

**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ ГОУ
ВПО «АКАДЕМИЯ СОЦИАЛЬНОГО УПРАВЛЕНИЯ»**

Кафедра общей и возрастной психологии

Одобрено Методическим советом
Протокол № _____
« ____ » _____ 200__ г.

Учебно-методический комплекс по дисциплине

Нейрофизиология ч.2

Для специальности

030301

ПСИХОЛОГИЯ

Рекомендовано кафедрой:

Протокол № _____

« ____ » _____ 2009 г.

Зав. кафедрой _____

Москва 2009

Авторы-составители:

Хлудова Л.К., к.п.н., доцент кафедры общей психологии и психологии развития,

Лапшина Т.Н., к.п.н., ст. преп. кафедры общей психологии и психологии развития.

Учебно-методический комплекс по дисциплине «Физиология центральной нервной системы» составлен в соответствии с требованиями Государственного образовательного стандарта высшего профессионального образования 030301 «Психология».

Дисциплина входит в федеральный компонент цикла естественнонаучных дисциплин и является обязательной для изучения.

Одобрено Методическим советом
Протокол № _____
«_____» _____ 2009 г.

Рекомендовано кафедрой:
Протокол № _____
«_____» _____ 2009 г.
Зав. кафедрой _____

СОГЛАСОВАНИЯ:¹

Автор(ы): _____ Хлудова Л.К. «__» _____ 2009 г.
(подпись) (ф.и.о.)

_____ Лапшина Т.Н. «__» _____ 2009 г.
(подпись) (ф.и.о.)

Зав. кафедрой общей психологии и психологии развития
Доктор психол. наук, профессор _____ /Иванников В.А./ «__» _____ 2009 г.
(подпись) (ф.и.о.)

Смежные кафедры:

Зав. кафедрой практической психологии личности и индивидуального консультирования:
Доктор психол. наук, профессор _____ /Солдатова Г.У./ «__» _____ 2009 г.
(подпись) (ф.и.о.)

Декан психологического факультета: _____ /Солдатова Г.У./ «__» _____ 2009 г.
(подпись) (ф.и.о.)

Зав. библиотекой : _____ /Иванова М.Я./ «__» _____ 2009 г.
(подпись) (ф.и.о.)

Учебный отдел:

_____ «__» _____ 2009 г.
(должность) (подпись) (ф.и.о.)

© Хлудова Л.К., Лапшина Т.Н., 2009

© АСОУ, 2009.

¹ При тиражировании в текст УМК не включается

СОДЕРЖАНИЕ

	№№ стр.
1. Цели и задачи дисциплины	4
2. Требования к уровню освоения дисциплины	4
3. Объем изучения дисциплины	5
3.1. Объем дисциплины и виды учебной работы	5
3.2. Распределение часов по темам и видам учебной работы	5-6
4. Содержание курса и методические рекомендации по его изучению	6-11
5. План и методические рекомендации по подготовке к семинарским занятиям.....	12 -14
6. Технологическая карта самостоятельной работы студентов и методические рекомендации по организации самостоятельной работы ...	14- 16
7. Тематика контрольных, самостоятельных работ и методические рекомендации по их выполнению	16- 18
Темы рефератов и методические рекомендации по их выполнению.....	18- 19
8. Вопросы и методические рекомендации по подготовке к экзамену	19- 21
9. Учебно-методическое обеспечение дисциплины	21
9.1. Литература	21- 22
9.2. Методическое и информационное обеспечение дисциплины	22
9.3. Материально-техническое обеспечение дисциплины	22
10. Приложения	22
10.1. Задания для самостоятельной работы	22
10.2. Терминологический словарь	22- 28
10.3. Тексты для обсуждения	28- 42

1. ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ КУРСА ФИЗИОЛОГИИ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ И СЕНСОРНЫХ СИСТЕМ

Целью курса является введение студентов в физиологические механизмы приема и переработки информации живым организмом. Показать формирование психических процессов на основе постоянного взаимодействия организма с окружающей средой и организацию на этой основе поведенческих актов разной сложности.

Задачами курса является ознакомление студентов с основами физиологии высшей нервной деятельности и сенсорных систем человека, обеспечивающих адекватное взаимодействие организма как целого с окружающей средой. Научить студентов использовать данные физиологии высшей нервной деятельности и сенсорных систем в изучении психических процессов, изменений потребности – мотивационной, эмоциональной, когнитивной сферы и сознания человека. Наряду с другими биологическими дисциплинами этот курс обеспечивает основу для полноценного изучения предметов, составляющих содержание психологических дисциплин, и представляет собой неотъемлемую часть профессионального мировоззрения.

Сформировать у студентов понимание естественного происхождения психических процессов, неразрывного единства функций мозга и психической деятельности. Курс построен на базе данных современных методов исследований высшей нервной деятельности с использованием результатов смежных областей науки.

2. Требования к уровню освоения содержания программы

В результате изучения дисциплины студенты должны:

знать	механизмы приема и переработки информации в нервной системе, иметь четкое представление о формировании целостного и константного восприятия мозгом; закономерности условно-рефлекторной и инстинктивной деятельности, а также организацию на их основе поведенческих и психических процессов; механизмы памяти, мотиваций и эмоций, программирование двигательной активности и адекватного поведения в вероятностной окружающей среде
уметь	использовать данные физиологии высшей нервной деятельности и сенсорных систем при анализе психических процессов, изменений восприятия, мотивационно — эмоциональной, когнитивной сферы и сознания человека на разных этапах онтогенеза
приобрести навыки	использования объективных характеристик в анализе поведения и при осуществлении психических функций, а также изменении функциональных состояний человека
владеть	категориальным аппаратом физиологии высшей нервной деятельности и сенсорных систем, навыками приобретения и использования физиологических знаний в различных отраслях психологии
иметь опыт	понимания взаимосвязи функций мозга и психической деятельности в организации поведения, речевых и мыслительных процессов, социализации и сознания

1. ОБЪЕМ ИЗУЧЕНИЯ ДИСЦИПЛИНЫ

Дисциплина «Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем» общим объемом 36 часов изучается во 2 семестре для специальности «Психология».

Программой дисциплины предусмотрено чтение лекций, проведение семинарских занятий, выполнение самостоятельных работ.

При проведении аудиторных занятий используются следующие методы обучения: опросы, контрольные работы, доклады, экспресс-опросы и т.д.

В процессе изучения дисциплины студенты выполняют 4 самостоятельные работы.

Изучение курса завершается экзаменом во 2 семестре для специальности «Психология».

Объем дисциплины и виды учебной работы

Очная форма обучения

Вид учебной работы в соответствии с учебным планом	030301 Психология	
	№№ семестров	2
Аудиторные занятия (часов):	54	
лекции	36	
семинарские занятия	18	
Самостоятельная работа (часов)	66	
Всего часов на дисциплину	120	
Текущий контроль	2 контрольные работы, 4 самостоятельные работы	
Виды итогового контроля	Экзамен	

3.2. Распределение часов по темам и видам учебной работы

Очная форма обучения

Названия разделов и тем	Всего часов по учебному плану	Виды учебных занятий		
		аудиторные занятия, из них		
		лекции	семинары	самостоятельная работа
1 Предмет и методы физиологии высшей нервной деятельности и сенсорных систем.	4	2		2

2	Сенсорная функция мозга. Принципы организации сенсорных систем. Многообразие рецепторов сенсорных систем. Функции рецепторов. Кодирование внешней информации рецепторами.	10	4	2	4
3	Зрительная система. Сетчатка. Функции отдельных клеток в восприятии сигнала.	4	2	2	2
4	Наружное коленчатое тело. Зрительная кора, её функции в восприятии. Слоистая и колончатая организация коры.	8	2	2	2
5	Механизмы движений глаз, их функция в зрительном восприятии. Механизмы стереозрения. Формирование целостного и константного восприятия мозгом. Восприятие сложных стимулов ассоциативными отделами коры мозга.	12	4	4	4
6	Слуховая сенсорная система и речь.	8	2		6
7	Вестибулярная сенсорная система.	4			4
8	Сенсорная система скелетно-мышечного аппарата.	6			6
9	Кожная сенсорная система.	4			4
10	Вкусовая и обонятельная сенсорные системы.	4			4
11	Формы поведения и факторы организации поведения. Потребности. Генетические основы, пространственные и временные факторы поведения.	4	2		2
12	Закономерности условно-рефлекторной деятельности; безусловные рефлексы, условные рефлексы, торможение условных рефлексов.	14	4	4	6
13	Механизмы формирования условных рефлексов. Клеточные аналоги условного рефлекса. Нейронная организация условного рефлекса и условного торможения.	10	4		6
14	Механизмы памяти. Классификация форм памяти. Механизмы кратковременной и долговременной памяти.	12	4	2	6

1 5	Биологические мотивации, их свойства и нейрохимические механизмы. Мотивация как доминанта.	6	2		4
1 6	Функции эмоций, физиологическое выражение эмоций, нейрохимические основы. Функциональные состояния: стресс, сон, бодрствование.	4	2		2
1 7	Интегративная деятельность мозга. Ассоциативные системы и программирование поведения. Особенности ВНД человека.	6	2	2	2
	Всего часов:	120	36	18	66

4. Содержание курса и методические рекомендации по его изучению

Тема 1. Предмет и методы физиологии высшей нервной деятельности и сенсорных систем.

Определение предмета физиологии высшей нервной деятельности и сенсорных систем, ее место в структуре других естественных и гуманитарных наук. Методология изучения физиологии высшей нервной деятельности и сенсорных систем. Основные этапы развития физиологии высшей нервной деятельности и сенсорных систем.

Вопросы для самопроверки:

1. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем, ее возникновение и исторические этапы развития.
2. Какова роль физиологии ВНД и СС в формировании естественнонаучных взглядов специалистов - психологов?
3. Назовите и охарактеризуйте основные методы физиологии ВНД и СС.
4. Принципы рефлекса, доминанты, отражения и системности в работе мозга.

Тема 2. Сенсорная функция мозга. Принципы строения сенсорных систем.

Многообразие рецепторов сенсорных систем. Функции рецепторов. Кодирование внешней информации рецепторами.

Вопросы для самопроверки:

1. Принципы организации сенсорных систем.
2. Виды рецепторов, их строение и функции.
3. Способы преобразования внешних и внутренних сигналов рецепторами.

Тема 3. Зрительная система. Сетчатка. Функции отдельных клеток сетчатки в восприятии сигнала.

Строение зрительной системы и сетчатки. Функция фоторецепторов в преобразовании электромагнитных колебаний в нервный код. Биполярные клетки, их рецептивные поля. Горизонтальные клетки, их роль в передаче зрительной информации. Амакриновые клетки, их функция. Ганглиозные клетки, их рецептивные поля.

Вопросы для самопроверки:

1. Строение зрительной системы.
2. Строение сетчатки, распределение фоторецепторов.
3. Преобразование внешнего стимула в рецепторах. Ранний и поздний рецепторный потенциалы. Реакция фотоизомеризации.
4. Функции отдельных клеток сетчатки в преобразовании внешнего сигнала.

5. Рецептивные поля клеток сетчатки.

Тема 4. Переработка зрительной информации в наружном колленчатом теле. Зрительная кора, её функции в восприятии. Слоистая и колончатая организация коры.

Структура наружного колленчатого тела. Классификация волокон зрительного нерва. Организация афферентного входа в наружное колленчатое тело. Рецептивные поля клеток наружного колленчатого тела, их структура и функции в переработке зрительной информации. Организация афферентного входа в стриарную кору. Слоистая структура стриарной коры. Классификация рецептивных полей нейронов стриарной коры и их распределение в её слоях. Колончатая организация зрительной коры – модули комплексной переработки зрительной информации.

Вопросы для самопроверки:

1. Наружное колленчатое тело, его строение.
2. Система афферентного входа волокон зрительного нерва в наружное колленчатое тело.
3. Рецептивные поля нейронов наружного колленчатого тела.
4. Функции нейронов наружного колленчатого тела в передаче информации о параметрах зрительного сигнала.
5. Организация афферентных входов в зрительную кору.
6. Классификация рецептивных полей зрительной коры.
7. Колонки зрительной коры и их функция в анализе зрительной информации.
8. Детекторные свойства нейронов зрительной коры, их генезис.

Тема 5. Механизмы движений глаз, их роль в зрительном восприятии. Механизмы стереозрения. Формирование зрительного образа и роль ассоциативных областей коры полушарий.

Виды движений глаз, их роль в зрительном восприятии. Механизмы восприятия глубины пространства и удаленности предметов. Функции заднетеменной и нижневисочной коры в целостном и константном зрительном восприятии. Механизмы целостного восприятия человеческого лица, роль верхневисочной коры.

Вопросы для самопроверки:

1. Роль движений глаз в организации зрительного восприятия.
2. Механизмы бинокулярного зрения, их роль в восприятии.
3. Система «где» и ее роль в зрительном восприятии.
4. Система «что» и ее роль в зрительном восприятии.
5. Механизмы восприятия лица человека.

Тема 6. Слуховая сенсорная система и речь.

Психофизические характеристики звуковых сигналов. Кодирование сенсорной информации в слуховой системе. Функции внутреннего колленчатого тела в переработке слуховой информации. Функции слуховой коры в восприятии звуков и речи.

Вопросы для самопроверки:

1. Функции наружного, среднего и внутреннего уха в передаче звуковых колебаний.
2. Орган Корти, кодирование звуков волосковыми клетками улитки, их рецепторные потенциалы.
3. Функции ядер, передающих звуковую информацию в слуховую кору, частотно-пороговые кривые.
4. Переработка сенсорной информации в слуховой коре. Биноуральный слух.
5. Основы восприятия речи и музыки.

Тема 7. Вестибулярная сенсорная система.

Строение вестибулярного аппарата. Вестибулярные рецепторы, и адекватные для них раздражители. Функция вестибулярных ядер в регуляции позы и управлении движениями глаз. Вестибуловисцеральные реакции. Центральная проекция вестибулярных ядер.

Вопросы для самопроверки:

1. Вестибулярный аппарат, его рецепторы и адекватные раздражители.
2. Участие вестибулярных ядер в регуляции позы.
3. Функции вестибулярных ядер в управлении движениями глаз
4. Функции таламуса и постцентральной коры в ориентации в пространстве и определении схемы тела.

Тема 8. Сенсорная система скелетно-мышечного аппарата.

Исполнительная система организма. Проприорецепторы: сухожильные рецепторы и мышечные веретена. Функция спинного мозга в передаче информации. Функции таламуса, мозжечка и соматосенсорной коры в организации ответных реакций.

