

**КИЇВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ
УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ ТАРАСА ШЕВЧЕНКА**

**Макарчук М.Ю., Куценко Т.В.,
Кравченко В.І., Данилов С.А.**

ПСИХОФІЗІОЛОГІЯ

НАВЧАЛЬНИЙ ПОСІБНИК

Київ 2011

УДК 612.82 (075.8)

Рецензенти:

д-р мед. наук, проф. *Плиска О.І.*
д-р біол. наук, проф. *Коробейніков В.Г.*

*Рекомендовано Вченою радою ННЦ «Інститут біології»
Київського національного університету імені Тараса Шевченка*

21 березня 2011 року

**Макарчук, М. Ю., Куценко, Т. В., Кравченко В.І.,
Данилов С.А. Психофізіологія: навчальний посібник / М. Ю.
Макарчук, Т. В. Куценко, В.І. Кравченко, С.А.Данилов – К. :
ООО «Інтерсервіс» , 2011. – 329 с.**

Навчальний посібник, підготовлений колективом авторів кафедри фізіології людини і тварин ННЦ «Інститут біології» Київського національного університету, є першою спробою систематичного викладу основних положень університетського курсу «Психофізіологія» для студентів біологічних спеціальностей. На відміну від нині існуючих підручників, підготовлених переважно для психологів, цей посібник побудовано на авторському баченні психофізіології як біологічної дисципліни, предметом якої є з'ясування фізіологічних механізмів сприйняття і відчуття, формування вроджених і набутих пристосувальних поведінкових програм, процесів мисленневої (розумової) діяльності. Основу посібника склав детальний розгляд фізіологічних механізмів пам'яті, мотивацій, емоцій, мови, сну, уваги, свідомості та неусвідомлюваного. Посібник розрахований не лише на студентів, він може бути корисним всім, хто цікавиться роботою мозку та психофізіологічними проблемами.

На обкладинці використано фрагмент картини Івана Марчука.

ISBN 978-966-2465-34-1

УДК 612.82 (075.8)

© Макарчук М. Ю, Куценко Т. В., Кравченко В.І., Данилов С.А.
Київ, 2011

ЗМІСТ

ВСТУП	6
РОЗДІЛ 1	8
ІСТОРІЯ СТАНОВЛЕННЯ ПСИХОФІЗІОЛОГІЇ. ОСНОВНІ ДЖЕРЕЛА ПСИХОФІЗІОЛОГІЇ	8
РОЗДІЛ 2	15
МЕТОДИ ПСИХОФІЗІОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ	15
2.1. МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ ПОВЕДІНКИ ТВАРИН	16
2.1.1. <i>Методики дослідження вродженої поведінки</i>	16
2.1.2. <i>Дослідження набутої поведінки</i>	18
2.1.3. <i>Дослідження елементарної розумової (мисленнєвої) діяльності</i>	25
2.2. МЕТОДИ ПСИХОФІЗІОЛОГІЧНОГО ДОСЛІДЖЕННЯ ЛЮДИНИ	30
2.2.1. <i>Методи візуалізації мозку</i>	38
РОЗДІЛ 3	52
СЕНСОРНІ СИСТЕМИ	52
3.1. ЗАГАЛЬНІ ПРИНЦИПИ ОРГАНІЗАЦІЇ І ФУНКЦІОНУВАННЯ	52
3.2. СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ СЕНСОРНИХ СИСТЕМ ...	56
3.2.1. <i>Класифікація рецепторів</i>	57
3.2.2. <i>Провідні шляхи</i>	62
3.2.3. <i>Центральний (кірковий) відділ аналізаторів</i>	64
3.3. РЕЦЕПТОРНІ ПОЛЯ	65
3.4. ПРИНЦИПИ КОДУВАННЯ ІНФОРМАЦІЇ В СЕНСОРНИХ СИСТЕМАХ	67
3.5. ВІДЧУТТЯ І СПРИЙНЯТТЯ	71
3.5.1. <i>Виявлення сигналу і абсолютний поріг</i>	71
3.5.2. <i>Диференційний поріг (поріг розрізнення)</i>	72
3.5.3. <i>Психофізичні закони</i>	73
РОЗДІЛ 4	77
ПСИХОФІЗІОЛОГІЯ ПОВЕДІНКИ	77
4.1. ОСНОВНІ ПОНЯТТЯ ПСИХОФІЗІОЛОГІЇ ПОВЕДІНКИ	78
4.2. ЕВОЛЮЦІЯ ПРИСТОСУВАЛЬНИХ ПОВЕДІНКОВИХ РЕАКЦІЙ	79
4.3. ПРИРОДЖЕНІ ФОРМИ ПОВЕДІНКИ	87
4.3.1. <i>Типи безумовних рефлексів та інстинктів</i>	90
4.4. НАБУТІ ФОРМИ ПОВЕДІНКИ	95
4.4.1. <i>Форми навчання</i>	96
4.4.2. <i>Умовнорефлекторна діяльність</i>	99
4.4.3. <i>Складні форми умовнорефлекторної діяльності</i>	122
4.5. ЕЛЕМЕНТАРНА РОЗУМОВА (МИСЛЕННЄВА) ДІЯЛЬНІСТЬ ТВАРИН	124

РОЗДІЛ 5	126
ПАМ'ЯТЬ	126
5.1. Види і форми пам'яті	127
5.2. Часова організація пам'яті	132
5.3. Фізіологічні механізми короткочасної і довготривалої пам'яті	138
5.4. Вік і пам'ять	143
РОЗДІЛ 6	144
ПОТРЕБИ ТА МОТИВАЦІЯ ПОВЕДІНКИ	144
6.1. Емоції	146
6.1.1. Класифікація емоцій.....	147
6.1.2. Фізіологічна структура емоцій.....	147
6.1.3. Нейрофізіологічні основи емоцій.....	149
6.1.4. Нейрохімія емоцій.....	153
6.1.5. Анатомо-фізіологічна теорія емоцій Дж.Грея.....	156
6.1.6. Лицьова експресія як засіб невербального спілкування	158
РОЗДІЛ 7	162
ПСИХОФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ТИПОЛОГІЇ ПОВЕДІНКИ	162
РОЗДІЛ 8	170
ПСИХОФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ МОВИ	170
8.1. Перша та друга сигнальні системи	171
8.2. Центри мови	172
8.3. Нейрофізіологічні основи мови	178
8.4. Молекулярно-генетичні основи мови	182
РОЗДІЛ 9	184
ФУНКЦІОНАЛЬНА АСИМЕТРІЯ ПІВКУЛЬ ВЕЛИКОГО МОЗКУ ...184	
9.1. Функції правої півкулі	189
9.2. Функції лівої півкулі	190
9.3. Особливості функціонування мозку у лівшів	192
9.4. Причини функціональної асиметрії мозку.....	193
9.5. Дві півкулі - спільне мислення	194
9.6. Міжпівкульна взаємодія і метаконтроль	198
РОЗДІЛ 10	203
СТАТЕВІ ВІДМІННОСТІ ПСИХОФІЗІОЛОГІЧНИХ ФУНКЦІЙ	203

10.1. СТАТЕВИЙ ДИМОРФІЗМ НЕРВОВОЇ СИСТЕМИ ЛЮДИНИ	205
10.2. СТАТЕВІ ВІДМІННОСТІ В ФУНКЦІОНУВАННІ МОЗКУ (СТАТЕВИЙ ДИЕРГІЗМ)	210
10.3 СТАТЕВІ ВІДМІННОСТІ В КОГНІТИВНИХ ПРОЦЕСАХ	215
РОЗДІЛ 11	225
ПСИХОФІЗІОЛОГІЯ СЛУХУ	225
11.1. Значення слуху	229
11.2. ФІЗІОЛОГІЧНІ ХАРАКТЕРИСТИКИ СЛУХУ	232
11.3. НЕЙРОФІЗІОЛОГІЧНІ МЕХАНІЗМИ СЛУХУ	241
11.4. ГІПОТЕЗИ ПОХОДЖЕННЯ ФАЗ СЛУХУ	256
11.5. Сон і консолідація пам'яті	263
11.6. Сновидіння	266
11.7. ПАТОЛОГІЧНІ ФОРМИ СЛУХУ	269
11.8. Гіпноз	270
РОЗДІЛ 12	272
ПСИХОФІЗІОЛОГІЯ УВАГИ	272
12.1. ХАРАКТЕРИСТИКИ І ВИДИ УВАГИ	274
12.2. АВТОМАТИЧНІ І КОНТРОЛЬОВАНІ ПРОЦЕСИ ОБРОБКИ ІНФОРМАЦІЇ	277
12.3. МИМОВІЛЬНА УВАГА	279
12.4 ДОВІЛЬНА УВАГА. КЕРУЮЧІ СТРУКТУРИ. РОЛЬ ФРОНТО-ТАЛАМІЧНОЇ СИСТЕМИ	280
12.4.1. Підсистеми активації	282
РОЗДІЛ 13	290
ПСИХОФІЗІОЛОГІЯ СВІДОМОСТІ	290
13.1. ПРИРОДА СВІДОМОСТІ	291
13.2. САМОСВІДОМІСТЬ	292
13.3. УСВІДОМЛЕНІ І НЕУСВІДОМЛЕНІ ПСИХІЧНІ ПРОЦЕСИ	293
13.4. НЕЙРОННІ МЕХАНІЗМИ СВІДОМОСТІ ТА НЕУСВІДОМЛЮВАНОВОГО ...	299
13.5 СВІДОМІСТЬ І СПРЯМОВАНА (ФОКАЛЬНА) УВАГА	306
13.6. ТЕОРІЇ СВІДОМОСТІ	310
13.6.1. <i>Нейробіологічні теорії</i>	310
13.6.2. <i>Теорії обробки інформації</i>	315
13.6.3. <i>Повторний вхід збудження і інформаційний синтез</i>	317
13.7. МЕХАНІЗМИ МИСЛЕННЯ	320
13.8. СВІДОМІСТЬ, СПІЛКУВАННЯ І МОВА	321
13.9. ПСИХОФІЗІОЛОГІЧНА ПРОБЛЕМА	323
СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ	326

ВСТУП

У фізіології натепер накопичено величезний експериментальний матеріал, який стосується з'ясування природи психічних явищ. Поряд з цим існують науки, які вирішували ту ж проблему, застосовуючи для цього інші підходи і методи. Загалом можна сказати, що «Психофізіологія» - це синтетична наука, яка намагається, виходячи із даних, отриманих на різному рівні організації, виробити загальні принципи та закони того, як фізіологічні явища породжують психічні. Завдання цієї науки остаточно не розв'язані, але це ті завдання, які людство ставить на одне з перших місць в сучасній науці про мозок як орган душевної діяльності.

Посібник, що пропонується, створено на основі багаторічного досвіду читання на кафедрі фізіології людини і тварин Київського національного університету імені Тараса Шевченка ряду курсів, зокрема «Фізіологія вищої нервової діяльності», «Зоопсихологія», «Фізіологія центральної нервової системи», «Фізіологія сенсорних систем», «Порівняльна фізіологія» та ін, які частково були тими джерелами, на основі яких сформувався такий спецкурс, як «Психофізіологія». Цей спецкурс і посібник не були б можливими, якби на кафедрі не сформувалася психофізіологічна школа, основу якої заклали професори А.І.Ємченко, П.Д.Харченко, Г.М. Чайченко. Учні останнього саме і є авторами цього посібника.

В посібнику детально розглянуто основні методичні прийоми, що використовуються для психофізіологічних досліджень як тварин, так і людини. Автори свідомо включили до цього розділу методики вивчення вродженої, набутої та мисленнєвої діяльності тварин, оскільки вважають, що лише еволюційний погляд на розвиток психіки людини є продуктивним шляхом розуміння багато чого із того, що є унікальним і притаманним лише людині.

Фізіологічний аналіз того, як мозок сприймає і обробляє сенсорну інформацію, дозволяє зрозуміти базові механізми його функціонування.

Детальний і глибокий розгляд в посібнику сучасного стану розуміння фізіологічних механізмів навчання і пам'яті, мотивацій і емоцій засвідчує той факт, що саме ці галузі найбільш успішно розвиваються в сучасній науці про мозок.

Вкрай важливим є фізіологічний аналіз реалізації такої чисто людської функції, як мова. Автори також приділили значну увагу функціональній асиметрії мозок, як одному із фундаментальних явищ його організації і функціонування. Особливий наголос в посібнику зроблено на відмінностях в організації психофізіологічних функцій у жінок і чоловіків, де, разом з тим, підкреслюється, що попри певні відмінності в організації мозку чоловіків і жінок, а, відповідно, в психофізіологічних функціях, і мозок, і його функції у чоловіків і жінок мають набагато більше спільного, ніж відмінного.

Окремий розділ присвячено такому важливому і вкрай цікавому питанню, як фізіологічні основи сну і сновидінь

Завершує посібник розгляд найскладніших проблем сучасної психофізіології, а саме визначення фізіологічних механізмів уваги, формування свідомості та підсвідомого сприйняття.

Автори посібника усвідомлюють, що він не є ідеальним, тому із вдячністю приймуть усі зауваження, побажання й пропозиції щодо змісту всього посібника чи його окремих розділів, які просимо надсилати на адресу:

0133, Київ-33, вул. Володимирська, 64.

Київський національний університет імені Тараса Шевченка,

Навчально-науковий центр «Інститут біології»

Кафедра фізіології людини і тварин,

або на електронну пошту: nikmak@univ.kiev.ua

РОЗДІЛ 1

ІСТОРІЯ СТАНОВЛЕННЯ ПСИХОФІЗІОЛОГІЇ. ОСНОВНІ ДЖЕРЕЛА ПСИХОФІЗІОЛОГІЇ

Психофізіологія як окрема наука про фізіологічні і нейронні механізми психічних процесів, станів і поведінки має натеper два різні напрямки, які загалом можна визначити як «психологічний» і «фізіологічний». Такий поділ не є остаточно усталеним, оскільки сама ця наука є однією із наймолодших. Лише в 1982 р. в Канаді відбувся Перший психофізіологічний конгрес, на якому була створена Міжнародна психофізіологічна асоціація і засновано журнал "Міжнародний журнал психофізіології" (International Journal of Psychophysiology). Як розділ психології психофізіологія зосереджується на з'ясуванні фізіологічних механізмів психічної діяльності і поведінки людини. Фізіологічний напрямок є більш широким і ґрунтується на включенні в предмет психофізіології дослідження фізіологічних механізмів психічної діяльності і поведінки не лише людини, а й тварин. В цьому плані психофізіологія є більше близькою до *фізіологічної психології* як галузі психологічної науки, яка вивчає фізіологічні механізми психічної діяльності від нижчих до вищих рівнів її організації.

Не зважаючи на те, що психофізіологія як окрема наука є відносно молодою, фізіологічні механізми психічної діяльності людини і тварин завжди були в центрі інтересів наукового пізнання. Разом з тим, найбільшого прогресу в розумінні природи психічних процесів було досягнуто в кінці ХІХ, середині ХХ століття через вивчення фізіологічних механізмів поведінки, яка є об'єктивним показником проявів психічної діяльності людини і тварин в ході їхньої взаємодії із зовнішнім середовищем. В цей період сформувалися цілі напрямки і течії: *порівняльна психологія, біхевіоризм, гештальтпсихологія, етологія, зоопсихологія, психоаналіз, фізіологія вищої нервової діяльності*, тощо. Таке різноманіття напрямків і течій, з одного боку, є свідченням надзвичайної складності самого предмету

психофізіології, а з другого – є закономірним результатом того, що в кожному з таких напрямків при вивченні психічної діяльності і поведінки із загального і єдиного процесу пристосувальної діяльності організмів виривалася якась важлива його складова, вона абсолютизувалася і через таку абсолютизацію применшувалася важливість інших частин пристосувальної діяльності, що виливалося досить часто в боротьбу не стільки ідей, скільки в заперечення одними науковцями даних інших науковців.

