

Лекция 13. ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ.

34. 1. ПОНЯТИЕ О ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ.
КЛАССИФИКАЦИЯ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ И ИХ
ХАРАКТЕРИСТИКА. МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ВНД.

Физиология высшей нервной деятельности. Необходимым условием существования живого организма является постоянный обмен веществ с окружающей природой. Во взаимодействии с внешней средой организм выступает как единое целое. Объединение организма в единое целое и взаимодействие его с окружающей средой осуществляется нервной системой. Деятельность нервной системы, направленная на осуществление взаимодействия организма со средой и себе подобными называется высшей нервной деятельностью.

Внешним выражением высшей нервной деятельности и психических функций человека является поведение .

Высшая нервная деятельность является деятельностью рефлекторной. Это значит, что она причинно обусловлена воздействиями из внешней и внутренней среды организма. Эти воздействия воспринимаются соответствующими рецепторами тела, трансформируются в нервное возбуждение и поступают в нервные центры, где осуществляется анализ и синтез поступившей информации и на этой основе формируется ответная реакция организма. Она вызывается нервными импульсами, идущими от нервных центров по эфферентным путям к исполнительным органам. Такая реакция называется рефлексом.

Рефлексы делятся на две основные группы: безусловные и условные.

Безусловные рефлексy - это врожденные рефлексy, осуществляющиеся по постоянным, имеющимся от рождения рефлекторным дугам. Примером безусловного рефлексa является деятельность слюной железы во время акта еды, мигание при попадании в глаз соринки, оборонительные движения при болевых раздражениях и многие другие реакции подобного типа. Безусловные рефлексy у человека и высших животных осуществляются через подкорковые отделы ЦНС (спинной, продолговатый, средний, промежуточный мозг и базальные ганглии). Вместе с тем центр любого безусловного рефлексa (БР) связан нервными связями с определенными участками коры, т.е. имеется т.н. *корковое представительство* БР. Различные БР (пищевые, оборонительные, половые и др.) могут иметь различную сложность. К БР, в частности, относят и такие сложные врожденные формы поведения животных, как инстинкты.

БР играют, несомненно, большую роль в приспособлении организма к окружающей среде. Так, наличие врожденных рефлекторных сосательных движений у млекопитающих обеспечивает им возможность питания молоком матери на ранних стадиях онтогенеза. Наличие врожденных защитных реакций (мигание, кашель, чихание и т.д.) обеспечивает защиту организма от попадания инородных тел в дыхательные пути. Еще более очевидно исключительное значение для жизни животных различного рода врожденных инстинктивных реакций (постройка гнезд, нор, убежищ, забота о потомстве и т.д.).

Следует иметь в виду, что БР не являются абсолютно постоянными, как это полагают некоторые. В известных пределах характер врожденного, безусловного рефлексa может изменяться в зависимости от функционального состояния рефлекторного аппарата. Например, у спинальной лягушки раздражение кожи стопы может вызвать различную по характеру безусловно рефлекторную реакцию в зависимости от исходного состояния раздражаемой лапы: при разогнутой лапе это раздражение вызывает ее сгибание, при согнутой - разгибание.

Безусловные рефлексy обеспечивают приспособление организма лишь в относительно постоянных условиях. Изменчивость их крайне ограничена. Поэтому для приспособления к непрерывно и резко изменяющимся условиям существования одних безусловных рефлексов недостаточно. В этом убеждают встречающиеся нередко случаи, когда инстинктивное поведение, так поражающее своей "разумностью" в обычных условиях, не только не обеспечивают приспособления в резко изменившейся ситуации, но становится даже совершенно бессмысленным.

Для более полного и тонкого приспособления организма к постоянно меняющимся условиям жизни у животных в процессе эволюции выработались более совершенные формы взаимодействия с окружающей средой в виде т.н. *условных рефлексов*.

Условные рефлексы не являются врожденными, они образуются в процессе индивидуальной жизни животных и человека на базе безусловных. Условный рефлекс образуется благодаря возникновению новой нервной связи (временной связи по Павлову) между центром безусловного рефлекса и центром, воспринимающим сопутствующее условное раздражение. У человека и высших животных эти временные связи образуются в коре больших полушарий головного мозга, а у животных, не имеющих коры - в соответствующих высших отделах ЦНС.

Безусловные рефлексы могут сочетаться с самыми разнообразными изменениями во внешней или внутренней среде организма, а поэтому на базе одного безусловного рефлекса может быть образовано множество условных рефлексов. Это значительно расширяет возможности приспособления животного организма к условиям жизни, так как приспособительная реакция может быть вызвана не только теми факторами, которые непосредственно вызывают изменения функций организма, а иногда угрожают самой его жизни, но и теми, которые лишь сигнализируют о первых. Благодаря этому приспособительная реакция возникает заблаговременно.

Условные рефлексы характеризуются чрезвычайной изменчивостью в зависимости от ситуации и от состояния нервной системы.

Высшая нервная деятельность человека и животных представляет собой неразрывное единство врожденных и индивидуально приобретенных форм приспособления, представляет результат совместной деятельности коры больших полушарий и подкорковых образований. Однако ведущая роль в этой деятельности принадлежит коре.

Методы исследования ВНД. Основным методом исследования ВНД - метод условных рефлексов. Наряду с ним для исследования функций высших отделов ЦНС используется и целый ряд других методов - клинический, методы выключения разных отделов мозга, раздражения, морфологические, биохимические и гистохимические методы, методы математического и кибернетического моделирования, ЭЭГ, множество методов психологического тестирования, методы изучения разных форм навязанного или спонтанного поведения в стандартных или меняющихся условиях и т.д.