Вопросы для самопроверки:

1. Сухожильные рецепторы, мышечные веретена и сухожильные органы Гольджи в передаче сенсорной информации о состоянии двигательной системы.
2. Спинальные, таламические и корковые механизмы организации мышечных сокращений.

Тема 9. Кожная сенсорная система.

Виды кожной чувствительности. Тактильная чувствительность. Температурная чувствительность. Болевая чувствительность и виды боли. Проводящие пути кожной сенсорной системы. Центральная проекция кожной системы.

Вопросы для самопроверки:

1. Тактильные рецепторы, передача возбуждения в спинной мозг.
2. Температурные рецепторы и передача возбуждения в спинной мозг.
3. Болевые рецепторы и передача возбуждения в спинной мозг.
4. Роль коры в анализе кожной чувствительности.
5. Эмоциональная окраска кожной чувствительности и сознательная регуляция.

Тема 10. Вкусовая и обонятельная сенсорные системы.

Вкусовые рецепторы, адекватные для них раздражители. Проводящие пути вкусовой сенсорной системы. Центральные отделы вкусовой сенсорной системы. Генетические основы вкусовой чувствительности. Вкусовое восприятие.

Рецепторный аппарат обонятельной системы, адекватные раздражители. Функции обонятельных луковиц в переработке сенсорных сигналов. Физиологическое действие запахов. Дополнительная обонятельная система и роль феромонов в поведении.

Вопросы для самопроверки:

1. Структура вкусовых рецепторов. Механизм вкусовой рецепции.
2. Проводящие пути и центральные отделы вкусовой сенсорной системы.
3. Генетическая основа вкусовой чувствительности.
4. Вкусовое восприятие.
5. Обонятельный эпителий и механизм восприятия запахов.
6. Центральный отдел обонятельной системы.
7. Физиологическое действие запахов, их восприятие.
8. Вомероназальный орган человека, его участие в организации поведения в онтогенезе.

Тема 11. Формы поведения и факторы организации поведения. Потребности.

Генетические основы, пространственные и временные факторы поведения.

Классификация форм поведения. Потребности организма, способы их удовлетворения. Формы индивидуального обучения. Высшая нервная деятельность человекообразных обезьян. Генотип и его влияние на поведение. Генетическая детерминация в обучении. Гетерохрония реализации генетической программы. Восприятие пространства и ориентация в нём. Время как фактор поведения.

Вопросы для самопроверки:

1. Инстинктивное поведение, критерии и факторы инстинктов.
2. Неассоциативное, ассоциативное и когнитивное обучение.
3. Вероятностное программирование и рассудочная деятельность.
4. Генотип, его влияние на обучение и реализацию генетической программы организма.
5. Психонервная деятельность. Образное поведение.
6. Сон, виды сна. Особенности быстрого и медленного сна. Энцефалографические характеристики фаз сна.
7. Сезонные ритмы поведения.

Тема 12. Закономерности условно-рефлекторной деятельности; безусловные рефлексы, условные рефлексы, торможение условных рефлексов.

Безусловные рефлексы. Правила образования условных рефлексов. Классификация условных рефлексов. Торможение условных рефлексов.

Вопросы для самопроверки:

1. Безусловные рефлексы, их классификации.
2. Условные рефлексы, их классификация. Образование условных рефлексов.
3. Виды торможения условных рефлексов.

Тема 13. Механизмы формирования условных рефлексов. Клеточные аналоги условного рефлекса. Нейронная организация условного рефлекса и условного торможения.

Теории формирования временных связей. Нейронные механизмы формирования условного рефлекса. Внутрикортковые механизмы временных связей. Динамическая организация нервных центров. Нейронные корреляты условного торможения.

Вопросы для самопроверки:

1. Клеточные аналоги условного рефлекса.
2. Нейронные механизмы формирования условного рефлекса.
3. Нейронные механизмы организации условного торможения.

Тема 14. Механизмы памяти. Классификация форм памяти. Механизмы кратковременной и долговременной памяти.

Виды и формы памяти. Временная организация памяти. Механизмы кратковременной памяти. Реверберация. Механизмы долговременной памяти. Множественность систем памяти.

Вопросы для самопроверки:

1. Филогенетические уровни биологической памяти.
2. Временная организация памяти.
3. Концепция активной памяти.
4. Декларативная, процедурная и рабочая память.
5. Множественность мозговых систем памяти.
6. Функции мозжечка, миндалин и гиппокампа в организации памяти.

7. Участие фронтальной коры в процессах памяти.

Тема 15. Биологические мотивации, их свойства и нейрохимические механизмы.

Мотивация как доминанта.

Мотивации, свойства мотиваций. Мотивация как доминанта. Нейрохимические механизмы мотивационного состояния.

Вопросы для самопроверки:

1. Биологические мотивации. Общие свойства различных видов мотивации.
2. Мотивационное возбуждение, реализующееся в поведении.
3. Нейрохимическая основа формирования различных биологических мотиваций.

Тема 16. Эмоции, их функции, физиологическое выражение эмоций, нейрохимические основы. Функциональные состояния: стресс.

Эмоции, структуры мозга, связанные с эмоциями. Физиологические корреляты эмоций. Нейрохимические механизмы эмоций. Понятие функциональных состояний. Их роль в поведении. Физиологические индикаторы функциональных состояний. Стресс, его виды. Физиологические изменения в период стресса. Роль стресса в поведении.

Вопросы для самопроверки:

1. Модулирующие структуры мозга.
2. Нейрохимия эмоций.
3. Определение функциональных состояний, их роль в поведении.
4. Физиологические индикаторы функциональных состояний.
5. Информационный и эмоциональный стресс.
6. Общий адаптационный синдром.

Тема 17. Интегративная деятельность мозга. Ассоциативные системы и программирование поведения. Особенности ВНД человека.

Доминанта и условный рефлекс – принципы интегративной деятельности мозга. Высшие интегративные системы мозга. Ассоциативные системы мозга и программирование поведения. Ассиметрия полушарий мозга. Речевые функции полушарий. Индивидуальные различия высшей нервной деятельности и темперамент.

Вопросы для самопроверки:

1. Основные свойства центральной нервной системы человека и их измерения.
2. Функции правого и левого полушария в когнитивных процессах.
3. Речевые функции полушарий.
4. Индивидуальные различия высшей нервной деятельности человека.
5. Темперамент в структуре индивидуальности.

Методические рекомендации по изучению курса

На данном этапе развития психологии как науки квалифицированному исследователю и практику невозможно обойтись без знаний процессов, лежащих в основе психических функций. Поэтому знания естественнонаучных дисциплин таких, как Физиология ВНД и сенсорных систем, необходимы для успешного освоения психологических дисциплин. Многие психологические дисциплины, например, «Общая психология: познавательные процессы», «Общая психология: эмоции и мотивация», «Дифференциальная психофизиология и психология», «Клиническая психология», «Нейропсихология», «Возрастная психология и психофизиология» «Зоопсихология и сравнительная психология» опираются на знания естественнонаучных закономерностей

строения, развития и функционирования нервной системы и высшей нервной деятельности.

Подготовка студентов по физиологии высшей нервной деятельности и сенсорных систем необходима и для формирования целостного научного мировоззрения. Однако недостаточно просто прослушать курс лекций. Важно заинтересоваться естественнонаучными проблемами, попытаться стать активным участником семинаров, что предполагает самостоятельную, активную, творческую работу студентов.

Целесообразен следующий механизм работы студента:

1. Прежде чем приступить к изучению курса «Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем» внимательно изучите содержание и структуру УМК.

2. Прочтите конспект прослушанной лекции, основную и дополнительную литературу по теме.

3. После ознакомления с материалом ответьте на вопросы для самопроверки.

4. Закрепление материала проводится на семинарских занятиях и в результате самостоятельной работы. Каждая тема курса должна быть «проработана» студентом.

5. Планы и методические рекомендации по подготовке к семинарским занятиям и самостоятельному изучению курса

Семинар 1. Введение

1. Предмет физиологии ВНД и сенсорных систем.
2. Место этих дисциплин в системе естественных и психологических наук.
3. Какова специфика предмета физиологии ВНД и сенсорных систем в сравнении с физиологией ЦНС.
4. Методология и методы физиологии высшей нервной деятельности и сенсорных систем.

Литература:

1. Батуев А.С. «Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем». Глава 1. §§1, 5, Глава 2

Семинар 2. Основные понятия физиологии сенсорных систем

1. Понятие информации и переработки информации.
2. Сенсорная функция мозга. Принципы строения сенсорных систем.
3. Рецепторы. Кодирование и декодирование информации.
4. Реализация принципа «функция определяет строение» на примере сенсорных систем животных и искусственных систем, имитирующих сенсорные функции (возможно подготовка краткого сообщения студентом или группой студентов).
5. Детекторная теория в сенсорных системах.

Литература:

1. Батуев А.С. «Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем». Глава 2, Глава 3 §§1-2.
2. «Хрестоматия по физиологии сенсорных систем». Редактор-составитель Черноризов А.М. с. 9-46

Семинар 3. Зрительные функции сетчатки и НКТ

1. Зрительная система человека. Строение глаза.
2. Строение сетчатки: клетки и слои сетчатки.
3. Потенциалы клеток сетчатки. Рецептивные поля клеток сетчатки. Обработка информации в сетчатке.
4. Наружное колленчатое тело (НКТ). Рецептивные поля клеток НКТ.
5. Хроматическая и ахроматическая системы зрительного восприятия.

Литература:

1. Батуев А.С. «Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем». Глава 3 §3
2. «Хрестоматия по физиологии сенсорных систем». Редактор-составитель Черноризов А.М. с. 46-90, 94-104

Семинар 4. Зрительные функции коры больших полушарий

1. Зрительная кора. Функции отдельных полей зрительной коры в восприятии.
2. Рецептивные поля клеток коры: простые, сложные, сверхсложные.
3. Колончатая организация коры: микро-, макро- и гиперколонки.
4. Функции заднетеменной и нижневисочной коры в восприятии.
5. Функции верхневисочной коры в восприятии сложных стимулов.

Литература:

1. Шульговский В.В. «Основы нейрофизиологии». Глава 6. СС. 107-118
2. «Хрестоматия по физиологии сенсорных систем». Редактор-составитель Черноризов А.М. с. 124-179

Семинар 5. Сложные функции зрения

1. Цветовосприятие.
2. Стереопсис и восприятие удаленности.
3. Функции движений глаз в зрительном восприятии.
4. Феномены иллюстрирующие сложные функции коры, а также работу других уровней переработки зрительной информации (зрительные иллюзии). Какие из изученных в курсе общей психологии зрительные иллюзий вы можете объяснить с точки зрения физиологии сенсорных систем?

Литература:

1. «Хрестоматия по физиологии сенсорных систем». Редактор-составитель Черноризов А.М. СС. 105-109, 180-192
2. «Хрестоматия по общей психологии: Выпуск III, Субъект познания». с. 196-205

Семинар 6. Врожденное и условнорефлекторное обучение

1. Формы поведения и факторы организации поведения.
2. Врожденная деятельность организма.
3. Классификации безусловных рефлексов.
4. Изменчивость инстинктов. Простейшие формы научения.
5. Обучение и закономерности условнорефлекторной деятельности.
Клеточные аналоги условного рефлекса.
6. Виды торможения условных рефлексов.

Литература:

1. Батуев А.С. «Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем». Главы 5, 7-8

Семинар 7. Структура поведения. Память.

1. Структура поведенческого акта (функциональная система П.К.Анохина).
Концептуальная рефлекторная дуга (Е.Н.Соколов).
2. Доминанта, ее связь с условным рефлексом.
3. Классификация форм памяти. Механизмы формирования следа памяти.
4. Амнезия как феномен памяти и как метод исследования.

Литература:

1. Батуев А.С. «Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем». Глава 9-10.
2. Данилова Н.Н., Крылова А.Л. «Физиология высшей нервной деятельности». Глава 6 §2
3. Данилова Н.Н. Психофизиология. Глава 6.

4. Греченко Т.Н. «Концепции памяти» // http://flogiston.ru/articles/general/concept_memory
5. Греченко Т.Н. «Психофизиология» Глава II

Семинар 8. Потребности. Мотивации. Эмоции. Особенности ВНД человека

1. Потребности их функция в организации поведения.
2. Мотивации, их роль в поведении.
3. Эмоции, функции эмоций в организации поведения.
4. Функциональные состояния. Стресс и дистресс. Цикл сон-бодрствование.
5. Особенности высшей нервной деятельности человека.

Литература:

1. Данилова Н.Н., Крылова А.Л. «Физиология высшей нервной деятельности». Главы 9-11, 13-14

Методические рекомендации по подготовке к семинарским занятиям

При подготовке к семинарским занятиям необходимо:

- внимательно ознакомиться с тематикой семинара;
- прочесть конспект текста лекции по теме, изучить рекомендованную литературу;
- составить краткий план ответа на каждый вопрос семинарского занятия;
- проверить свои знания, отвечая на вопросы для самопроверки;
- если Вам встретились незнакомые термины или имена, обязательно обратитесь к словарю и зафиксируйте их в Вашей тетради.

6. Технологическая карта самостоятельной работы студентов

№	Тема	Виды и содержание самостоятельной работы	Формы контроля
1.	Предмет и методы физиологии высшей нервной деятельности и сенсорных систем.	<ol style="list-style-type: none"> 1. Изучение конспектов лекций и подготовка к семинару 1. 2. Конспектирование литературы согласно основным вопросам семинара 1. 3. Для выполнения задания 3 семинара 1 повторить основные положения физиологии ЦНС (УМК «Нейрофизиология ч.1», темы 1-9). 4. Ответить на вопросы для самопроверки, изучаемой темы. 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Участие в групповой дискуссии на семинаре 1. 2. Контрольная работа № 1 (итоговая по темам 1-5).

