системы зон заключается в их структурно-функциональной организации.

Анализ современных данных позволил сформулировать теорию многоступенчатой интеграции зрительной информации. В соответствии с ней интеграция протекает не в один этап благодаря конвергенции сигналов в некоторой высшей точке и не откладывается до тех пор, пока все зрительные зоны не завершат анализ информации. Данная теория представляет собой процесс одновременного восприятия и осознания окружающего мира и требует существования обратных связей между всеми специализированными зонами. Эта теория подтверждается многочисленными экспериментами.

Формирование восприятия целостного зрительного образа, согласно представлениям Е. Н. Соколова [7], связано с конкретным вектором. Вектор представляет собой комбинацию возбуждений в ансамбле нейронов. Компонентами такого вектора являются возбуждения нейронов-детекторов отдельных признаков зрительного образа. Они конвергируют на нейронах более высокого порядка, которые обладают способностью реагировать на сложные изображения (например изображение лица). Такие нейроны называются гностическими единицами. Объединение нейронов-детекторов отдельных признаков происходит посредством включения их в иерархически организованную нейронную сеть. Каждому зрительному образу соответствуют свои гностические единицы.

Формирование гностических единиц происходит в такой последовательности. В передней вентральной височной коре имеется пул резервных нейронов, слабо реагирующих на стимулы. Под влиянием сигнала новизны из гиппокампа они активируются, причем включается механизм пластических перестроек в синапсах. В это время сигнал, поступающий от

детекторов к резервному нейрону, улучшает синаптическую связь между ними. Вследствие этого нейрон селективно настраивается на восприятие такого стимула. По окончании сенситивного периода процесс обучения прекращается и нейрон утрачивает способность формировать новые связи.

2.5. Стабилизация изображения на сетчатке

Глаз человека непрерывно движется. Это ведет к постоянному перемещению изображения объекта по сетчатке. Движения связаны с необходимостью помещать изображение в центральную ямку, где острота зрения максимальна, и потребностью постепенно сдвигать его, чтобы за счет активации новых рецепторов сохранить изображение. Именно поэтому, когда изображение постепенно уходит с середины центральной ямки, оно вновь возвращается туда быстрым скачком глазного яблока (*саккадой*). На этот «дрейф» накладывается *тремор* – дрожание с частотой 150 циклов в секунду и амплитудой, равной примерно 0,5 диаметра колбочки.

Попытки стабилизировать изображение на сетчатке с помощью специальной техники приводили к постепенному его побледнению, а затем и полному исчезновению. Эти эксперименты подтверждают предположение, что попадание изображения на одни и те же рецепторы ведет к прекращению импульсации в волокнах зрительного нерва. Однако через некоторое время образ вновь возникает, но уже фрагментарно, и появление того или иного фрагмента зависит от его значимости. Например, лицо человека всегда исчезает осмысленными частями, тогда как абстрактный рисунок появляется вновь в самых разнообразных сочетаниях. Для объяснения этого феномена предложены две основные концепции зрительного восприятия. Одна из них предполагает, что для реализации врожденной способности к восприятию необходим опыт, поскольку тот или иной образ воспринимается в результате комбинации в мозге отдельных следов, образовавшихся там ранее и соответствующих различным уже усвоенным элементам. Другая, «гештальт»-теория, предполагает врожденную способность к целостному восприятию. Согласно ей образ сразу воспринимается без какого-то синтеза его частей, благодаря способности мозга воспринимать форму, целостность, организацию без предварительной подготовки.

Кроме произвольных движений глаз существуют их произвольные движения. В отличие от других органов чувств глаза очень активны. Наружные глазные мышцы нацеливают глаза на интересующие человека объекты, помещая их изображение в центральную ямку.

Процессы зрительного обучения и распознавания связаны с постоянным сопоставлением воспринятого материала с извлеченной из памяти информацией. Система памяти в мозге должна содержать внутреннее отображение каждого распознаваемого объекта (нейронные ансамбли, которые возбуждены при его первоначальном восприятии). Зрительное обучение, или ознакомление с объектом, – это и есть процесс построения такого внутреннего отображения. Узнавание предмета при его повторном предъявлении

происходит путем сличения предмета с соответствующим следом, хранящимся в памяти.

Человеку требуется в среднем больше времени для положительного узнавания (в котором он подтверждает идентичность видимого объекта с тестовым), чем для того, чтобы убедиться, что данный объект «не тот». К тому же для узнавания сложных объектов нужно больше времени, чем для простых. Это означает, что в мозге происходит последовательное сличение признаков.

Исследование процесса фиксации взгляда на зрительном изображении привело к выводу, что наиболее информативными частями контуров рисунков являются углы и крутые изгибы.

2.6. Константность восприятия

Изображения на сетчатке, имеющие разные угловые размеры (например, закрытая и открытая дверь), порождают восприятия, в которых размеры объектов сохраняются. Правило константности величины состоит в том, что при данных размерах изображения на сетчатке величина объекта растет с увеличением расстояния до него.

Впечатление глубины, т. е. восприятие одного предмета впереди или позади другого, может возникать при различных условиях стимуляции. Одним из них является *диспаратность* изображений на сетчатке (результат геометрических отношений между лучами света, полученными от объекта каждым глазом). Изображение объекта в этом случае на обеих сетчатках несколько отличается по величине, форме и положению. Когда один из двух предметов находится дальше, а другой – ближе, горизонтальное расстояние между их изображениями на правой и левой сетчатках будет различным. Степень такой диспаратности возрастает с увеличением различия в удаленности предметов от глаз, и это служит для мозга источником информации о глубине и расположении их в поле зрения. В коре мозга животных обнаружены отдельные нейроны, которые в наибольшей степени активируются определенными величинами диспаратности. Оптимальными стимулами для них служат края, находящиеся впереди или позади фронтальной поверхности.

Эффект контраста (изменение цвета, окруженного кольцом другого цвета) можно объяснить возбуждением ганглиозных клеток сетчатки с простыми и рецептивными полями типа «on-off». Порог реакции этих ганглиозных клеток определяется не абсолютной освещенностью, а скорее ее отношением к освещенности окружающего фона или к среднему уровню освещенности.

Контрольные вопросы

1. Какова физиология зрительного восприятия?
2. Что представляет собой сетчатка глаза?
3. Каковы функции сетчатки?
4. Как происходит передача информации из глаза в мозг?
5. Каким образом происходит анализ зрительной информации?

6. Какой феномен наблюдается при попытке стабилизировать изображение на сетчатке, и какие теории объясняют его?
7. С чем связаны процессы зрительного обучения и распознавания?
8. Как происходит восприятие глубины и контраста?

Тема 3. СЛУХОВОЕ ВОСПРИЯТИЕ

3.1. Слуховое восприятие

Слуховой анализатор – вторая по значимости после зрительной сенсорная система у человека. Звуки с физической точки зрения являются воздушными волнами, распространяющимися со скоростью примерно 330 м/с. Ухо человека воспринимает только звуковые волны с частотой от 16 до 20 000 колебаний в секунду. Звуки различаются по высоте, громкости и тембру. Высота определяется частотой упругих колебаний воздуха и измеряется в герцах. Громкость зависит от амплитуды колебаний, а тембр связан со сложностью самой звуковой волны и наложением на нее других волн.

Ухо – тончайший инструмент, реагирующий на малейшие колебания воздуха. Менее всего ухо чувствительно к низким частотам. Именно это не позволяет человеку слышать вибрации собственного тела. Восприятие – высокочастотной части звукового диапазона, напротив, эффективно воспринимается ухом, но существенно меняется с возрастом.

3.2. Центральная часть слухового анализатора

В слуховой коре, подобно зрительной, нейроны организованы в виде колонок, специализирующихся по одному признаку. Интеграция результатов обработки в таких колонках происходит, по-видимому, в нейронных сетях.

Около 40 % нейронов первичной слуховой коры не отвечают на чистые тоны и звуки и реагируют лишь на более сложные стимулы. Часть нейронов увеличивает частоту разрядов при стимуляции (активационный ответ), часть – понижают (тормозный ответ). Как и в зрительной коре, есть нейроны, отвечающие на включение («on»-ответ) или выключение тона («off»-ответ). Есть и такие, которые изменяют свою активность в обоих случаях либо только при изменении частоты тона.