Порівняльна (чи експериментальна) психологія основним своїм завданням ставила і ставить вивчення здібностей до навчання у тварин різних таксономічних груп. Засновником порівняльної психології є американський дослідник *Едуард Торндайк* (Edward Thorndike, 1874-1949), який одним із перших став вивчати в лабораторних умовах здатність до навчання у кішок, собак та мавп, поміщаючи їх в так звані «проблемні» ящики. Торндайк фіксував рухові реакції тварин, які були направлені на те, щоб вийти з ящика і отримати підкріплення, в якості якого використовували їжу, що розміщувалася на виду у тварини. Результати цих дослідів зображалися Торндайком графічно у вигляді кривих, пізніше названих ним "кривими навчання". Характер таких кривих дозволив Торндайку зробити висновок, що тварини при навчанні діють методом "проб, помилок і випадкового успіху". Згідно Торндайка, сам процес навчання є не що інше як просте встановлення зв'язку між ситуаціями і рухами. На основі своїх спостережень Торндайк сформулював, як він вважав, ряд універсальних законів навчання: "закон вправи", "закон ефекту", "закон готовності" і ін. Крім того, його дані, які він представив у своїй роботі «Розум тварин» (1898), загалом свідчили, що мавпи навчаються дещо швидше інших тварин, але в цілому швидкість до навчання простим навичкам у всіх ссавців є приблизно однаковою. Цей факт пізніше був багатократно підтверджений і справив важливий вплив на майбутні дослідження. Адже, як вважали порівняльні психологи, якщо всі хребетні навчаються приблизно однаково, то вивчати закономірності і механізми цього процесу

доцільніше всього на найбільш доступних лабораторних тваринах - щурах і голубах. І справді, багато десятиліть саме ці тварини були основними об'єктами дослідів, котрі вважались «порівняльними», хоча насправді такими не є. В наш час порівняльна психологія тварин є напрямком, зорієнтованим переважно на вивчення різних форм навчання, емоційних реакцій та розвиток поведінки у представників широкого спектру видів.

Дослідження, започатковані Торндайком, були тим фундаментом, на якому дещо пізніше сформувався новий напрямок вивчення поведінки - біхевіоризм.

Біхевіоризм (від англ. *behaviour* — поведінка).. Засновником цього напрямку був *Джон Уотсон* (John Watson, 1878 – 1958), який висунув радикальну для своєї доби ідею про те, що предметом психології може і повинна бути лише поведінка тварини і /чи людини, прояви котрої, на відміну від мислення, думок, переживань, можна спостерігати, зареєструвати і оцінити кількісно та проаналізувати. Ця ідея розвинулась на противагу панівному на початку ХХ століття погляду, згідно якого про внутрішній світ людини (психіку) можна будь-що сказати, лише використовуючи *метод інтроспекції* або дослівно *самоспостереження*. Тому підходи біхевіоризму викликали справжній переворот в експериментальній психології. Згідно теоретичних постулатів біхевіоризму, поведінкові реакції людини і тварин здійснюються спочатку пасивно за декартівським принципом *стимул — реакція* або взагалі спонтанно. Послаблення чи посилення поведінкової реакції, яка виникла, цілком визначається результатом поведінкової реакції. Тобто ті реакції, які приносять корисний результат, зберігаються і посилюються, а ті, що не приносять корисного результату, не зберігаються. Настояючи на тому, що аналіз поведінки треба проводити строго об'єктивно, біхевіористи вважали, що така об'єктивність може стосуватися лише оцінки зовнішніх феноменів або проявів поведінки. Біхевіоризм свідомо відкидав можливість того, що певні «проміжні зміни», наприклад, процеси переробки інформації в мозкові, який біхевіористи

називали «чорним ящиком», можна оцінити шляхом реєстрації поведінки.

Великий внесок в розвиток біхевіоризму вніс американський дослідник *Беррес Федерик Скіннер* (Burrhus Frederic Skinner, 1904-1990). Він створив один із найбільш відомих методів вивчення інструментальних чи оперантних умовних рефлексів у щурів і голубів з допомогою спеціальної установки, яка пізніше отримала назву *скіннеровської камери*. Розвиваючи ідеї біхевіоризму, Скіннер вважав, що будь-яку поведінкову реакцію, яка викликається природнім шляхом у людини чи тварин, можна викликати штучно і добитися того, щоб ця поведінкова реакція проявлялася частіше і більш виражено. Тобто, поведінкою людини і тварин можна керувати – викликати і посилювати одні реакції чи послаблювати інші, застосовуючи відповідне підкріплення. Практичною реалізацією програмованого навчання людини стала розроблена Скіннером методика так званого *інтерактивного комп'ютерного навчання*, що успішно використовується і натеper.

В процесі розвитку біхевіоризму був накопичений експериментальний матеріал, що вступав в протиріччя з основними догмами цього вчення. Це дозволило *Едварду Толмену* (Edward Tolmen, 1886-1959) сформулювати частково нову концепцію біхевіоризму - *необіхевіоризм*, яка вже допускала можливість вивчення фізіологічних процесів, що опосередковують прояви реакції на стимул. Зокрема, Толмен ввів в психологію таке поняття, як *когнітивна карта* (від англ. *cognitive map*) — суб'єктивне уявлення про просторову організацію зовнішнього середовища, про просторові співвідношення між об'єктами, про їхнє розташування в зовнішньому середовищі. Зокрема, саме наявністю когнітивних карт в мозкові щурів він пояснював їхню здатність повторити пройдений раніше шлях в лабіринті для досягнення цільової камери і тоді, коли цей шлях треба було пропливти.

Геїштальтпсихологія виникла на початку 20-тих років в Німеччині. На протипагу порівняльним психологам і біхевіористам, *геїштальт-психологи* вважали, що навчання

відбувається не шляхом “спроб, помилок і випадкового успіху”, а внаслідок *інсайту*, тобто раптового внутрішнього осяяння, коли тварина реагує залежно від ситуації природженою цілісною формою поведінки — *гештальтом* (від нім. *Gestalt* — образ, цілісна форма).

Особливе значення гештальтпсихологія мала в зв'язку з проблемою вивчення інтелекту антропоїдів. Один із найбільших відомих гештальтпсихологів *Вольфганг Келер* (Wolfgang Köhler; 1887-1967) саме через інсайт пояснював здатність шимпанзе вирішувати задачі в так званих «проблемних ситуаціях», найбільш відомою із яких є здатність шимпанзе дістати банан чи іншу принаду, що розташовувалася на недосяжній висоті, поставивши один на один кілька ящиків чи з'єднавши між собою дві частинки палки.

Зоопсихологія — це наука про прояви, закономірності і еволюцію психічного відображення на рівні тваринного організму, про проходження і розвиток в онто— і філогенезі психічних процесів у тварин як передумови і передісторії людської свідомості. Цей напрямок вивчення психічної діяльності тварин, зважаючи на критичні зауваження на його адресу з боку І.П. Павлова, тривалий час на теренах колишнього Радянського Союзу вважався таким же хибним і ненауковим, як генетика та кібернетика. Наслідком цього було те, що радянська психологія недооцінювала психічні можливості тварин, завжди підкреслюючи наявність принципових або якісних відмінностей між психікою людини і тварин. Все ж, незважаючи на це, зоопсихологія, завдячуючи переважно дослідженням маніпулятивної активності, зрядійної діяльності, складних форм комунікації і інтелекту людиноподібних мавп, незаперечно довела, що людська свідомість і самосвідомість, соціальність та мова розвинулися і ґрунтуються на відповідних властивостях тваринної психіки. Зоопсихологія загалом доводить, що між психікою людини і тварин немає якісних відмінностей, а ці відмінності є лише кількісними.

Етологія (від грецк. *ethos* - звичка, характер, вдача) сформувалась в 30 -і роки ХХ ст. на базі польової зоології і

еволюційної теорії як наука про порівняльний опис поведінки особин в природному для даного виду довкіллі. Засновниками цієї науки були австрійський дослідник *Конрад Лоренц* (Konrad Lorenz, 1903-1989) і голландець *Ніколас Тінберген* (Nikolaas Tinbergen, 1907-1988). Етологія, розвиваючись в тісному контексті з фізіологією, популяційною генетикою поведінки, а пізніше – з дослідницькою психологією, поступово з описового напрямку, пов'язаного переважно з вивченням інстинктів, перетворилась в цілісну концепцію, яка містить аналіз розгортання поведінки як в онто – , так і філогенезі, звертаючи особливу увагу на можливі механізми та пристосувальне значення тих або інших поведінкових реакцій. Не зважаючи на те, що деякі конкретні моделі та розробки етології не витримали перевірки часом, вплив класичної етології на сучасні дослідження поведінки людини і тварин важко переоцінити. Багато сучасних шкіл і напрямків, серед яких, наприклад, можна назвати когнітивну етологію, нейроетологію, соціобіологію, розвинулись безпосередньо на базі праць етологів.

Значення етології для психофізіології полягає, частково, і в тому, що вона дає нові ефективні моделі для дослідження фізіологічних процесів.

Натепер, на жаль, існує тенденція використовувати термін «етологія» занадто широко і називати так практично будь-які дослідження поведінки не тільки тварин, а й людини.

Психоаналіз, засновником якого був *Зигмунд Фрейд* (Sigmund Freud, 1856-1939), пояснює поведінку людини її підсвідомими потягами, спираючись на різні психологічні аспекти відображення зовнішнього світу. Цей напрямок наукового пізнання поведінки не має експериментальної бази, а ґрунтується переважно на теоретичних постулатах засновника цього напрямку та на клінічній практиці лікування різного роду психічних розладів. Не зважаючи на відсутність достатньої експериментальної бази, психоаналіз і нині, зважаючи на його прикладне значення, є досить поширеним серед психологів та клініцистів і його розвиток триває.

Фізіологія вищої нервової діяльності. Уперше уявлення про рефлекторний характер діяльності головного мозку подібно до діяльності спинного мозку, що було незаперечно доведено в класичній праці *Чарльза Шерінгтона* (Charles Sherrington, 1857-1952) «Інтегративна діяльність нервової системи» (1906), було обґрунтовано І. М. Сеченовим у праці «Рефлекси головного мозку» (1863). Творчо розвиваючи цю ідею, І. П. Павлов створив учення про вищу нервову діяльність. Він звернув увагу на те, що функція головного мозку пов'язана не лише з прямим впливом подразників, які мають певне біологічне значення для організму, а й залежить від умов, що супроводжують ці стимули. Наприклад, слиновиділення у собаки починається не тільки тоді, коли їжа потрапляє їй до рота, а й тоді, коли вона почує брязкіт посуду або побачить людину, яка завжди приносить їжу. Таку реакцію І. П. Павлов спочатку назвав *психічним слиновиділенням*, а згодом вона дістала назву *умовного рефлексу*, оскільки таке слиновиділення залежало від певних зовнішніх умов.

В основу вчення про вищу нервову діяльність (ВНД) І. П. Павлов поклав поняття про безумовні та умовні рефлекси. Цей напрям у вивченні фізіології поведінки успішно розвивається і натепер, будучи основою нейрофізіологічного підходу до вивчення центральних механізмів навчання.

При цьому слід відмітити, що І.П.Павлов, говорячи про ВНД, ототожнював її з «психічною діяльністю», тому можна стверджувати, що фізіологія вищої нервової діяльності завжди представляла собою фізіологію психічної діяльності чи психофізіологію.

РОЗДІЛ 2

МЕТОДИ ПСИХОФІЗІОЛОГІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ

На різних етапах філогенетичного розвитку організмів, що мають нервову систему, починаючи з гідроїдних поліпів і закінчуючи людиною, діяльність нервової системи, яка забезпечувала пристосувальну діяльність того або іншого організму, не була абсолютно однаковою. Разом з тим, загальним правилом є те, що вищі етапи розвитку пристосувальної діяльності нервової системи завжди включали в себе попередні механізми або, іншими словами, могли виникнути лише на їх основі. Загалом, узагальнюючи і схематизуючи всі ці процеси і механізми, можна сказати, що вся пристосувальна діяльність вищих організмів, яка реалізується за участю нервової системи, зокрема людини, включає в себе три взаємозалежні, а почасти і нероздільні частини: *вроджені пристосувальні програми* (інстинкти, безумовні рефлекси, архетипи, тощо), сформовані через механізми природного добору в ряду поколінь і які реалізуються через передачу генетичного матеріалу від одного покоління до наступного, *індивідуально набуті пристосувальні програми*, які виникають як адаптації у окремих особин при безпосередній взаємодії із зовнішнім середовищем, і зберігаються через механізми пам'яті, та *індивідуально набуті мисленнєві пристосувальні програми*, сформовані опосередковано, тобто *абстрактно* (від лат. *abstractio* – відтягнення, відвернення) або ідеально через встановлення законів і правил, які рухають як зовнішній, так і внутрішній світ чи, навіть, весь Всесвіт. Отримані в результаті індивідуального досвіду та мисленнєвої діяльності пристосувальні програми (знання) здатні передаватися від особин одного покоління до наступного не через механізми генетичного наслідування, а прямо через механізми так званої *культурної традиції*, основу якої у людини складає членороздільна мова, засоби культури та інші системи передачі знань від одного покоління до наступного.

Для дослідження фізіологічних механізмів пристосувальної діяльності людини і тварин психофізіологія натеper має цілий арсенал методик.

2.1. Методи дослідження поведінки тварин

2.1.1. Методики дослідження вродженої поведінки

Методика «відкритого поля». Одна з найбільш розповсюджених методик для дослідження вродженої орієнтувально-дослідницької активності щурів та мишей в умовах новизни. Основою методики є оцінка двох фундаментальних стратегій пристосування за таких умов – активної і пасивної. При переважанні у тварини активної стратегії в умовах новизни вона більше проявляє дослідницьку активність – активне переміщення, а при переважанні пасивної – реакції завмирання (фризінгу), дефекацію та уринацію.

Відкрите поле, як правило, представляє собою відкриту зверху пластикову камеру, дно якої розграфлюють на певну кількість квадратів. Під час дослідів камера знаходиться в звукоізолюваному приміщенні і освітлюється зверху.

Під час дослідів кожну тварину садять в центр відкритого поля і з допомогою спеціального приладу типу «Етограф», або просто спостерігаючи з твариною чи знімаючи її поведінку на відео, реєструють: латентний період початку рухової активності, який визначається часом від моменту посадки тварини у відкрите поле до моменту відривання задніх лап від підлоги; горизонтальну рухову активність (кількість перетнутих твариною квадратів); вертикальну рухову активність (кількість та час підйомів тварини на задні лапи); рівень грумінгу (кількість реакцій та їхній час); рівень дефекації (кількість фекальних болів) та уринації. Час перебування тварини у відкритому полі складає 3-5 хвилин.

Після тестування кожної тварини відкрите поле промивається і висушується для усунення запахів.

Методика визначення рівня загальної збудливості, емоційності. Загальну збудливість та емоційність у щурів визначають за реакцією на застосування ряду тестових

подразників. Як тестові подразники використовують: доторкування до оральної зони тварини дерев'яною паличкою (I тест); різкий поштовх струменя повітря в область спини (II тест); утримання тварини впродовж 30 с (III тест). Сила поведінкової реакції на кожний тестовий подразник оцінюється в балах від 1 до 4 (табл.2.1). Процедуру визначення рівня загальної збудливості та емоційності проводять в стандартних лабораторних умовах в металевому боксі. Тестування починається через 30 с після висадки тварини. Час між застосуваннями тестових подразників склад 30 с. При визначенні бальної оцінки всім щурам, які в ході тестування виявляли дефекацію або уринацію, до оцінки відповідного тесту додається 0,5 бала.