2.	Многообразие рецепторов сенсорных систем. Функции рецепторов. Кодирование внешней информации рецепторами.	<ol style="list-style-type: none"> 1. Изучение конспектов лекций и подготовка к семинару 2. Конспектирование литературы согласно основным вопросам семинара 2. 3. Повторить знания в области психологии ощущения и восприятия (УМК «Общая психология», раздел 3.2). Особое внимание стоит обратить на психофизические исследования. 4. В рамках подготовки к заданию №4 семинар 2 самостоятельно найти информацию об особенностях восприятия других видов (Интернет, дополнительная литература, научно-популярные издания такие как «National Geographic», «В мире науки», «Наука и жизнь» и др.). 5. Ответить на вопросы для самопроверки, изучаемой темы. 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Участие в групповой дискуссии на семинаре 2. 2. Сообщения студентов по вопросу 4 семинара 2.
3.	Зрительная система. Сетчатка. Функции отдельных клеток в восприятии сигнала.	<ol style="list-style-type: none"> 1. Изучение конспектов лекций и подготовка к семинарам 3, 4, 5(задания 1-2). 2. Повторить знания по Анатомии ЦНС (УМК «Анатомия ЦНС», темы 11-13). 3. Конспектирование литературы, согласно вопросам семинаров 2, 4, 5(1-2). 4. Ответить на вопросы для самопроверки, изучаемой темы. 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Участие в групповой дискуссии на семинарах 3, 4, 5. 2. Контрольная работа № 1 (итоговая по темам 1-5).
4.	Наружное колленчатое тело. Зрительная кора, её функции в восприятии. Слоистая и колончатая организация коры.	<ol style="list-style-type: none"> 1. Изучение конспектов лекций и подготовка к семинарам 3, 4, 5(задания 1-2). 2. Повторить знания по Анатомии ЦНС (УМК «Анатомия ЦНС», темы 11-13). 3. Конспектирование литературы, согласно вопросам семинаров 2, 4, 5(1-2). 4. Ответить на вопросы для самопроверки, изучаемой темы. 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Участие в групповой дискуссии на семинарах 3, 4, 5.
5.	Механизмы движений глаз, их функция в зрительном восприятии. Механизмы стереозрения. Формирование целостного и константного восприятия мозгом. Восприятие сложных стимулов ассоциативными	<ol style="list-style-type: none"> 1. Изучение конспектов лекций и подготовка к семинару 5. 2. Конспектирование литературы согласно основным вопросам семинара 5. 3. Для выполнения задания 4 семинара 5 повторить основные факты психологии ощущения и 	<ol style="list-style-type: none"> 1. Участие в групповой дискуссии на семинаре 5. 2. Контрольная работа № 1 (итоговая по темам 1-5).

	отделами коры мозга.	восприятия (УМК «Общая психология», раздел 3.2). 4. Подобрать иллюстрации зрительных иллюзий, объяснимых с точки зрения физиологии сенсорных систем. 5. Ответить на вопросы для самопроверки, изучаемой темы.	
6.	Слуховая сенсорная система и речь.	1. Изучить основную и дополнительную литературу по другим (кроме зрения) сенсорным системам и выбрать одну для освещения в реферате. 2. Описать в реферате одну из указанных сенсорных систем, согласно имеющимся представлениям об организации СС и уровнях переработки информации в них. 3. Ответить на вопросы для самопроверки, выбранных тем.	1. Реферат по одной из сенсорных систем (сдается за месяц до экзамена, обсуждается на экзамене).
7.	Вестибулярная сенсорная система.		
8.	Сенсорная система скелетно-мышечного аппарата.		
9.	Кожная сенсорная система.		
10.	Вкусовая и обонятельная сенсорные системы.		
11.	Формы поведения и факторы организации поведения. Генетические основы, биологические мотивации, роль эмоций, пространственные и временные факторы.	1. Изучение конспектов лекций и подготовка к семинару 6. 2. Конспектирование литературы согласно основным вопросам семинара 6. 3. Повторение тем 9-14 физиологии ЦНС (УМК «Нейрофизиология ч.1», темы 9-14). 4. Ответить на вопросы для самопроверки, изучаемой темы.	1. Участие в групповой дискуссии на семинаре 6. 2. Контрольная работа № 2 (итоговая по темам 11-17).
12.	Закономерности условно-рефлекторной деятельности; безусловные рефлексы, условные рефлексы, торможение условных рефлексов.		
13.	Механизмы формирования условных рефлексов. Клеточные аналоги условного рефлекса; нейронная организация условного рефлекса и условного торможения.		
14.	Механизмы памяти. Классификация форм памяти. Механизмы кратковременной и долговременной памяти.	1. Изучение конспектов лекций и подготовка к семинару 7. 2. Конспектирование литературы согласно основным вопросам семинара 7. 3. Повторить основные факты психологии памяти (УМК «Общая психология», раздел 3.4) соотнести их с новыми знаниями о физиологических механизмах, лежащих в основе. 4. Ответить на вопросы для	1. Участие в групповой дискуссии на семинаре 7. 2. Контрольная работа № 2 (итоговая по темам 11-17).

		самопроверки по соответствующей теме.	
15	Потребности. Детерминанты потребностей, их классификация.	1. Изучение конспектов лекций и подготовка к семинару 8.	1. Участие в групповой дискуссии на семинаре 8. 2. Контрольная работа № 2 (итоговая по темам 11-17).
16	Биологические мотивации, их свойства и нейрохимические механизмы. Мотивация как доминанта.	2. Конспектирование литературы согласно основным вопросам семинара 8. 3. Повторить основные факты психологии мотивации и эмоций (УМК «Общая психология», раздел 2) и соотнести их с новыми знаниями о физиологических механизмах, лежащих в основе.	
17	Функции эмоций, физиологическое выражение эмоций, нейрохимические основы. Функциональные состояния: стресс, сон, бодрствование.	4. Ответить на вопросы для самопроверки по соответствующей теме.	
18	Интегративная деятельность мозга. Ассоциативные системы и программирование поведения. Особенности ВНД человека.		

Примечание: список используемой литературы может быть расширен использованием Интернет – ресурсов с обязательным внесением их в список использованных источников для самостоятельных работ.

7. Тематика контрольных, самостоятельных работ и методические рекомендации по их выполнению

Контрольная работа № 1. Принципы функционирования сенсорных систем. Строение зрительной системы человека (темы 1-5)

1. Что такое сенсорная система? Основные блоки и принципы функционирования сенсорных систем. Понятие информации в физиологии сенсорных систем.
2. Что понимается под словом «информация» в различных науках? Какие принципы кодирования и декодирования информации в сенсорных системах вы знаете? Что такое детектор?
3. Понятия органа чувств и рецептора. Какие виды рецепторов вы знаете? Что такое рецепторный потенциал? Что такое закон силы?
4. Строение сетчатки глаза человека. Почему сетчатка человека называется «инвертированной»? Какие виды клеток сетчатки вы знаете? Каким образом распределяются фоторецепторы в сетчатке человека?
5. Что такое фоторецептор? Какие виды фоторецепторов вы знаете у человека? Что такое фотопигмент? Что такое реакция фотоизомеризации и как она связана с рецепторным потенциалом? Реакции фотолиза и обратного синтеза.
6. Электрическая активность элементов сетчатки. Что такое ранний и поздний рецепторный потенциал? Какие потенциалы генерируют биполярные и ганглиозные клетки сетчатки? Какова роль амакриновых и горизонтальных клеток в переработке информации в сетчатке? Что такое латеральное торможение и по каким законам оно осуществляется?
7. Что такое рецептивное поле? Какие рецептивные поля бывают у ганглиозных клеток сетчатки? Виды ганглиозных клеток. Магноцеллюлярная и парвоцеллюлярная системы.

8. Зрительные пути. Какие синаптические переключения происходят при передаче и обработке зрительной информации? Что такое частичный перекрест зрительной информации?
9. Обработка зрительной информации в НКТ теле. Каково строение НКТ? В чем особенность клеток 6 различных слоев НКТ? Какие рецептивные поля у клеток НКТ?
10. Зрительная кора. Что такое первичная и ассоциативная зрительная кора? Колончатая организация коры. Сколько слоев в зрительной коре и каковы их функциональные различия? Какие виды рецептивных полей зрительной коры вы знаете?
11. Каким образом развиваются колонки в зрительной коре обезьяны? Детекторные свойства клеток коры: врожденны или развиваются по мере накопления опыта?
12. Что такое стереозрение? На какие признаки опирается зрительная кора при оценке удаленности объекта? Что такое диспаратность? Нейроны, избирательно реагирующие на диспаратность.
13. Что такое система что? Как устроена хроматическая и ахроматическая её подсистемы? Функции височной коры в анализе зрительной информации?
14. Что такое система где? Какая часть зрительных путей лежит в основе восприятия движения? Какие виды движения глаз вы знаете? Каким образом осуществляется регуляция саккадических движений глаз? Каковы функции нейронов заднетеменной коры в анализе зрительной информации?
15. Что такое высшая нервная деятельность? Основные отличия безусловных и условных рефлексов. Какова судьба безусловных рефлексов у человека? Условия образования условных рефлексов. Какие виды условных рефлексов вы знаете?
16. Как соотносятся понятие «инстинктивное поведение» и «безусловный рефлекс». Основные особенности инстинктивного поведения. Что такое пусковой стимул? Вариативность инстинктивного поведения.

Контрольная работа № 2. Научение и память. Структура поведения (темы 11-17)

1. Научение. Какие виды научения вы знаете? Каковы клеточные механизмы привыкания и сенситизации? Что такое долговременная депрессия и долговременная потенция синапсов? Какова их связь с памятью?
2. Ассоциативное научение. Какие виды условных рефлексов вы знаете? Каковы условия и динамика развития условных рефлексов? Какие виды торможения условных рефлексов вы знаете? Что такое натуральные и искусственные условные рефлексы? Аналоги условного рефлекса на нейронах.
3. Что такое инструментальное научение? Чем отличается инструментальное научение от классического условного рефлекса? Аналоги инструментального рефлекса на нейронах.
4. Структура поведенческого акта. Что такое функциональная система? Что такое афферентный синапс? Каким образом акцептор результата действия влияет на течение поведенческого акта?
5. Концептуальная рефлекторная дуга. Какие звенья концептуальной рефлекторной дуги вы знаете? Какова роль пластичных и непластичных синапсов в организации концептуальной рефлекторной дуги?
6. Ориентировочный рефлекс. Какие признаки условного рефлекса содержит в себе безусловный ориентировочный рефлекс? На каких уровнях и как проявляется ориентировочная реакция? Что такое условный ориентировочный рефлекс и как он связан с нервной моделью стимула?
7. Что такое память? Какие виды памяти вы знаете? Каковы основные нервные структуры, лежащие в основе имплицитной и эксплицитной памяти?

8. Что такое консолидация? Понятие энграммы. Каким образом консолидация следа связана с ретроградной амнезией? Теория состояний памяти (активной и латентной энграммы).
9. Принцип доминанты. Что такое доминанта? Каким образом доминанта влияет на функционирование рефлексов? Что такое высшие и низшие доминанты? Что такое доминантный центр, и какими свойствами он обладает?
10. Особенности ВНД человека.

Методические рекомендации по организации самостоятельной работы и выполнению контрольных работ

В процессе освоения курса Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем студентам предстоит выполнить две контрольные работы: по темам 1-5 (№1) и 11-17 (№2).

Контрольные работы готовятся по индивидуальным вариантам (билетам), представляющим собою сочетание вопросов к контрольным работам.

Контрольные работы выполняются студентами самостоятельно во время аудиторных занятий и предполагают изложение освоенных ими тем и источников литературы.

Для наилучшего выполнения контрольной работы, студенту необходимо заранее внимательно изучить конспекты лекций по полученной теме, а также основную и по возможности дополнительную литературу, а также дополнительные доступные источники, и изложить свое видение проблемы на основе полученных знаний.

В процессе проверки контрольных работ, преподаватель оценивает понимание изученного материала, а также самостоятельность формулировок, сравнений и сопоставлений. В результате выставляется оценка по пятибалльной системе.

Темы рефератов и методические рекомендации по их подготовке

По итогам тем 6-10 в рамках самоподготовки и промежуточного и итогового контроля знаний студенты готовят рефераты на соответствующие темы:

1. Слуховая сенсорная система и речь.
2. Вестибулярная сенсорная система.
3. Сенсорная система скелетно-мышечного аппарата.
4. Кожная сенсорная система.
5. Вкусовая сенсорная система.
6. Обонятельная сенсорная система.

Студент может предложить свою версию темы, предварительно согласовав формулировку с преподавателем. Выбрав тему, студент должен подготовить работу и сдать в сроки, предварительно оговариваемые с преподавателем. Обсуждение рефератов проходит в рамках итогового экзамена.

Объем реферата вместе с титульным листом, оглавлением и списком использованной литературы, составляет от 6 до 15 тысяч знаков с пробелами (до 15 страниц печатного текста формата А4, 12 шрифтом полуторным интервалом). На обложке необходимо указать название учебного учреждения, факультет, курс, группу, Ф.И.О. студента, тему реферата и год выполнения.

Страницы нумеруются и имеют поля. На первой странице необходимо привести оглавление работы с указанием страниц. Тут же или в конце работы приводится список использованной литературы (от 3 наименований).

Логика изложения темы должна соответствовать общепринятой логике изучения и описания сенсорных систем. Работа должна содержать основные факты, касающиеся

анатомического устройства и функционирования выбранной сенсорной системы, включая основные этапы переработки информации, формы кодирования и пр.

Вне зависимости от объема работы, основной её целью является раскрытие темы на основе прочитанных источников из списка предложенной основной и дополнительной литературы. Дословно цитируемый текст должен быть заключен в кавычки с последующей ссылкой на источник с указанием страницы или раздела. В качестве источников допускается использование научных и образовательных публикаций и изданий. Работа сдается преподавателю за месяц до проведения экзамена и может быть возвращена автору с замечаниями преподавателя на доработку. Если реферат не сдан в срок, студент не допускается к экзамену.

Преподаватель оценивает самостоятельность выполнения реферата, степень знания и глубину понимания использованной литературой, логику изложения.

8. Вопросы к экзамену. Методические рекомендации по подготовке к экзамену

1. Принципы рефлекторной теории.
2. Доминанта и ее связь с условным рефлексом.
3. Понятие высшей нервной деятельности.
4. Ориентировочный рефлекс и внимание.
5. Врожденные формы поведения.
6. Классические и инструментальные условные рефлексы.
7. Виды торможения условных рефлексов.
8. Условные рефлексы высшего порядка.
9. Безусловные рефлексы и их классификация.
10. Психонервная деятельность.
11. Механизм замыкания условных рефлексов.
12. Сон. Виды сна. Функции сна.
13. Безусловные рефлексы как предыстория человеческого интеллекта.
14. Правила образования условных рефлексов. Натуральные и искусственные условные рефлексы.
15. Речевые функции полушарий.
16. Условные рефлексы на время и комплексные раздражители.
17. Динамика выработки условных рефлексов.
18. Функциональные системы.
19. Условные рефлексы их формы, классификация.
20. Особенности высшей нервной деятельности человека.
21. Классические и инструментальные условные рефлексы.
22. Динамика выработки условных рефлексов.
23. Экстероцептивные, интероцептивные условные рефлексы.
24. Функции речи. Формирование речи в онтогенезе.