Условия образования временной связи. Условный рефлекс у животных или человека может быть выработан на базе любого безусловного рефлекса при соблюдении следующих основных правил (условий). Собственно, этот вид рефлексов и был назван "условным", так как для своего образования требует определенных условий.

1. Необходимо совпадение во времени (сочетание) двух раздражителей - безусловного и какого-либо индифферентного (условного).
2. Необходимо, чтобы действие условного раздражителя несколько предшествовало действию безусловного.
3. Условный раздражитель должен быть физиологически более слабым по сравнению с безусловным, и возможно более индифферентным, т.е. не вызывающим значительной реакции.
4. Необходимо нормальное, деятельное состояние высших отделов ЦНС.
5. Во время образования условного рефлекса (УР) кора головного мозга должна быть свободна от других видов деятельности. Иначе говоря, во время выработки УР животное необходимо оградить от действия посторонних раздражителей.
6. Необходимо более или менее длительное (в зависимости от эволюционной продвинутости животного) повторение таких сочетаний условного сигнала и безусловного раздражителя.

Выработка условного рефлекса по И.П.Павлову

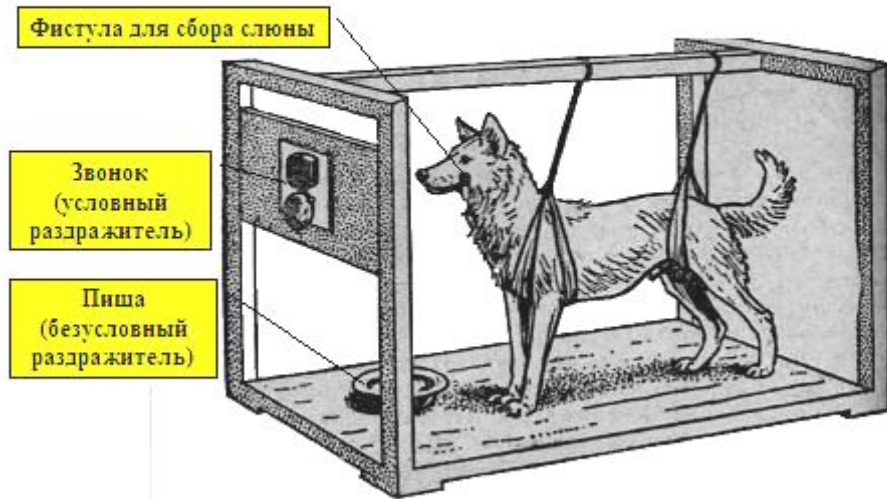
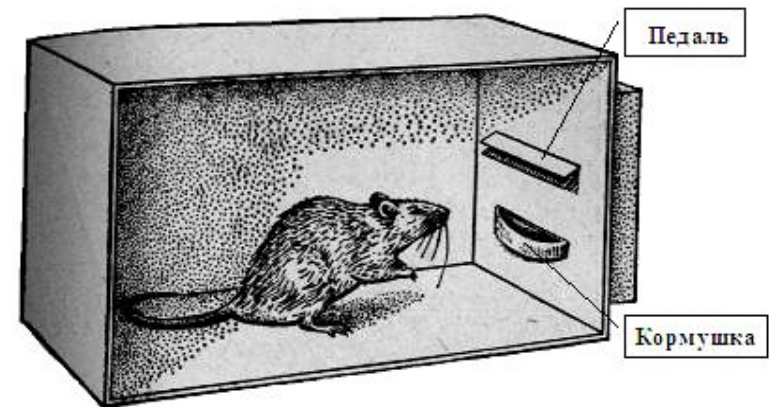


Рис. 67. Методы выработки условных рефлексов

При несоблюдении этих правил УР вовсе не образуются, или образуются с трудом и быстро угасают.

Для выработки УР у различных животных и человека разработаны различные методики (регистрация слюноотделения - это классическая Павловская методика, регистрация двигательных-оборонительных реакций, пищедобывательных рефлексов, лабиринтные методы и т.п.).

Инструментальный условный рефлекс



Виды условных рефлексов. Классификация условных рефлексов может осуществляться по нескольким критериям.

1. По отношению условного раздражителя к сигнализируемой им реакции различают натуральные и искусственные условные рефлексы.

Натуральными называют *условные рефлексы*, которые образуются на раздражители, являющиеся естественными, обязательно сопутствующими признаками, свойствами безусловного стимула, на базе которого они вырабатываются (например, запах мяса при кормлении им). Натуральные условные рефлексы по сравнению с искусственными отличаются большей легкостью образования и большей прочностью.

Искусственными называют *условные рефлексы*, образующиеся на стимулы, которые обычно не имеют прямого отношения к подкрепляющему их безусловному стимулу (например, световой раздражитель, подкрепляемый пищей).

2. В зависимости от природы рецепторных структур, на которые действуют условные стимулы, различают экстероцептивные, интероцептивные и проприоцептивные условные рефлексы.

Экстероцептивные условные рефлексы, образуемые на стимулы, воспринимаемые наружными внешними рецепторами тела, составляют основную массу условнорефлекторных реакций, обеспечивающих адаптивное (приспособительное) поведение животных и человека в условиях изменяющейся внешней среды.

Интероцептивные условные рефлексы, вырабатываемые на физические и химические раздражения интерорецепторов, обеспечивают физиологические процессы гомеостатической регуляции функции внутренних органов.

Проприоцептивные условные рефлексы, формируемые на раздражение собственных рецепторов поперечнополосатой мускулатуры туловища и конечностей, составляют основу всех двигательных навыков животных и человека.