Таблиця 2.1.

Бальна оцінка реакції щурів на застосування тестових подразників

Оцінка (бал)	I тест	II тест	III тест
1	Слабка орієнтувальна реакція	Слабка орієнтувальна реакція	Відсутність спроб звільнитись. Орієнтувальні реакції
2	Відхід від палички	Відхід або легке здригання	Рухові спроби до звільнення (повороти тулуба, рухи лап)
3	Вставання на задні лапи, відбігання від палички	Підскок, швидке відбігання	Різкі рухові реакції без вокалізації
4	Кусання палички, «шипіння», цокання зубами	Швидке відбігання з вокалізацією і захисними реакціями	Різкі рухи з вокалізацією і захисними реакціями

Тестування вродженої реакції вбивання мишей (мурициде) визначають за методикою, коли в житлову клітку на 3 хвилини одночасно висаджують щура і мишу. Реєструють відсоток тварин, які за цей час вбивають мишу, відсоток тварин, які з'їдають жертву, відсоток тварин, які активно переслідують мишу, але не вбивають її, і відсоток тварин, які не проявляють агресії.

2.1.2. Дослідження набутої поведінки

Основним методичним підходом при вивченні набутої поведінки є *метод умовних рефлексів*, розроблений і впроваджений у наукову практику І.П.Павловим та його численними учнями і послідовниками. Всі методики утворення умовних рефлексів повинні враховувати такі основні *правила вироблення умовних рефлексів*.

1. Обов'язковою умовою є поєднання дії у часі (повне або часткове) двох подразників: індиферентного (умовного), що викликає орієнтувальний рефлекс, і природженого (безумовного) рефлексу.

2. Дія умовного подразника має передувати появі безумовного, оскільки при зворотній послідовності дії цих подразників умовний рефлекс практично не утворюється. Крім того, умовний рефлекс у тварин не виробляється при одночасному застосуванні умовного і безумовного подразників, або якщо умовний сигнал буде випереджати безумовнорефлекторне підкріплення менш, ніж на 0,1 с (наприклад, електрозахисний умовний рефлекс на звуковий подразник у собак). Щоправда, у людини мигальний умовний рефлекс на звук можна виробити при одночасному вмиканні звука і засвічуванні очей. Є також дані, що при зворотному застосуванні умовного і безумовного подразників умовні рефлекси все ж таки виробляються, але значно утруднюється процес видобування їх з пам'яті.

3. Умовний подразник повинен бути фізіологічно слабшим, ніж безумовний, і по можливості більш індиферентним, тобто

таким, що не викликає захисної реакції, а лише орієнтувальний рефлекс.

4. Вищі відділи ЦНС під час утворення умовного рефлексу мають бути в активному, діяльному стані. Іншими словами, в цей час потрібний високий рівень збудливості і відповідної мотивації (харчової, захисної тощо).

5. Під час вироблення умовного рефлексу на тварину (чи людину) не повинні діяти сторонні подразники.

Виходячи з методичних прийомів утворення умовних рефлексів, які визначають участь тварини в отриманні підкріплення чи уникнення покарання, всі умовні рефлекси поділяють на *класичні (Павловські)* та *інструментальні умовні рефлекси*.

Класичні умовні рефлекси. Історично склалося так, що І.П.Павлов та його співробітники почали працювати на собаках. І першим умовним рефлексом, який був вироблений в лабораторії І.П.Павлова, був умовний слиновидільний рефлекс. Вироблення такого рефлексу відбувалося на базі безумовнорефлекторної слиновидільної реакції, яка виникала при потраплянні їжі в ротову порожнину тварини або при вливанні їй в рот слабкого розчину соляної кислоти.

Для реєстрації слиновиділення собаці оперативним шляхом виводять назвні (проколюючи щоку) протоку привушної слинної залози з шматочком слизової оболонки. Вироблення умовних рефлексів починають після одужання тварини від цієї нескладної операції, коли вона звикне до процедури наклеювання спеціального слинного балончика (для збирання слини) і до одержання їжі з годівниці. Собаку вміщують у спеціально обладнану звукоізольовану камеру (окремо від експериментатора), ставлять у спеціальний “станок” і фіксують в ньому за допомогою гумових лямок.

Безумовним подразником є м`ясо-сухарний порошок або розчин соляної кислоти (0,1 - 0,5 %). Для подавання їжі існує спеціальне пристосування - годівниця, яка відкривається в потрібний момент. Кислоту в ротову порожнину собаки подають за допомогою приладу Красногорського (вигнута

трубка з отворами за щокою собаки). Як умовні сигнали використовують оптичні, акустичні, шкірно-механічні, хімічні та інші подразники, які приводяться в дію з кімнати експериментатора.

Сама процедура вироблення умовного рефлексу така: спочатку дається умовний подразник, а потім (звичайно через 0,5 - 30 с) до нього приєднується безумовний (так зване підкріплення). Деякий час (від 5 с до 1 хв.) обидва подразники діють разом, а потім їхню дію припиняють. Так повторюють 5-6 (до 8-10) разів на день з інтервалами між поєднаннями приблизно 5 хв. до тих пір, доки умовний сигнал не стане сам викликати слиновидільну реакцію ще до початку дії безумовнорефлекторного харчового підкріплення.

Другим класичним умовним рефлексом є *захисний*, коли умовна реакція виробляється на базі безумовного захисного рефлексу, який викликається больовим подразненням. Для вироблення цього рефлексу собаку ставлять у станок, і до однієї з його лап приєднують дротяні електроди, підключені до джерела струму. Несильне (понадпорогове) електричне подразнення шкіри кінцівки викликає її відсмикування та інші захисні реакції. Поєднання умовного сигналу з електрошкірним підкріпленням приводить до утворення умовного захисного рефлексу. Критерієм вироблення цього рефлексу є кількаразова почергова поява згинального рефлексу у відповідь на умовний сигнал ще до вмикання електробольового подразника.

Нині в своєму класичному вигляді слиновидільна і рухова захисна методики майже не застосовуються, а якщо це буває, то виділення слини на умовний сигнал слугує лише одним з показників утворення тимчасового зв'язку, оскільки секреторний процес є повільною реакцією, що відбиває із значним запізненням динаміку нервових процесів у мозку. Давні подразники (електролампочки, дзвоники, торкалки тощо) замінені фотофоностимуляторами, звукогенераторами, а для реєстрації основних параметрів умовнорефлекторних рухових реакцій застосовують прилади багатоцільового призначення: самописці, осцилографи, електроенцефалографи, вимірювачі

послідовних реакцій, магнітофони і т. ін. Як правило, управління експериментом, реєстрація і обробка одержаних даних відбувається за допомогою комп'ютера.

Інструментальні умовні рефлекси. При виробленні класичних умовних рефлексів послідовність подій у досліді звичайно не залежить від поведінки тварини, оскільки хід подій встановлює сам експериментатор, або він задається апаратурою, що діє за певною програмою. При *інструментальному (оперантному)* навчанні поведінка тварини слугує головним фактором, який визначає отримання твариною позитивного чи негативного підкріплення.

Основні механізми інструментальної поведінки були досліджені у США Е.Торндайком.

Е.Торндайк для вивчення інструментальної поведінки застосував метод “проблемних ящиків”. В його дослідях коти повинні були натискати на засувку чи тягти за пружину для того, щоб відкрити дверцята клітки і одержати назовні їжу. Передня стінка клітки була зроблена з великими вертикальними щілинами, щоб кіт міг бачити їжу. Голодний кіт, вперше потрапивши у клітку, здійснював багато різноманітних реакцій: просовував лапу крізь щілину, дряпав усі предмети всередині ящика тощо. Нарешті, він випадково здійснював необхідну інструментальну рухову реакцію, дверцята відкривалися, і кіт вискакував назовні.

При наступних спробах дії кота поступово концентрувалися навколо замикального механізму, так що інша активність з часом зовсім припинялася. Експериментатор в кожній спробі реєстрував час, необхідний тварині для виконання завдання по здобуванню їжі. З кожною черговою спробою тварина витрачала все менше часу для звільнення з клітки. Увесь цей процес можна було зобразити графічно у вигляді так званої “кривої навчання”, де на абсцисі відкладаються порядкові номери спроб, а на ординаті - час розв'язання завдання в кожній спробі.

Виявилося, що “криві навчання” мали дві характерні особливості: поступовість зниження, тобто необхідність застосування численних спроб для розв'язання завдання, та

наявність хаотичних стрибків кривої угору та униз, що свідчило про різний час розв'язання завдання у кожній спробі. Звідси був зроблений висновок, що навчання відбувається за методом “спроб і помилок”, внаслідок чого утворюються асоціативні зв'язки в мозку. З усіх випадкових дій тварини асоціативним зв'язком фіксуються лише такі, які приводять до позитивного розв'язання завдання.

Видатний представник біхевіоризму Б.Скіннер розрізняв у інструментальному навчанні *оперантну поведінку*, тобто спонтанну дію без будь-якого зовнішнього стимулу, та *реактивну поведінку*, яка здійснювалася у відповідь на певний сигнал. Б.Скіннер розробив оригінальну методику дослідження вільної оперантної поведінки, суть якої полягає в тому, що тварині дозволяють здійснювати у так званій “камері Скіннера” будь-які дії, а експериментатор намагається керувати лише їхніми наслідками.

Оперантне вироблення навички полягає в тому, що тварину спочатку “тренують” виконувати певну дію ще до початку виконання того завдання, яке буде підкріплюватися. Наприклад, щура навчають натискати на важіль, голуба - клювати освітлений диск тощо. Тільки після цього “магазинного тренування” приступають до застосування різних експериментальних процедур. Скіннер вважав, що будь-яка оперантна поведінка модифікується та ефективно контролюється підкріпленням, з яким вона поєднується. Ось чому поведінкою тварини нібито можна повністю керувати, оперуючи різними стимулами та їх підкріпленням.

На думку Скіннера, будь-яке підкріплення може посилити будь-яку реакцію в присутності будь-якого стимулу при умові, що цей стимул сприймається твариною, а реакція лежить в межах її можливостей. Підкріплення, яке спонукає тварину наближатися до стимулів, називається “позитивним”, а якщо підкріплення примушує тварину уникати даної ситуації, воно вважається “негативним”. У сучасних дослідженнях використовується кілька методичних прийомів

інструментального навчання, в яких застосовується позитивне чи негативне підкріплення.

Методи з *позитивним підкріпленням* забезпечують одержання твариною певної винагороди, якщо вона здійснює реакцію, оцінювану експериментатором як «правильна». Існують дві основні різновидності таких методик - методика дискретних спроб та вільно-оперантна методика.

При методиці *дискретних спроб* експериментатор сам контролює хід досліду, подаючи тварині серію подразників. Наприклад, тварина для здобування їжі повинна здійснити певні дії: відкрити рухомі дверцята камери, перейти в інше відділення камери або подолати складний лабіринт для досягнення мети. При цьому автоматично реєструються латентний період, час і величина інструментальної реакції, а також кількість помилкових реакцій, що дає досить повну кількісну характеристику вироблення навички і підлягає статистичному аналізу.

При *вільно-оперантній* методиці Скіннера тварина може здійснювати інструментальну реакцію в будь-який час, виходячи з власного мотиваційного збудження. В експериментальній камері розташовується одне з спеціальних пристосувань (важіль, педаль, ключ або диск), на яке тварина повинна подіяти, щоб одержати підкріплення (найчастіше харчове). Від спроби до спроби вірогідність здійснення інструментальної реакції зростає і, нарешті, встановлюється певний рівень реагування тварини. Після такого попереднього тренування приступають звичайно до подальшого дослідження з використанням різних режимів підкріплення. Так, підкріплюватися може кожна певна відповідь (*режим фіксованої частоти реакцій*) або лише перша реакція після певного інтервалу часу (*режим фіксованих інтервалів*). Розроблено різноманітні режими підкріплення (фіксовані і варіабельні).

Певним варіантом вільно-оперантної методики є методика *вільного вибору*, коли вся необхідна інформація дається тварині вже в першому досліді. Так відбувається при виробленні

ситуаційних умовних рефлексів у різних лабіринтах. Багато дослідників вважає, що у тварини навіть після одноразового сприймання певної ситуації створюється зоровий образ, який потім входить у “цільову” установку. Ця установка “містить в собі” не тільки вигляд конкретного об’єкта (наприклад, їжі), а й спосіб, за допомогою якого можна досягти мети.

Це підтверджується таким дослідом. Нагодованих щурів пропускали через лабіринт, в одному з відгалужень якого була їжа, а в іншому - вода. Щури, пробігаючи по лабіринту від стартової до цільової камери, відвідували обидва місця. У наступному досліді у лабіринт запускали дві групи щурів: одна група була після харчової, а друга - після водної депривації. І голодні щури одразу прямували до їжі, а спрагли - до води. Отже, у тварини створюється попередня схема дій, яка вказує їй напрямок і спосіб досягнення мети.

Дійсно, спостереження за поведінкою тварин у складних лабіринтах показало, що вони досліджують лабіринт не навмання, а використовують певну стратегію, тобто виробляють власний *алгоритм поведінки*. Зрозуміло, що чим складніша структура лабіринту, тим більше часу потребує тварина для її розпізнавання і формування відповідного алгоритму поведінки.

Найбільш поширеним методом вироблення інструментальних реакцій з *негативним* підкріпленням є застосування електробольового підкріплення. При виробленні реакції активного уникнення певної ситуації тварина повинна здійснити конкретну дію, щоб не підлягти “покаранню” електричним струмом, тобто вона мусить себе поводити так, як встановлено експериментатором. Однією з найпоширеніших методик є вироблення активної човникової захисної реакції (*Shuttle-box method*) у камері, що складається з двох відсіків, розділених перегородкою з невеликим отвором в ній. На умовний сигнал, який звичайно діє 5-10 с, тварина повинна перейти з стартового відсіку в сусідній. Якщо вона цього не зробить за цей час, автоматично вмикається електробольове подразнення через металеву підлогу камери, яке примушує тварину здійснити інструментальну реакцію.

Слід зазначити, що при виробленні активних інструментальних рефлексів у тварин спочатку відбувається формування *реакції позбавлення* від болювого стимулу, тобто тварина якомога швидше тікає з небезпечного відсіку після вмикання електричного струму. Умовний *рефлекс уникнення* вважається виробленим, коли тварина починає активно реагувати на умовний сигнал, тобто переміщується у безпечний відсік камери до вмикання болювого безумовного подразника. Критерієм вироблення такої умовної інструментальної реакції є 80-90% безпомилкових реакцій протягом двох чергових дослідів, в яких застосовується мінімум 10 поєднань умовного і безумовного подразників.

При навчанні реакції *пасивного уникнення* експериментатор застосовує аверсивне (неприємне для тварини) подразнення - електричний струм або розчин, введення якого пізніше (після застосування умовного подразника) викликає блювоту. Ці безумовнорефлекторні подразники примушують тварину уникати певної ситуації. Так, наприклад, виробляється у щурів рефлекс уникнення темряви, коли при спробі сховатися у темному відділенні камери вони одержують там удар електричного струму або рефлекс затримки на “рятувальному майданчику”, розташованому на певній висоті над електрифікованою підлогою, яка знаходиться під напругою.

2.1.3. Дослідження елементарної розумової (мисленнєвої) діяльності

Дослідників завжди цікавило, як можна *об'єктивно* визначити у тварин рівень розвитку їхніх когнітивних (розумових) здібностей. В сучасній психофізіології одним із показників цього розвитку є так звана *елементарна розумова діяльність*, об'єктивними параметрами якої вважаються здатність до екстраполяції переміщення об'єкта в просторі та маніпулювання емпіричною розмірністю фігур. При дослідженні цієї діяльності застосовують кілька методичних прийомів, які були запропоновані Л.В.Крушинським (1974).