При прямом раздражении слуховой коры электрическим током испытуемые утверждают, что слышат звуки, несмотря на отсутствие внешнего звукового воздействия на их уши. Обычно при подобной стимуляции, осуществляемой справа испытуемый слышит звук слева, и наоборот. Иногда звук может слышаться с двух сторон, но никогда участники эксперимента не локализируют его только на стороне воздействия (после стимуляции слева они никогда не говорят, что звук возник слева; они могут утверждать, что звук возник либо справа, либо и слева и справа). Таким образом, каждое ухо имеет более развитое центральное «представительство» на противоположной стороне мозга, и звук, воздействующий на одно ухо, вызывает более выраженную нервную активность в контралатеральном, а не в ипсилатеральном полушарии.

3.3. Восприятие высоты тона

Восприятие высоты тона происходит посредством двух механизмов. Информация о низких тонах передается в мозг в виде импульсов той же частоты, что и частота воспринимаемого звука. Высокие тоны кодируются по месту расположения воспринимающей их волосковой клетки. Звуковые колебания вовлекают в колебательный процесс жидкость верхнего и нижнего каналов улитки. Чем выше тон звука, тем меньше колеблющийся столб жидкости и тем ближе к основанию улитки расположено место максимальной амплитуды колебаний. При действии звуков низкой частоты длина колеблющегося столба жидкости увеличивается, и место максимальной амплитуды отдалается от овального окна в сторону вершины улитки. При действии высоких тонов возбуждаются лишь нейроны, находящиеся недалеко от овального окна, при воздействии низких звуков активируются почти все рецепторы.

В определенном диапазоне частот (до 1000 Гц) могут действовать обе системы кодирования: связанная с точным соответствием частоты звука передаваемой по нерву импульсации и связанная с определением места расположения рецептора и количеством активированных волосковых клеток. Однако у этих систем существуют определенные особенности: так, интенсивность звука низкой частоты, по-видимому, кодируется числом возбужденных клеток. Для звуков высокой частоты в этом диапазоне большее значение может иметь частота импульсации.

3.4. Локализация источника звука

Наличие пары ушей позволяет человеку точно определять источник звука, но воздействие его на оба уха неодновременное. Звук, источник которого расположен справа от головы, доходит до правого уха примерно на 0,0005 с раньше, чем до левого. Если же источник находится спереди или сзади на 5 градусов правее срединной плоскости головы, то звук дойдет до правого уха всего лишь на 0,00004 с раньше.

М. Розенцвейг, стимулируя одновременно оба уха у кошки, показал, что при чрезвычайно коротком интервале между звуками, при котором, однако, можно отдельно выявить две электрические реакции нейронов, первая из них, вызванная более ранним стимулом, частично тормозила другую. При более коротких интервалах обе электрические реакции сливались в одну, амплитуда которой зависела от первого стимула. Если сначала раздражали одно ухо, более сильная реакция регистрировалась в контралатеральном полушарии мозга, и наоборот. Такая картина сохранялась при уменьшении интервалов примерно до 0,00001 с, хотя по мере их сокращения становилось все труднее выявлять различия между реакциями на обеих сторонах мозга.

3.5. Костная проводимость

Звук воспринимается не только через барабанную перепонку, но и посредством костной проводимости. Когда человек щелкает зубами, звуки передаются через вибрацию костей черепа. Некоторые из этих вибраций попадают непосредственно во внутреннее ухо, минуя среднее.

Слух на основе костной проводимости играет важную роль в процессе речи. Колебания голосовых связок не только производят звуки, которые через воздух достигают уха, но приводят также в состояние вибрации окружающие структуры, в том числе челюсти, и это передается внутреннему уху. В разговоре человек слышит два типа звучания своей речи: через костную проводимость и через воздушную. Слушатели же воспринимают только звуки, передаваемые воздушным путем, в которых некоторые низкочастотные компоненты колебаний голосовых связок утрачиваются. Это ведет к тому, что человек с трудом узнает свой голос, записанный на звуковой носитель. Корковые концы слухового анализатора локализируются в первой височной и поперечной височной извилинах Гешля.

3.6. Вестибулярная система

Вестибулярная система поставляет в мозг информацию о положении тела в пространстве, а также наличии или отсутствии вращательного движения. Функция вестибулярной системы заключается в поддержании головы в правильном положении, а также приспособлении движения глаз для удержания изображения на сетчатке при движении головы в момент перемещения тела. Раздражение вестибулярной системы не вызывает какого-либо определенного чувства. Однако низкочастотная стимуляция преддверия может вызвать тошноту (морскую болезнь), а возбуждение полукружных каналов – привести к головокружению и ритмическим движениям глаз.

3.7. Передача информации в центральную нервную систему

К рецепторным клеткам подходят нервные волокна – отростки биполярных клеток, тела которых располагаются в височных ганглиях. Рецепторные клетки формируют синаптическую связь с дендритами биполярных клеток. Аксоны биполярных клеток образуют вторую, вестибулярную ветвь слухового нерва. Они идут в мозжечок, спинной мозг, продолговатый мозг, мост, вегетативные ганглии.

Вестибулярные проекции есть в височной коре, однако точные их пути до сих пор не определены. Большинство исследователей полагает, что эти проекции ответственны за головокружение. Активация проекций на более низких уровнях мозга вызывает тошноту и рвоту во время движения – «морскую болезнь». Проекции в ядра ствола мозга участвуют в управлении шейными мышцами и контролируют положение головы.

Существуют связи с ядрами черепномозговых нервов (третьим, четвертым, шестым), которые участвуют в управлении мышцами глаз. При движении человека голова покачивается и постоянно меняет свое положение. Мышцы приспособливают положение глаз относительно изменения положения головы. Это явление называется *вестибулоокулярным рефлексом*, и именно он обеспечивает стабильность изображения на сетчатке. У людей с поврежденным вестибулярным аппаратом возникают проблемы со зрительным восприятием в процессе ходьбы или бега.

Электрическая импульсация в волокнах вестибулярного нерва отмечается и в покое. Но она значительно повышается при поворотах головы или каких-то

частей тела, что свидетельствует о синтезе информации, поступающей из различных источников. Вестибулорецепторы могут адаптироваться, поскольку при длительном вращении человека импульсация от них постепенно снижается.

Контрольные вопросы

1. Каков диапазон восприятия человеком звуковых волн?
2. Как различаются звуки и с чем это связано?
3. Почему мы не слышим вибрации собственного тела?
4. Как организованы нейроны в слуховой коре и как происходит обработка сигнала?
5. Как происходит восприятие высоты тона?
6. Воздействует ли звук одновременно на оба уха?
7. Как объяснить то, что человек с трудом узнает свой голос, когда впервые слышит его в записи?
8. Назовите основную функцию вестибулярной системы.
9. Как происходит передача информации в ЦНС при восприятии звука?

Тема 4. ВКУСОВОЕ ВОСПРИЯТИЕ

Клетки, чувствительные к химизму среды, по-видимому, первыми появились в процессе эволюции, потому что неосвещенная водная среда, являющаяся колыбелью жизни, создавала условия, в которых такого рода детекция была необходима. Однако этот тип восприятия наименее исследован. Не существует четкой физической или химической шкалы, позволяющей классифицировать воздействия вкуса на рецепторы, как это выявлено в отношении света и звука.

4.1. Вкусовые стимулы

Ощущение вкуса продукта возникает после растворения его в слюне. Вкусовые ощущения изменяются от вещества к веществу, однако число вариаций меньше, чем диапазон самих веществ. Различают четыре вкуса: сладкий, соленый, горький, кислый. Ощущение естественного вкуса неотделимо от запаха. Приправы как раз и сочетают в себе и вкус, и запах. У людей, не воспринимающих запахи, например из-за насморка, ухудшается и ощущение вкуса.