25. Безусловные рефлексы и их классификация.
26. Речевые функции полушарий.
27. Взаимодействие первой и второй сигнальных систем
28. Экстраполяционный, подражательный рефлексы.
29. Формирование условного рефлекса на одном нейроне.
30. Медленный и быстрый сон.
31. Строение сетчатки.
32. Рецепторы сетчатки.
33. Фотопигменты сетчатки.
34. Реакция фотолиза.
35. Ранний и поздний рецепторный потенциал.
36. Электрическая активность элементов сетчатки.
37. Организация рецептивных полей клеток сетчатки.
38. Структура рецептивных полей сетчатки.
39. Детекторные свойства ганглиозных клеток сетчатки.
40. Латеральное торможение в зрительной системе.
41. Система волокон X, Y, W ганглиозных клеток сетчатки.
42. Структура и функции рецептивных полей клеток НКТ.
43. Свойства рецептивных полей нейронов НКТ.
44. Локализация зрительных областей в коре мозга.
45. Рецептивные поля нейронов зрительной коры.
46. Детекторные свойства нейронов зрительной коры.
47. Механизмы стереозрения.
48. Механизмы цветовосприятия в зрительной системе.
49. Колончатая организация зрительной коры.
50. Функции нейронов височной и заднетеменной коры в анализе зрительных изображений.
51. Электрическая активность биполярных и горизонтальных клеток.
52. Генез детекторных свойств зрительной системы.
53. Свойства колонок зрительной системы.
54. Концептуальная рефлекторная дуга в анализе внешних раздражителей и организации ответной реакции.
55. Виды рецепторов и их свойства.
56. Принципы организации сенсорных систем.

Обязательным условием допуска студента к экзамену является посещение лекций, систематическая работа на семинарских занятиях, выполнение и представление в срок преподавателю 2 контрольных и 4 самостоятельных работ на положительную оценку. Активная работа студента в семестре и положительная оценка тестирования будет способствовать успешной сдаче экзамена.

Методические рекомендации по подготовке к экзамену

Желательно готовиться к экзамену в группе (2-3 чел).

Внимательно прочтите экзаменационные вопросы.

Распределите темы подготовки по блокам и дням.

Не надо зазубривать материал, необходимо выделить ключевые моменты и уловить смысл и логику материала.

Составьте план ответа на каждый вопрос.

Изучив несколько вопросов, обсудите их с однокурсниками, проговорите основные положения ответа вслух.

Положительная оценка на экзамене складывается из умения оперировать понятиями, из знания конкретного материала и способности использовать знаниями в конкретных примерах. Ответ должен быть развернутым и аргументированным.

9. УЧЕБНО-МЕТОДИЧЕСКОЕ ОБЕСПЕЧЕНИЕ ДИСЦИПЛИНЫ

9.1. Литература

Основная:

1. Нейрон. Фундаментальное руководство под ред. Е. Н. Соколова, В.А.Филиппова, А.М.Черноризова, ООО «Компания Мир», изд. Тюм. ГУ, 2008
2. Данилова Н.Н., Крылова А.Л. Физиология высшей нервной деятельности. Ростов на Дону, Феникс, 2003
3. Батуев А.С. Физиология высшей нервной деятельности и сенсорных систем. Спб., Питер, 2005
4. Шульговский В.В. Физиология высшей нервной деятельности с основами нейробиологии. М., Академия, 2003
5. Физиология сенсорных систем. Ред. Альтмана Я.А., Спб., Паритет, 2003
6. Николс Дж. Г., Мартин А.Р., Валлас Б.Дж., Фукс П.А. От нейрона к мозгу. М., УРСС, 2003
7. Данилова Н.Н. Психофизиология. М., Аспект Пресс, 2002

Дополнительная:

1. Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. М., Мир, 1990
2. Мозг: сборник статей. М., Мир, 1984
3. Шеперд Г. Нейробиология. В 2 томах. М., Мир, 1987
4. Кендел Э. Клеточные основы поведения. М., Мир, 1980
5. Шеррингтон Ч. Интегративная деятельность центральной нервной системы. Л., Наука, 1989
6. Симонов П.В. Мотивированный мозг. М., Наука, 1987
7. Иваницкий А.М., Стрелец В.В., Корсаков И.А. Информационные процессы мозга и психическая деятельность. М., Наука, 1984
8. Физиология зрения: Руководство по физиологии. Л., Наука, 1972
9. Физиология ВНД: Руководство по физиологии. Л., Наука, 1973

9.2. Методическое и информационное обеспечение дисциплины

Студентам рекомендуется использовать конспекты лекций, тексты для обсуждения, приведенные в УМК, электронные словари и энциклопедии сети Интернет, в частности Википедия и др.

9.3. Материально - техническое обеспечение дисциплины

В процессе чтения лекций и проведения практических занятий используются мультимедийные технологии, в частности презентации на основе программы Microsoft Power Point, которая рекомендуется к использованию студентами при подготовке докладов и самостоятельных работ.

10. Приложения

10.1 Задания для самостоятельной работы студента.

Задания приведены в п. 7 списка контрольных и самостоятельных работ.

10.2 Терминологический словарь

АДАПТАЦИЯ — постепенное уменьшение ощущения при длительном воздействии одинаковых стимулов на рецепторную поверхность.

АССОЦИАТИВНОЕ, факультативное обучение — активный процесс формирования собственной среды путем извлечения для себя ее функциональных составляющих, значимых для выполнения тех или иных актов поведения.

АССОЦИАТИВНЫЕ СИСТЕМЫ — высшие интегративные структуры мозга, не принадлежащие какой-либо одной сенсорной системе, но получающие информацию от нескольких сенсорных систем.

БЕЗУСЛОВНЫЙ РЕФЛЕКС — относительно постоянная, видоспецифическая, стереотипная, генетически закрепленная реакция организма или отдельных его частей на внутренние или внешние раздражения, осуществляемая при посредстве центральной нервной системы.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПАМЯТЬ — способность живых существ, воспринимая воздействия извне, сохранять и в последующем воспроизводить вызываемые этими воздействиями изменения функционального состояния и структуры.

БИОЛОГИЧЕСКИЕ РИТМЫ — ритмические (периодические) колебания физиологических и психических процессов (биоритмология).

ВЕРОЯТНОСТНОЕ ПРОГНОЗИРОВАНИЕ - предвосхищение будущего, основанное на вероятностной структуре прошлого опыта и информации о наличной ситуации.

ВИТАЛЬНЫЕ РЕФЛЕКСЫ — составляют первую самостоятельную группу рефлексов, которые обеспечивают сохранение индивидуума и вида.

ВНЕШНЕЕ (безусловное) ТОРМОЖЕНИЕ — срочное подавление текущей условно-рефлекторной деятельности при действии посторонних раздражителей, вызывающих ориентировочный, оборонительный или другой безусловный рефлекс.

ВНИМАНИЕ рассматривается как один из механизмов устранения избыточности сенсорных сообщений, который участвует как в избирательном подавлении, обеспечении, так и в фильтрации информации, извлекаемой из систем кратковременной и долговременной памяти.

ВНУТРЕННЕЕ (условное) ТОРМОЖЕНИЕ — торможение условно-рефлекторной деятельности, которое развивается постепенно в результате неподкрепления условного сигнала безусловным рефлексом.

ВНУТРЕННИЕ ДЕТЕРМИНАНТЫ — это накопленная история взаимодействия реагирующего субстрата с фактором среды (принцип историзма) (А. А. Ухтомский).

ВОЗБУДИМОСТЬ — способность воспринимать существенные для организма признаки раздражений и трансформировать их в специфическую нервную сигнализацию.

ВЫСШИЕ ФОРМЫ ОТРАЖЕНИЯ — извлекают информацию для самих себя и в то же время абстрагируются от материального носителя этой информации.

ГЕНОТИП — вся совокупность генетического материала организма или его часть, то есть комплекс всех наследственных задатков, контролирующих развитие, строение и жизнедеятельность организма.

ДВИГАТЕЛЬНАЯ ПРОГРАММА КОРТИКАЛЬНАЯ - адаптивные изменения достигаются с помощью внутренней обратной связи, компонентом которой является система медиальных лемнисков.

ДЕКОДИРОВАНИЕ — преобразование входной кодовой комбинации активности нервных элементов сенсорных систем в реакцию исполнительных аппаратов.

ДЕТЕКТОР — это нейрон, избирательно настроенный на определенный параметр сигнала за счет фиксированной системы связей с его рецепторами или другими нейронами более низкого уровня.

ДЕТЕРМИНИЗМА ПРИНЦИП выявляет закономерную причинно-следственную связь явлений, определяемую взаимодействием материальных факторов.

ДИССОЛЮЦИЯ — теория, основанная на законе рекапитуляции: многие поведенческие акты закладываются уже в эмбриональном периоде, но достигают полного развития в разные периоды постнатального онтогенеза.

ДОМИНАНТА — рабочий принцип деятельности нервной системы и вектора поведения.

ДОМИНАНТА — комбинацию этого механизма с механизмом формирования условного рефлекса обеспечивают оба фактора, необходимых и достаточных для организации целенаправленного поведения: его активный творческий характер (доминанта) и точное соответствие объективной реальности (упроченный, тонко специализированный условный рефлекс).

ДОМИНАНТЫ ПРИНЦИП — временно господствующая в нервной системе группа нервных центров, определяющая характер текущей ответной реакции организма на внешние и внутренние раздражения и целенаправленность его поведения.

ЗАПЕЧАТЛЕНИЕ (импринтинг) — форма обучения, заключающаяся в том, что стимул, предъявленный животному в особый критический период его развития, запечатлевается животным на длительный срок и становится ключевым стимулом, запускающим определенное поведение.

ЗВУКОВАЯ И ПИСЬМЕННАЯ РЕЧЬ — способность знаково-символического отражения предметов и явлений окружающего мира и самих себя в этом мире.

ЗНАК — это такой компонент психического отражения, который не имеет познавательно образного сходства с соответствующим ему элементом или свойством объекта оригинала.

ЗРИТЕЛЬНОЕ ВОСПРИЯТИЕ — сложный многоступенчатый акт, который начинается формированием изображения на сетчатке и заканчивается возникновением зрительного образа в структурах головного мозга.

ИГРОВОЕ ПОВЕДЕНИЕ — совокупность двигательных актов организма, включающее определенные мышечные группы, используемые в дальнейшем взрослым животным в соответствующих жизненных ситуациях — бегстве, борьбе, добычи пищи, размножении и т. д.

ИЗБИРАТЕЛЬНОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКОГО ОТРАЖЕНИЯ полнее всего обеспечивает целесообразный характер реакций организма, его действий, его поведения.

ИМПРИНТИНГ — комплекс поведенческих адаптации новорожденного, которые обеспечивают первичную связь между ним и родителями и как бы замыкают цепь преобразований эмбрионального периода, позволяя реализовать новорожденному уже сформированные механизмы восприятия и реагирования.

ИНСТИНКТ — сложнорефлекторный комплекс наследуемых поведенческих реакций особей одного вида, характеризующийся стереотипностью и стабильностью.

ИНТЕГРАЛЬНЫЙ ОБРАЗ — продукт пережитых доминант, то есть продукт субъективного отражения объективного взаимоотношения организма со средой.

КОГНИТИВНОЕ ОБУЧЕНИЕ основано на формировании функциональной структуры среды, то есть на извлечении законов связей между отдельными ее компонентами.

КОГНИТИВНЫЕ КАРТЫ — процесс, благодаря которому организм приобретает некоторое подобие топологической карты той местности, в которой он обитает.

КОДИРОВАНИЕ — установление соответствия между определенными параметрами сенсорного стимула и характеристиками импульсной активности нейрона и/или местом его расположения.

КОМПЛЕКСЫ ФИКСИРОВАННЫХ ДЕЙСТВИЙ — сложные стереотипные движения, образующие высокоорганизованную поведенческую последовательность.

КОНВЕРГЕНЦИЯ — схождение множества афферентных импульсов в единственный анатомически ограниченный эфферентный канал.

КОНЦЕПТУАЛЬНАЯ РЕФЛЕКТОРНАЯ ДУГА – общий принцип функциональной организации поведенческого акта или психической функции. Она включает сенсорный, центральный, исполнительный и модулирующий отделы.

КРАТКОВРЕМЕННАЯ ПАМЯТЬ — в ее основе лежит временное повышение проводимости в синапсах, связывающих определенные нейроны, и реверберация импульсов, основанная на ряде химических и электрохимических реакций, не связанных с синтезом макромолекул.

ЛЮБАЯ ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ ОРГАНИЗМА опирается на сложную констелляцию множества пространственно разнесенных мозговых аппаратов, вовлекаемых симультанно и сукцессивно для целей удовлетворения доминирующей потребности, имея информацию о раздражающем агенте.

МОДАЛЬНОСТЬ — качественное своеобразие сенсорного раздражителя.

МОТИВАЦИЯ — физиологический механизм активирования памятных следов тех поведенческих актов, которые способны удовлетворить имеющуюся у организма доминирующую потребность.

МЫШЕЧНОЕ ЧУВСТВО при выполнении одного движения становится в порядке ассоциации рефлексом сигналом к другому движению (Сеченов).

НЕАССОЦИАТИВНОЕ, ОБЛИГАТНОЕ ОБУЧЕНИЕ — обусловлено набором средовых факторов и не требует непременно совпадения (ассоциации) внешних сигналов с той или иной целостной деятельностью организма.

НЕЙРОЭНДОКРИННОЙ РЕГУЛЯЦИИ гипотеза реализации генетической информации — вторичные посредники и стероидные гормоны представляют собой интеграцию функций нервной и эндокринной систем на молекулярном уровне.

ОБНАРУЖЕНИЕ СИГНАЛА — выделение нервной сигнализации из собственного шума.

ОБОБЩЕНИЕ — функциональный блок систематизированной информации, хранящийся в аппаратах памяти.

ОБРАЗ — это такой результат познания субъектом объекта, упорядоченность элементов которого в принципе соответствует упорядоченности свойств, связей и отношений объекта (оригинала), причем эта упорядоченность (структура) функционально отделена субъектом от субстрата образа и непосредственно для носителя существует в субъективно идеальной форме.

ОБРАЗ-СЛЕД — записывается в долговременную память, если в прошлом вероятность встречи с этим объектом была высокой.

ОБУЧЕНИЕ — процесс, в результате которого организм приобретает адаптивные изменения индивидуального поведения, расширение жизненного опыта, усвоения знаний, умений, навыков.

ОРУДИЙНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ — основана на анализе связей между предметами, явлениями и результатами манипулирования с предметами.

ОТОБРАЖЕНИЕ — зависит не только от отображаемого объекта, но и от природы отображающей системы, ее текущих состояний, ее истории.

ОТРАЖЕНИЯ ПРИНЦИП — представляет собой органическое единство непосредственного восприятия и следов прошлых впечатлений.