3. В зависимости от структуры применяемого условного стимула различают простые и сложные (комплексные) условные рефлексы.

В случае *простого условного рефлекса* в качестве условного стимула используется простой раздражитель (свет, звук и т. д.).

В реальных условиях функционирования организма в качестве условных сигналов выступают, как правило, не отдельные, одиночные раздражители, а их временные и пространственные комплексы. В этом случае в качестве условного стимула выступает либо вся окружающая животное обстановка, либо части ее в виде *комплекса* сигналов. Одной из разновидностей такого комплексного условного рефлекса является *стереотипный условный рефлекс*, образуемый на определенный временной или пространственный «узор», комплекс стимулов.

4. Различают также условные рефлексы, вырабатываемые на одновременные и последовательные комплексы стимулов, на последовательную цепь условных раздражителей, разделенных определенным временным промежутком.

Следовые условные рефлексы формируются в том случае, когда безусловный подкрепляющий раздражитель предъявляется лишь после окончания действия условного стимула.

5. Наконец, различают условные рефлексы первого, второго, третьего и т. д. порядка. Если условный стимул (свет) подкрепляется безусловным (пища), образуется *условный рефлекс первого порядка*. *Условный рефлекс второго порядка* образуется, если условный стимул (например, свет) подкрепляется не безусловным, а условным раздражителем, на который ранее был образован условный рефлекс. Условные рефлексы второго и более сложного порядка образуются труднее и отличаются меньшей прочностью.

К условным рефлексам второго и более высокого порядка относятся условные рефлексы, вырабатываемые на словесный сигнал (слово представляет здесь сигнал, на который ранее был образован условный рефлекс при подкреплении его безусловным стимулом).

Самостоятельной формой условных рефлексов являются инструментальные рефлексы. Они формируются на основе активной и целенаправленной деятельности. Сюда же относится дрессировка, или *оперантное обучение* (обучение методом «проб и ошибок»).

Физиологическое значение условных рефлексов

. Условные рефлексы:

- вырабатываются и накапливаются в индивидуальной жизни каждого субъекта,
- носят приспособительный характер, делая поведение наиболее пластичным, приспособленным к конкретным условиям среды;
- имеют сигнальный характер, т.е. предшествуют, предупреждают последующее возникновение безусловно рефлекторных реакций, подготавливая к ним организм.

34. 2. Механизм образования условных рефлексов. “Замыкание” временной связи (И.П. Павлов, Э.А. Асратян, П.К. Анохин).

Одним из основных элементарных актов высшей нервной деятельности является условный рефлекс. Биологическое значение условных рефлексов заключается в резком расширении числа сигнальных, значимых для организма раздражителей, что обеспечивает несравненно более высокий уровень адаптивного (приспособительного) поведения. Условно-рефлекторный механизм лежит в основе формирования любого приобретенного навыка, в основе процесса обучения. Структурно-функциональной базой условного рефлекса служат кора и подкорковые образования мозга.

Сущность условно-рефлекторной деятельности организма сводится к превращению индифферентного раздражителя в сигнальный, значащий, благодаря многократному подкреплению раздражения безусловным стимулом. Благодаря подкреплению условного стимула безусловным ранее индифферентный раздражитель ассоциируется в жизни организма с биологически важным событием и тем самым сигнализирует о наступлении этого события. При этом в качестве эффекторного звена рефлекторной дуги условного рефлекса может выступать любой иннервируемый орган. В организме человека и животных нет органа, работа которого не могла бы измениться под влиянием условного рефлекса. Любая функция организма в целом или отдельных его физиологических систем может быть модифицирована (усилена или подавлена) в результате формирования соответствующего условного рефлекса.

Физиологический механизм, лежащий в основе условного рефлекса, схематически представлен на рис. 68.

В зоне коркового представительства условного стимула и коркового (или подкоркового) представительства безусловного стимула формируются два очага возбуждения. Очаг возбуждения, вызванный безусловным стимулом внешней или внутренней среды организма, как более сильный (доминантный) притягивает к себе возбуждение из очага более слабого возбуждения, вызванного условным стимулом. После нескольких повторных предъявлений условного и безусловного раздражителей между этими двумя зонами «проторяется» устойчивый путь движения возбуждения: от очага, вызванного условным стимулом, к очагу, вызванному безусловным стимулом. В результате изолированное предъявление только условного стимула теперь приводит к реакции, вызываемой ранее безусловным стимулом.

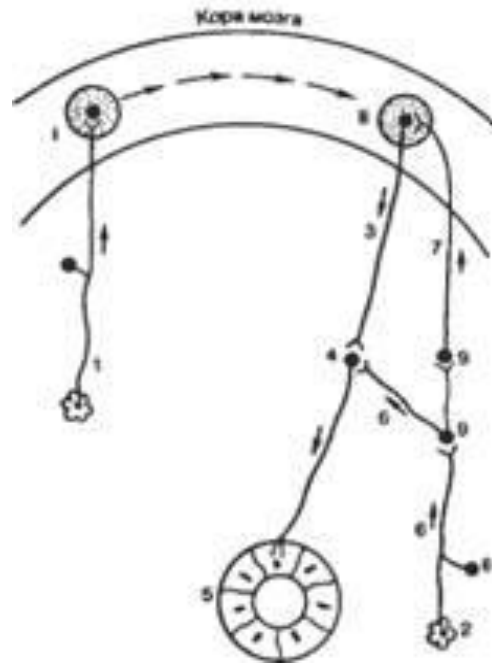


Рис. 68. Образование условного рефлекса (схема). I, II — очаги возбуждения в коре большого мозга; 1 — афферентные пути условного сигнала; 2 — рецепторы полости рта; 3 — эфферентные пути; 4 — центр в продолговатом мозге; 5 — слюнная железа; 6, 7 — афферентные пути безусловного сигнала; 8 — чувствительные нейроны; 9 — вставочные нейроны.