Большинство позвоночных, как и человек, также обладают способностью различать эти четыре вкуса (кроме кошек, у которых нет рецепторов для восприятия сладкого). Многие исследователи полагают, что у животных рецепторы сладости сигнализируют о съедобности материала, поскольку наиболее сладкие продукты – овощи и фрукты – в основном безопасны как пища. Рецепторы солености помогают животным определять хлористый натрий в пище и тем самым регулировать его концентрацию. Значительное число животных избегает кислого и горького. Деятельность гнилостных бактерий приводит к возникновению у продуктов кислого вкуса, поэтому наличие рецепторов, распознающих кислое, увеличивает жизнеспособность животных.

Горечь обеспечивается алкалоидами, вырабатываемыми рядом растений для самозащиты от поедания. Поэтому большинство животных не ест горького, что позволяет им избежать многих ядов.

4.2. Рецепторы вкуса

Вкусовые рецепторы расположены на разных органах ротовой полости в различной концентрации: на языке, небе, миндалине, задней стенке глотки, надгортаннике. В общей сложности таких рецепторов 10 000, и их наибольшее количество встречается на кончике, краях и задней части языка. На середине языка и нижней его поверхности вкусовых рецепторов нет.

Рецепторы вкуса называются *вкусовыми почками* и располагаются на сосочках языка. Каждый сосочек окружен порой, необходимой для сбора и накопления слюны, в которой растворяется вещество. Они имеют форму луковиц, состоящих из веретеновидных клеток и отделенных друг от друга опорными клетками. Каждая веретеновидная клетка обращена к поверхности поры своими микроворсинками.

На языке находится около 2000 вкусовых почек. К каждой подходит 2–3 эфферентных волокна, которые заканчиваются на вкусовых клетках. Передняя часть языка иннервируется волокнами язычного нерва (веткой тройничного нерва), задняя треть – языкоглоточного, небольшая часть надгортанника – вагусом (черепно-мозговой нерв). Раздражение электрическим током этих нервов вызывает ощущение вкуса. Для ощущения едкого, вяжущего и терпкого вкуса дополнительно требуется раздражение обонятельных, болевых, тепловых и тактильных рецепторов полости рта. Для всех нервов, несущих информацию от вкусовых рецепторов, характерна адаптация, т. е. прекращение импульсации при длительном воздействии одного и того же вещества.

Вкусовые рецепторы различного типа распределены на поверхности языка неравномерно. Кончик языка наиболее чувствителен к сладкому и соленому, боковые стороны языка сильнее реагируют на кислое, а задняя его часть, мягкое небо и глотка лучше воспринимают горькое.

До сих пор точно не известно, один или два вида рецепторов имеется у человека для ощущения сладкого. Предполагается, что существуют отдельные рецепторы, реагирующие на сахарин и нечувствительные к глюкозе, а также рецепторы, активирующиеся при действии глюкозы. По-видимому, не существует единственного типа рецепторов для горького.

4.3. Проводящая система вкусовых ощущений

Информация от рецепторов, расположенных в передней части языка, передается в составе барабанной струны ветви седьмого черепно-мозгового (лицевого) нерва; от рецепторов задней части языка – в составе язычной ветви девятого черепно-мозгового (языкоглоточного) нерва; десятый черепно-мозговой нерв (вагус) несет информацию от рецепторов неба и глотки. Первое переключение вкусовой информации происходит в ядре одиночного тракта в продолговатом мозге. Далее информация поступает в парабранхиальные ядра моста, откуда нейроны проецируются в таламическую вкусовую область в составе медиальной петли. Нейроны таламуса направляют проекции в область

коры головного мозга, локализованную несколько вентральнее от лицевой области соматосенсорной коры. Обонятельные волокна также подходят к латеральному гипоталамусу и лимбической системе. Считается, что гипоталамус опосредует взаимосвязь вкусовой системы с обонятельной.

Существуют два представления о механизме вкусового восприятия. Одно из них предполагает, что каждое волокно, идущее от рецептора, несет в кору данные об определенном вкусе. Другая концепция опирается на идею, что информация о вкусе связана со специфическим распределением активности между многими нейронами коры. Пока вторая теория в большей степени подтверждается фактическим материалом. Показано, например, что подавляющая часть нервов в составе барабанной струны отвечает более чем за один тип вкуса и реагирует даже на колебания температуры.

Исследование, в котором фиксировались особенности электрической активности коры головного мозга при попадании различных веществ на язык, не противоречит обеим теориям. Оно показало, что при помещении на язык горького вещества активировались нейроны на одном конце вкусовой коры, при поедании сахара – на другом, при приеме соли возбуждались различные нейроны, распределенные по всей области коры.

Контрольные вопросы

1. С каким видом восприятия связана чувствительность клеток к химизму среды?
2. Возможно ли восприятие вкуса продукта без растворения его в жидкой среде?
3. Назовите воспринимаемые человеком вкусы.
4. Какую роль играет запах при вкусовом восприятии?
5. Какое существует объяснение ограниченности вкусовых ощущений всего лишь четырьмя вкусами?
6. Как называют вкусовые рецепторы? Где и как они расположены?
7. Есть ли специализация среди вкусовых рецепторов?
8. Как устроена проводящая система вкусовых ощущений?

Тема 5. ОБОНЯТЕЛЬНОЕ ВОСПРИЯТИЕ

Обоняние, являясь центральным чувством для животных, у человека утратило это значение, поскольку высокоразвитые зрение и слух дают ему достаточно достоверное представление о среде. Тем не менее, часто не осознавая этого, человек в своих поступках опирается на информацию, полученную от органов обоняния: например, ориентируясь на запах, отличать доброкачественную пищу от недоброкачественной. Запах также позволяет узнавать и идентифицировать людей, ситуации, пробуждает воспоминания.

Люди могут различать более 1000 запахов, хотя в языке отсутствует такое множество слов, позволяющие в деталях передать эти ощущения. Несоответствие возможностей человека идентифицировать пахучие вещества и

способности языка их описать обнаруживается у разных народов мира. Это позволяет предположить, что в былые времена, когда лингвистические способности только начинали формироваться, ориентация на запахи у человека имела большее значение, чем сейчас.

Не существует единой классификации пахучих веществ и единицы измерения силы запаха. Нет и удовлетворительной теории, объясняющей, каким образом мозг анализирует обонятельную информацию. Чувствительность обоняния крайне высока: нос распознает вещество в количестве одной десятиллионной грамма.

5.1. Вещества, вызывающие запах

Обычно пахучие материалы принадлежат к классу органических веществ с молекулярным весом от 15 до 300. Однако огромное количество веществ, соответствующих этим критериям, не имеет запаха, и обоснованного объяснения этому феномену пока нет. Чтобы пахучие вещества воспринимались органами обоняния, они должны обладать рядом свойств: быть летучими, и растворяться в жирах и в воде хотя бы в ничтожных количествах (иначе они не достигнут нервных окончаний, поверхность которых покрыта водной пленкой).

5.2. Структура обонятельной системы

Поток воздуха, вдыхаемый через нос, проходит в верхней части носовой полости между тремя косточками, имеющими форму раковин, согревается и фильтруется. При обнаружении запаха новая порция воздуха сильнее втягивается вверх к двум щелям, в которых находятся обонятельные рецепторы, расположенные в стороне от главного дыхательного пути. Эти образования представляют собой два участка желтоватой ткани – обонятельного эпителия, – каждый из которых занимает площадь около 2,5 см². В этой ткани находятся два типа нервных волокон, окончания которых воспринимают и обнаруживают пахучие молекулы.

Обонятельные рецепторы – это биполярные нейроны, аксоны которых составляют обонятельный нерв. Они окружены опорными клетками, поддерживающими структуру рецепторов. На поверхности каждой обонятельной клетки имеется утолщение – *булава*, из которого выступают волоски. Они погружены в слизь, вырабатываемую боуменовыми железами. Благодаря волоскам резко повышается вероятность встречи с молекулами пахучего вещества, поскольку воспринимающая поверхность увеличивается в 100 – 150 раз. Молекулы пахучего вещества первоначально растворяются в слизи, а затем активируют волоски. Кроме таких клеток, обонятельный эпителий имеет свободные окончания тройничного нерва. Возможно, они опосредуют болевые ощущения при вдыхании некоторых веществ, например аммиака.