ПОВЕДЕНИЕ — совокупность двигательных актов организма, возникающих в ходе взаимодействия с внешней средой и направленных на удовлетворение доминирующих у организма потребностей. Поведение имеет адаптивное значение и является важнейшим фактором эволюции вида.

ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ ПРОГРАММА должна строиться на трех основных детерминантах:

1) доминирующей мотивации, 2) прошлом жизненном опыте (долговременная память) и 3) оценке текущей ситуации и удержании ее в кратковременной памяти.

ПОДКРЕПЛЯЮЩИЙ СТИМУЛ — одним из основных механизмов действия является ослабление тормозных — гиперполяризационных и усиление деполяризационных процессов в коре головного мозга.

ПОДРАЖАНИЕ (имитация) — передача видоспецифического опыта от одного поколения к другому, от одной особи к другой, которая лежит в основе «сигнальной»

(не генетической) наследственности.

ПОТРЕБНОСТЬ — специфическая (сущностная) сила живых организмов, обеспечивающая их связь с внешней средой для самосохранения и саморазвития как источник активности живых систем.

ПРЕДМЕТНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ — манипулирование разнообразными предметами среды.

ПРИВЫКАНИЕ — относительно устойчивое ослабление реакции вследствие многократного предъявления раздражителя, не сопровождающегося каким-либо биологически значимым агентом (подкреплением).

ПРИНЦИПИАЛЬНАЯ СУЩНОСТЬ УСЛОВНО-РЕФЛЕКТОРНОГО АКТА в том, что он базируется на механизмах, в которых заложены не только элементы прошлого и настоящего, но и

элементы прогнозирования будущего. В этом его главный приспособительный смысл, т. е. сигнальный характер.

ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ структура объекта кодируется в мозге в форме определенной нервной модели, изоморфной внешнему воздействию. Она является кодом отображаемого внешнего объекта.

ПСИХИКА — это свойство высокоразвитого мозга воссоздавать внутренний образ действительности, который воспринимается как нечто отдельное от субъекта. Это информация, составляющая содержание определенным образом организованных мозговых процессов.

ПСИХИЧЕСКАЯ ФУНКЦИЯ всегда есть результат интегративной деятельности целостного мозга.

ПСИХОНЕРВНОЕ ПОВЕДЕНИЕ — интегрирует элементы внешней среды в одно целое переживание, производящее целостный образ, который через ориентировочную реакцию направляет поведение животного.

РЕПРОДУКТИВНАЯ ИЗОЛЯЦИЯ — предотвращение спаривания партнеров из разных видовых популяций на основе их несоответствия в половом поведении. Способствует изоляции видовых популяций.

РЕТИКУЛЯРНАЯ ФОРМАЦИЯ — филогенетически старая система мозга, которая не представляет собой единого анатомического целого и морфологически является гетерогенным интегративным образованием.

РЕФЛЕКСА ПРИНЦИП — универсальная и своеобразная форма взаимодействия организма со средой, происходящая при участии нервной системы.

РЕФЛЕКСЫ УСЛОВНЫЕ — индивидуально приобретенные системные приспособительные реакции животных и человека, возникающие на основе образования в центральной нервной системе временной связи между условным (сигнальным) и безусловно-рефлекторным актами.

РЕФЛЕКТОРНАЯ ДУГА - состоит из: 1) афферентного нерва; 2) отдела центральной нервной системы и 3) эфферентного нерва.

РЕЦЕПТИВНОЕ ПОЛЕ — упорядоченная совокупность рецепторов, связанная с одним и тем же нейроном вышележащего уровня и имеющая разную форму и величину, включающая возбудимые и тормозные зоны и перестраивающаяся в зависимости от влияния центральных структур.

РЕЦЕПТОРЫ — это специализированные образования, выполняющие функцию преобразования энергии внешнего раздражителя в специфическую активность нервной системы, в сигналы, несущие нервным центрам информацию.

РОЛЕВЫЕ (зоосоциальные) рефлекс образуют вторую группу поведенческих реакций, которые возникают только при взаимодействии с другими особями своего вида.

САМОРАЗВИТИЯ РЕФЛЕКСАМИ — так именуют третью группу поведенческих актов.

СЕНСОРНАЯ ФУНКЦИЯ МОЗГА обеспечивается содружественной деятельностью сенсорных, моторных и ассоциативных систем и направлена на организацию адаптивных движений и действий.

СЕНСОРНЫЕ СИСТЕМЫ — анатомически организованные в структурах мозга системы ядерных образований и связей, служащих для обнаружения и кодирования информации определенной модальности.

СИГНАЛ — это некая величина, отражающая определенным образом состояние физической системы.

СИСТЕМНЫЕ ПРОЦЕССЫ ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА - это информационные процессы, для которых физиологические процессы выступают как материальный носитель.

СИСТЕМОГЕНЕЗ — организующаяся система поведенческих актов, которая может функционировать прежде, чем она достигнет окончательного оформления. Для каждого вида животного характерен собственный своеобразный системогенез как проявление опережающего отражения действительности.

СОН — адаптация, проявляющаяся в подавлении активности в период наименьшей доступности пищи, угрозы резких колебаний внешних условий и максимальной опасности со стороны хищников.

СОПРЯЖЕННОЕ ТОРМОЖЕНИЕ не есть подавление всяческой деятельности, но ее переработка согласно с направлением доминирующего поведения.

СПОСОБНОСТЬ К АДЕКВАТНОСТИ достигается во времени не мгновенно, а постепенно; окончательная оценка адекватности производится при соотнесении нового образа с его нервной моделью, созданной ранее на основе всего комплекса воздействий и прежнего жизненного опыта, то есть долговременной памяти.

СТЕПЕНИ СВОБОДЫ — выбор одной из них при сопряженном торможении других достигается посредством доминанты, направленной на определенный рабочий вектор.

СТЕРЕОТИП — единый зафиксированный комплекс поведенческих реакций, связанный под влиянием многократных повторений определенной последовательности раздражителей в единую цепь, которая воспроизводится любым из раздражителей данной системы.

СХЕМА ТЕЛА (образ тела) — трехмерная модель тела, обозначающая систему обобщенных представлений и понятий человека о собственном теле (в покое и при движении). Представление о пространственных координатах и взаимоотношении отдельных частей тела.

ТОРМОЖЕНИЕ — невозможно искать даже отдаленное сходство в содержании понятий «торможение» в поведенческом, павловском смысле и в его нейрофизиологическом содержании.

ТОРМОЖЕНИЕ ЦЕНТРАЛЬНОЕ — торможение, возникающее в центральной нервной системе, благодаря наличию в ней специализированных тормозных нейронов. Является основным фактором координации деятельности центральной нервной системы.

УЧЕНИЕ О ФИЗИОЛОГИИ АНАЛИЗАТОРОВ - под ним И. П. Павлов вслед за И. М. Сеченовым подразумевал триединую конструкцию: периферические рецепторы, проводящие пути и мозговые центры вплоть до коры больших полушарий.

ФЕНОТИП — продукт интеграции генотипических и средовых воздействий, заключающийся в наборе морфологических, физиологических и поведенческих признаков организма.

ФУНКЦИОНАЛЬНЫЙ ОРГАН - обширное число нервных аппаратов, вступающих между собой во временное целенаправленное сотрудничество и образующих физиологическую констелляцию.

ХРОНОТОП — внутренний пространственно-временной образ внешнего единого пространственно-временного мира.

ЦИКЛИЧЕСКАЯ НЕРВНАЯ СВЯЗЬ — один из принципов координации двигательных реакций, в которой афферентная информация обеспечивает форму и состав эфферентного проявления центральной интеграции.

ЭЛЕМЕНТАРНАЯ РАССУДОЧНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ - использование предварительно воспринятой тактики изменений в среде для построения стратегии своего будущего поведения.

ЭМОЦИИ — субъективные реакции животных и человека на внутренние и внешние раздражители, проявляющиеся в виде переживаний и соматовегетативных сдвигов.

ЭМОЦИОНАЛЬНЫЙ СТРЕСС — общая системная нейрогуморальная реакция целостного организма, развивающаяся на действие стресс-факторов (стрессоров).

ЭТОЛОГИЯ — наука, изучающая поведение животных, преимущественно видоспецифических форм поведения в естественных условиях обитания.

10.3 Тексты для обсуждения

Д. ХЬЮБЕЛ, Т. ВИЗЕЛЬ

Центральные механизмы зрения

Путем изучения активности и пространственной организации нейронов первичной зрительной коры выявляется функциональная схема, которая может лежать в основе переработки сенсорной информации в коре

Рассматриваемая как продукт эволюции кора большого мозга должна считаться одним из самых больших достижений в истории всего живого. У позвоночных, стоящих ниже млекопитающих, кора мозга едва выражена, если вообще можно говорить о ее существовании. Внезапно приобретя внушительные размеры у низших млекопитающих, она начинает доминировать в мозгу хищников и взрывоподобным образом увеличивается у приматов; у человека она почти полностью охватывает остальную часть мозга, имея тенденцию затмевать другие отделы. Степень зависимости животного от какого-то органа является показателем важности последнего, причем показатель этот даже более убедителен, чем размер, а зависимость от коры быстро нарастала по мере эволюции млекопитающих. Мышь без коры ведет себя относительно нормально, по крайней мере при поверхностном исследовании; в то же время человек без коры - это почти растение, бессловесное, невидящее, бесчувственное.

Понимание значения этого большого и незаменимого органа пока еще находится в жалком состоянии. Частично это объясняется тем, что он очень сложен, не только структурно, но и функционально, а частично тем, что интуитивные предположения нейробиологов относительно его функций весьма часто оказывались неверными. Однако сейчас перспектива изменяется в связи с тем, что методы усовершенствовались, а исследователи научились тому, как обращаться с огромным числом охваченных сложнейшими связями нейронов, которые являются основными элементами коры, с импульсами, которые они проводят, и с синапсами, с помощью которых они связаны. В настоящей статье мы попытаемся обрисовать современное состояние знаний, касающихся одной из подобластей коры - первичной зрительной проекционной зоны (известной также под названием стриарной коры, или поля 17) - самой простой из тех кортикальных зон, которые связаны со зрением. Это неизбежно приведет нас к рассмотрению соответствующих вопросов зрительного восприятия, так как работу какого-либо органа нелегко отделить от его биологического назначения.

Кора большого мозга - сильно складчатая нервная ткань толщиной около двух миллиметров - представляет собой самую наружную оболочку, покрывающую верхнюю часть полушарий головного мозга и несколько заходящую на их нижнюю поверхность. У человека вся площадь коры, если ее разгладить, равна примерно полутора квадратным футам. (В 1963 г. в своей статье в «Scientific American» один из нас привел для этой

площади цифру 20 квадратных футов и был тут же поправлен нашим другом нейроанатомом из Торонто, который сказал, что, по его мнению, эта площадь составляет около 1,5 квадратных футов, «по крайней мере у канадцев».) Складчатость, по-видимому, в основном является результатом того, что такую необычную структуру нужно было упаковать в объеме черепа.

При рассмотрении коры под микроскопом сразу же бросается в глаза огромное множество нейронов: около 10^5 (100000) на каждый квадратный миллиметр поверхности, откуда можно заключить, что вся кора в целом содержит что-то около 10^{10} (10 миллиардов) нейронов. Тела клеток образуют полдюжины слоев, причем слои с плотным и редким расположением клеток чередуются. В противоположность столь выраженным различиям в плотности клеток в последовательных слоях коры на различной глубине в плоскости каждого данного слоя распределение явно однородно во всех участках и по всем направлениям. Морфологически кора довольно однородна по двум своим измерениям.

Одно из первых великих прозрений, касающихся организации коры, относится к концу XIX в., когда постепенно осознали, что этот сравнительно однородный пласт ткани подразделяется на некоторое число отдельных областей, сильно различающихся по функции. Свидетельства в пользу этого поступали из клинических, физиологических и анатомических источников. Было замечено, что повреждения мозга, в зависимости от их локализации, могут вызывать либо паралич, либо слепоту, либо потерю тактильной чувствительности, либо потерю речи; при этом слепота бывает общей или проявляющейся только в половине или меньшей части поля зрения, а потеря чувствительности может затрагивать одну конечность или несколько пальцев. Устойчивость взаимосвязи между данным дефектом и локализацией данного поражения позволила постепенно составить карты наиболее очевидных из этих специализированных областей: зрительной, слуховой, соматосенсорной (ощущение тела), речевой и моторной.

Во многих случаях более внимательное рассмотрение под микроскопом коры, окрашенной для выявления клеточных тел, показывает, что, несмотря на относительную однородность, там имеются структурные вариации, особенно в характере слоистости, которые хорошо коррелируют с клинически выявленными подразделениями. Дополнительное подтверждение этого последовало из наблюдений, касающихся локализации (на поверхности мозга) электрических волн, возникающих при стимуляции животного прикосновением к телу, звуковыми щелчками или тональными сигналами, действующими на ухо, или вспышками света перед глазом. Сходным образом, моторные области могут быть картированы с помощью электрической стимуляции коры и регистрации того, какая часть тела животного при этом приходит в движение. Такое систематическое картирование коры вскоре привело к фундаментальному заключению: большинство сенсорных и моторных областей содержит закономерно построенные систематические двумерные карты того внешнего мира, который они представляют. Разрушение некоторого небольшого участка коры может привести к параличу одной руки; сходное повреждение в другой ограниченной области приводит к «онемению» одной кисти или верхней губы, или к слепоте, проявляющейся в небольшой части поля зрения; если на кору мозга животного поместить электроды, можно установить, что прикосновение к одной конечности вызывает серию соответственным образом локализованных электрических потенциалов. Несомненно, что тело представлено систематическим образом в соматосенсорной и моторной зонах, а зрительный мир представлен в виде карты в первичной зрительной коре-области затылочной доли, которая у человека и обезьян-макаков (того животного, на котором в основном проводились наши исследования) имеет площадь около 15 квадратных сантиметров.

В первичной зрительной коре карта не осложнена разрывами и смещениями; наблюдается лишь примечательное расщепление мира точно по его середине, причем левая его половина проецируется на правую часть мозговой коры, а правая половина — на левую. Карта тела более сложна и, по всей вероятности, пока еще не до конца выяснена. Тем не менее в ней есть своя система и она сходным образом перекрещена: правая часть тела проецируется в левое полушарие, а левая часть — в правое. (Следует заметить, что ни у кого нет даже самой отделенной идеи относительно того, какой смысл может заключаться в этой удивительной тенденции к перекрещиванию нервных путей.)