При дослідженні *екстраполяційного рефлексу* у тварини досліджується природжена здатність до екстраполяції напрямку переміщення харчового об'єкта після того, як вона перестає його сприймати своїми органами рецепції. Для цього тварину ставлять перед ширмою, в якій є щілина. За ширмою розташовані дві годівниці - порожня і наповнена їжею. Голодну тварину підводять до повної годівниці, дають покуштувати їжу, а потім вміщують у стартове положення. На очах у неї обидві годівниці починають рухатися у протилежні боки, що не дозволяє тварині зробити вибір правильного напрямку, орієнтуючись за звуком.

Певний час (3-5 с) тварина може бачити обидві годівниці крізь щілину в ширмі, а потім вони зникають за непрозорою ширмою, так що подальший напрямок їхнього переміщення бачити неможливо. Після припинення руху годівниць тварина на підставі одержаної на початку спроби інформації повинна зробити альтернативний вибір і попрямувати у той бік, куди перемістилася годівниця з їжею. Напрямок руху цієї годівниці в кожній наступній спробі змінюється випадковим чином.

Виявилося, що здатність до екстраполяції найкраще розвинута у таких ссавців як вовки, собаки, коти і щури, а також у воронових птахів і черепах. Погано розвинута ця здатність у кролів, качок, хижих птахів. Що стосується риб, безхвостих амфібій, голубів та мишей, то вони взагалі нездатні правильно визначати напрямок переміщення об'єкта за ширмою. Треба також зазначити, що у тих тварин, у яких екстраполяційний рефлекс виявлений погано, спеціальне тренування ніякого успіху не приносить. Це ще раз підтверджує *природжену здатність до екстраполяції* у тварин.

Цікаво, що у деяких собак здатність до екстраполяції може не виявлятися завдяки певній інертності мислення. Такі тварини вперто обирають лише один якийсь напрямок і задовольняються підкріпленням (у кінцевому підсумку) 50% реакцій. Тобто ця стратегія не така вже й безглузда. Застосування *ноотропних речовин*, які стимулюють когнітивну діяльність мозку, значно полегшує виявлення екстраполяційного рефлексу у таких

тварин, які через певний час раптово починають правильно розв'язувати завдання, ніби їхній мозок переходить на інший режим роботи.

Зрозуміло, що для дорослої людини визначити напрямок переміщення об'єкта після того, як його не можна сприймати органами рецепції, ніяких труднощів не являє. Але коли виявляється ця природжена здатність до екстраполяції у дитини? Для дітей до двох років ця реакція не властива і навіть попереднє “натаскування” (розв'язання екстраполяційного завдання на макеті з ширмою) не покращує здатності до екстраполяції напрямку переміщення іграшки за реальною ширмою. Лише у шестирічному віці більшість дітей здатна адекватно розв'язувати найскладніші варіанти екстраполяційного завдання (Л.В.Крушинський).

Другим об'єктивним показником елементарної розумової діяльності є здатність тварин до *маніпулювання емпіричною розмірністю фігур*. Щоб визначити цю здатність, попередньо показану тварині об'ємну приладу непомітно для неї ховають в об'ємну порожню геометричну фігуру (куб, призму, кулю тощо), а потім пред'являють тварині об'ємну і пласку фігури, фронтальні проєкції яких співпадають. Співвідношення товщини пласкої фігури і розміру в глибину об'ємної становить від 1:40 до 1:100, тобто співставленні в парі фігури мають різну “просторовість”, яка й характеризується терміном “емпірична розмірність”

Звичайно тварині пред'являють на вибір кожного разу нову пару об'ємних і пласких фігур, змінюючи від пари до пари всі зорові ознаки предметів (колір, форму, розміри). Єдиною незмінною ознакою залишається різниця у просторовості. Крім того, тварині пропонується лише одна спроба за дослід і не більше трьох дослідів на тиждень.

Експеримент проводиться таким чином. Спочатку на виду у тварини вміщують на спеціальну платформу об'ємну приладу, потім її затуляють непрозорим екраном і вкладають в об'ємну фігуру. Цю об'ємну фігуру встановлюють на одну з демонстраційних платформ, а відповідну їй за фронтальною

проекцією пласку фігуру - на іншу. Після цього екран відсувають, і обидві платформи одночасно розсуваються у різні боки. При цьому за час переміщення до свого кінцевого положення кожна платформа робить повний оберт навколо своєї осі, що дозволяє тварині одержати інформацію щодо просторовості фігур. Після закінчення руху, у кінцевому положенні платформ, тварина може до них підійти. Якщо вона обирає платформу з об'ємною фігурою, значить у неї розвинута здатність до маніпулювання емпіричною розмірністю фігур.

Як виявилось, ця здатність властива лише мавпам, дельфінам та вороновим птахам. Досліди на мавпах показали, що вже при першому пред'явленні об'ємної і пласкої фігур ці тварини правильно розв'язують завдання. При багаторазовому пред'явленні фігур мавпи в середньому робили 91% адекватних виборів, причому контрольні досліди показали, що вони здійснюють спрямований вибір кожного разу нової об'ємної фігури. У контрольних дослідах з "конфліктною ситуацією" мавпам пред'являли або тільки пласкі фігури, або пласку й об'ємну, в яку принада поміститися не могла. Тварини в більшості випадків відмовлялися здійснювати вибір у такій ситуації, а у деяких з них розвивався навіть невроз.

Більшість дельфінів також уже в першому досліді розв'язували завдання правильно, а при багаторазовому пред'явленні фігур правильний вибір становив у них 77%. Помилки розподілялися рівномірно по всій серії дослідів. Дельфіни часто розв'язували це завдання "з цікавості", не одержуючи свого звичайного підкріплення (м'яча, яким можна було погратися).

Здатність до оперування емпіричною розмірністю фігур вдалося виявити не у всіх воронових птахів. Проте, у тих птахів, у яких вона була, ця здатність проявлялася практично на такому ж рівні, як у мавп і дельфінів, хоча птахи робили більше помилок. Незважаючи на численні спроби, виявити цю здатність у собак і котів не вдалося (Л.В.Крушинський).

Ще одним методичним прийомом вивчення елементарної розумової діяльності є визначення *закономірності переміщення*

подразника в просторі, яку довільно визначає експериментатор. З цією метою в одному з лінійно розташованих 12 непрозорих циліндрів вміщується принада, потім вона закономірно (через один, два або три циліндри) переміщується вздовж лінії в той чи інший бік. Тварина повинна визначити *напрямок і крок* переміщення принади. Після двох спроб вона одержує інформацію, цілком достатню для розв'язання цього завдання. Проте більшість мавп і приблизно третина воронових птахів здатні вловлювати лише напрямок переміщення принади, тобто дають “неповні рішення”.

Ця методика дає можливість з'ясувати стратегію мислення людини при розв'язанні завдань на екстраполяцію. Виявляється, що одні індивіди діють стереотипно, перебираючи всі циліндри підряд, поки не знайдуть принаду. Інші особи користуються методом спроб і помилок, піднімаючи циліндри навмання, доки не виявлять закономірність у переміщенні принади. Нарешті, невеличка група осіб з самого початку розробляє власну стратегію пошуку, перевіряючи раз за разом власні гіпотези про можливий напрямок і крок переміщення об'єкту. Розрізняється й швидкість, з якою різні особи досягають успіху: одні починають вгадувати розміщення предмету з другого, інші - з третього, четвертого. Зустрічаються й такі, хто це завдання розв'язати не може.

Онтогенетичні дослідження здатності до екстраполяції у людини показали, що характер її мислення змінюється з віком. Так, у віці двох років приблизно 90% дітей (з тих, що можуть розв'язати це завдання, а таких лише 10%), дотримуються стереотипного способу. У віці семи-дев'яти років більшість дітей вже використовує метод спроб і помилок, що пов'язано з розвитком лобних часток мозку, які відповідають у людини за стратегію поведінкових реакцій. Проте у цьому ж віці десь 10% дітей починають використовувати стратегію програмного пошуку, і ця кількість осіб з віком практично не змінюється. Треба також зазначити, що майже 10% осіб і в зрілому віці продовжують використовувати стереотипний спосіб розв'язання

екстраполяційного завдання, що свідчить, мабуть, про певні порушення розумової діяльності.

2.2. Методи психофізіологічного дослідження людини

Методи оцінки психофізіологічного стану організму. Для характеристики психофізіологічного стану (ПФС) людини найчастіше використовують показники діяльності серцево-судинної і дихальної систем, електрошкірні реакції та зміни швидкості сенсомоторних реакцій.

Як показники діяльності кардіо-респіраторної системи використовують частоту серцевих скорочень, хвилинний об'єм крові, артеріальний тиск, електрокардіограму, частоту дихальних рухів та деякі інші.

Дуже плідним є аналіз змін тривалості R-R-інтервалів ЕКГ, побудова (автоматична) гістограм розподілу цих інтервалів з певним (найчастіше 50 мс) кроком квантування, за певну кількість циклів (100-200). Виявляється, що в різних ПФС і режимах роботи змінюється гістограма розподілу цих інтервалів, що має інформативне значення.

Велике значення для визначення ПФС має метод реєстрації електричної активності шкіри, яку звичайно називають *шкірно-гальванічною реакцією* або *рефлексом (ШГР)*. Вперше це явище в 1888 році виявив французький невропатолог *Фере К.*, який показав, що при пропусканні слабкого електричного струму (10 мА) крізь шкіру передпліччя відбувається зміна опору шкіри при дії різних сенсорних чи психологічних подразників на людину. Через рік (1889) російський вчений *Тарханов Ігор Романович* (1846 - 1908) показав, що зміни електричного потенціалу шкіри можна спостерігати й без застосування зовнішнього джерела струму, тобто Тарханов відкрив електричний потенціал шкіри і встановив, що цей потенціал змінюється як при емоційних переживаннях, а також у відповідь на сенсорні подразники. Дещо пізніше (1904) швейцарський психолог *Карл Юнг* (Carl Jung 1875- 1961), який і ввів сам термін шкірно-гальванічна реакція, згодом назвав шкірно-гальванічну реакцію об'єктивним фізіологічним "вікном" у несвідому сферу психіки людини.

ШГР виникає і змінюється перш за все завдяки діяльності потових залоз, яка контролюється симпатичною нервовою системою. Анатомічно від мозку до потових залоз йдуть два шляхи: від кори великих півкуль та гіпоталамусу і ретикулярної формації. Тому потові залози можуть змінювати свою діяльність під впливом кори та підкіркових утворів ЦНС.

Розрізняють кілька типів ШГР, які пов'язані з різними ПФС людини. Величина ШГР приблизно пропорційна інтенсивності емоційного переживання.

Дуже важливим показником ПФС людини є *частота спонтанних ШГР*, яка являє собою стійку індивідуальну характеристику, що корелює з особистісними факторами і концентрацією уваги. Цей показник відбиває також рівень активації ЦНС і за величиною частоти спонтанних ШГР людей поділяють на стабільних і лабільних, які відрізняються за якістю виконання розумових завдань. Наявні натеper дані свідчать про те, що популяційний розподіл людей за частотою спонтанних ШГР є бімодальним з модами близько 1 та 5 ШГР/хв., хоча зустрічаються й лабільніші індивіди (18-19 ШГР/хв.).

ПФС людини можна визначити за *характером розподілу латентних періодів (ЛП) простих сенсомоторних реакцій*, оскільки час такої реакції (при незмінних інших умовах) є мірою збудливості, або активації ЦНС. З гістограм розподілу 100-200 простих сенсомоторних реакцій обчислюють такі інтегративні показники, як функціональний рівень системи, рівень функціональних можливостей, міру "організації" системи.

Електроенцефалографія. Після робіт Луїджі Гальвані (Luigi Galvani, 1737–1798), який виявив наявність "тваринної електрики" у жаби в дослідях 1791–1794 рр., дослідження електричної активності стало одним із основних методів вивчення нервової системи людини й тварин. Як було показано пізніше, електрична активність є основним процесом у всіх відділах нервової системи, визначаючи різноманіття її функцій. Записування біоелектричної активності головного мозку, яке отримало назву електроенцефалографії (ЕЕГ), почалося з 1930-х

років. Перший запис ЕЕГ у 1929 р. зробив німецький дослідник *Ганс Бергер* (Hans Berger, 1873–1941) у свого маленького сина.

Запис ЕЕГ у людини роблять із поверхні черепа. ЕЕГ відображає коливання в часі різниці потенціалів між двома електродами (рис. 2.1). Для розташування електродів використовують міжнародну схему "10-20". Кожне відведення позначають буквою, яка вказує на ділянку мозку, від якої його відводять, – F, O, T, P, C.

Виокремлюють такі ритми ЕЕГ мозку. *Альфа-ритм* із частотою 8–13 Гц і амплітудою 5–100 мкВ реєструють переважно в потиличній і тім'яній ділянках у стані спокою при закритих очах. *Бета-ритм* має частоту 18–30 Гц і амплітуду коливань близько 2–20 мкВ. Цей ритм локалізується здебільшого в передцентральної і фронтальної корі за умови неспання та середнього рівня напруження. *Гамма-коливання* охоплюють частоти від 30 до 120–170 Гц, а іноді і до 500 Гц. Амплітуда цих коливань становить близько 2 мкВ.

Цей ритм можна спостерігати в передцентральної, фронтальної, скроневої, тім'яної ділянках кори, а також в проєкційних зонах кори.

Дельта-хвилі мають частоту 0,5–4,0 Гц з амплітудою 20–200 мкВ. Зона їхнього поширення дуже варіює. За нормальних умов роботи мозку ці хвилі зазвичай неможливо зареєструвати. *Тета-хвилі* мають частоту 4–7 Гц з амплітудою 5–100 мкВ. Найчастіше ці хвилі реєструють у фронтальних зонах під час психоемоційного напруження. У скроневої ділянці реєструють так звані *каппа-хвилі* з частотою 8–12 Гц з амплітудою 5–40 мкВ. У ділянці вертексу можна зареєструвати так звані *лямбда-коливання* з частотою 12–14 Гц, амплітудою 20–50 мкВ. У зоні центральної (Роландової) борозни реєструють *роландичний*, або *аркоподібний мю-ритм*, який блокується пропріоцептивним подразненням. У скроневої ділянці кори виявляють *тау-ритм*, який блокують звукові подразники.