На поверхности волосков находится белок, взаимодействующий с молекулой пахучего вещества по принципу «ключ – замок». Потенциал клетки в спокойном состоянии составляет 45 мВ. Стимуляция запахом открывает ионные каналы, вызывающие деполяризацию мембраны и развитие ПД. Каждая

обонятельная клетка может изменить активность в результате действия многих пахучих веществ. Аксоны идущие от рецепторов, заканчиваются на обонятельных луковицах, лежащих в основании мозга. В луковицах аксонные окончания обонятельных нейронов образуют синапсы с нейронами, аксоны которых затем в составе обонятельного тракта идут дальше в мозг.

Проекции обонятельного тракта существуют в первичной обонятельной коре (*пириформная кора* – часть лимбической системы). Волокна данного тракта идут в переднее обонятельное ядро, обонятельный бугорок, амигдаларный комплекс. Нейроны пириформной коры в свою очередь проецируются в гипоталамус, дорзомедиальный таламус, откуда после переключения аксоны направляются в орбитофронтальную кору. Орбитофронтальная кора, кроме этого, получает информацию от областей коры, связанных с ощущением вкуса. Гипоталамус также получает разнообразную информацию от других сенсорных систем.

Контрольные вопросы

1. Что позволяет идентифицировать запах? С чем связывают низкую по сравнению с животными значимость обоняния для человека?
2. Какое количество запахов способен различить человек? Как эти различия отражаются в речи? С чем связывают именно такое отражение?
3. Какими свойствами должны обладать пахучие вещества, чтобы быть восприняты органами обоняния?
4. Опишите устройство обонятельных рецепторов.
5. Как происходит восприятие запахов? Опишите структуру обонятельной системы.

Тема 6. СОМАТОСЕНСОРНАЯ И ВИСЦЕРАЛЬНАЯ СИСТЕМЫ

Соматосенсорная система обеспечивает мозг информацией о происходящем на поверхности тела и внутри него. Кожная чувствительность обуславливает несколько видов ощущений, возникающих в процессе прикосновения. Кинестетическое чувство обеспечивает мозг информацией о положении тела в пространстве и связано с рецепторами, расположенными в связках, сухожилиях, суставах, мышцах.

Висцеральная рецепция связана с многочисленными рецепторами, находящимися во внутренних органах тела человека и поэтому называемыми *висцерорецепторами*. Среди них могут быть рецепторы давления, растяжения, боли, температурные рецепторы, хеморецепторы и т. д. Ощущения, возникающие от возбуждения этих рецепторов, преимущественно не осознаются, хотя они влияют на настроение и поведение человека. С их помощью можно выработать условные рефлексy.

6.1. Строение кожи и ее рецепторов

Кожа – наружная оболочка, покрывающая организм человека, выполняет, с одной стороны, функцию защиты от внешних воздействий, с другой –

воспринимает эти внешние воздействия, поставляя в мозг информацию о многих параметрах среды. Кожа реагирует на давление, вибрацию, изменения температуры, повреждение ткани (боль). Чувство давления возникает в результате механической деформации кожи. Ощущение вибрации сопровождается движением по неровной поверхности.

Общая поверхность кожи достигает двух квадратных метров. Кожа включает верхний слой, или эпидермис, собственно кожу и подкожную клетчатку. Рецепторы имеются в каждом из этих слоев, однако их набор различается на покрытых волосами и безволосых участках кожи.

На покрытых волосами участках кожи, которые составляют 90 % всей ее поверхности, находятся свободные нервные окончания и *тельца Руффини*. *Свободные нервные окончания* представляют собой немиелинизированные или слабо миелинизированные волокна. Они располагаются вдоль мелких сосудов или вокруг волосяных сумок, обеспечивая ощущение боли и чувствительность к изменению температуры. Тельца Руффини реагируют на низкочастотную вибрацию.

Участки кожи, на которых отсутствуют волосы, имеют более сложный набор из свободных нервных окончаний и аксонов, которые заканчиваются внутри специализированных рецепторов. Большое разнообразие рецепторного набора безволосой поверхности кожи может отражать специфичность тех участков, которые человек активно использует в познании мира (пальцы, ладони, подошвы). Остальная поверхность кожи участвует в восприятии более пассивно.

На безволосых участках кожи располагаются *тельца Пачини*. Они являются самыми большими сенсорными окончаниями на теле. Их размер (приблизительно 0,5 x 1,0 мм) позволяет видеть эти рецепторы невооруженным глазом. Тельца Пачини находятся на безволосой коже, поверхности гениталий, грудных железах и в различных внутренних органах. Они чувствительны к прикосновению и представляют собой почти 70 лукоподобных слоев, расположенных вокруг одной миелинизированной аксонной терминали. На прикосновение отчасти реагируют также *мейснеровы тельца* и *диски Меркеля*. Мейснеровы тельца располагаются в сосочках кожи – местах внедрения собственно кожи в эпидермис. Каждое из них иннервируется двумя – шестью аксонами. Диски Меркеля найдены у основания эпидермиса поблизости от протоков потовых желез. Особенно много их встречается на кончиках пальцев и губах.

Чувства сдавливания и вибрации вызываются движением кожи. Наиболее изученным рецептором прикосновения является тельце Пачини, которое реагирует на вибрацию. Описан процесс превращения энергии давления в энергию электрического возбуждения в аксоне этого рецептора. При отклонении тельца Пачини относительно аксона его мембрана деполяризуется. Если эта деполяризация достигает порогового потенциала, в первом перехвате Ранвье миелинизированного волокна возникает потенциал действия. Движущийся кончик нервного окончания тельца Пачини, по-видимому,

вызывает рецепторный потенциал открытием ионных каналов на мембране, стенки которых закреплены под мембраной белковыми филаментами (тонкими волокнами), имеющими длинные углеводородные цепи. При изменении размера нервного окончания растет натяжение углеводородной цепи, которая открывает канал. Большая капсула тельца Пачини служит для усиления давления, о наличии которого сигнализирует рецептор. Тельце Пачини может адаптироваться, т. е. при длительном воздействии умеренного сигнала перестает на него реагировать и не посылает информацию в мозг (именно поэтому люди «не чувствуют» одежду, которую носят на своем теле).

6.2. Восприятие температуры

Оценка состояния тепла или холода организмом не является абсолютной, поскольку она всегда определяет, насколько больше или меньше относительно кожи температура объекта. Если поместить одну руку в таз с холодной водой, а другую – с теплой, а потом обе вынуть, то для одной руки температура воздуха в помещении будет теплой, для второй – холодной.

Исследование температурных рецепторов методически достаточно затруднено, поскольку при любом экспериментальном изменении температуры сдвигается метаболическая активность соседних клеток. Уже говорилось, что рецепторы, реагирующие на давление, могут отвечать и на изменение температуры. Многие исследователи полагают, что на температурные изменения в большей мере реагируют свободные нервные окончания, хотя эту же функцию выполняют и *колбочки Краузе*. Остается неясным, каким образом температурные изменения приводят к появлению электрического импульса в нервном окончании.

Температурные рецепторы найдены не только на поверхности тела, но и на внутренних органах (например на гипоталамусе). Существуют отдельные рецепторы, реагирующие на тепло или холод, причем относительное число тепловых рецепторов меньше. И тех, и других больше всего выявлено на поверхности шеи и головы.

Рецепторы, отвечающие за чувствительность к теплу и холоду, располагаются в коже на разной глубине: тепловые – на глубине примерно 0,30 мм от поверхности кожи, а холодные – на глубине 0,17 мм. Это объясняет тот факт, что при интенсивной тепловой стимуляции человек сначала может почувствовать прохладу, а затем тепло.

6.3. Болевая (ноцицептивная) чувствительность

Боль возникает при воздействии самых разных причин. Большая часть исследователей идентифицирует ее с активностью свободных нервных окончаний. Интенсивная механическая стимуляция активизирует высокопороговые рецепторы и вызывает ощущение боли. Этот же эффект возникает и при повреждении кожного покрова любым образом.

По-видимому, выброс специфических химических веществ при повреждении ткани возбуждает свободные нервные окончания. Такими веществами могут быть простагландины и гистамин. Известно, например, что аспирин, подавляющий продукцию простагландинов, также вызывает и

аналгезию (отсутствие болевой чувствительности). Свободные нервные окончания чувствительны и к простагландинам, и к гистамину.