Важной особенностью кортикальных карт является наличие в них искажений. Масштабы этих карт варьируют наподобие проекций Меркатора, причем правило для коры такое: области наибольшего разрешения или тонкости функций занимают относительно большие области коры. Если взять поверхность тела, то миллиметр поверхности пальцев, губ или языка проецируется на большую часть коры, чем миллиметр туловища, ягодич или спины; в зрении центральная часть сетчатки представлена примерно в 35 раз более детально, чем периферические области.

Существенно, что достижения в составлении карт кортикальных проекций иногда уводили в сторону от главной проблемы: как мозг анализирует информацию. Получалось так, будто установление представительства само по себе может быть конечным итогом, а не служит более скромной цели, — как если бы задачей коры было снабжение информацией маленького гномика, который сидит внутри головы и рассматривает образы, возникающие на коре. В ходе этой статьи мы покажем, что по крайней мере в зрении мир представлен в гораздо более искаженном виде; любой маленький гномик, пытающийся собрать по частям информацию с кортикальных проекций, пришел бы в крайнее замешательство.

Тем не менее первым важным прозрением относительно организации коры было именно осознание этого разделения на зоны, имеющие сильно различающиеся функции и тенденцию к упорядоченной планировке. Сколько же точно имеется таких зон — этот вопрос был предметом широких спекуляций. Оценки анатомов в целом весьма высоки и доходят до нескольких сотен зон; конкретные цифры зависят от индивидуальной чувствительности исследователя к тонким различиям микроскопических структур, а иногда также и от его способности обманываться. Физиологи начали с более низких оценок, но позже, в результате использования более эффективных методов картирования, пересмотрели эти оценки в сторону их повышения. Важная основополагающая идея состоит в том, что информация любой данной модальности, например зрительная или слуховая, поступает сначала в первичную зону коры, а оттуда, либо прямым путем, либо через таламус, последовательно передается в ряд высших центров. Современные догадки относительно числа зон коры колеблются между 50 и 100.

Второе важное прозрение относительно организации коры связано с работами анатома С. Рамон-и-Кахала и его ученика Р. Лоренте де Но. Это было осознание того, что операции, которые кора осуществляет над получаемой информацией, локальны. Что это означает, легче всего понять, рассматривая схему связей, установленную с помощью метода Гольджи, которой пользовались Рамон-и-Кахал и Лоренте де Но. В сущности, связи эти просты. Пучки волокон несут информацию в кору; на пути они прерываются несколькими синаптическими переключениями и вводят информацию во все клеточные слои, пересекаемые по вертикали; наконец, по нескольким другим пучкам волокон модифицированные сообщения выходят из данной зоны коры. Детали связей между входами и выходами различаются от зоны к зоне, но внутри данного поля они кажутся довольно стереотипными. Общим для всех зон является локальный характер связей. Информация, поступающая в кору по одному волокну, может в принципе пройти сквозь

всю толщину коры, примерно через три или четыре синапса, тогда как расползание в стороны, производимое ветвлениями аксонов и дендритов, практически во всех случаях ограничено несколькими миллиметрами - малой частью обширной площади коры.

Это имеет далеко идущие следствия. Что бы данная область коры ни делала, она делает это локально. На стадиях, где имеет место детальное систематическое топографическое картирование любого типа, анализ должен быть «дробным». Так, например, в соматосенсорной коре сигналы от одного пальца могут комбинироваться и сопоставляться со входами от этого же или от соседнего пальца, но они едва ли будут комбинироваться с влияниями от туловища или от ноги. То же самое применимо и к зрительному миру. Если взять детальную схему входов в первичную зрительную кору, то покажется невероятным, чтобы эта область могла каким-нибудь способом сопоставить информацию, поступающую из точек, расположенных намного выше и намного ниже горизонта или из правой и левой половин рассматриваемой картины. Какие бы операции эти кортикальные зоны ни выполняли, это должен быть какого-то рода локальный анализ сенсорного мира. Можно лишь предположить, что по мере того, как зрительная, тактильная или слуховая информация передается от одной зоны коры к следующей, карты становятся все более и более расплывчатыми, а передаваемые сообщения - все более и более абстрактными.

Хотя исследования с применением метода Гольджи еще в начале девятисотых годов прояснили, что кора должна выполнять локальный анализ, прошло столетия, прежде чем у физиологов появились хоть какие-то идеи относительно того, какого же именно типа должен быть этот анализ в разных зонах коры. Первые открытия были сделаны на первичной зрительной зоне, являющейся сейчас наиболее изученной и пока еще единственной, в которой анализ и последовательные преобразования информации известны сколько-нибудь детально. После описания основных преобразований, которые имеют место в первичной зрительной коре, мы покажем, как успехи в понимании этих кортикальных функций открыли целый мир схем организации, который иначе оказался бы недоступным наблюдению.

Начать нам лучше всего с прослеживания зрительного пути у приматов от сетчатки до коры. Выходные сигналы каждого глаза идут в мозг примерно по миллиону нервных волокон, объединенных в зрительный нерв. Эти волокна — аксоны ганглиозных клеток сетчатки. Прежде чем сигналы светочувствительных элементов — палочек и колбочек — дошли до ганглиозных клеток, они уже преодолели от двух до четырех синапсов и вовлекли в работу четыре других типа клеток, так что довольно сложный анализ информации уже имел место. Большая часть волокон зрительного нерва идет, не прерываясь, к двум клеточным ядрам, расположенным в глубине мозга; ядра эти называются латеральными коленчатыми телами; здесь волокна образуют синапсы. В свою очередь клетки латеральных коленчатых тел направляют свои аксоны прямо в первичную зрительную кору. Оттуда после нескольких синаптических переключений сообщения посылаются в ряд более далеких пунктов назначения: в соседние области коры, а также в несколько отделов в глубине мозга. Одна группа волокон даже направляется обратно в латеральные коленчатые тела; функция этой цепи обратной связи неизвестна. На данный момент самое главное то, что первичная зрительная кора ни в коей мере не является концом зрительного пути. Это только первая ступень, возможно, весьма ранняя в смысле степени абстрагирования информации, которую она обрабатывает.

Вследствие частичного перекреста зрительных нервов в хиазме коленчатое тело и кора левой стороны соединены с левыми половинами обеих сетчаток и, соответственно, имеют дело с правой половиной поля зрения, а для коленчатого тела и коры правой

стороны справедливо обратное. Каждое коленчатое тело и кора получают сигналы от двух глаз и имеют дело с противоположной половиной зрительного мира.

Наша стратегия исследования работы этого зрительного пути с конца 50-х годов была в принципе простой. Начав, скажем, с волокон зрительного нерва, мы регистрировали микроэлектродами активность отдельных волокон и пытались найти способ наиболее эффективного влияния на их разряд путем стимуляции сетчатки светом. Для этой цели можно использовать световые стимулы любого мыслимого размера, формы и цвета, яркие на темном фоне и, наоборот, неподвижные и движущиеся. Хотя это порой отнимало много времени, но раньше или позже мы добивались того, что находили наилучший стимул для исследуемой клетки, в данном случае - ганглиозной клетки сетчатки. (Иногда мы ошибались!) Мы регистрировали результаты и переходили к другому волокну. После обследования нескольких сотен клеток могло обнаружиться, что новые типы попадаются редко. Удовлетворившись тем, что мы примерно знаем, как работают нейроны этой ступени, мы переходили к следующей ступени (в данном случае - коленчатому телу) и повторяли процедуру. Сравнение двух наборов результатов могло сказать нам кое-что о характере преобразований в коленчатом теле. Тогда мы шли далее к следующей ступени - первичной коре - и снова повторяли процедуру.

Действуя таким образом, удалось обнаружить, что ганглиозные клетки сетчатки и клетки коленчатого тела лучше всего реагируют на приблизительно круглые пятна некоторого конкретного размера в определенной части поля зрения. Размер является критическим параметром, поскольку рецептивное поле каждой клетки (совокупность рецепторов сетчатки, посылающих сигналы к данной клетке) делится на две части и имеет либо возбуждающий центр и тормозную периферию (клетки с «on-центром»), либо прямо противоположную организацию (клетки с «off-центром»). Такая концентрическая организация впервые была описана С. Куффлером (S. Kuffler) из Медицинской школы Университета Джонса Гопкинса в 1953 г. Пятно, в точности совпадающее с центром рецептивного поля, служит при этом более эффективным стимулом, чем пятно большего размера, заходящее на тормозные области, или чем диффузный свет. Линия (полоска света) эффективна, если она закрывает большую часть центральной области и только малую часть периферии. Поскольку поля этих клеток имеют радиальную симметрию, реакция на такие линии не зависит от их ориентации. Суммируя, можно сказать, что ганглиозные клетки сетчатки и клетки коленчатого тела, т. е. клетки, снабжающие входными сигналами зрительную кору, - это клетки с концентрическими рецептивными полями, центр и периферия которых антагонистичны. Они занимают в первую очередь не оценкой уровней освещенности, а скорее сравнением уровня освещенности в некоторой небольшой области поля зрения со средней освещенностью ее непосредственного окружения.

Первое из двух основных преобразований, выполняемых зрительной корой, - это такое перераспределение входной информации, в результате которого большинство клеток начинает отвечать не на пятна, а на определенным образом ориентированные отрезки линий. В коре имеется много разнообразных типов клеток; по свойствам своих реакций некоторые из них просты, некоторые сложны, и при знакомстве с ними довольно скоро возникает впечатление, что имеется определенная иерархия, причем более простые клетки подают свои сигналы на вход более сложных. У обезьяны прежде всего выделяется группа клеток, которые ведут себя (насколько это известно) как клетки коленчатого тела: они имеют поля с радиальной симметрией. Все такие клетки располагаются в нижней части одного слоя, называемого слоем IV; он является как раз тем слоем, в который поступает львиная доля волокон коленчатого тела. Создается впечатление, что именно эти наименее сложно устроенные кортикальные клетки являются клетками, ближе всего стоящими ко входу.

За пределами слоя IV все клетки лучше всего реагируют на отрезки линий, ориентированные определенным образом. Типичная клетка реагирует только тогда, когда свет падает на определенную часть поля зрения, но освещение этой части диффузным светом дает малый или нулевой эффект, и небольшие пятна света тоже ненамного лучше. Самая сильная реакция получается, когда нужным образом ориентированная линия вспыхивает в этом месте или, в случае некоторых клеток, поступательно движется через этот участок. Наиболее эффективная ориентация варьирует от клетки к клетке и обычно определена довольно строго, так что отклонение на 10 или 20 градусов по или против часовой стрелки заметно уменьшает реакцию или уничтожает ее. (Остроту этой избирательности представить трудно. Если 10-20° звучит как огромный диапазон, вспомните, что угол на часах между 12 и 1 равен 30°.) Линия, ориентированная под 90° к оптимальному направлению, почти никогда не вызывает реакции.

В зависимости от конкретной клетки лучшим стимулом может быть яркая линия на темном фоне или наоборот: это может быть и граница между светлой и темной областями. Если это линия, ее толщина обычно существенна; увеличение ее свыше некоторого оптимального значения уменьшает реакцию точно так же, как увеличение диаметра пятна в случае ганглиозных клеток или клеток коленчатого тела. При этом для данной части поля зрения диаметры центральных зон рецептивных полей клеток коленчатого тела и оптимальные для коры толщины линий сравнимы.

Чувствительные к ориентации нейроны варьируют по своей сложности. Самые простые, которые мы назовем «простыми» клетками, ведут себя так, как будто к ним на вход поступают сигналы непосредственно от нескольких клеток с концентрическими полями, имеющими радиальную симметрию, т. е. от клеток того типа, которые обнаружены в слое IV. Свойства этих простых клеток, реагирующих на оптимально ориентированные линии, предъявляемые в строго определенном месте, легче всего объяснить, приняв, что все центры соответствующих полей входных клеток являются либо возбуждающими, либо тормозными и что они располагаются вдоль прямой линии. В настоящее время у нас нет непосредственных подтверждений этой схемы, но она привлекает своей простотой и тем, что согласуется с рядом косвенных свидетельств. Согласно работе Дж. Ланд (J. Lund) из Медицинской школы Вашингтонского университета, которая за последние несколько лет сделала больше, чем кто-либо другой для изучения этой области коры методом Гольджи, клетки слоя IV проецируются в слои, находящиеся прямо над ними, т. е. примерно туда, где обнаружены простые клетки.

Вторая группа чувствительных к ориентации нейронов - это гораздо более многочисленные «сложные» клетки. Они подразделяются на несколько категорий, но основная их особенность - это то, что местоположение линий для них не так существенно. Сложные клетки ведут себя так, как будто они получают сигналы от некоторого числа простых клеток, имеющих рецептивные поля с одинаковой оптимальной ориентацией, но несколько различающейся локализацией. Эта схема хорошо объясняет сильную стабильную импульсацию, возбуждаемую в сложных клетках, когда линию держат в оптимальной ориентации и проводят через рецептивное поле. При оптимальной ориентации линии многие клетки предпочитают одно из направлений движения другому, противоположному. Для объяснения такого поведения было предложено несколько возможных схем, но точный механизм пока неизвестен.

Хотя нет прямых доказательств того, что чувствительные к ориентации клетки имеют какое-либо отношение к зрительному восприятию, весьма соблазнительно думать, что они представляют некую раннюю ступень анализа зрительных образов. Имеет смысл спросить, от каких клеток этой ранней ступени можно ожидать реакции на какой-нибудь очень простой зрительный стимул, скажем темное пятно на светлом фоне. Любая клетка,

рецептивное поле которой окажется полностью внутри или вне границ такого стимула, совершенно не будет затронута его присутствием, поскольку клетки коры эффективно игнорируют изменения диффузной засветки всего рецептивного поля.

Единственными клетками, которые должны прореагировать, будут те, через поля которых пройдет граница. Из клеток с радиальной симметрией сильнее всего возбуждятся те, у которых граница коснется центра (так как тогда возбуждающая и тормозная зоны будут максимально неравно освещены). Из клеток, чувствительных к ориентации, должны активироваться только те, чьим оптимальным ориентациям случилось совпасть с превалирующим направлением границы. И среди таких клеток простые клетки более требовательны к стимулу, чем сложные, так как они реагируют оптимальным образом только тогда, когда граница пройдет вдоль линии, разделяющей возбуждающую и тормозную зоны. Важно представлять себе, что эта область коры производит свои операции только локально, на маленьких участках изображений; как анализируется или обрабатывается мозгом все изображение, т. е. как эта информация комбинируется и обобщается на более поздних ступенях, если действительно это имеет место, пока неизвестно.