Малюнок ЕЕГ змінюється під час переходу від стану неспання до стану сну (рис. 2.1). Характерна ознака ЕЕГ при цьому – наявність *сонних веретен* з частотою 12–14 Гц, які

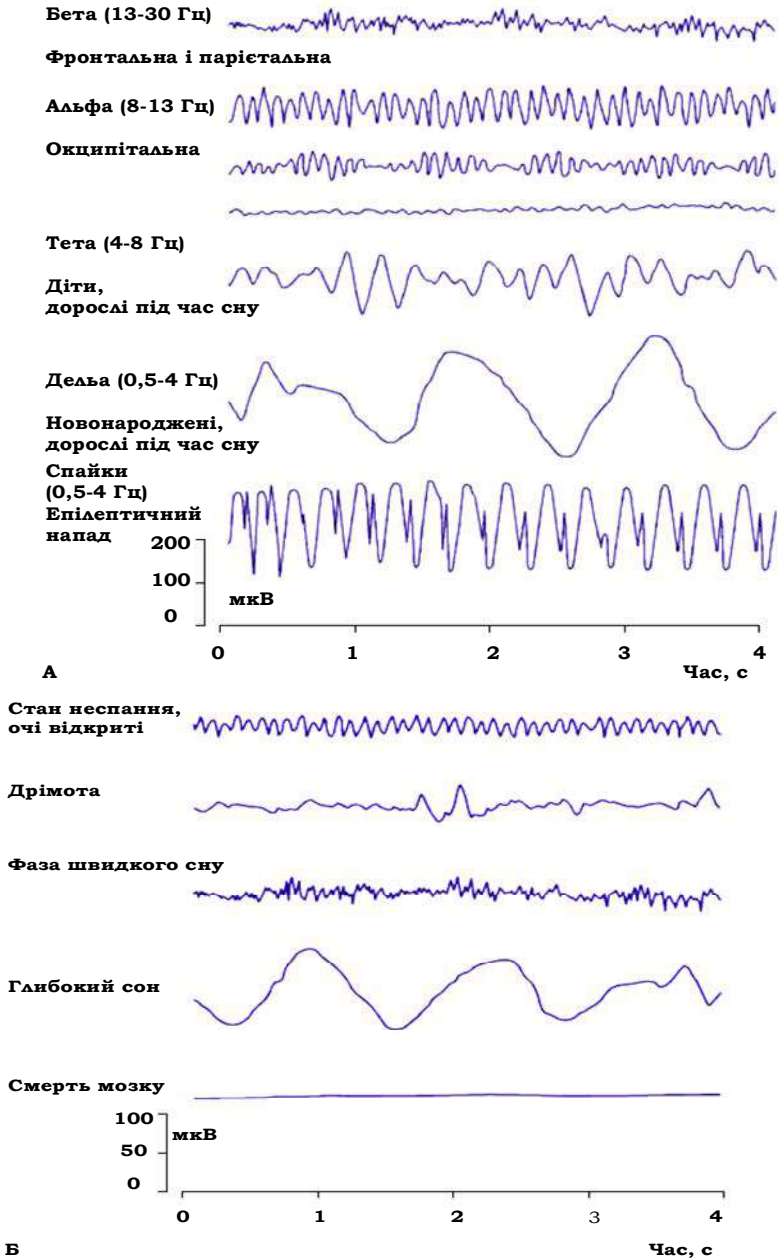


Рис. 2.1. А – приклад хвиль ЕЕГ людини, Б - ЕЕГ людини під час різних функціональних станів

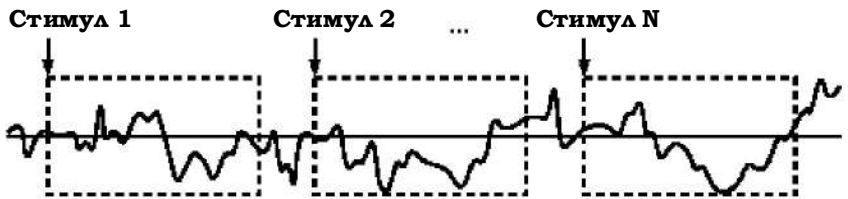
можна зареєструвати в багатьох відведеннях. ЕЕГ виявляє дуже характерні зміни за наявності в мозку джерел епілептичної (судомної) активності. ЕЕГ загалом дозволяє визначати функціональний стан мозку, тому є важливим неінвазивним діагностичним та експериментальним методом дослідження діяльності мозку людини. Ці можливості особливо розширилися з розвитком комп'ютерної техніки, яка дозволила застосувати для оцінювання ЕЕГ дуже інформативні методи спектрального й кореляційного аналізу ЕЕГ.

Викликані потенціали й потенціали, пов'язані з подією.

Сенсорні подразники викликають зміни сумарної електричної активності мозку у вигляді послідовності з кількох позитивних і негативних хвиль, які тривають протягом 0,5-1 с після стимулу. Ця відповідь отримала назву *викликаного потенціалу*. Оскільки ці зміни на фоновій ЕЕГ виявити дуже важко, то використовують кілька методів їх виявлення. Наприклад, *метод суперпозиції*, або *накладання*, передбачає, що ЕЕГ синхронізують із моментом подання стимулу, подаючи його багаторазово. Накладаючи ці ділянки ЕЕГ на фотоплівку, можна виявити найбільш стійкі частини реакції на стимул. Процедура суперпозиції для виявлення викликаних потенціалів занадто трудомістка, тому її було замінено сумацією ділянок ЕЕГ з отриманням так званого *усередненого викликаного потенціалу*, коли певні ділянки ЕЕГ за допомогою спеціальних аналогово-цифрових перетворювачів надходили для опрацювання до комп'ютера (рис. 2.2). Саме ця процедура дозволила широко застосовувати реєстрацію викликаних потенціалів для оцінювання ролі різних ділянок мозку в забезпеченні сенсорного сприймання.

Особливо важливим виявилось застосування цього методу для аналізу змін електричної активності мозку під час тієї або іншої рухової реакції. Якщо, усереднюючи зміни електричної активності, відлік робити від початку реакції, то отримуємо *потенціали, пов'язані з подією*.

Запис оригінальної ЕЕГ



Сумація сегментів ЕЕГ

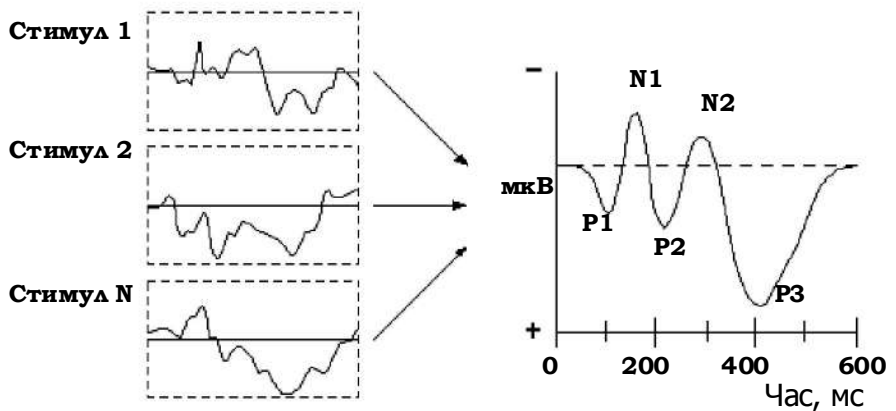


Рис. 2.2. Усреднения викликаних потенціалів на дію звуку
Момент дії звуку позначено стрілкою.

N_1, N_2 – негативні, P_1, P_2, P_3 – позитивні хвилі викликаного потенціалу

Магнітоенцефалографія. Біологічні магнітні поля мозку і різних органів дуже малі. Магнітне поле людського серця становить близько однієї мільйонної частини земного магнітного поля, а людського тіла – у 100 разів слабше. Магнітне поле серця вперше було записано в 1963 р. Перші виміри електромагнітного поля мозку – *магнітоенцефалограма* (МЕГ) – здійснив *Джек Коен* (Jack Cohen, нар. 1933) із Массачусетського технологічного інституту в 1968 р. Перші

потенціали, викликані за допомогою магнітометрів, було одержано кілька років потому.

Магнітні хвилі, проходячи через тканини, згасають менше за електричні сигнали, і, таким чином, МEG може мати вищу роздільну здатність, ніж EEG. Отже, основною перевагою МEG над EEG і є її здатність більш точно ідентифікувати джерело зареєстрованої активності.

Основою МEG-датчика є чутливий пристрій, який містить кільця, виготовлені з надпровідника; вони потрібні для реєстрації дуже слабких магнітних полів мозку. Це забезпечують так звані надпровідні квантомеханічні інтерференційні датчики, занурені в рідкий гелій при дуже низькій температурі, необхідній для надпровідності. Магнітометр має численні датчики, що дозволяє отримати просторову картину розподілу магнітних полів. Однак ці магнітометри досить дорогі, тому було створено квантові магнітометри з оптичною накачкою, у яких замість рідкого гелію застосовують пари лужного металу цезію. Сучасні магнітометри мають досить високу просторово-часову розрізняльну здатність (до 1 мм і 1 мс).

МEG порівняно з EEG має цілу низку переваг. Передусім реєстрація МEG відбувається безконтактним способом. МEG не зазнає перешкод від шкіри, підшкірної клітковини, кісток черепа, твердої мозкової оболонки тощо, оскільки магнітна проникність для повітря і для тканин людського організму приблизно однакові. У МEG реєструють лише джерела активності, розташовані паралельно черепу. Завдяки цим властивостям МEG дозволяє визначати локалізацію лише кіркових диполів, тоді як в EEG сумують сигнали від усіх джерел незалежно від їхньої орієнтації, що ускладнює аналіз їхнього розподілу. Ще однією перевагою є те, що реєстрація МEG не потребує індиферентного електрода і усуває проблему вибору місця для неактивного відведення. Для МEG, як і для EEG, існує проблема посилення співвідношення "сигнал – шум", тому теж потрібне усереднення і підсилення сигналів.

Транскраніальна магнітна стимуляція. Нейрофізіологам давно відомо, що про функцію різних ділянок мозку можна дізнатися шляхом електростимуляції. Наприклад, рухи можна викликати, стимулюючи моторну кору, відчуття викликають стимуляцією сенсорної кори, а комплексні когнітивні функції, такі, як мова, можна перервати стимуляцією мовних ділянок кори. Проте таку техніку можна використати лише під час хірургічного втручання.

Якщо створити змінне магнітне поле і його джерело помістити недалеко від черепа, то за фізичними законами в ділянках мозку, розташованих біля цього джерела змінного магнітного поля виникне індукований електричний струм, тому мозкові функції в ділянках, які містяться в безпосередній близькості від подразника, перервуться. У новій, не хірургічній (неінвазивній) техніці картування мозку, яка називається *транскраніальна магнітна стимуляція* (ТМС), маленьке кільце, розміщене на поверхні черепа, стимулює нейрони в ділянках мозку, які містяться безпосередньо під кільцем. ТМС застосовують як для діагностики, так і в обстеженнях, тому що вона не загрожує здоровому мозкові.

Однією із цікавих знахідок, отриманих із застосуванням ТМС, є виявлення значних індивідуальних відмінностей у розмірах кіркових ділянок, які виконують однакові функції. Наприклад, площа моторної кори, яка керує рухами скелетних м'язів, варіює за розмірами в різних осіб. Мало того, виявилось, що розміри ділянок моторної кори залежать від досвіду (наприклад, особи, які опановують складні моторні навички, схильні мати більшу моторну кору). Мовні ділянки мозку так само розрізняються за площею в різних осіб і є функцією того, скільки мов знає особа.

2.2.1. Методи візуалізації мозку

2.2.1.1. Статичні (структурні) методи візуалізації мозку

Рентгенограма мозку. Окрім хірургічного, першим методом втручання в живий мозок з метою побачити, що ж там "усередині", була рентгенографія мозку. Цей метод був і надалі залишається важливим під час медичного діагностування, особливо в неврології, для виявлення пухлин, інсульту, судинних ушкоджень. Найбільш очевидним обмеженням цього методу є отримання статичного двовимірного зображення того, що насправді є динамічною тривимірною структурою. На сьогодні, використовуючи потужні комп'ютери, можна створювати динамічні тривимірні зображення живого мозку, при цьому не лише більш точно локалізуючи порушення, але також визначаючи зміни нормальної діяльності мозку, пов'язаної з поточною поведінкою. Ці нові методи дозволяють створювати єдиний образ структури й функції мозку.

Спочатку ми розглянемо деякі більш ранні статичні методи дослідження, а потім уже перейдемо до нових динамічних методів візуалізації живого мозку.

Перший широко використовуваний метод отримання візуального зображення мозку, звичайна рентгенографія, полягає в тому, що рентгенівські промені проходять через череп до рентгеночутливої плівки. Коли промені проходять через голову, то їх поглинають різні тканини: сильніше – щільні тканини, такі, як кістки; менше – нервова тканина й ще менше – рідини, які містяться в кровоносних судинах і шлуночках. У результаті цього одні ділянки плівки отримують більшу дозу рентгенівських променів, а інші – меншу. Після оброблення плівки проявляється локалізація різних типів тканин. Радіографію до сьогодні використовують для дослідження черепа щодо переломів і мозку – для виявлення значних ушкоджень.

Пневмоенцефалографія – це метод підсилення звичайної рентгенографії за рахунок повітря, яке не поглинає рентгенівське проміння. Спочатку невелику кількість

цереброспинальної рідини виділяють із субарахноїдального простору спинного мозку обстежуваного й заміщують повітрям, потім у положенні сидячи роблять рентгенографію; повітря при цьому рухається вгору вздовж спинного мозку і потрапляє в систему шлуночків. Завдяки тому, що тепер усередині шлуночків міститься повітря, їх чітко видно на зображенні. Цей метод має діагностичну цінність (збільшені шлуночки можуть означати втрату мозкової тканини, а звужені – указувати на наявність великого процесу, тобто пухлини), але це – дуже болюча процедура, тому її замінюють новітніми неінвазивними методами візуалізації мозку.

Ангіографія. Ангіографія схожа на пневмоенцефалографію, за винятком того, що речовину, яка поглинає рентгенівські промені, вводять у кров'яне русло. Присутність радіографічної мітки в крові створює гарне зображення кровоносних судин, виявляючи ненормальності (аномалії), які можуть впливати на рух крові. Проте ін'єкція речовини в кров'яне русло небезпечна, і може бути болючою, тому нові методи візуалізації мозку теж замінюють ангіографію.

Комп'ютерна томографія. Сучасна ера методів візуалізації мозку розпочалася в 1970-х роках, коли *Аллан Кормак* (Allan McLeod Cormack, 1924–1998) і *Годфрі Гаунсфелд* (Godfrey Newbold Hounsfield, 1919–2004) незалежно один від одного розвинули підхід, який зараз називається *рентгенівська комп'ютерна томографія* (КТ) (від грец. *tome* – перетин, *grapho* – пишу) або КТ-сканування. А.Кормак і Г.Гаунсфелд виявили, що якщо пропускати вузький пучок рентгенівського проміння через один і той самий об'єкт під багатьма різними кутами, створюючи багато різних його зображень, а потім за допомогою комп'ютера й математичних методів зібрати зображення воедино, то виникає тривимірне зображення мозку.

Як ми вже зазначали вище, поглинання рентгенівських променів залежить від щільності тканини. Програмне забезпечення КТ-сканування переводить ці відмінності в поглинанні променів у контрастно-перевернуте зображення мозку. Наприклад, світлі кольори позначають ділянки з низькою

щільністю, а темні кольори вказують на ділянки, які мають високу щільність, хоча на первинному зображенні більш щільні ділянки найсвітліші, а біла та сіра речовина – гомогенні. Проте шлуночки мозку, наповнені рідиною, а також ділянки ушкоджень, що мають менше нейронів і більше рідини, чітко віддиференціюються від здорової тканини мозку.

2.2.1.2. Динамічні (функціональні) зображення мозку

Розвиток КТ-сканування став важливим із двох причин. По-перше, у неврологічній практиці почали "зазирати всередину голови" без використання неприємних чи небезпечних процедур. По-друге, це надихнуло інших вчених використовувати складні математичні й комп'ютерні стратегії для розвитку інших методів реконструкції зображення, таких, як позитронно-емісійна томографія (ПЕТ), магніторезонансна томографія (МРТ) і функціональна магніторезонансна томографія (фМРТ).

Позитронно-емісійна томографія. Позитронно-емісійна томографія (ПЕТ) була першим після КТ методом отримання зображень мозку. ПЕТ-камера – це дугоподібно вигнута арка, у яку вмонтовано низку детекторів радіації; її розташовують навколо голови обстежуваного. Обстежуваному або вводять у кров'яне русло невелику кількість води з радіоактивною міткою, або дають вдихати газ, який містить радіоактивні молекули. Радіоактивні молекули є мінімальною загрозою для обстежуваного, тому що вони дуже нестійкі і розпадаються за кілька хвилин. Під час розпадання вони випускають частинки, які реєструє ПЕТ-камера. Комп'ютер реконструює варіації в кількості потоку частинок із різних ділянок і створює зображення частин мозку. Оскільки радіоактивні молекули містяться в кров'яному руслі, то відмінності в зображенні виявляють ділянки з більшим і меншим кровотоком. Ці відмінності зазвичай зображають ділянками різного кольору. Кольорові зображення, створені під час різних типів розумової

діяльності, указують, які ділянки мозку активуються під час виконання певної когнітивної функції.