Ощущение боли связано не только с раздражением определенных рецепторов. Переживание боли меняется под воздействием опиатов, гипноза, эмоциональных событий. Ее силу можно изменить и с помощью некоторых форм стимуляции, например акупунктурой. Следовательно, переживание боли возникает как суммация комплекса ощущений в ассоциативных областях коры.

Адаптивное значение боли подтверждается, в частности, тем, что люди с врожденным отсутствием чувствительности к боли имеют много тяжелых повреждений и редко живут долго. Боль не предупреждает их о начале приступа аппендицита; возникновении инфекций, появлении камней в почках, развитии инфаркта миокарда и т. д. Различают восприятие боли и устойчивость по отношению к ней.

Эндогенные опиаты – эндорфины и энкефалины – могут также менять отношение человека к боли или вызывать *анальгезию* (отсутствие болевой чувствительности). Электрическая стимуляция определенных областей мозга ведет к обезболиванию и бывает достаточной для выполнения хирургической операции у крыс. К наиболее эффективным структурам, регулирующим болевые ощущения, относятся околотоводное серое вещество и ростровентральный отдел продолговатого мозга. Электрическая активация околотоводного серого вещества соответствует действию 10 мг морфина на 1 кг веса тела животного, что является очень большой дозой. Сейчас созданы стимуляторы, которые хирургически имплантируются в мозг человека и меняют его отношение к боли, когда это необходимо. Считается, что подобное электрическое возбуждение приводит к выбросу эндогенных опиатов, которые подавляют активность интернейронов, передающих болевую информацию в мозг.

Синаптическая передача болевых сигналов в головной мозг непосредственно связана с веществом Р. В задних рогах спинного мозга вставочные модулирующие нейроны образуют синапсы на аксонных окончаниях болевых нейронов. Эта связь опосредуется энкефалином, который препятствует выходу вещества Р, что уменьшает возбуждение постсинаптического нейрона, посылающего в головной мозг сигналы о боли. Болевые рецепторы могут как адаптироваться, так и не адаптироваться в зависимости от качества боли, о которой они сигнализируют.

Боль передается по тонким немиелинизированным волокнам типа С со скоростью 1–2 м/с и по тонким миелинизированным волокнам А-дельта, которые проводят импульсы значительно быстрее: со скоростью 5–15 м/с. Именно поэтому боль часто сначала воспринимается как быстрое давление, а затем, немного позднее, превращается в ноющее жгучее ощущение.

6.4. Пути передачи соматосенсорной информации в мозг

Информация от соматосенсорных нейронов из кожи, мышц, внутренних органов направляется в центральную нервную систему по двум путям. Первый из них называется *лемнисковым*. По нему передаются сигналы о тактильных

воздействиях, угловых перемещениях суставов, т. е. информация, которая должна быть определена точно. По этому пути она передается довольно быстро. Аксоны, образующие этот путь, в составе белого вещества спинного мозга поступают в ядра нижнего отдела продолговатого мозга. Далее они переключаются в заднем вентральном ядре таламуса – релейном ядре для соматической чувствительности. Отсюда аксоны проецируются в первичную соматосенсорную кору. С каждым следующим переключением рецептивные поля нейронов расширяются. Кортикальная часть этого пути характеризуется четкой топографической локализацией: каждая точка на поверхности кожи определенным образом представлена в коре.

Второй путь – *спиноталамический* – представлен аксонами болевых и температурных рецепторов и имеет переключение внутри спинного мозга. Оттуда волокна направляются в заднее вентральное ядро таламуса. По этому пути передается информация, не имеющая четкой локализации, и скорость ее передачи ниже, чем в лемнисковом пути.

Соматосенсорная кора состоит из колонок, нейроны которых отвечают за какой-либо один тип стимуляции определенного участка тела. Установлено, что первичная и вторичная соматосенсорная зоны коры подразделены как минимум на пять (а возможно, на десять) участков, представляющих карту человеческого тела. Внутри каждой такой карты нейроны отвечают за отдельную субмодальность соматосенсорных рецепторов.

Первая соматосенсорная зона коры расположена в задней центральной извилине. Размер ее значительно больше, чем второй. К этой зоне поступают афферентные импульсы от заднего вентрального ядра таламуса, доставляющие информацию, полученную кожными, суставно-мышечными и висцеральными рецепторами противоположной стороны тела.

Площадь корковой проекции определяется количеством клеток коры, участвующих в переработке сигналов того или иного рецепторного поля. Чем больше количество клеток, тем более дифференцирована обработка. Кортикальные проекции рецепторов висцеральных афферентных систем (пищеварительного тракта, выделительного аппарата, сердечно-сосудистой системы) расположены в области «представительства» кожных рецепторов соответствующего участка. Вторая соматосенсорная зона находится под роландовой бороздой и распространяется на верхний край сильвиевой; афферентные импульсы в эту зону поступают из заднего вентрального ядра таламуса.

По-видимому, каждому анализатору, описанному в разд. 2, 3, 4, 5 по восприятию информации, соответствует теория многоступенчатой интеграции сигналов. Согласно этой теории, объединение различных воздействий происходит поэтапно, причем на каждой ступени в синтезе участвуют и восприятие, и осознание. Интеграция же осуществляется не путем конвергенции информации в высшей точке, а благодаря наличию множества прямых и обратных связей между специализированными зонами.

Контрольные вопросы:

1. Какой информацией обеспечивает мозг соматосенсорная система?
2. С восприятием какой информации связана висцеральная рецепция?
3. Опишите строение кожи и ее рецепторов.
4. Как вызываются чувства сдавливания и вибрации?
5. Почему мы «не чувствуем» одежду, которую носим на своем теле?
6. Как мы воспринимаем температуру?
7. Как объясняют восприятие боли?
8. Что такое анальгезия?
9. Что и как может поменять восприятие человеком боли?
10. Какие мозговые структуры причастны к восприятию боли?
11. Почему боль часто сначала воспринимается как быстрое давление, а затем уже превращается в ноющее жгучее ощущение?
12. Назовите два пути передачи соматосенсорной информации в мозг.
13. Какая информация передается по лемнисковому пути и каким образом?
14. Какая информация передается по спиноталамическому пути и каким образом?
15. Как устроена соматосенсорная кора?
16. Как объясняется восприятие различных воздействий?

Тема 7. ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ ВНИМАНИЯ

В психологии *внимание* определяется как процесс и состояние настройки субъекта на восприятие приоритетной информации и выполнение поставленных задач. Направленность и сосредоточенность психической деятельности при внимании обеспечивает более эффективное восприятие информации. В общем случае выделяют два основных вида внимания: произвольное и непроизвольное (избирательное, селективное). Оба вида внимания имеют разные функции, по-разному формируются в онтогенезе, в их основе лежат различные физиологические механизмы.

7.1. Ориентировочная реакция

Принято считать, что физиологическую основу развития и функционирования непроизвольного внимания составляет *ориентировочная реакция*.

Ориентировочная реакция (ОР) впервые была описана И. П. Павловым как двигательная реакция животного на новый, внезапно появляющийся раздражитель. Она включала поворот головы и глаз в сторону раздражителя и обязательно сопровождалась торможением текущей условно-рефлекторной деятельности. Другая особенность ОР заключалась в угасании всех ее поведенческих проявлений при повторении стимула. Угасшая ОР легко восстанавливалась при малейшем изменении обстановки.

Физиологические показатели ОР. Использование полиграфической регистрации показало, что ОР вызывает не только поведенческие проявления, но и целый спектр вегетативных *генерализованных* изменений. Отражением

этих изменений, являются различные компоненты ОР: двигательный (мышечный), сердечный, дыхательный, кожно-гальванический, сосудистый, зрачковый, сенсорный и электроэнцефалографический. Как правило, при предъявлении нового стимула повышается мышечный тонус, изменяется частота дыхания, пульса, возрастает электрическая активность кожи, расширяются зрачки, снижаются сенсорные пороги. В электроэнцефалограмме в начале ОР возникает генерализованная активация, которая проявляется в блокаде (подавлении) альфа-ритма и смене его высокочастотной активности. Одновременно с этим возникает возможность объединения и синхронной работы нервных клеток не по принципу их пространственной близости, а по функциональному принципу. Благодаря указанным изменениям возникает особое состояние мобилизационной готовности организма.