В качестве главных клеточных элементов центрального механизма образования условного рефлекса выступают вставочные и ассоциативные нейроны коры большого мозга.

И.П. Павлов долгое время считал, что УР-связь замыкается между корковым центром, воспринимающим условный раздражитель, и подкорковым центром безусловного рефлекса. Однако позднее, когда были накоплены новые экспериментальные данные, Павлов пришел к выводу, что замыкание временной связи происходит полностью в коре, между корковым концом анализатора, воспринимающего условный раздражитель, и корковым представителем безусловного рефлекса (**кора — кора**). После удаления коры условные рефлексы исчезают, а безусловные становятся более грубыми и инертными, менее точными и совершенными, хуже приспособленными к качеству, силе и продолжительности раздражителей. Если удалить у собаки одно полушарие головного мозга, то на поврежденной стороне, несмотря на полную сохранность безусловно-оборонительного рефлекса, не может быть выработан не его базе условный рефлекс, тогда как на здоровой стороне он легко вырабатывается.

Последующие нейрофизиологические исследования привели к разработке, экспериментальному и теоретическому обоснованию нескольких различных гипотез об образовании условного рефлекса. Данные современной нейрофизиологии указывают на возможность разных уровней замыкания, формирования условно-рефлекторной связи (кора — кора, кора — подкорковые образования, подкорковые образования — подкорковые образования) при доминирующей роли в этом процессе корковых структур. Физиологический механизм образования условного рефлекса представляет собой сложную динамическую организацию корковых и подкорковых структур мозга. Дальнейшие исследования структуры дуги безусловного рефлекса показали, что она в своей центральной части состоит из многих параллельных ветвей, проходящих через различные уровни ЦНС.

Процесс образования условного рефлекса можно рассматривать как корковый синтез двух (или нескольких) безусловных рефлексов. Такое представление о месте и характере замыкания временной связи подтверждается экспериментальными исследованиями Э.А. Асратяна. Если подобрать два безусловных раздражителя примерно одинаково физиологической силы, например, пищевой и оборонительный, а затем сочетать их строго попеременно (то в одной, то в обратной последовательности), то образуется условный рефлекс в необычной форме. Каждый из безусловных раздражителей будет вызывать как двигательную, так и секреторную реакцию. Электрокожное раздражение становится сигналом пищи, а пища - сигналом электрокожного раздражения. Следовательно- временные связи могут быть двусторонними.

При исследовании роли РФ было установлено, что разрез по всей толще коры полушарий, разобщающий друг от друга центры условного и безусловного раздражителей, не препятствуют осуществлению ранее выработанного рефлекса или образованию нового. Эти факты послужили основанием для утверждения, что замыкание временной связи может осуществляться в РФ по схеме: **кора-подкорка-кора**.

Однако приведенный факт не может служить еще бесспорным и прямым доказательством того, что временные связи замыкаются не в коре. Так, показано, например, что двигательный пищевой условный рефлекс на свет сохраняется у животного после операции "подрезки" участков зрительной и двигательной зон коры, т.е. когда пересекались пути, восходящие к этим участкам от РФ.

По-видимому, более верным будет считать, что временные связи могут образовываться на различных уровнях ЦНС, и, как показано в последнее время, даже на уровне вегетативных ганглиев, однако инициативная и ведущая роль в этом процессе в естественных условиях принадлежит корковым клеткам. На основании морфологических и электрофизиологических исследований, в частности, электрической активности клеток различных слоев коры во время образования УР высказывается предположение, что временная связь замыкается, вероятно, на клеточных телах вставочных нейронов. Сам процесс замыкания временной связи заключается, по мнению многих ученых, в том, что ранее бездействующие синапсы вставочных нейронов становятся проходимыми для нервных импульсов при сочетании условного и безусловного раздражителей.

Согласно гипотезе конвергентного замыкания условного рефлекса П.К. Анохина индифферентный и безусловный раздражители вызывают генерализованную активацию коры (благодаря участию РФ) т.е. каждый из них вызывает сразу возбуждение разнообразных нейронов в различных областях коры. При сочетании этих раздражителей имеет место конвергенция двух восходящих возбуждений (индифферентного и безусловного) по клеткам коры больших полушарий. Происходит перекрытие этих возбуждений на одном и том же корковом нейроне и их взаимодействие. В результате такого взаимодействия возникают и стабилизируются временные связи на различных корковых элементах, находящихся в различных участках мозга.

Физиологический механизм замыкания временной связи. Образование временной связи, по Павлову, является результатом взаимодействия двух одновременно возбуждаемых пунктов коры. Наличие двух очагов возбуждения в коре закономерно вызовет движение процесса возбуждения от более слабого (вызванного индифферентным раздражителем) к более сильному (вызванному безусловным раздражителем). Таким образом, в основе механизма замыкания временной связи Павлов усматривал явление типа проторения пути, суммационного рефлекса, доминанты.