ПЕТ заснована на унікальних властивостях позитронів (рис. 2.3). Після ін'єкції радіоактивної речовини в кров або потрапляння її в кровоносне русло через легені, кров доносить її до мозку, випускаючи позитрони. Ці маленькі, позитивно заряджені радіоактивні частинки вилітають з ядер радіоактивних атомів тому, що ці ядра мають нестачу нейтронів і тому нестабільні. Наприклад, ядра радіоактивних форм кисню – O^{15} , мають вісім протонів і сім нейтронів, тоді як стабільні нерадіоактивні форми кисню, який ми вдихаємо – O^{16} , мають по вісім протонів і нейтронів. У нестабільних ядрах зайвий протон розпадається на позитрон і нейтрино. Позитрони, випущені з ядер, утрачають свою кінетичну енергію, пролетівши всього кілька міліметрів у мозковій тканині і, гальмуючись, притягуються до негативно заряджених електронів. Зустрічаючись, позитрон і електрон анігілюють (взаємно знищуються), а їхня енергія створює два дуже потужні анігіляційні гамма-промені, які розлітаються з місця анігіляції в протилежних напрямках.

Маючи велику енергію, анігіляційні фотони залишають голову зі швидкістю світла. У ПЕТ-камері пари детекторів фотонів розташовані один навпроти одного у вигляді кільця, яке оточує голову.

Спарені детектори запрограмовані таким чином, що вони реєструють подію (анігіляцію) лише тоді, коли по них обох ударяють анігіляційні фотони одночасно. Такі одночасні удари підраховують, і їхню кількість конвертують у зображення току крові в мозку протягом першої хвилини після ін'єкції. Оскільки радіоактивна речовина введена в кров, то ділянки мозку з більшим кровотоком випускають більше фотонів. З використанням багато детекторних кілець, кожне з яких реєструє промені з певного перерізу мозку, реєструють анігіляційні події з багатьох перерізів мозку. Сучасні ПЕТ-камери можуть отримувати множинні паралельні зрізи

одночасно. Кожне зображення складається з вокселів (*voxels*), або тривимірних ділянок зображення розміром 2 мм^3 .

Відтінки на зображеннях указують на щільність анігіляційних подій. ПЕТ не відображає нейронну локальну активність прямо; радше вона є індикатором нейронної активності на підставі того, що потік крові зростає в тих ділянках, де підвищується нейронна активність.

Щоб зробити висновки про зв'язки між розумовою активністю і потоком крові, ПЕТ-дослідники мають застосовувати статистичний прийом. Вони беруть патерн току крові, зареєстрований під час залучення обстежуваного до експериментального завдання, і вираховують із нього патерн току крові, зареєстрований в обстежуваного в певному контрольному стані (наприклад, коли той спокійно лежить із закритими очима).

Радіоактивні речовини, що їх використовують у ПЕТ, мають півперіод розпадання від хвилин до годин, наприклад, від 2,2 хвилин для радіоактивного кисню до трохи більше ніж година – для радіоактивного фтору. Відповідно, радіоактивні речовини мають бути біля ПЕТ-апарата безпосередньо перед використанням, потребуючи наявності циклотрону поряд з експериментальною камерою. Незважаючи на дорожнечу всієї цієї апаратури, ПЕТ має важливі переваги порівняно з іншими методами візуалізації. Однією з переваг є те, що ПЕТ можна застосовувати для дослідження загасання широкого набору радіохімікаліїв. Буквально сотні радіохімікаліїв застосовують у ПЕТ для картування широкого спектра мозкових змін і станів, зокрема і зміни рН, глюкози, кисню, амінокислот і білків.

ПЕТ також можна використовувати для виявлення відносної кількості певного нейромедіатора, щільності нейромедіаторних рецепторів, метаболічної активності, пов'язаної з навчанням, отруєнням мозку чи віковими дегенеративними процесами.

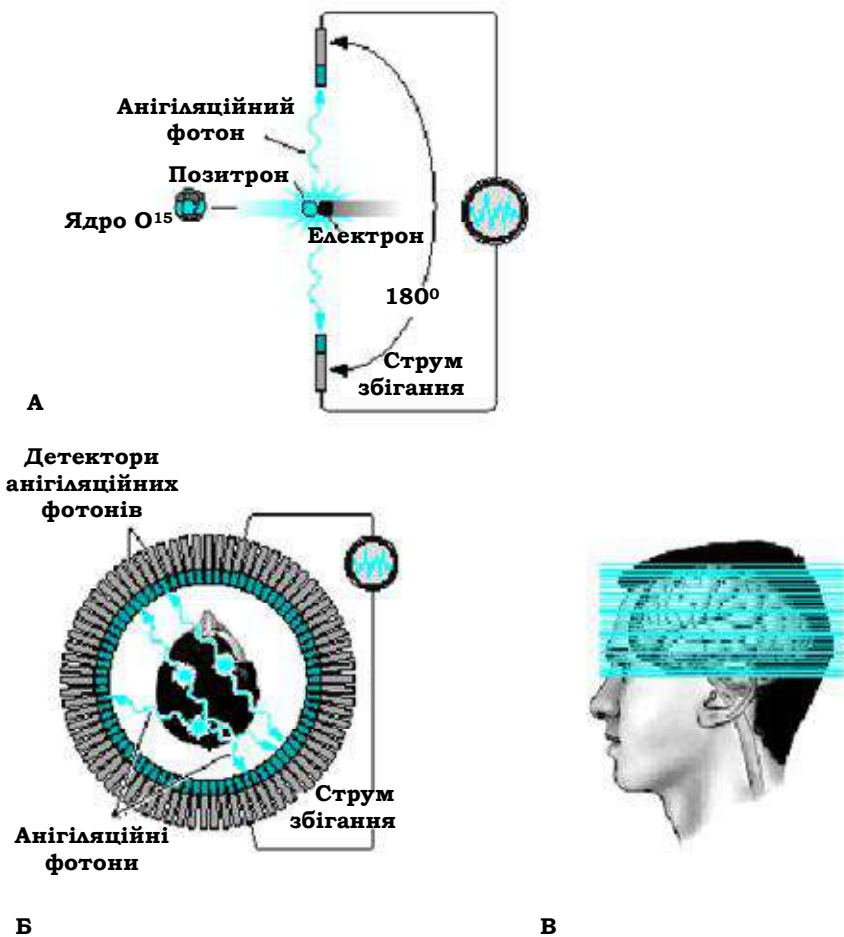


Рис. 2.3. Метод отримання ПЕТ-зображення: А – позитрон, вивільнений нестабільним ядром O^{15} , зустрічається з електроном, унаслідок чого вони перетворюються на два анігіляційні фотони, які розлітаються у двох протилежних напрямках; Б – навколо голови обстежуваного розташовані численні детектори променів; В – на паралельних горизонтальних зрізах одночасно реєструють 63 зображення

Магніторезонансна томографія (МРТ) є методом неінвазивного створення зображення м'яких тканин тіла людини. Назву свою вона отримала тому, що для отримання зображення шляхом генерування сигналів мозку застосовують великий магніт і радіочастотні пульсації з певним резонансом. МРТ можна застосовувати для вивчення як анатомії мозку, так і нейронних функцій, а оскільки при цьому не застосовують іонізуюче випромінювання, то цей метод досить безпечний для повторних застосувань. Проте МРТ протипоказана людям із підвищеною судомною готовністю, хворим на епілепсію, особам із вживленими кардіостимуляторами, із порушеннями ритму серця. Стандартний клінічний МРТ-сканер зазвичай має тривимірне розрізнення з розміром вокселя менш ніж 1 мм^2 , що означає можливість розрізнити ділянку тканини такого розміру.

МРТ основана на тому принципі, що ядра атомів водню, які складаються з одного протона, поведуться, як намагнічені частинки, які обертаються. Іншими словами, кожний протон можна розглядати як магнітний диполь, а оскільки протон обертається, то один кінець його осі створює північний полюс намагніченої частинки, а інший – південний. Зазвичай протони орієнтовані безладно, і тому будь-який шматочок тканини (усі м'які тканини містять воду, яка містить водень) є електронейтральним (рис. 2.4). Коли створюється зовнішнє магнітне поле, то в такому полі протони, які обертаються, орієнтуються по силових лініях цього поля, і всі їхні осі стають паралельно розташованими. Обертаючись, протони створюють електричний струм і, оскільки їхня щільність варіює в різних тканинах мозку (цереброспінальна рідина, мієлін, нейрони), то датчик, чутливий до таких струмів, можна застосувати для створення зображення щільності протонів мозку під час їх паралельного розміщення. Більша частина зображень створюється в магнітному полі силою 1,5 Тл. Зважаючи на те, що 1 Тл дорівнює 10000 Гс, а магнітне поле Землі становить лише близько 0,5 Гс, то це значить, що для створення МРТ зображення потрібен дуже великий магніт.

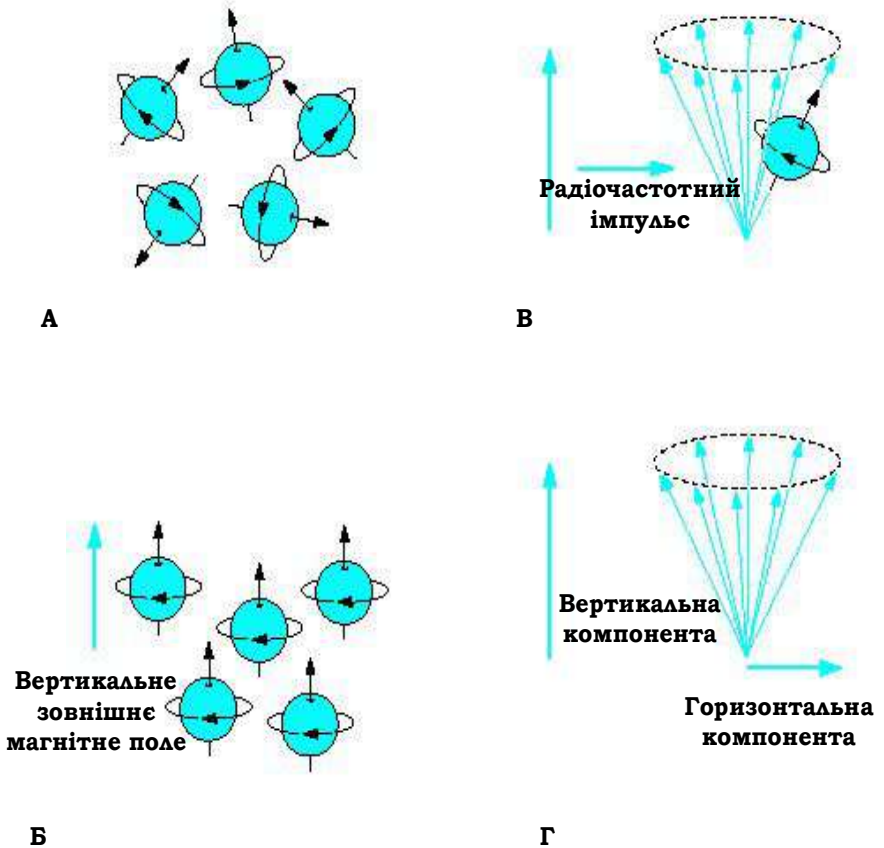


Рис. 2.4. Фізика МРТ: А – рух протонів водню за нормальних умов; Б – під впливом магнітного поля; В – під додатковим впливом горизонтального радіочастотного імпульсу; Г – коливання (прецесія) протонів, яке створює вертикальну й горизонтальну компоненти магнітного поля

Наступний крок – впливати на протони, які вишикувались паралельно, коротким радіочастотним імпульсом, і реєструвати зміни в електричному полі в результаті такого впливу. Під час дії радіочастотного імпульсу протони вже здійснюють два типи рухів: вони обертаються навколо своєї власної осі і навколо орієнтаційної осі.

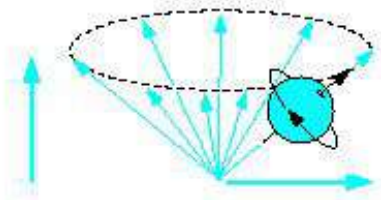
Це друге обертання називається *прецесією* (прецесія – коливання осі обертання). Уявіть рухи дзиги, коли вона сповільнює обертання навколо власної осі.

Після вимикання радіочастотного імпульсу протони, які обертались навколо своєї горизонтальної осі синхронно, починають утрачати горизонтальну компоненту обертання й синхронність один стосовно одного. Цей процес загасання зазвичай описують двома постійними часу T_1 і T_2 . Для T_1 детектор струму, який має горизонтальну орієнтацію стосовно вертикальної осі шиккування протонів у магнітному полі, вимірює час, протягом якого вони переходять до орієнтації лише в першому магнітному полі (тобто наростає вертикальна компонента). Для T_2 другий детектор, маючи орієнтацію, перпендикулярну до першого детектора, вимірює швидкість, з якою протони втрачають синхронність навколо горизонтальної осі, після виключення радіочастотного імпульсу (загасання горизонтальної компоненти) (рис. 2.5).

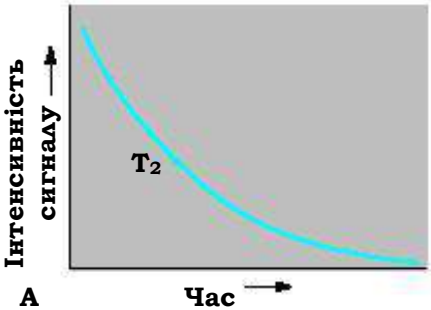
Протони мають різну швидкість загасання й відповідні T_1 і T_2 часові константи залежно від того, чи містяться вони в ліпідах, спинномозковій рідині, нейронах, кістці чи інших тканинах.

Таким чином, якщо електричний струм вимірювати в певний часовий проміжок, наприклад, посередині часу загасання, то можна виміряти відмінності складу навколишніх тканин (рис.2.6).

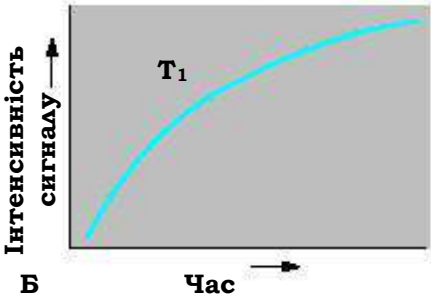
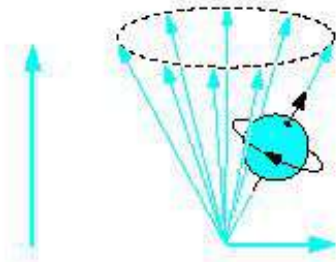
Наприклад, час загасання для спинномозкової рідини менший, ніж для білої речовини. Ці відмінності для постійних часу можна перетворити на зображення мозку, створені з градієнтів, які відповідають різним тканинам. Можна використовувати як константу T_1 , так і T_2 , хоча в кожній конкретній ситуації більш інформативною може бути або одна, або інша. Наприклад, T_2 -зображення більш чутливе до відмінностей між ушкодженими й інтактними тканинами і, таким чином, корисне для виявлення ушкоджень.



Коли горизонтальний радіоімпульс вимикається,...



... горизонтальна компонента (константа часу T_2) загасає



... а вертикальна компонента (константа часу T_1) збільшується.