Нервная модель стимула. Механизм возникновения и угашения ОР получил толкование в концепции нервной модели стимула, предложенной Е. Н. Соколовым. Согласно этой концепции, в результате повторения стимула в нервной системе формируется «модель», определенная конфигурация следа, в которой фиксируются все параметры стимула. *Ориентировочная реакция* возникает в тех случаях, когда обнаруживается рассогласование между действующим стимулом и сформированным следом, т. е. «нервной моделью». Если действующий стимул и нервный след, оставленный предшествующим раздражителем, идентичны, то ОР не возникает. Если же они не совпадают, то ОР возникает и оказывается до известной степени тем сильнее, чем больше различаются предшествующий и новый раздражители. Поскольку ОР возникает в результате рассогласования афферентного раздражения с «нервной моделью» ожидаемого стимула, очевидно, что ОР будет длиться до тех пор, пока существует эта разница.

В соответствии с этой концепцией ОР должна фиксироваться при любом сколь-нибудь ощутимом расхождении между двумя последовательно предъявляемыми стимулами. Имеются, однако, многочисленные факты, которые свидетельствуют, что ОР далеко не всегда обязательно возникает при изменении параметров стимула.

Значимость стимула. Ориентировочный рефлекс связан с адаптацией организма к меняющимся условиям среды, поэтому для него справедлив «закон силы». Иначе говоря, чем больше изменяется стимул (например, его интенсивность или степень новизны), тем значительнее ответная реакция. Однако не меньшую, а нередко и большую реакцию могут вызвать ничтожные изменения ситуации, если они прямо адресованы к основным потребностям человека.

Кажется, что более значимый и, следовательно, в чем-то уже знакомый человеку стимул должен при прочих равных условиях вызывать меньшую ОР, чем абсолютно новый. Факты, однако, говорят о другом. Значимость стимула нередко имеет решающее значение для возникновения ОР. Высокозначимый стимул может вызвать мощную ОР, имея небольшую физическую интенсивность.

По некоторым представлениям последовательность провоцирующих факторов ОР можно упорядочить, выделив 4 регистра: стимульный регистр; регистр новизны; регистр интенсивности; регистр значимости.

Первый этап оценки проходят практически все стимулы, второй и третий регистры работают параллельно. Пройдя любой из этих двух регистров, стимул поступает в последний, где оценивается его значимость. Только после этого завершающего акта оценивания развивается весь комплекс ориентировочной реакции.

Таким образом, *ОР возникает в ответ не на любой новый стимул, а только на такой, который предварительно оценивается как биологически значимый*. Иначе мы переживали бы ОР ежесекундно, новые раздражители действуют на нас постоянно. Оценивая ОР, следовательно, надо учитывать не формальное количество информации, содержащейся в стимуле, а количество семантической, значимой информации.

Существенно и другое: восприятие значимого стимула нередко сопровождается формированием ответной *адекватной* реакции. Присутствие моторных компонентов свидетельствует о том, что ОР предоставляет собой единство воспринимающих и исполнительных механизмов. Таким образом, ОР, традиционно рассматриваемая как реакция на новый раздражитель, представляет частный случай ориентировочной деятельности, которая понимается как организация новых видов деятельности, формирование активности в изменившихся условиях среды.

7.2. Нейрофизиологические механизмы внимания

Одним из наиболее выдающихся достижений нейрофизиологии в XX в. явилось открытие и систематическое изучение функций неспецифической системы мозга, которое началось с появления в 1949 г. книги Г. Морuzzi и Г. Мэгуна «Ретикулярная формация мозгового ствола и реакция активации в ЭЭГ».

Ретикулярная формация наряду с *лимбической* системой образуют блок *модулирующих систем мозга*, основной функцией которых является регуляция функциональных состояний организма. Первоначально к неспецифической системе мозга относили только сетевидные образования ствола мозга, а их главной задачей считали диффузную генерализованную активацию коры больших полушарий. По современным представлениям восходящая неспецифическая активирующая система простирается от продолговатого мозга до зрительного бугра (таламуса).

Функции таламуса. Таламус, входящий в состав промежуточного мозга, имеет ядерную структуру. Он состоит из специфических и неспецифических ядер. Специфические ядра обрабатывают всю поступающую в организм сенсорную информацию, поэтому таламус образно называют *коллектором сенсорной информации*. Специфические ядра таламуса связаны главным образом с первичными проекционными зонами анализаторов. Неспецифические ядра направляют свои восходящие пути в ассоциативные зоны коры больших полушарий. Г. Джаспером в 1955 г. было сформулировано

представление о диффузно-проекционной таламической системе. Опираясь на целый ряд фактов, исследователь утверждал, что диффузная проекционная таламическая система (неспецифический таламус) в определенных пределах может управлять состоянием коры, оказывая на нее как возбуждающее, так и тормозное влияние.

По современным представлениям переключение активирующих влияний с уровня ретикулярной формации ствола мозга на уровень таламической системы означает переход от генерализованной активации коры к локальной. Первая отвечает за глобальные сдвиги общего уровня бодрствования; вторая – за избирательное сосредоточение внимания.

Функции фронтальных зон. Ретикулярная формация ствола мозга и неспецифический таламус тесно связаны с корой больших полушарий. Особое место в системе этих связей занимают фронтальные зоны коры. Предполагается, что возбуждение ретикулярной формации ствола мозга и неспецифического таламуса по прямым восходящим путям распространяется на передние отделы коры. При достижении определенного уровня возбуждения фронтальных зон по нисходящим путям, идущим в ретикулярную формацию и таламус, осуществляется тормозное влияние. Фактически здесь имеет место контур саморегуляции: ретикулярная формация изначально активирует фронтальную кору, а та в свою очередь тормозит (снижает) активность ретикулярной формации. Поскольку все эти влияния носят градуальный характер, т. е. изменяются постепенно, то с помощью двухсторонних связей фронтальные зоны коры могут обеспечивать именно тот уровень возбуждения, который требуется в каждом конкретном случае.

Таким образом, фронтальная кора – важнейший регулятор состояния и бодрствования в целом и внимания как избирательного процесса. Она модулирует в нужном направлении активность стволовой и таламической систем. Благодаря этому можно говорить о таком явлении, как управляемая корковая активация.

Система внимания в мозге человека. Изложенная выше схема не исчерпывает всех представлений о мозговом обеспечении внимания. Она характеризует общие принципы нейрофизиологической организации внимания и относится главным образом к так называемому модально-неспецифическому вниманию. Более детальное изучение позволяет «специализировать» внимание, выделив его модально-специфические виды. Как относительно самостоятельные можно описать следующие виды внимания: сенсорное (зрительное, слуховое, тактильное), двигательное, эмоциональное и интеллектуальное. Клиника очаговых поражений показывает, что нарушение этих видов внимания может происходить независимо друг от друга, т. к. в их обеспечении принимают участие разные отделы мозга. В поддержании модально-специфических видов внимания принимают активное участие зоны коры, непосредственно связанные с обеспечением соответствующих психических функций.

Известный исследователь внимания М. Познер утверждает, что в мозге человека существует самостоятельная система внимания, которая анатомически изолирована от систем обработки поступающей информации, причем выделяется ряд функциональных подсистем внимания. Внимание поддерживается за счет работы разных анатомических зон, образующих сетевую структуру, и выполняющие разные функции, которые можно описать в когнитивных терминах. Три главные функции – ориентация на сенсорные события, обнаружение сигнала для фокальной (сознательной обработки) и поддержание бдительности, или бодрствующего состояния. В обеспечении первой функции существенную роль играет задняя теменная область и некоторые ядра таламуса, второй – латеральные и медиальные отделы фронтальной коры. Поддержание бдительности обеспечивается за счет деятельности правого полушария.