Опыты Русинова показывают, что если действием постоянного тока на участок коры мозга вызвать в нем повышенную возбудимость, то он приобретает свойства доминантного и любое раздражение прежде всего вызывает теперь реакцию, связанную с возбуждением такого очага. Если это двигательный центр, то звук вызывает движение лапы. Искусственно созданный доминантный очаг сохраняется некоторое время и после выключения тока. Однако обычно доминантный очаг сохраняется сравнительно недолго, тогда как образовавшаяся временная связь является стойкой. Предполагают поэтому, что доминантный механизм играет роль лишь в первой стадии образования условного рефлекса, в процессе прокладывания временной связи, т.е. в образовании проходимости ранее бездействовавших синапсов вставочных нейронов.

Беритов и Ройтбак основным в процессе замыкания временной связи считают морфологические перестройки в ЦНС под влиянием сочетаний (утолщение нейрофибрилл, миелинизация нервных пресинаптических волокон, появление новых синапсов и т.п.).

34. 3. Учение И.П.Павлова о торможении условных рефлексов: виды торможения, условия их возникновения, примеры; механизм, биологическое значение. Движение и взаимодействие процессов возбуждения и торможения

Процессы торможения в коре больших полушарий головного мозга. В основе образования условного рефлекса лежат процессы взаимодействия возбуждений в коре головного мозга. Однако для успешного завершения процесса замыкания временной связи необходимо не только активация участвующих в этом процессе нейронов, но и угнетение деятельности тех корковых и подкорковых образований, которые препятствуют этом процессу. Такое угнетение осуществляется благодаря участию процесса торможения.

По своему внешнему проявлению торможение противоположно возбуждению. При нем наблюдается ослабление или прекращение деятельности нейронов, или предотвращается возможное возбуждение.

Корковое торможение принято подразделять на **безусловное и условное**, приобретенное. К безусловным формам торможения относятся **внешнее**, возникающее в центре в результате его взаимодействия с другими деятельными центрами коры или подкорки, и **запредельное**, которое возникает в корковых клетках при чрезмерно сильных раздражениях. Эти виды (формы) торможения являются врожденными и проявляются уже у новорожденных.

Внешнее безусловное торможение проявляется в ослаблении или прекращении условно рефлекторных реакций при действии каких-либо посторонних раздражителей. Если у собаки вызвать УР на звонок, а потом подействовать сильным посторонним раздражителем (боль, запах), то начавшееся слюноотделение прекратится. Так же тормозятся и безусловные рефлексы (рефлекс Тюрка у лягушки при щипке второй лапы).

Случаи внешнего торможения условно рефлекторной деятельности встречаются на каждом шагу и в условиях естественной жизни животного и человека. Сюда относится постоянно наблюдаемое снижение активности и нерешительность действий в новой, необычной обстановке, снижение эффекта или даже полная невозможность деятельности при наличии посторонних раздражителей (шум, боль, голод и т.п.).

Внешнее торможение условно-рефлекторной деятельности связано с появлением реакции на посторонний раздражитель. Оно наступает тем легче, и является тем более сильным, чем сильнее посторонний раздражитель и чем менее прочен условный рефлекс. Внешнее торможение условного рефлекса наступает сразу же при первом применении постороннего раздражителя. Следовательно, способность корковых клеток впадать в состояние внешнего торможения является врожденным свойством нервной системы. Это одно из проявлений т.н. отрицательной индукции.

Запредельное торможение развивается в корковых клетках при действии условного раздражителя, когда его интенсивность начинает превышать известный предел. При низком уровне работоспособности корковых клеток, например, у животных со слабой нервной системой, у старых и больных животных, наблюдается быстрое развитие запредельного торможения уже при сравнительно слабых раздражениях. То же наблюдается и у животных, доведенных до значительного нервного истощения длительным действием умеренных по силе раздражителей. Запредельное торможение имеет охранительное значение для клеток коры.

Виды условного торможения. Условное (внутреннее) торможение развивается в корковых клетках при определенных условиях под влиянием тех же самых раздражителей, которые до этого вызывали условно рефлекторные реакции. При этом торможение возникает не сразу, а после более или менее длительной выработки. Внутреннее торможение, как и условный рефлекс, возникает после ряда сочетаний условного раздражителя с действием определенного тормозящего фактора. Таким фактором является отмена безусловного подкрепления, изменение его характера и т.п. В зависимости от условия возникновения различают следующие виды условного торможения: *угасательное, запаздывательное, дифференцировочное и сигнальное* ("условный тормоз").

Угасательное торможение развивается при неподкреплении условного раздражителя. Оно не связано с утомлением корковых клеток, так как столь же длительное повторение условного рефлекса с подкреплением не ведет к ослаблению условной реакции. Угасательное торможение развивается тем легче и быстрее, чем менее прочен условный рефлекс, и чем слабее безусловный, на базе которого он выработан. Угасательное торможение развивается тем быстрее, чем меньше интервал между повторяемыми без подкрепления условными раздражителями. Посторонние раздражители вызывают временное ослабление, и даже полное прекращение угасательного торможения, т.е. временное восстановление угашенного рефлекса (растормаживание). Развившееся угасательное торможение вызывает угнетение и других условных рефлексов, слабых и тех, чьи центры расположены близко к центру первично угашенных рефлексов (это явление называется вторичным угашением).

Угашенный условный рефлекс через некоторое время сам по себе восстанавливается, т.е. угасательное торможение исчезает. Это доказывает, что угасание связано именно с временным торможением, не с разрывом временной связи. Угашенный условный рефлекс восстанавливается тем быстрее, чем он прочнее и чем слабее он был заторможен. Повторное гашение условного рефлекса происходит быстрее. Развитие угасательного торможения имеет большое биологическое значение, т.к. оно помогает животным и человеку освобождаться от ранее приобретенных условных рефлексов, ставших бесполезными в новых, изменившихся условиях.