Рис. 2.5. Константи часу магнітрезонансного зображення

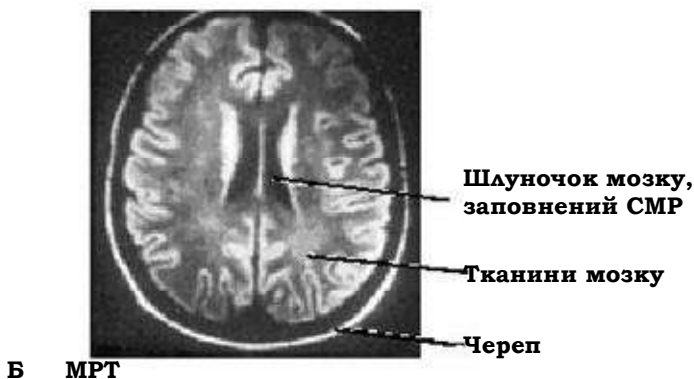


Рис. 2.6. Зображення різних частин мозку залежно від часу загасання протонів: **А** – різний рівень загасання протонів у різних тканинах; **Б** – зображення різних частин мозку

МРТ-дослідження здійснюють таким чином. Обстежуваний перебуває в положенні лежачи, його голова розміщена в центрі магнітних кілець, і він має залишатись якомога менше рухомим

(слід зробити корекції для невеличких рухів голови і мозку внаслідок пульсації кровеносних судин). Відмінності в щільності різних структур зображено в кольорах; вони створюють транскраніальне зображення голови і мозку. Дво- і тривимірні зображення отримують, розміщуючи три магнітні поля навколо голови, кожне градуйоване вздовж осі. Їхні градієнти ефективно розділяють тканину на шари. Розділення шарів створює одноміліметрові вокселі, кожний із яких має унікальний сигнал. Комп'ютер створює математичне перетворення вокселів, складаючи зображення мозку.

Функціональна магніторезонансна томографія. Було виявлено, що протягом зростання функціональної активності мозку зростає споживання кисню внаслідок збільшення кровопостачання його окремих ділянок. Після нейронної активації кількість оксигемоглобіну в результаті локального розширення кровеносних судин зростає. Зміни у вмісті кисню в крові змінюють магнітні властивості води у складі крові, впливаючи на сигнал МРТ. Крива змін T_2 є більш крутою для дезоксигемоглобіну, ніж для оксигемоглобіну.

МРТ може точно відображати ці зміни в магнітних властивостях крові локальних ділянок мозку (рис.2.7). Такі зображення називаються функціональна МРТ (фМРТ).

Щільність капілярів кори головного мозку дозволяє просторове розрізнення фМРТ на рівні 1 мм. Отже, фМРТ має краще просторове розрізнення, ніж ПЕТ (крім того, фМРТ можна використовувати для точної оцінки метаболічних змін у мозку окремого обстежуваного, жодні усереднення кількох обстежуваних не потрібні). З іншого боку, оскільки зміни току крові тривають близько третини секунди, то часове розрізнення фМРТ не є таким точним, як у ЕЕГ чи ППП. Ще одним недоліком цього методу є висока ціна апаратів МРТ. Стандартні МРТ, що їх використовують у клініках, не мають такого високого розрізнення, яке необхідне для наукових досліджень, тому для нейродосліджень слід купувати навіть ще дорожче обладнання. Крім того, деяким обстежуваним може бути важко витримати фМРТ-обстеження. Вони мають нерухомо лежати в

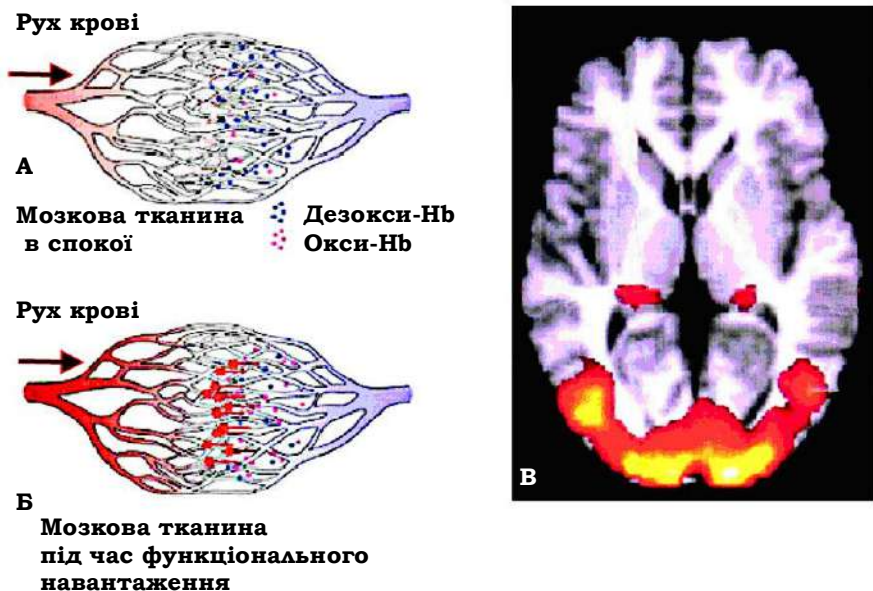


Рис. 2.7. Дослідження активності різних ділянок мозку методом функціонального магнітного резонансу (фМРТ):

А – кровотік у стані спокою; Б – кровотік у стані активності; В – зростання споживання кисню ділянками потиличної (зорової) кори та бічними колінчастими тілами під час зорового навантаження

довгій шумній трубі, що може викликати клаустрофобічні відчуття. Замкнений простір також обмежує типи поведінкових досліджень. Зазвичай проблеми із браком простору і рухливості розв'язують, примушуючи обстежуваного дивитись на зображення, показані у дзеркалах, і реагувати на них рухами пальців. Незважаючи на ці недоліки, МРТ і фМРТ надає цінну інформацію щодо структури й функцій мозку.

Магніторезонансна спектроскопія. Зображення, що їх створює МРТ, насправді відтворюють щільність води в різних тканинах мозку. Ядра водню, на які впливає магнітне поле МРТ,

містяться в молекулах води, а вода становить 80 % від м'якої тканини мозку. Отже, МРТ не відображає 20 % матеріалу мозку, включаючи всі макромолекули (ДНК, РНК, більшу частину протеїнів і фосфоліпідів), клітинні мембрани, гранули (такі, як мітохондрії) і гліальні клітини. Ці 20 % мозку зображають, використовуючи магнітну техніку, яка називається *магніторезонансна спектроскопія* (МРС). У МРС саме частота радіохвиль визначає, яку тканину буде зображено. Зміна частоти радіохвиль дозволяє зобразити різні компоненти у цих 20 % мозку.

Одним із застосувань МРС є виявлення N-ацетил-аспартату, речовини, яка міститься як у нейронах, так і в гліальних клітинах, виступаючи маркером клітин мозку. МРС-зображення цієї речовини відрізняє клітини мозку від інших речовин. Аналіз N-ацетил-аспартату можна використовувати, щоб виявляти втрати клітин мозку в разі дегенеративних захворювань чи втрати мієліну через демієлінізуючі хвороби (наприклад розсіяний склероз). Креатин використовують для подальшого вдосконалення МРС-аналізу. Він міститься в нейронах у набагато більших концентраціях, ніж у глії, і тому його можна використовувати як нейронний маркер (наприклад, для визначення втрати нейронів у разі певних дегенеративних хвороб). МРС може також відображати деякі молекули, залучені в передавання інформації між нейронами, зокрема і холін, попередник ацетилхоліну, і глутамат, збуджувальний нейропередавач у мозку. У майбутньому, імовірно, МРС буде здатною створювати зображення багатьох інших молекул мозку і відкриє широку дорогу для дослідження розвитку мозку, його функцій і хвороб.

РОЗДІЛ 3

СЕНСОРНІ СИСТЕМИ

3.1. Загальні принципи організації і функціонування

Всі живі організми на Землі живуть в умовах постійних змін довкілля, яке оточує ці організми, тоді як саме існування будь-яких організмів можливе лише за умови підтримання певної внутрішньої сталості. Іншими словами, живе, щоб вижити, мусить реагувати на зміни у зовнішньому середовищі і пристосуватись до цих змін. Це зумовило появу у всіх без винятку живих систем здатності до реакції на ті зміни довкілля, які визначають їхнє виживання. На перших етапах такі реакції живого на зміни в зовнішньому середовищі забезпечувала їхня загальна здатність до *подразливості*. Із ускладненням та розвитком живого і появою нервової системи реакції на зміни у зовнішньому та внутрішньому середовищі починають визначатися через *чутливість*, яку забезпечують спеціалізовані *органи чуття* та зв'язані з ними ділянки нервової системи, об'єднані у певну *сенсорну систему* (від лат. *sensus* — чуття). Розвиток сенсорних систем у вищих тварин і людини приводить до появи *сприйняття*, що визначає їхню здатність реагувати одночасно на цілий комплекс подразників і створювати певні образи.

Завдячуючи інформації про зовнішнє і внутрішнє середовище, яку організм отримує за допомогою сенсорних систем, він може, орієнтуючись у просторі й часі, доцільно організовувати поведінку для задоволення всіх своїх потреб.

У сенсорній фізіології ключовими є поняття: рецептор, орган чуття, сенсорна система (аналізатор).

Рецептори — це кінцеві спеціалізовані нервові, нейроепітеліальні чи епітеліальні утвори, призначені для трансформації енергії різних подразнень на специфічну активність нервової системи. Відмінність рецепторних клітин від інших полягає в тому, що для них, по-перше, енергія

подразника є лише стимулом для запуску процесів, які здійснюються за рахунок потенційної енергії, накопиченої внаслідок процесів обміну в самій клітині. По-друге, рецептор передає інформацію у вигляді електричного або хімічного сигналу, який обов'язково сприймається іншими клітинами, не здатними самостійно сприймати енергію зовнішнього подразника.

Орган чуття — це комплекс рецепторів з іншими неречепторними клітинами чи тканинами, що виконують допоміжні функції, які сприймають подразнення певного виду (органи зору, слуху, смаку тощо). Ті форми стимулів, на які орган чуття реагує оптимально, називають *адекватними*.

Сенсорна система (аналізатор за І.П.Павловим), — це анатомо-фізіологічний утвір, до якого входять рецепторний апарат, провідні нервові шляхи та структури центральної нервової системи і який сприймає, передає, трансформує, аналізує інформацію і створює специфічне відчуття. Розрізняють *зорову, слухову, нюхову, смакову, гравітаційну, соматосенсорну* (шкірний, пропріоцептивний), *інтероцептивну сенсорні системи* (аналізatori). У кожному з них виділяють *рецепторний, провідниковий та мозковий* рівні (відділи).

Основними функціями сенсорних систем є:

- 1) рецепція сигналів;
- 2) перетворення рецепторного потенціалу в імпульсну активність нервових шляхів;
- 3) передавання нервової активності до сенсорних ядер;
- 4) перетворення нервової активності в сенсорних ядрах на кожному рівні;
- 5) аналіз властивостей сигналу;
- 6) ідентифікація властивостей сигналу;
- 7) класифікація і розпізнавання сигналів.

При дії на організм подразників за участю сенсорних систем виникають *відчуття* – відображення властивостей предметів об'єктивного світу. Сенсорні системи забезпечують живі організми інформацією про оточуюче середовище для пошуку

їжі, особин протилежної статі, уникнення небезпеки, орієнтації в часі і просторі і т.д. Подразники (стимули) поділяють:

1) за *модальністю*, тобто за тією формою енергії, яка властива кожному із них: механічні, хімічні (молекули, йони), температурні, осмотичні, світлові (фотони), електричні;

2) за *відповідністю* до рецептора: адекватні, неадекватні;

3) за *силою*: підпорогові, порогові, надпорогові.

Кожна модальність має 4 розмірності: *якісну, кількісну, просторову і часову*. Всередині кожної модальності можна провести подальший поділ у відповідності з видом сенсорного враження, або його *якості*. Так, наприклад, модальність “зір” може бути охарактеризована якостями колір і яскравість (позиція на сірій шкалі) (табл.3.1).

В той час, як вид сенсорного враження визначається його модальністю і якістю, його інтенсивність можна назвати *кількістю*. Кількісна характеристика сенсорного враження відповідає силі стимулу.

Просторова і часова розмірності відчуттів співвідносять відчуття з навколишнім світом. Наприклад, коли дещо доторкується до шкіри, можна локалізувати його положення на тілі. Так само світловий стимул сприймається як такий, що надходить з певної ділянки поля зору. Кожне відчуття має часовий компонент (початок, закінчення і тривалість).

Адекватний подразник – це такий подразник, порогова інтенсивність якого значно нижча, ніж для будь-яких інших типів подразників. Наприклад, для зорового аналізатора відчуття можуть викликати лише декілька квантів світла, для нюхового – декілька молекул пахучої речовини. В той же час, різниця між світловим та механічними пороговими подразниками для рецепторів ока складає близько 13-14 порядків.

Таблиця 3.1.

Головні типи сенсорних модальностей (Г.Шеперд, 1987)

Сенсорна модальність	Форма енергії	Рецепторний орган	Рецепторні клітини
Хімічна Звичайні речовини Артеріальний кисень Токсини (блювота) Осмотичний тиск Глюкоза рН (спинно-мозкова рідина)	Молекули Напруга O ₂ Молекулярна Осмотичний тиск Глюкоза Іони	Різні Каротидне тільце Довгастий мозок Гіпоталамус Гіпоталамус Довгастий мозок	Вільні нервові закінчення Клітини і нервові закінчення Хеморецепторні клітини Осморецептори Глюкорелептори Клітини епендими
Смак	Іони і молекули	Язик і глотка	Клітини смакових сосочків
Запах	Молекули	Ніс	Нюхові рецептори
Соматосенсорна Дотик Тиск	Механічна Механічна	Шкіра Шкіра і глибокі тканини	Нервові закінчення Інкапсульовані нервові закінчення
Температура	Температура	Шкіра, гіпоталамус	Нервові закінчення і центральні нейрони
Біль	Різні	Шкіра і різні органи	Нервові закінчення
М'язова Тиск в судинах Розтягнення м'язу Напруження м'язу Положення суглоба	Механічна >> >> >>	Кровоносні судини М'язове веретено Сухожилльні органи Суглобова сумка і зв'язки	Нервові закінчення >> >> >>
Рівновага Лінійне прискорення Кутове прискорення	Механічна Механічна	Вестибулярний орган >>	Волоскові клітини >>
Слух	Механічна	Внутрішнє вухо (завитка)	Волоскові клітини
Зір	Електромагнітна	Око (сітківка)	Фоторецептори

3.2. Структурно-функціональна організація сенсорних систем

Сенсорні системи складаються із таких основних відділів:

- 1) периферичного (рецепторного);
- 2) провідникового;
- 3) кіркового (центрального).

Існують деякі основні механізми, спільні для всіх сенсорних модальностей. Ці механізми діють на трьох основних рівнях: рецептори; провідні шляхи; нервові сітки, які лежать в основі сенсорного сприйняття (табл.3.2).

Таблиця 3.2.

Спільні механізми переробки сенсорної інформації на рівні рецепції, нейронних сіток і сприйняття (Г.Шеперд, 1987)

Рецепція	Нейронні сітки	Сприйняття
механізми: перетворення; рецепторний потенціал; електротонічний потенціал; кодування імпульсами	дивергенція- конвергенція; рецептивні поля; підсилення контрасту; відцентрова регуляція	нейронні ансамблі; кодування інтенсивності; виокремлення окремих ознак;
властивості: виявлення; специфічність; інтенсивність; адаптація; підсилення;	виявлення; специфічність; інтенсивність; адаптація; підсилення;	поріг розрізнення якості; оцінка величини; адаптація; просторове розрізнення гострота

3.2.1.Класифікація рецепторів.