Немало экспериментальных данных свидетельствует о разном вкладе полушарий в обеспечение не только восприятия, но и избирательного внимания. По этим данным правое полушарие в основном обеспечивает общую мобилизационную готовность человека, поддерживает необходимый уровень бодрствования и сравнительно мало связано с особенностями конкретной деятельности. Левое полушарие – в большей степени отвечает за специализированную организацию внимания в соответствии с особенностями задачи.

Контрольные вопросы

1. Дайте определение вниманию и назовите его виды.
2. Что является физиологической основой внимания?
3. Как описал И. П. Павлов ориентировочную реакцию?
4. Назовите компоненты ориентировочной реакции. Опишите механизм ориентировочной реакции с точки зрения концепции нервной модели стимула, предложенной Е. Н. Соколовым.
5. Почему ориентировочная реакция не всегда возникает при изменении параметров стимула?
6. Назовите и опишите четыре уровня факторов, провоцирующих ориентировочную реакцию.
7. Какие мозговые структуры задействованы в процессах внимания?
8. Какую роль играет таламус в процессах внимания?
9. Какую роль играют фронтальные зоны в процессах внимания?
10. Какие три функции обеспечивают функциональные подсистемы внимания?
11. Как связана активность правого и левого полушарий с процессами внимания?

Тема 8. РЕЧЬ

Речь – это специфический человеческий феномен, поэтому психофизиологическая его основа представляет большой интерес для исследователей самых разных специальностей.

8.1. Эволюционный смысл появления речевого общения

Возникновение и сохранение речи в эволюционном развитии можно объяснить чрезвычайной эффективностью ее как средства общения. Согласно П. Черчланду, речь осуществляет «когнитивное сжатие»: помогает мысленно анализировать окружающий мир и снижать сложность понятийных структур до масштабов, позволяющих ими манипулировать. Экономичность языка, легкость сведения с его помощью множества понятий в одну семиотическую систему позволяют людям формировать все более сложные представления и рассуждать на таких уровнях абстрагирования, которые иначе были бы недостижимы.

Речь появилась в процессе эволюции, вероятно, после того, как люди начали заранее представлять и различать свои действия, создавать и классифицировать представления о предметах, событиях, связях. В то же время созревание речевых процессов в онтогенезе не всегда идет параллельно формированию понятий.

Речь существует одновременно как набор символов в их допустимых сочетаниях и как отражение в мозге этих же символов и правил, определяющих их сочетаемость.

Человеческая речь включает два различных аспекта. С одной стороны, это способность произносить слова, формулировать фразы и передавать другим людям те или иные понятия. С другой стороны, речь представляет собой способность понимать слова и фразы, произнесенные другими, и превращать их в понятия.

Говорить – значит продуцировать осмысленную речь. Это подразумевает наличие определенных возможностей. Люди говорят о воспринимаемых объектах (о том, что мы слышим, видим, ощущаем и т. д.), о своих воспоминаниях, размышлениях, чувствах. Таким образом, за осмысленное речепорождение отвечают затылочная, височная, теменная, лобная доли головного мозга. Более того, люди могут говорить и о том, что никогда не происходило, используя воображение. Однако в настоящее время недостаточно знаний о тех областях мозга, которые за это отвечают.

С речью связаны в мозге как минимум три различных области: одна должна отвечать за хранение общих знаний, другая – за грамматическую структуру фраз и третья – за передачу грамматически оформленных понятий определенными движениями периферического речевого аппарата, контролирующего произнесение слов. Эти области должны также функционировать совместно со структурами, ответственными за сенсорное восприятие и память.

8.2. Функциональная асимметрия и речь

Вербальное поведение – латерализованная функция. Языковые расстройства преимущественно возникают после повреждения левой половины мозга. У праворуких людей, как правило, левое полушарие в большей мере связано с речевой функцией.

Существует предположение, что речевая специализация левого полушария обусловлена особенностями переработки в нем информации: перцептивные функции левого полушария предназначены скорее для анализа последовательных появляющихся один за другим стимулов, тогда как обработка информации в правом полушарии происходит одновременно по многим каналам.

Речь состоит из фраз, каждая из которых представляет собой последовательность слов, полученных из последовательности звуков. Переработка такого рода информации в большей мере соответствует левому полушарию. Оно же контролирует и последовательность произвольных движений, необходимых речевому аппарату для производства звуковых рядов.

Было бы ошибкой заключить, что правое полушарие не играет роли в речевой продукции. Речь – это не просто процесс говорения, но и передача некоторого смысла, который имеет ту или иную эмоциональную окраску. Даже в тех случаях, когда мы слушаем бессвязную речь психически больного человека или пустую болтовню соседей, нельзя говорить об отсутствии смысла речи, поскольку он может заключаться не в словах, а в самом факте общения. Точно так же слушание – не просто восприятие и узнавание слов, но и понимание их значения. При этом вовлекаются многие структуры, в том числе отвечающие за анализ смысла и эмоциональное переживание.

Повреждение правого полушария затрудняет чтение карт, обнаружение пространственных соотношений и узнавание сложных геометрических форм. Люди с такими травмами имеют трудности в представлении пространственных явлений и понимании того, что другие говорят об этом. Узнавание эмоций по тону голоса также связано с правым полушарием.

Локальный мозговой кровоток в коре больших полушарий увеличивается при беглой речи, причем максимальное его повышение отмечено в моторно-сенсорных областях, области Брока (левая нижняя лобная доля) и гомологичных областях правого полушария, что свидетельствует об участии обоих полушарий в производстве речи.

8.3. Процесс произнесения слов

Человеческая речь возникает при взаимодействии голосовых связок и голосового тракта, к которому относятся полость гортани, рта, носа. Туго натянутые голосовые связки производят звук, когда между ними проходят струи воздуха. Звук состоит из коротких импульсов, или толчков воздуха с частотой 100 или более герц в секунду, причем каждый из них содержит энергию на многих частотах. Эти импульсы вызывают колебания воздуха, заключенного в полости рта, носа, гортани. Они могут быть настроены на разные частоты изменением положения языка, щек, челюсти, губ. Потоки импульсов

определенной группы возникают с частотой около 100 Гц в секунду. Каждый импульс начинается в полную силу и быстро затухает, пока энергия звука не возобновится следующим импульсом. Многие гласные звуки образуются двумя и более волнами далеко отстоящих друг от друга частот. Достигнув уха, звуки возбуждают рецепторы, расположенные вдоль базилярной мембраны улитки. Низкие частоты активируют рецепторы на одном конце мембраны, высокие – на другом. Сложный звук, состоящий из нескольких частот, воздействует на несколько различных отделов мембраны. Активация рецепторов ведет к передаче соответствующей информации по слуховому нерву в мозг. Звуки речи слагаются из импульсов, создаваемых связками, и из специфических колебаний определенной частоты, производимых полостями рта и глотки. Эти два вида импульсов объединяются, приобретая определенный характер. Человек отличает речь одного говорящего от речи другого, отбирая из массы звуков те частоты, которые модулируют в одном ритме. Поскольку невероятно, чтобы голосовые связки двух говорящих вибрировали в какой-то момент в одном ритме, модуляция является важным средством отдельного восприятия голосов.

8.4. Афазия

Большая часть знаний о способности человека говорить получена из наблюдений над больными с повреждениями мозга, сопровождающимися нарушениями речи. Чаще всего это люди, перенесшие инсульт, или больные с нарушением мозгового кровообращения.

Наиболее распространенная категория речевых расстройств называется *афазией*. Это первичное расстройство в понимании или продукции речи, вызванное мозговыми повреждениями. Однако не все речевые расстройства являются афазиями. При афазии пациенты могут иметь трудности в понимании содержания, повторении или продукции значимой речи, но эти проблемы не должны вызываться простыми сенсорными или двигательными недостатками, а также отсутствием мотивации. Например, неспособность говорить, вызванная глухотой или параличом речевых мышц, не рассматривается как афазия. Кроме этого, больной афазией осознает, что другие пытаются с ним общаться, и представляет себе смысл общения. В зависимости от места поражения мозга и типа речевого расстройства различают несколько видов афазий – афазия Брока и афазия Вернике. Они возникают при поражении соответственно зоны Брока (левая нижняя лобная доля) и зоны Вернике (средняя и задняя части верхней височной извилины левого полушария).