Запаздывательное торможение развивается в корковых клетках при отставлении подкрепления во времени от начала действия условного раздражителя. Внешне это торможение выражается в отсутствии условно рефлекторной реакции в начале действия условного раздражителя и появлении ее после некоторой задержки (запаздывания), причем время этого запаздывания соответствует продолжительности изолированного действия условного раздражителя. Запаздывательное торможение развивается тем быстрее, чем меньше отставание подкрепления от начала действия условного сигнала.

Посторонние раздражители вызывают временное растормаживание запаздывательного торможения. Благодаря его развитию условный рефлекс становится более точным, приурочиваясь к нужному моменту при отдаленном условном сигнале. В этом его большое биологическое значение.

Дифференцировочное торможение развивается в корковых клетках при перемежающемся действии постоянно подкрепляемого условного раздражителя и неподкрепляемых сходных с ним по физическим свойствам раздражителей.

Вновь образовавшийся УР имеет обычно обобщенный, генерализованный характер, т.е. вызывается не только специфическим условным раздражителем (например, тоном 50 гц), но многочисленными сходными с ним раздражителями, адресованными к тому же анализатору (тоны 10-100 гц). Однако если в дальнейшем будут подкрепляться только звуки с частотой 50 гц, а другие оставляться без подкрепления, то через некоторое время реакция на сходные раздражители исчезнет. Иначе говоря, из массы похожих раздражителей нервная система будет реагировать только на подкрепляемый, т.е. биологически значимый, а реакция на другие раздражители затормаживается. Это торможение обеспечивает специализацию условного рефлекса, жизненно важное различение, дифференцировку раздражителей по их сигнальному значению.

Дифференцировка вырабатывается тем легче, чем больше разница между условными раздражителями. С помощью этого торможения можно исследовать способность животных различать звуки, фигуры, цвет и т.п. Так, по данным Губергрица, собака может отличить круг от эллипса при соотношении полуосей 8:9.

Посторонние раздражители вызывают растормаживание дифференцировочного торможения. Голодание, беременность, невротические состояния, утомление и т.п. также могут приводить к растормаживанию и извращению ранее выработанных дифференцировок.

Сигнальное торможение ("условный тормоз"). Торможение типа "условный тормоз" развивается в коре при неподкреплении условного раздражителя в сочетании в каком-нибудь добавочным раздражителем, причем условный раздражитель подкрепляется только тогда, когда он применяется изолированно. В этих условиях условный раздражитель в сочетании в посторонним становится, в результате развития дифференцировки, тормозным, а сам посторонний раздражитель приобретает свойство тормозного сигнала (условного тормоза), он становится способным затормаживать любой другой условный рефлекс, если его присоединить к условному сигналу.

Сигнальное торможение легко развивается тогда, когда условный и прибавочный раздражитель действуют одновременно. У собаки оно не вырабатывается, если этот интервал больше 10 сек. Посторонние раздражители вызывают растормаживание сигнального торможения.

Движение и взаимодействие процессов возбуждения и торможения в коре больших полушарий головного мозга. Высшая нервная деятельность определяется сложным взаимоотношением процессов возбуждения и торможения, возникающих в корковых клетках под влиянием разнообразных воздействий из внешней и внутренней среды. Во-первых, нервные процессы могут распространяться (*иррадиировать*) из места их возникновения на окружающие нервные клетки, причем иррадиация сменяется через некоторое время обратным движением нервных процессов и их сосредоточением в исходном пункте (*концентрация*). Во-вторых, нервные процессы при своем сосредоточении в определенном месте коры могут вызывать (*индуцировать*) возникновение противоположного нервного процесса в окружающих соседних пунктах коры (пространственная индукция), а после прекращения нервного процесса индуцировать противоположный нервный процесс в том же самом пункте (временная, последовательная индукция).

Иррадиация нервных процессов зависит от их силы. При слабой или высокой интенсивности отчетливо выражена тенденция к иррадиации. При средней силе - к концентрации. По данным Когана, процесс возбуждения иррадиирует по коре со скоростью 2-5 м/сек, тормозный - много медленнее (несколько миллиметров в секунду).

Усиление или возникновение процесса возбуждения под влиянием очага торможения называют *положительной индукцией*. Возникновение или усиление тормозного процесса вокруг (или после) возбуждения называется *отрицательной индукцией*. Положительная индукция проявляется, например, в усилении условно-рефлекторной реакции после применения дифференцировочного раздражителя или возбуждение перед сном.. Одним из часто встречающихся проявлений отрицательной индукции является торможение УР при действии посторонних раздражителей. При слабых или чрезмерно сильных раздражителях индукция отсутствует.

Можно полагать, что в основе явлений индукции лежат процессы, аналогичные электротоническим изменениям.

Иррадиация, концентрация и индукция нервных процессов тесно связаны друг с другом, взаимно ограничивая, уравнивая и укрепляя друг друга, и таким образом обуславливая точное приспособление деятельности организма к условиям внешней среды.

34. 4. Аналитико-синтетическая деятельность коры больших полушарий.

Способность к образованию УР, временных связей показывает, что кора головного мозга, во-первых, может выделять из окружающей среды ее отдельные элементы, отличать их друг от друга, т.е. обладает способностью к анализу. Во-вторых, она обладает способностью объединять, сливать элементы в единое целое, т.е. способностью к синтезу. В процессе условно-рефлекторной деятельности осуществляется постоянный анализ и синтез раздражителей внешней и внутренней среды организма.