Вторая важная функция зрительной коры обезьяны - комбинировать входы от двух глаз. В латеральном колленчатом теле любой нейрон может реагировать либо на стимуляцию левого глаза, либо на стимуляцию правого, но ни одна клетка не реагирует на стимуляцию обоих глаз. Это может показаться удивительным, поскольку в каждое колленчатое тело поступают сигналы от обоих глаз; однако колленчатые тела устроены таким образом, что пути от двух глаз проходят через них, не смешиваясь. Каждое колленчатое тело подразделяется на шесть слоев, причем три слоя, связанные с левым глазом, переплетаются, как пальцы, с тремя слоями, предназначенными для правого глаза. В каждом слое представлена карта контралатеральной половины зрительного мира (причем все шесть карт располагаются строго упорядоченно, так что на радиальном пути, пересекающем шесть слоев, рецептивные поля всех клеток, которые при этом встретятся, будут иметь практически идентичные позиции в поле зрения). Поскольку каждый данный слой получает входные сигналы только от одного глаза, отдельные клетки каждого слоя должны быть монокулярными.

Даже в зрительной коре нейроны, на которые клетки колленчатого тела переключаются непосредственно - клетки с радиальной симметрией из слоя IV, - все (насколько нам известно) строго монокулярны; то же самое справедливо для всех простых клеток. Только на уровне сложных клеток пути от двух глаз сходятся, но и там смешение информации неполное и принимает специфическую форму. Примерно половина всех сложных клеток монокулярна в том смысле, что любая такая клетка может быть активирована только стимуляцией какого-то одного глаза. На остальные клетки могут оказывать независимые влияния оба глаза.

Если построить карты рецептивных полей бинокулярной клетки для правого и левого глаза (посылая стимулы сначала в один глаз, а затем в другой) и сравнить эти два поля, то окажется, что они имеют одинаковые позиции, уровни сложности, предпочтительные ориентации и направления - т. е. все, что можно узнать о клетке, стимулируя один глаз, подтверждается при стимуляции второго. Есть только одно исключение: если сначала один, а затем второй глаз тестировать идентичными стимулами, две реакции не обязательно будут одинаковыми количественно; во многих случаях один глаз доминирует, устойчиво вызывая более частые разряды, чем второй.

Перебирая клетки, можно найти все степени доминирования глаз, от полной монополии одного глаза через равенство до исключительного влияния второго глаза. У

обезьяны клетки с заметным предпочтением одного глаза встречаются несколько чаще, чем клетки, в реакции которых оба глаза вносят примерно равные вклады. По-видимому, связи типичной бинокулярной клетки первичной зрительной коры с двумя глазами практически одинаковы по организации, но могут различаться по числу соединительных волокон.

Весьма замечательно, что сложные схемы связей, обеспечивающих избирательность по отношению к ориентации и направлению движения, а также другие особые свойства, должны быть представлены в виде двух копий. И, пожалуй, еще более поразительно, что все это можно наблюдать у новорожденных животных. Данные схемы связей в основном врожденные и, по-видимому, детерминированы генетически. (Однако в одном специальном отношении некоторое дозревание бинокулярных связей осуществляется главным образом после рождения.)

Теперь мы обратимся к рассмотрению закономерностей группировки клеток в коре. Каким образом распределены там клетки со сходными характеристиками - близкие по степени сложности, локализации рецептивного поля и доминированию глаз - сгруппированы вместе или разбросаны в случайном порядке? Из приводимого описания будет очевидно, что сходные по сложности клетки имеют тенденцию группироваться в слои, причем клетки с радиальной симметрией лежат внизу слоя IV, простые клетки - прямо над ними, а сложные клетки - в слоях II, III, V и VI. Сложные клетки можно подразделить еще на несколько категорий, и те, которые находятся в одном слое, в ряде отношений сильно отличаются от клеток других слоев.

Эти различия между слоями приобретают особый интерес в аспекте следующего важного открытия, подтвержденного рядом физиологов и анатомов в последние несколько десятилетий: волокна, выходящие из разных слоев коры, имеют различные места назначения. Так, самый глубокий слой зрительной коры - слой VI - проецируется главным образом (а возможно, и исключительно) обратно в латеральное колленчатое тело; слой V проецируется в верхнее двухолмие, зрительный отдел среднего мозга; слои II и III направляют свои волокна в другие части коры. Такая определенность в локализации проекций каждого слоя, возможно, заслуживает того, чтобы рассматривать ее как третье важное прозрение относительно организации коры.

Следующий варьирующий параметр стимуляции, который нужно рассмотреть, - это положение рецептивного поля в поле зрения. Описывая латеральное колленчатое тело, мы указывали, что в каждом его слое образуется упорядоченная топографическая карта контралатеральной половины поля зрения. В проекции латерального колленчатого тела на зрительную кору этот порядок сохраняется, в результате чего создается кортикальная карта поля зрения. При наличии такой упорядоченной карты не удивительно, что соседние клетки в этой части коры всегда имеют рецептивные поля, располагающиеся в непосредственной близости; в действительности, они обычно перекрываются. Если в кору под прямым углом к поверхности погружать микроэлектрод и регистрировать активность клетки за клеткой, сделав до 100 или 200 отведений во все более глубоких слоях, то опять же рецептивные поля будут большей частью перекрываться, причем каждое новое поле будет накладываться на все предыдущие. Область, занимаемая всей «пачкой» полей, обычно в несколько раз превышает размер одного типичного поля.

Размеры этих рецептивных полей несколько варьируют. Некоторые вариации соотносятся со слоистостью: наибольшие поля при любом погружении имеют тенденцию обнаруживаться в слоях III, V и VI. Однако наиболее важные вариации коррелируют с эксцентриситетом, или расстоянием рецептивного поля клетки от центра зора. Размеры полей и величина соответствующего разброса в тех областях коры, где картирована

область центра взора, выглядят крошечными по сравнению с размерами и разбросом в тех частях, где картирована далекая периферия. Пачку накладывающихся полей, которые картируются при погружении, начинающемся в любой точке коры, мы называем «агрегатным» полем этой точки. Очевидно, что величина агрегатного поля является функцией расстояния от центра взора.

Если электрод входит наклонно, почти параллельно поверхности, снова выявляется разброс в позиции полей от точки к точке, но теперь этот разброс накладывается на систематическое смещение позиции поля, направление которого диктуется топографической картой поля зрения. При этом обнаруживается интересная закономерность: оказывается, что продвижение электрода примерно на 1-2 миллиметра всегда приводит к такому смещению в поле зрения, которого достаточно для перехода в совершенно новую область. Короче, величина продвижения в поле зрения примерно соответствует при этом размеру агрегатного рецептивного поля. Для первичной зрительной коры это справедливо, где бы ни производилось погружение. В центре взора поля и их разброс малы, но таковы же и смещения, соответствующие продвижению на миллиметр вдоль коры. С увеличением эксцентриситета (по мере приближения к границам поля зрения) как поля и их разброс, так и смещения, становятся пропорционально больше. Получается, что повсюду кусочек коры протяженностью в один или два миллиметра является тем блоком, который обслуживает область поля зрения, эквивалентную величине агрегатного поля.

Из этого наблюдения следует предположение о способе, с помощью которого кора решает такую фундаментальную проблему: как сделать, чтобы зрительная картина анализировалась детально в центральной части и намного грубее на периферии. В сетчатке, перед которой стоит такая же проблема, по очевидным оптическим причинам число миллиметров, соответствующих градусу поля зрения, постоянно. Сетчатка обрабатывает центральные участки более детально благодаря тому, что имеет огромное количество ганглиозных клеток, каждая из которых обслуживает крошечную область в центре поля зрения; слой ганглиозных клеток в центральной части сетчатки относительно толст, тогда как в периферических частях сетчатки он очень тонок. В то же время, было, по-видимому, желательно, чтобы кора везде имела одинаковую толщину. Здесь нет никаких оптических ограничений типа накладываемых на сетчатку, и потому площади просто распределяются в соответствии с проблемами, которые должны решаться.

На каждом квадратном миллиметре коры предположительно действуют примерно такие же механизмы, как на любом другом. Несколько тысяч волокон из колленчатого тела входит в такую функциональную ячейку коры, и что-то около 50000 волокон выходит из нее, независимо от того, представлена ли здесь малая часть зрительного мира очень детально или большая по размеру часть соответственно менее детально. Как мы указывали вначале, предположение об однородности коры возникает при взгляде на окрашенные срезы. Оно убедительно подтверждается, когда мы исследуем архитектуру дальше, специально обращая внимание на чувствительность к ориентации или на доминирование глаз.

Относительно ориентации мы исследовали группировки клеток точно так же, как это мы делали при рассмотрении локализации полей, т. е. сначала изучали пары клеток, расположенных в непосредственной близости друг от друга. Две такие клетки почти всегда имеют одинаковые оптимальные ориентации стимулов. Если электрод вводится в направлении, перпендикулярном к поверхности, все клетки вдоль пути его проникновения имеют одинаковые или почти одинаковые предпочтительные ориентации (кроме клеток в глубине слоя IV, которые совсем не имеют оптимальных ориентации). Однако при двух погружениях перпендикулярно поверхности, произведенных на расстоянии в один

миллиметр или около того, обнаруженные две ориентации, как правило, различны. Следовательно, кора должна подразделяться на какие-то вертикальные ячейки, внутри которых оптимальная ориентация одинакова для рецептивных полей всех клеток. Когда мы натолкнулись на эту систему почти 20 лет назад, она заинтриговала нас, поскольку она так хорошо соответствовала иерархическим схемам, предложенным нами для объяснения того, каким образом сложные клетки снабжаются входными сигналами от простых: эти схемы включали связи с клетками, поля которых покрывают одну и ту же часть поля зрения и которые реагируют на одну и ту же ориентацию линий. Казалось совершенно разумным, что прочно взаимосвязанные клетки должны быть сгруппированы вместе.

Если кора разбита на области с постоянной для рецептивных полей оптимальной ориентацией, можно ли сказать что-нибудь большее о трехмерной форме этих областей, кроме того, что их стенки перпендикулярны поверхности? Соотносятся ли соседние области сколько-нибудь систематическим образом, или обслуживающие всевозможные направления колонки разбросаны по коре случайно? Мы начали изучать ни вопросы, просто вводя электрод в кору наклонно или параллельно поверхности. Когда мы первый раз поставили такой эксперимент в 1961 г., результат был столь удивителен, что мы с трудом в него поверили. Вместо случайного набора сменяющихся ориентации наблюдалась изумительная упорядоченность. Каждый раз, когда микроэлектрод продвигался всего на 25-50 мкм (тысячных долей миллиметра), оптимальная ориентация менялась небольшим скачком, в среднем примерно на 10° ; скачки в одном направлении - по часовой стрелке или против нее - продолжали наблюдаться в довольно большом диапазоне углов, что-то от 90° до 270° .

С тех пор как было сделано это первое наблюдение, мы находим аналогичную упорядоченность почти у каждой обезьяны. Либо стабильно регистрируется поворот ориентации, либо, реже, встречаются участки, в пределах которых ориентация остается постоянной. Последовательные изменения ориентации достаточно малы, поэтому трудно быть уверенным в том, что области постоянной ориентации имеют конечные размеры; возможно, что по мере продвижения электрода вдоль коры оптимальные направления меняются в каком-то смысле непрерывно.

У нас все больше нарастал интерес к трехмерной форме этих подобластей. Уже из рассмотрения одной геометрии очевидна возможность существования малых или нулевых изменений в любом направлении при горизонтальном или тангенциальном проникновении к параллельным слоям ткани, содержащим клетки со сходной специфичностью, и таким, что каждый слой перпендикулярен поверхности. Слои не обязательно должны быть плоскими как ломти хлеба; при взгляде сверху некоторые из них имеют вид завихрений, с помощью которых легко объяснить инверсии в направлении поворота ориентации. Запись от множества клеток по ходу нескольких параллельных погружений электрода, по-видимому, подтверждает такое предположение, однако с помощью микроэлектрода мы могли исследовать не более чем крошечный участок мозга.

К счастью, как раз тогда, когда нам было нужно, был изобретен идеальный анатомический метод. Это был метод оценки активности мозга с помощью 2-дезоксиглюкозы, предложенный Л. Соколовым (L. Sokoloff) и его группой из Национального института охраны психического здоровья (метод этот описан в данном выпуске в статье Л. Ивер-сена). В основу метода положен тот факт, что клетки мозга используют в качестве источника метаболической энергии главным образом глюкозу и что близкородственное ей соединение, 2-дезоксиглюкоза, может в какой-то степени ее имитировать. Если в организм животного ввести дезоксиглюкозу, она будет так же интенсивно поглощаться нейронами, как и сама глюкоза, и чем выше активность нейрона, тем интенсивнее будет поглощение. Соединение начинает включаться в метаболический

цикл, но по причинам, которые лучше известны биохимикам, процесс останавливается на метаболитах, не способных проникать через клеточные мембраны и потому накапливающихся в клетках.

Метод Соколова состоит в том, что животному вводят меченую радиоактивным изотопом (^{14}C) дезоксирибозу, затем воздействуют раздражителем, предназначенным активировать определенные нейроны, и сразу же определяют радиоактивность ткани мозга; в результате обнаружатся активные области, где клетки поглотили больше дезоксирибозы, чем в областях, оставшихся в покое. Обычный способ исследования мозга для этой цели - изготовить тонкие срезы (как это делается для гистологического исследования) и прижать эти срезы к фотопластинке, чувствительной к радиоактивному излучению. После проявления все участки, находившиеся в контакте с радиоактивным материалом, будут видны как темные массы осажденных зерен серебра. Вместе с М. Страйкером (M. Stryker) мы приспособили метод Соколова к нашим проблемам, вводя анестезированному животному дезоксирибозу и затем двигая изображения черно-белых вертикальных полос туда и обратно на расстоянии 1,5 м от животного в течение 45 минут. Затем мы готовили срезы мозга либо перпендикулярно поверхности коры, либо параллельно ей.

Полученные радиоавтографы быстро подтвердили физиологические результаты. На срезах, перпендикулярных поверхности, выявились узкие полосы радиоактивности, встречающиеся примерно через каждые 570 мкм (грубо говоря, полмиллиметра) и простирающиеся по всей толщине коры. Очевидно, это и были области, которые содержали клетки, реагирующие на вертикальные линии. Глубокая часть слоя IV была однородно радиоактивна, как мы и ожидали на основании того факта, что клетки в этом слое имеют рецептивные поля с радиальной симметрией и не проявляют избирательности по отношению к ориентации.