8.5. Значение слова с точки зрения психофизиологии

Речь связана с порождением осмысленных слов. Каким образом значение определяется мозгом? Слова соотносятся с объектами внешнего мира. Формирование способности связывать значения слов с их звуковой оболочкой происходит в критический период, охватывающий первые три – пять лет жизни ребенка. Значения слов определяются энграммами, сопряженными с ними. Эти следы памяти хранятся не в первичной слуховой коре, а скорее в ассоциативной коре, непосредственно связанной с гиппокампом. По-видимому, ассоциативная

кора запускает активацию соответствующей информации, благодаря чему возбуждаются следы памяти и рождаются осмысленные фразы.

С точки зрения Н. Р. Карлсона хорошей аналогией, позволяющей понять связь слова со смыслом, передаваемым этим словом, может быть идея словаря. Словарь содержит входы (слова) и их определения (значения). В мозге для значений слов есть несколько входов: слуховой и зрительный (написанное слово или слово, прочтенное по губам). Рассмотрим случай, когда человек слышит знакомое слово и понимает его значение. Порядок действий в этом случае будет следующим. Сначала мозг анализирует последовательность звуков, которые составляют слышимое слово. Таким образом, определяется слуховой вход в словаре. Этот вход располагается в зоне Вернике. Возбужденный вход активирует энграмму, соответствующую значению слова. Через заднюю язычную область зона Вернике связана с нейронными кругами ассоциативной коры, которые содержат эти энграммы.

При чтении слов информация сначала поступает в первичную зрительную кору, затем в угловую извилину, где зрительные сигналы связываются со звуковым образом слов. После этого происходит переработка звуковой формы слова в его смысл, как если бы слово было воспринято на слух. Таким образом, понимание письменной речи имеет звуковую основу. В качестве доказательства этого тезиса приводится утверждение, что в эволюции письменная речь возникла много позднее устной, так же как при обучении речи дети сначала начинают говорить и уже много позднее – читать и писать.

Этот процесс может работать и в обратном порядке, когда человек не воспринимает, а передает свои мысли другому. В ассоциативной коре говорящего возбуждаются нейронные круги, соответствующие мыслям, которые он хочет сообщить. Они активируют заднюю язычную область и вслед за ней – зону Брока, которая располагает слова в грамматической последовательности и формирует команды для их произнесения.

8.6. Роль подкорковых структур в порождении речи

Речевые системы мозга в левом полушарии включают структуры употребления слов и предложений и структуры-посредники для различных лексических элементов и грамматики. Совокупности нервных структур, представляющих сами понятия, распределены по многим сенсорным и моторным областям обоих полушарий.

Названные области сообщаются с моторной и премоторной зоной коры как непосредственно, так и через подкорковый путь, включающий левые базальные ганглии и ядра передней части левого таламуса. Этот двойной двигательный путь особенно важен: произнесение звуков речи может контролироваться либо корковой, либо подкорковой сетью или ими обеими. Подкорковая сеть соответствует навыковому обучению, а корковая – более осознанному контролю высшего уровня и ассоциативному научению.

Между мозговыми системами обработки понятий и генерирования слов и предложений должны находиться посреднические системы. Они не только обеспечивают правильный подбор слов для выражения конкретных понятий, но

и управляют формированием структуры предложения, отражающей связи между понятиями.

Когда человек говорит сам, посреднические системы управляют системами, ответственными за словообразование и синтаксис. Если же он воспринимает речь других, словообразующие системы приводят в действие посреднические. Нервные структуры, соединяющие понятия и словоформы, расположены вдоль затылочно-височной оси мозга. Системы-посредники, участвующие в формировании общих понятий, по-видимому, связаны с задними левыми височными областями, тогда как посредники для более узких представлений – с передними, располагающимися вблизи левого височного полюса.

Исследования позволяют предположить, что височная часть левой язычной извилины осуществляет посредничество между понятиями и названиями цветовых тонов. Связь между представлениями о конкретных людях и их личными именами обеспечивается нервными структурами на противоположном конце этой системы – в передней области левой височной доли.

8.7. Роль лимбических структур в порождении речи

Вокализация у животных обеспечивается активностью целого ряда мезенцефалических структур, а не неокортекса, что характерно для речи человека. Другим отличием вокализации от речи является отсутствие четкой асимметрии в расположении областей, ответственных за эти процессы.

Х. Джексон подчеркивал, что в тех случаях, когда какая-то структура в эволюционном развитии заменяется более новой, более высокоразвитой, функции старой системы резко сокращаются или полностью изменяются. Но они все же сохраняются в измененной форме и служат поддержанию новой системы. Исходя из этого положения, можно утверждать, что лимбическая система у человека не утрачивает своей функции вокализации, а в той или иной форме участвует в процессе порождения речи. Способность говорить в норме, по-видимому, зависит от функционирования двух систем, работающих гармонично. Филогенетически более старая лимбическая система подчинена более новой, расположенной в неокортексе. Старая система опосредует свое влияние на новую через переднемозговые связи.

В норме доминирует новая, корковая система, тогда как при стрессе лимбическая может восстанавливать свое преимущество, что объясняет специфические изменения речи, при этом преобладают междометия и затруднена грамматически правильная речь.

Контрольные вопросы

1. Что такое речь? Охарактеризуйте адаптивную функцию речи в процессе эволюции.
2. Как связаны функциональная асимметрия мозга и речь?
3. Опишите возможные причины, по которым центр речи находится в левом полушарии.

4. Опишите процесс произнесения слов.
5. Что такое афазия? Каких видов она бывает? С поражением каких зон мозга связан каждый вид афазии?
6. Каким образом значение слова определяется мозгом?
7. Каков механизм понимания смысла слышимого слова?
8. Каков механизм понимания смысла при чтении?
9. Опишите роль подкорковых структур в порождении речи.
10. Какова роль лимбических структур в порождении речи?

ЛИТЕРАТУРА

1. Баллонов, Л. Я. Слух и речь доминантного и недоминантного полушарий / Л. Я. Баллонов, В. Л. Деглин. – Л. : Наука, 1976. – 218 с.
2. Батуев, А. С. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем: учеб. для вузов / А. С. Батуев. – 3-е изд. – СПб. : Питер, 2006. – 317 с.
3. Гринфилд, С. Путешествие в тайны разума. Этот загадочный мозг / С. Гринфилд; пер. с англ. В. Ф. Дюбиной. – М. : ООО «ГД «Издательство Мир книги», 2006. – 192 с.
4. Зеки, С. Зрительный образ в сознании и мозге / С. Зеки // В мире науки. – 1992. – № 11–12. – С. 33–41.
5. Лурия, А. Р. Основы нейропсихологии / А. Р. Лурия. – М., 1973.
6. Лурия, А. Р. Основные проблемы нейролингвистики / А. Р. Лурия. – 2-е изд. – М. : Издательство ЛКИ, 2007. – 256 с.
7. Николаева, Е. И. Психофизиология. Психофизиологическая физиология с основами физиологической психологии: учеб. для студ. биол., психол., мед. факультетов университетов / Е. Н. Николаева. – Новосибирск : «Наука». Сибирская издательская фирма РАН, 2001. – 442 с.

Учебное издание

Асаёнок Иван Степанович
Пархоменко Дарья Александровна
Копыток Анна Владимировна

**ФИЗИОЛОГИЯ
ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ
И СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ**

Методическое пособие
для студентов специальности 1-58 01 01
«Инженерно-психологическое обеспечение информационных технологий»
всех форм обучения

Редактор Г. С. Корбут
Корректор Е. Н. Батурчик

Подписано в печать 29.06.2011.
Гарнитура «Таймс».
Уч.-изд. л. 1,9.

Формат 60x84 1/16.
Отпечатано на ризографе.
Тираж 70 экз.

Бумага офсетная.
Усл. печ. л. 2,21.
Заказ 43.

Издатель и полиграфическое исполнение: учреждение образования
«Белорусский государственный университет информатики и радиоэлектроники»
ЛИ №02330/0494371 от 16.03.2009. ЛП №02330/0494175 от 03.04.2009.
220013, Минск, П. Бровки, 6