Способность к анализу и синтезу раздражителей свойственная в наипростейшей форме уже периферическим отделам анализаторов - рецепторам. Благодаря их специализации возможно качественное разделение, т.е. анализ окружающей среды. Наряду с этим совместное действие различных раздражителей, их комплексное восприятие создает условия для их слияния, синтеза в единое целое. Анализ и синтез, обусловленные свойствами и деятельностью рецепторов, называются элементарными.

Анализ и синтез, осуществляющиеся корой, получили название высшего анализа и синтеза. Главным отличием является то, что кора анализирует не столько качество и количество информации, сколько ее сигнальное значение.

Одним из ярких проявлений сложной аналитико-синтетической деятельности коры головного мозга является образование т.н. *динамического стереотипа*.

Динамический стереотип - это зафиксированная система из условных и безусловных рефлексов, объединенных в единый функциональный комплекс, который образуется под влиянием стереотипно повторяющихся изменений или воздействий внешней или внутренней среды организма, и в которой каждый предыдущий акт является сигналом последующего.

Образование динамического стереотипа имеет большое значение в условно рефлекторной деятельности. Оно облегчает деятельность корковых клеток при выполнении стереотипно повторяющейся системы рефлексов, делает ее более экономной, а вместе с тем автоматичной и четкой. В естественной жизни животных и человека стереотипия рефлексов вырабатывается очень часто. Можно сказать, что в основе характерной для каждого животного и человека индивидуальной формы поведения лежит динамический стереотип. Динамическая стереотипия лежит в основе выработки различных привычек у человека, автоматических действий в трудовом процессе, определенной системы поведения в связи с установившимся режимом дня т.п.

Динамический стереотип (ДС) вырабатывается с трудом, но, образовавшись, приобретает известную инертность и при неизменяемости внешних условий становится все прочнее. Однако при изменении внешнего стереотипа раздражителей начинает изменяться и ранее зафиксированная система рефлексов: разрушается старая и образуется новая. Благодаря этой способности стереотип и получил название динамического. Однако, переделка прочного ДС представляет большую трудность для нервной системы. Известно, как трудно изменить привычку. Переделка очень прочного стереотипа может даже вызвать срыв высшей нервной деятельности (невроз).

Сложные аналитико-синтетические процессы лежат в основе такой формы целостной деятельности мозга, как условно-рефлекторное переключение, когда один и тот же условный раздражитель с изменением обстановки меняет свое сигнальное значение. Иначе говоря, на один и тот же раздражитель животное реагирует по-разному: например, утром звонок является сигналом пищи, а вечером - боли. Условно-рефлекторное переключение проявляется повсеместно в естественной жизни человека в разных реакциях и разных формах поведения по одному и тому же поводу в различной обстановке (дома, на работе и т.д.) и имеет большое приспособительное значение.

К одному из сложных явлений высшей нервной деятельности животных и человека относится экстраполяционный рефлекс, описанный в 1960г. польским ученым Крушинским. Суть его заключается в том, что животное способно улавливать и предвидеть благоприятные и неблагоприятные обстоятельства. Перед животным скрыто (за ширмой) перемещаются в противоположные стороны от щели в ширме два объекта - благоприятный (кормушка с пищей) и неблагоприятный (пустая кормушка). Животное за короткое время появления в щели объектов фиксирует их положение и направление. Задача животного - предвидеть предполагаемое место появления объекта и осуществить побегу. Крушинский рассматривает экстраполяционный рефлекс как один из критериев рассудочной деятельности животных.

34.5. индивидуальные особенности высшей нервной деятельности. типы ВНД.

Высшая нервная деятельность человека и животных обнаруживает подчас довольно выраженные индивидуальные различия. Индивидуальные особенности ВНД проявляются в разной скорости образования и упрочения условных рефлексов, в различной скорости выработки внутреннего торможения, в различной трудности переделки сигнального значения условных раздражителей, в различной работоспособности корковых клеток и т.п. Для каждого индивидуума характерна определенная комбинация основных свойств корковой деятельности. Она и получила название типа ВНД.

Особенности ВНД определяются характером взаимодействия, соотношением основных корковых процессов - возбуждения и торможения. Поэтому в основу классификации типов ВНД положены различия основных свойств этих нервных процессов. Такими свойствами являются:

1. **Сила** нервных процессов. В зависимости от работоспособности корковых клеток нервные процессы могут быть сильными и слабыми. В условно-рефлекторной деятельности сила процесса возбуждения определяется скоростью и прочностью выработки условных рефлексов, сила процесса торможения находит отражение в скорости и прочности выработки дифференцировочного и запаздывающего торможения.
2. **Уравновешенность** нервных процессов. В зависимости от соотношения возбуждения и торможения они могут быть уравновешенными или неуравновешенными.
3. **Подвижность** нервных процессов, т.е. быстрота их возникновения и прекращения, легкость перехода от одного процесса к другому. В зависимости от этого нервные процессы могут быть подвижными или инертными. Лабильность, подвижность нервных процессов оцениваются в показателях прочности переделки сигнального значения условных раздражителей (с возбудительного на тормозной и наоборот).



Сангвиник

Сильный

Уравновешенный

Подвижный



Флегматик

Сильный

Уравновешенный

Инертный



Холерик

Сильный

Неуравновешенный

?



Меланхолик

Слабый

?

Примечание. Типологическая классификация Гиппократа: сангвиник, флегматик, холерик, меланхолик.