На срезах, параллельных поверхности, выявилась неожиданно сложная система чередующихся полос, часто образующих завихрения, неоднократно расходящихся и воссоединяющихся и только местами образующих регулярные параллельные пересечения. Что тут было особенно удивительно, так это равенство расстояний между полосами по всей коре. Это прекрасно согласовалось с идеей об однородности коры. Кроме того, величина расстояний между полосами хорошо увязывалась с идеей о том, что кортикальные механизмы повторяются, по крайней мере через каждый миллиметр. Если бы расстояние, требующееся для поворота от вертикали через 180° назад к вертикали, было равно, скажем, 10 миллиметрам, значительная часть коры не содержала бы клеток, чувствительных к какой-то заданной ориентации, что вело бы к фрагментарному и чрезвычайно причудливому представлению зрительной картины.

Последняя переменная, вклад которой в архитектуру надо рассмотреть, - это предпочтение того или другого глаза. При микроэлектродных исследованиях почти неизменно оказывалось, что соседние клетки «предпочитают» один и тот же глаз. Если при вертикальном погружении первая клетка, на которую мы наткнулись, предпочитала правый глаз, то также было и со всеми другими клетками вплоть до основания слоя VI; если же первая клетка предпочитала левый глаз, то же было верно и для остальных. Вероятности предпочтения того или другого глаза при произвольном отведении были равны. (Поскольку клетки слоя IV монокулярны, тут нужно говорить не о предпочтении, а о монополии глаз.) Если электрод вводили наклонно или горизонтально, области предпочтения левого и правого глаза чередовались, причем переключения происходили довольно резко - примерно через каждые полмиллиметра. Таким образом, в коре обнаружилась вторая система подобластей с вертикальными стенками, простирающимися через всю ее толщину. Система глазодоминантности, по-видимому, совершенно независима

от ориентационной системы, так как при наклонном или тангенциальном введении электрода две последовательности не имеют очевидного отношения друг к другу.

Происхождение колонок глазодоминантности, как их потом назвали, представляется весьма простым. Окончания волокон коленчатого тела, часть которых обслуживает левый глаз, а часть - правый, группируются на входе в кору таким образом, что в слое IV перемешивания нет. Это приводит к появлению «лево»- и «правоглазых» участков, располагающихся с интервалами около полмиллиметра. Нейрон, находящийся ниже или выше слоя IV, образует связи в этом слое в радиусе примерно до миллиметра по всем направлениям. По-видимому, самые прочные связи образуются с областью слоя IV, наиболее близкой к данному нейрону, так что, по-видимому, на него будет оказывать доминирующее влияние тот глаз, который «обслуживает» эту область.

И снова нам было очень интересно выяснить, как эти «левоглазые» и «правоглазые» области могут выглядеть в трех измерениях. То чередование, которое обнаруживалось физиологически, можно было объяснить и геометрически. Ответ сначала последовал из работ, выполненных методом дегенерации с применением серебрения, предложенным для картирования связей У. Наута (W. Nauta) из Массачусетского технологического института.

Потом мы нашли три других независимых анатомических метода для демонстрации этих колонок. Один из особенно эффективных методов (поскольку он позволяет наблюдать на одном животном распределение колонок по всей первичной зрительной коре) основан на явлении аксонного транспорта. Процедура сводится к инъекции в нервную ткань меченой аминокислоты. Аминокислота поглощается телом клетки, по-видимому, включается в белок и затем транспортируется по аксону к его окончаниям. Когда мы инъектировали аминокислоту в один глаз обезьяны, ганглиозные клетки сетчатки поглощали ее и транспортировали по своим аксонам — волокнам зрительного нерва. После этого мы исследовали места назначения этих волокон в латеральном коленчатом теле, покрывая срезы тканей серебряной эмульсией и проявляя ее. Оказалось, что радиоактивная метка отчетливо выделяется в трех взаимно дополняющих друг друга слоях коленчатых тел.

Однако этот метод в обычном применении не дает возможности проследить путь от терминали одного аксона через синапс в следующий нейрон и к его окончаниям, а мы хотели проследить весь путь через кору. В 1971 г. Б. Графштейн (B. Grafstein) из Медицинского колледжа Корнеллского университета показала, что после инъекции достаточно большого количества радиоактивного материала в глаз мыши часть его выходит из терминалей зрительного нерва, поглощается клетками коленчатого тела и транспортируется по их аксонам в кору. Мы подумали, что сходная инъекция в комбинации с методом радиоавтографии позволит выявить в IV слое зрительной коры окончания волокон клеток коленчатого тела, принадлежащие одному глазу.

Наша первая попытка закончилась весьма плачевно: в слое IV были видны лишь слабые тени из нескольких зерен серебра. Только после нескольких недель мы осознали, что обратившись к наблюдению под микроскопом в условиях темного поля, можно извлечь выгоду из свойства зерен серебра рассеивать свет, благодаря чему чувствительность метода возрастет. Мы позаимствовали темнопольный конденсор, и когда взглянули на наш первый слайд в микроскоп, там в слое IV во всей своей красе сияли периодические структуры, выявленные метками.

Следующим нашим шагом была попытка увидеть картину, так сказать, «в лицо», делая срезы коры параллельно поверхности. Кора обезьяны куполообразна, так что на срезе, параллельном поверхности и тангенциальном слою IV, этот слой выглядит как круг или овал, а на срезе, сделанном ниже слоя IV, его сечение представлено в виде кольца.

Монтируя вместе серии таких овалов и колец из набора срезов, можно реконструировать картину на большой площади коры.

Из такой реконструкции сразу стало очевидно, что общий план организации - это чередование параллельных полос, которые представляют окончания, принадлежащие глазу, подвергнутому инъекции, и промежутков, которые представляют другой глаз. Полосы не так регулярны, как на обоях. (Время от времени мы напоминали себе, что это все-таки биология!) Тут и там полоса, представляющая один глаз, разветвляется на две полосы или кончается тупиком в точке, где ветвится полоса другого глаза. Нерегулярности наиболее обычны вблизи центра зора и вдоль линии, представляющей горизонт. Полосы по всей видимости всегда перпендикулярны к границе между первичной зрительной корой и ее соседом - полем 18, и здесь регулярность наибольшая. Такое общее правило, по-видимому, применимо к мозгу всех макаков, хотя узоры варьируют от одного индивидуума к другому и даже у одной и той же обезьяны от одного полушария к другому.

Ширина комплекта из двух полос постоянна, около 0,8 мм, по всей первичной зрительной коре, что еще раз подчеркивает однородность коры. Опять же эта ширина прекрасно согласуется с той идеей, что в пределах одного квадратного миллиметра коры должны содержаться все механизмы, необходимые для «присмотра» за областью, размером с агрегатное поле. Два описанных выше метода — применение меченой дезоксирибозы и транспорт аминокислоты, имеют огромное достоинство в том отношении, что они взаимно совместимы, в связи с чем мы можем применять их одновременно, один — для картирования ориентационных полос, а другой — для выявления колонок глазодоминантности. Число препаратов мозга, исследованных к настоящему времени, слишком мало, для того чтобы можно было сделать те или иные окончательные выводы, но пока эти две системы полос кажутся совершенно независимыми; они и не параллельны, и не перпендикулярны, а пересекаются случайным образом.

Функция, выполняемая колонками глазодоминантности, пока остается тайной. Мы знаем, что нейроны со всеми градациями предпочтения глаза имеются по всей бинокулярной части поля зрения, и возможно, что некоторая регулярная упорядоченная система конвергенции входов гарантирует однородность распределения, благодаря чему ни один глаз не окажется случайно выделенным ни в одном месте. Зачем нужны повсеместно все эти градации предпочтения глаза, само по себе неясно; мы можем только догадываться, что это имеет какое-то отношение к восприятию глубины.

Если собрать вместе все, что стало известно о первичной зрительной коре, будет ясно, что элементарным участком коры нужно считать блок площадью примерно в квадратный миллиметр и глубиной два миллиметра. Знать организацию такого кусочка ткани — это значит знать организацию всего поля 17; целое должно быть в значительной степени простым повторением этой элементарной единицы. Конечно, данную элементарную единицу не следует рассматривать как отдельный изолированный блок. С чего начинать отсчет ориентационных колонок — с колонки, представляющей вертикальную ориентацию, или наклонную или горизонтальную, - совершенно безразлично; точно так же все равно, с какой пары начинать последовательность полос глазодоминантности: левый глаз - правый глаз или правый глаз - левый глаз. Это же справедливо для любой ячейки кристалла хлористого натрия и для любого сложного повторяющегося узора типа тех, какие печатают на обоях.

На что же тогда становится похожей зрительная картина, когда она проецируется на зрительную кору? Предположим, что животное фиксирует свой взгляд на некоторой точке и что единственный объект в поле зрения - прямая линия выше и чуть левее той точки, к

которой прикован взгляд. Если бы каждая активная клетка должна была загораться и если бы мы могли стоять над корой и смотреть на нее сверху, какую картину мы бы увидели? Чтобы сделать задачу более интересной, предположим, что картина рассматривается только одним глазом. Ввиду только что описанной архитектоники объект предстанет не в виде линии, а всего лишь в виде набора регулярно расположенных обрывков. Это рассуждение можно проверить непосредственно, если предъявлять обезьяне, у которой один глаз закрыт, набор вертикальных полос, а затем, применив дезоксиглюкозу, изготовить радиоавтограф. Полученная картина не будет большим сюрпризом: это будет набор регулярно расположенных пятен, который будет отражать пересечение двух систем колонок. Вообразите удивление и замешательство маленького гномика, если бы он увидел такую версию внешнего мира!

Почему эволюция пришла к тому, чтобы взять на себя труд изобрести столь сложную схему, - это вопрос, который продолжает волновать нас. Возможно, самое подходящее объяснение состоит в том, что системы колонок — это решение проблемы отображения более двух измерений на двумерной поверхности. Кора имеет дело по крайней мере с четырьмя наборами значений: двумя для x и y -координат в поле зрения, одним - для ориентации и одним - для различных степеней предпочтения глаза. Две координаты точек на поверхности коры используются для указания позиции поля; две другие переменные удалось разместить в коре благодаря ее подразделению на столь мелкие участки, что, пробежав весь набор ориентации или степеней предпочтения глаза, мы будем иметь лишь такой сдвиг позиций в поле зрения, который будет мал по сравнению с разрешающей силой в этой части зрительного мира. Стратегия членения коры на мелкие вертикальные подразделения явно не ограничена первичной зрительной зоной. Такие подразделения впервые были обнаружены в соматосенсорной области В. Маунткаслем (V. Mountcastle) из Медицинской школы Университета Джонса Гопкинса примерно за 10 лет до нашей работы на зрительной коре. В соматосенсорной области, как мы указывали выше, в основе топографии лежит картирование противоположной половины тела, но сверх этого имеется еще двойная система подразделений, так что есть области, где нейроны реагируют на движение суставов или давление на кожу, и другие области, где нейроны реагируют на прикосновение или отклонение волосков. Как и в случае зрительных колонок, полный комплект (набор нейронов всех типов) занимает здесь место протяженностью около миллиметра. Эти подразделения аналогичны колонкам глазодоминантности в том отношении, что они определяются в первую очередь распределением волокон при входе в кору (там — от левого и правого глаза, здесь — от глубоко расположенных рецепторов и от рецепторов верхних слоев кожи), а не связями внутри коры, типа тех, которые определяют предпочтение ориентации и связанную с этим систему ориентационных колонок. Смысл колонок, обнаруженных в первичной зрительной и соматосенсорной коре, истолкован лучше всего, однако имеются указания на наличие сходных вертикальных подразделений и в некоторых других зонах: ряде высших зрительных областей, сенсорных теменных областях, недавно изученных Маунткаслем, и в слуховой зоне, где Т. Имиг (T. Imig), Х. Эдриен (H. Adrian) и Дж. Браддж (J. Brugge) из Медицинской школы Висконсинского университета нашли подразделения, в которых два уха представляются попеременно то суммирующими идущую от них информацию, то конкурирующими.

Для большинства из этих физиологически установленных систем (кроме зрительных) до настоящего времени неизвестно анатомических коррелятов. С другой стороны, в последние годы несколько анатомов, в особенности Э. Джонс (E. Jones) из Медицинской школы Вашингтонского университета, а также Наута (Nauta) и П. Голдмен (P. Goldman) из Массачусетского технологического института показали, что пути из одной зоны коры в другую (например, из соматосенсорной зоны одной стороны в соответствующую зону на другой стороне) оканчиваются в участках, имеющих

правильные чередования с периодом около миллиметра. Здесь колонки видны морфологически, но нет никакой идеи относительно их физиологической интерпретации. Ясно, однако, что тонкие периодические подразделения — действительно общая черта коры мозга. Таким образом, можно сказать, что первое наблюдение Маунткаслом такого свойства способствовало четвертому глубокому прозрению относительно организации коры.

Конечно, было бы неверно считать, что данное рассмотрение зрительной коры в какой-то степени исчерпывает предмет. Кора, по-видимому, имеет дело и с цветом, и с движением, и со стереоскопической глубиной, но в какой степени и каким образом — пока неясно. Из наших работ, относящихся к восприятию глубины, и из работ по цветовому зрению, выполненных С. Зеки (S. Zeki) из Лондонского университетского колледжа, можно заключить, что высшие кортикальные зрительные зоны, в которые первичная кора проецируется непосредственно или обходным путем, могут быть специализированы для обработки соответствующих параметров, но мы еще очень далеки от понимания того, в чем заключается эта обработка.

Что делается за пределами первичной зрительной коры и как информация об ориентации используется на последующих стадиях? Нужно ли думать, что, в конечном счете обнаружится клетка, специфически реагирующая лишь на некоторый очень определенный объект? (Обычно в качестве такого объекта выбирают чью-то бабушку по причинам, которые мы уяснить не можем.) Наш ответ состоит в том, что мы сомневаемся в существовании таких клеток, но мы не можем предложить взамен ничего хорошего. К счастью, широкие спекуляции на тему о том, каким образом мозг мог бы работать, это не единственный путь, открытый исследователями. Изучать мозг — это более увлекательное и, кажется, более полезное занятие.

Было время, и не так давно, когда, глядя на миллионы нейронов в различных слоях коры, можно было сомневаться в том, что у кого-нибудь когда-нибудь может возникнуть хоть какая-нибудь идея относительно их функции. Работают ли все они параллельно, как клетки печени или почки, выполняя свои функции сообща, или каждый из них делает что-то свое, особое? Для зрительной коры ответ представляется теперь в общем плане известным: нейроны возбуждаются или тормозятся специфическими стимулами; группы нейронов действительно выполняют специальные преобразования. Если окажется возможным разгадать секреты нескольких подобных областей, будет резонно полагать, что и другие области со временем также раскроют свои тайны.

Текст опубликован в сборнике «Мозг», под редакцией П.В.Симонова, Москва, «Мир», 1984 г.