Рис. 69. Типы ВНД и соответствующие им темпераменты (по И.П. Павлову)

Теоретически мыслимо 36 комбинаций этих трех свойств нервных процессов, т.е. большое разнообразие типов ВНД. И. П. Павлов, выделил, однако, только 4, наиболее резко бросающихся в глаза типа ВНД у собак (рис. 248):

1 - сильный неуравновешенный (с резким преобладанием возбуждения);

2 - сильный неуравновешенный подвижный;

3 - сильный уравновешенный инертный;

4 - слабый тип.

Выделенные типы Павлов считал общими и для человека и животных. Он показал, что четыре установленных типа совпадают с гиппократовским описанием четырех темпераментов человека - холерическим, сангвиническим, флегматическим и меланхолическим.

В формировании типа ВНД наряду с генетическими факторами (генотип) принимает активное участие и внешняя среда, воспитание (фенотип). В ходе дальнейшего индивидуального развития человека на основе врожденных типологических особенностей нервной системы под влиянием внешней среды формируется определенная совокупность свойств ВНД, проявляющаяся в устойчивой направленности поведения, т.е. то, что мы называем характером. Тип ВНД способствует формированию определенных черт характера.

1. Животные с **сильным, неуравновешенным** типом являются, как правило, смелыми и агрессивными, чрезвычайно возбудимыми, трудно поддаются дрессировке, не выносят ограничений в своей деятельности.

Люди этого типа (**холерики**) характеризуются несдержанностью, легкой возбудимостью. Это - энергичные, увлекающиеся люди, смелые в суждениях, склонные к решительным действиям, не знающие меры в работе, часто опрометчивые в своих действиях. Дети такого типа часто являются способными в учебе, но вспыльчивы и неуравновешенны.

2. Собаки **сильного, уравновешенного, подвижного** типа в большинстве случаев являются общительными, подвижными, быстро реагируют на каждый новый раздражитель, но вместе с тем и легко себя сдерживают. Они быстро и легко приспосабливаются к изменениям в окружающей среде.

Люди этого типа (**сангвиники**) отличаются сдержанностью характера, большим самообладанием, а вместе с тем кипучей энергией и исключительной работоспособностью. Сангвиники - живые, любознательные люди, всем интересующиеся и довольно разносторонние в своей деятельности, в своих интересах. Наоборот, односторонняя, однообразная деятельность не в их характере. Они настойчивы в преодолении трудностей и легко приспосабливаются ко всяким изменениям в жизни, быстро перестраивая свои привычки. Дети этого типа отличаются живостью, подвижностью, любознательностью, дисциплинированностью.

3. Для собак **сильного, уравновешенного, инертного** типа характерной особенностью является медлительность, спокойствие. Они малообщительны и не проявляют излишней агрессии, слабо реагируя на новые раздражители. Для них характерна устойчивость привычек и выработанного стереотипа в поведении.

Люди этого типа (**флегматики**) выделяются своей медлительностью, исключительной уравновешенностью, спокойствием и ровностью в поведении. При своей медлительности флегматики весьма энергичны и настойчивы. Они отличаются постоянством привычек (иногда до педантизма и упрямства), постоянством привязанностей. Дети этого типа отличаются хорошим поведением, трудолюбием. Для них характерна известная медлительность движений, медлительная спокойная речь.

4. В поведении собак **слабого** типа в качестве характерной черты отмечается трусливость, склонность к пассивно-оборонительным реакциям.

Отличительной чертой в поведении людей этого типа (**меланхолики**) является робость, замкнутость, слабая воля. Меланхолики часто склонны преувеличивать встречающиеся им в жизни трудности. Они обладают повышенной чувствительностью. Их чувства нередко окрашены в мрачные тона. Дети меланхолического типа внешне выглядят тихими, робкими.

Надо отметить, что представителей таких чистых типов мало, не более 10% человеческой популяции. Остальные люди обладают многочисленными переходными типами, сочетая в своей характере черты соседних типов.

Тип ВНД определяет во многом характер течения болезни, поэтому его необходимо учитывать в клинике. Тип следует учитывать в школе, при воспитании спортсмена, воина, при определении профпригодности и т.д. Для определения типа ВНД у человека разработаны специальные методики, включающие в себя исследования условно рефлекторной деятельности, процессов возбуждения и условного торможения.

После Павлова его учениками были проведены многочисленные исследования типов ВНД у человека. Оказалось, что Павловская классификация требует существенного дополнения и изменения. Так, исследования показали, что у человека имеются многочисленные вариации внутри каждого Павловского типа вследствие градации трех основных свойств нервных процессов. Особенно много вариаций имеет слабый тип. Установлены и некоторые новые комбинации основных свойств нервной системы, которые не подходят под характеристику ни одного Павловского типа. К числу их относятся - сильный неуравновешенный тип с преобладанием торможения, неуравновешенный тип с преобладанием возбуждения, но в отличие от сильного типа с очень слабым тормозным процессом, неуравновешенный по подвижности (с лабильным возбуждением, но инертным торможением) и т.д. Поэтому сейчас продолжается работа по уточнению и дополнению классификации типов ВНД.

Кроме общих типов ВНД, у человека различают и частные типы, характеризующиеся различным соотношением между первой и второй сигнальными системами. По этому признаку выделяют три типа ВНД:

1. **Художественный**, у которого особенно ярко выражена деятельность первой сигнальной системы;
2. **Мыслительный тип**, у которого заметно преобладает вторая сигнальная система.
3. **Средний тип**, в котором 1 и 2 сигнальные системы уравновешены.

Преобладающее большинство людей относится к среднему типу. Этот тип характеризуется гармоничным сочетанием образно-эмоционального и отвлеченно-словесного мышления. Художественный тип поставляет художников, писателей, музыкантов. Мыслительный - математиков, философов, ученых и т.п.