Існує велике різноманіття рецепторних клітин, які, виходячи з певних принципів, можна об'єднувати в певні класи чи типи.

Залежно *від модальності* подразника, що сприймається, виділяють:

Механорецептори. У безхребетних існує первинна механочутливість всією поверхневою мембраною (бактерії, найпростіші) і спеціалізованими рецепторними клітинами. У хребетних механорецептори поділяються на рецептори шкіри, серцево-судинної системи, внутрішніх органів, опорно-рухового апарату (безвійкового типу) та акустико-латеральної системи (волоскові-війкові).

Терморецептори поділяють на *теплові* і *холодові* – збуджуються опосередковано через вплив теплового випромінювання на температуру шкіри. Особливу групу складають спеціалізовані інфрачервоні рецептори (у гримучих змій). Крім шкірних терморецепторів, виділяють внутрішні та центральні.

Хеморецептори. Цю групу складають нюхові, смакові та інтерорецептори (судинні та тканинні).

Фоторецептори. Всі вони, незалежно від місця розташування, реагують на світлову енергію.

Електрорецептори сприймають електромагнітні коливання. Розміщені в складі бічної лінії круглоротих, пластино-зябрових, багатьох костистих риб.

Больові (ноціцептори) представлені вільними нервовими закінченнями, подразниками для яких є механічні, термічні, хімічні чинники (гістамін, брадикінін, K^+ , H^+ , та ін.)

За розташуванням в організмі виділяють *екстеро-* (зір, слух, смак, нюх, тактильна чутливість, вестибулярна чутливість) та *інтрерорецептори* (рецептори внутрішніх органів, м'язів). У екстерорецепторів більше виражена спеціалізація – дуже висока чутливість до адекватного подразника, і тому вони переважно є мономодальними (реагують на подразники однієї модальності). Більшість інтерорецепторів - полімодальні (здатні реагувати на

декілька різних за модальністю подразників). При цьому важливо наголосити на тому, що різниця в порогах сприйняття адекватних і неадекватних подразників у полімодальних рецепторів на так яскраво виражена, як у мономодальних.

За швидкістю адаптації рецептори поділяють на:

Фазні, які швидко адаптуються — збуджуються на початковому і кінцевому періодах деформації мембрани. Прикладом слугують тільця Пачіні.

Тонічні, які повільно адаптуються — збудження триває протягом всього періоду деформації мембрани. До них належать пропріорецептори, больові, рецептори розтягнення легень тощо.

Фазно-тонічні або змішані. Для них характерним є те, що електричні процеси в них тривають протягом всього періоду дії подразника, однак амплітуда РП і частота ПД знижуються при тривалій дії подразників. Типовими представниками цього класу рецепторів є фоторецептори сітківки та терморецептори шкіри.

Завдяки наявності цих трьох типів рецепторів організм отримує інформацію про початок і кінець дії подразника, а також про його силу і тривалість.

За *структурно-функціональною* організацією розрізняють *первинночутливі* і *вторинночутливі* рецептори.

Первинно чутливі рецептори утворюють чутливі закінчення дендрита аферентного нейрона. Тіло розташоване в спинно-мозковому ганглії чи в ганглії черепно-мозкових нервів. Подразник діє безпосередньо на закінчення сенсорного нейрона. Центральний відросток – аксон. Ці рецептори філогенетично є більш давніми. До них належать нюхові, тактильні, больові, температурні, пропріорецептори.

Вторинно чутливі представляють собою спеціалізовані клітини епітеліального чи нейроектодермального походження, синаптично зв'язані із закінченням дендриту сенсорного нейрона. До них відносяться волоскові рецептори внутрішнього вуха, смакові, фоторецептори та рецепторні клітини бічної лінії.

3.2.1.2. Механізми збудження рецепторів

Діапазон стимулів, до яких пристосовані органи чуттів, можна пояснити філогенетично. Основні категорії модальностей взагалі притаманні більшій частині основних груп тварин. На рівні молекул і клітинних мембран основні рецепторні механізми в межах даної модальності мають багато схожих властивостей у різних типів і видів тварин.

Стимули мають бути «перекладені» із своїх різних форм енергій на єдину мову нервових сигналів. В рецепторних (сенсорних) клітинах відбувається перетворення, а також посилення сигналу за рахунок внутрішньої енергії метаболічних процесів.

Перетворювати стимул може вся клітина, але частіше - спеціальна її ділянка: мікрворсинки, війки, вільні або інкапсульовані нервові закінчення, мембрани спеціалізованих органел. Основні етапи перетворення від стимулу до імпульсного сигналу є такими. Взаємодія між стимулом і спеціальними молекулярними рецепторами в більшості випадків натепер вже достатньо досліджена. При цьому встановлено, що в більшості випадків рецептори на мембрані надзвичайно чутливі до стимулів. Взаємодія стимулу з рецептором, як правило, виявляє свою дію на мембранні канали, які дозволяють потоку іонів проходити через мембрану. Так, в хеморецепторі особлива молекула примушує рецепторну молекулу відсунути ворітну молекулу, тим самим пропускаючи потік іонів через канал. В механорецепторі, як припускають, розтягнення мембрани розширює канал, пропускаючи в нього іонний струм. В фоторецепторі хребетної тварини іонний струм проходить головним чином в темноті і блокується дією світла на мембрани дисків у рецепторі. Основною структурною одиницею більшості рецепторних апаратів є клітина із рухливими волосками чи війками. Ці волоски являють собою ніби периферичні рухомі антени, що діють подібно підсилювачам і беруть участь в трансформації подразника в нервовий сигнал. Волоскові клітини мають 9 пар периферичних фібрил (міозиноподібні молекули) і 2 центральні фібрили (виконують опорну роль). Завдяки їх

автоматичним рухам відбувається безперервний пошук адекватного стимулу.

Специфічною особливістю рецепторних мембран є те, що до їх складу включені пігменти, ферменти, АХ-естерази тощо, які запускають біохімічні цикли при взаємодії специфічного стимулу з рецепторними мембранами антен. Так чи інакше, а заряд мембрани змінюється, і виникає зміна мембранного потенціалу - *рецепторний потенціал* (РП). При цьому проникність мембрани змінюється лише в тій точці, в якій відбулась взаємодія стимулу з рецептором мембрани. Наступний етап процесу полягає в переході РП в ПД. Звичайно ділянки сенсорного перетворення (формування РП) і виникнення ПД просторово розділені. РП розповсюджується шляхом електротону до місця виникнення ПД в дендриті (дендрит – відросток нервової клітини, який передає сигнал до тіла клітини).

Стадії виникнення ПД для *первинно чутливих рецепторів*:

- I. Специфічна взаємодія подразника з мембраною рецептора на молекулярному рівні;
- II. Виникнення РП в місці взаємодії стимулу з рецептором;
- III. Електротонічне розповсюдження РП до збудливої ділянки дендрита сенсорного нейрона;
- IV. Генерація ПД;
- V. Проведення ПД по нервовому волокну в ортодромному напрямку.

Стадії виникнення ПД для *вторинно чутливих рецепторів*:

- I-III стадії співпадають з аналогічними етапами первинно чутливих рецепторів, але протікають на спеціалізованій рецепторній клітині і закінчуються на пресинаптичній мембрані;
- IV. Виділення медіатора пресинаптичними структурами;
- VI. Виникнення генераторного потенціалу (ГП) на постсинаптичній мембрані нервового волокна;
- VI. Електротонічне розповсюдження ГП по нервовому волокну;
- VII. Генерація ПД електрогенними ділянками цього волокна;

VIII. Проведення ПД по нервовому волокну в ортодромному напрямку.

У хребетних тварин первинно чутливі рецептори представлені тканинними рецепторами і пропріорецепторами, терморекцепторами та нюховими клітинами. До вторинно чутливих рецепторів належать органи бічної лінії (механо- і електрорецептори), волоскові клітини внутрішнього вуха, рецепторні клітини смакових цибулин і фоторекцептори ока хребетних.

Амплітуда РП змінюється плавно і неперервно у відповідності з інтенсивністю стимулу. Таким чином, сенсорна рецепція включає перехід від сенсорних стимулів, які змінюються неперервно, до нервових імпульсів, які діють за законом “все або нічого”. Це можна розглядати як перетворення аналогових сигналів у цифрові.

Спонтанна активність рецепторів. Для багатьох рецепторних структур (наприклад, волоскові механорецептори, деякі хемо- та електрорецептори) притаманна наявність фонові (спонтанної) активності. Така властивість може надавати деякі переваги порівняно з іншими типами рецепторів: підвищує чутливість аналізатора (не існує підпорогового стимулу - будь-яка слабка зміна РП змінює частоту імпульсації); дозволяє кодувати зміни в обох напрямках (визначати, в якому напрямку змінюється стимул).

Адаптація рецепторів. Найчастіше при тривалому подразненні відповідь на нього більшою чи меншою мірою слабне. Це явище називається *адаптацією*. В основі адаптації лежать складні процеси, які протікають як в самих рецепторах, так і в ЦНС.

Закон «специфічної енергії» Мюллера і його критика. Якість відчуття залежить від того, який орган чуттів збуджується. Один і той же зовнішній подразник, діючи на різні органи чуттів, викликає різні відчуття: наприклад, електричний струм, прикладений до ока, викликає зорові відчуття, до вуха – слухові і т.д. В той же час, характерне для даного органа чуттів відчуття може бути викликане багатьма різними впливами:

наприклад, при збудженні ока, викликаного світлом, механічним ударом або електричним струмом, виникає зорове відчуття.

Уявлення про адекватність подразників і їх високу подразнюючу для специфічних рецепторів силу дало підставу І.Мюллеру сформулювати в 1827р. закон «специфічної енергії органів чуттів». Згідно цього закону, рецептори відповідають на зовнішні подразники лише певною формою реакції, яка залежить від специфічної будови – «специфічної енергії» органів чуттів. Інакше кажучи, органи чуттів формують відчуття незалежно від типу подразника, у відповідності із закладеною в них енергією. Із вірно підмічених фактів ним був зроблений агностичний висновок про те, що відчуття начебто не дають нам вірного уявлення про зовнішній світ. Закон Мюллера обґрунтовано критикували Л.Фейєрбах, В.Ленін, назвавши його «фізіологічним ідеалізмом». Адекватність відчуття до реального подразника забезпечується таким чином: еволюційно органи чуттів сформовані так, що допускають до певних нервових закінчень лише певні види зовнішніх сигналів.

3.2.2 Провідні шляхи

Загальним принципом організації сенсорних систем, який пов'язаний з їх основною функцією – точним передаванням інформації, є розташуванням первинних сенсорних нейронів поза межами ЦНС. Тіла первинних сенсорних нейронів знаходяться у спинномозкових вузлах, у вузлах черепно-мозкових нервів, у сітківці, у нюховому епітелії. Закладаючись в межах ЦНС, в процесі ембріогенезу ці клітини мігрують на периферію. Пояснення полягає в тому, що на клітинах, які знаходяться в межах ЦНС, встановлюються синаптичні контакти з багатьма іншими нейронами, і ці сигнали можуть спотворювати, “зашумляти” первинний сенсорний сигнал, який необхідно точно і швидко передати до тих центрів, які відповідають за формування відповіді на подразник. Саме тому первинні сенсорні нейрони мусять “тікати” на периферію.

Для ЦНС характерне передавання сенсорної інформації через ряд центрів, в кожному з яких існують умови для переробки сигналів і їх інтеграції з іншими типами інформації.

Центральні шляхи бувають декількох видів. Одні передають інформацію від рецепторів одного типу - *специфічні сенсорні шляхи*. Інші внаслідок дивергенції та конвергенції з іншими входами стають все більш мультимодальними, або *неспецифічними*. Неспецифічні структури мозку мають особливе значення для підтримання загальної збудливості мозкових структур. Треті - таламокортикальні *асоціативні шляхи* - пов'язані з оцінкою біологічної значущості стимулів та міжсенсорною інтеграцією.

Всі сітки, які містяться в провідному шляху і пов'язані з ним, складають сенсорну систему.

Одним із суттєвих факторів еволюції є поступове формування багатоканальності передавання сигналів до вищих рівнів мозку. Чим більше каналів розташовано в межах даної сенсорної системи, тим більша кількість переключень притаманна кожному з них. Це необхідно для неспотвореної передачі інформації про окремі ознаки і деталі та при їх об'єднанні для формування цілісного образу.

Принцип зворотних зв'язків є одним із визначальних у формуванні будь-якої сенсорної системи. Доказом цього є те, що в кожній сенсорній системі поряд з висхідними (аферентними шляхами) знаходяться і низхідні (еферентні). Тобто, кожен рівень переключення сенсорної інформації не є просто релейною станцією, а утворює апарат, в якому може здійснюватись управління процесом передавання аферентної інформації тими центрами, які знаходяться вище. Ці центри виконують “настановну” функцію і пов'язані з міжсенсорною взаємодією, формують систему спільного кінцевого шляху до рецепторних утворів, беруть участь в механізмах фільтрації інформації.

Встановлено, що в межах сенсорної системи існують аферентні канали термінової передачі інформації (без переключень) в вищі мозкові центри. Вважають, що по них

здійснюється передналаштування вищих мозкових центрів до сприйняття наступної інформації, що веде до удосконалення конструкції мозку та підвищення надійності сенсорних систем. Надійність, крім того, забезпечується шляхом дивергенції і конвергенції на кожному рівні, упорядкованості і поетапності обробки інформації.

3.2.3. Центральний (кірковий) відділ аналізаторів

Функція кори полягає у формуванні відчуття і розпізнаванні сигналу. Центральний відділ представлений проєкційними (первинними і вторинними) та асоціативними (третинними) зонами кори (коркові проєкційні зони оточені асоціативними зонами тієї ж сенсорної системи).

Збудження від рецепторів у первинні зони направляється по специфічних шляхах. Основні аферентні шляхи в кору закінчуються на нейронах 3-4 шару, які найбільше розвинені в центральних відділах зорового, слухового та сомато-сенсорного аналізатора. Аферентні імпульси за участю зірчастих клітин кори (4-й шар) передаються до пірамідних нейронів 5-шару, які формують виходи з кори до інших структур. Нейрони первинних зон високо специфічні – вибірково реагують на певні ознаки подразника: напрямок руху, нахил лінії, певний колір. Нейрони вторинних зон полімодальні.

В корі вхідні та вихідні елементи утворюють так звані *колонки* – функціональні одиниці кори, організовані у вертикальному напрямку, діаметр яких становить 300-600 мкм і визначається зоною розподілу колатералей висхідного аферентного таламокортикального волокна. Між цими клітинами є багато зв'язків по вертикальній осі і мало - по горизонтальній. Збудження однієї колонки приводить до гальмування сусідніх. Так, наприклад, у зоровій (стріарній) корі виділяють колонки окодомінантності, орієнтаційні (за напрямком руху подразника). *Мікроколонки* реагують на окремі градієнти ознаки, яка виділяється (наприклад, певна орієнтація стимулу). *Макроколонки* об'єднують мікроколонки, що виділяють одну загальну ознаку (орієнтація), але реагують на

різні значення її градієнта (від 0 до 180°). *Гіперколонка* або *модуль* – вертикально організована ділянка кори, що виконує обробку різноманітних характеристик стимулу (орієнтація, колір, окодомінантність). Модуль збирається з макроколонок, кожна з яких реагує на свою ознаку об'єкта в локальній ділянці зорового поля.

В корі існує також і горизонтальна, пошарова впорядкованість розміщення нейронів. Нейрони в колонці об'єднуються за загальною ознакою. А шари об'єднують нейрони, що виділяють різні ознаки, але однакового рівня складності. Нейрони-детектори, що реагують на складні ознаки, знаходяться у верхніх шарах кори. Таким чином, колончаста та шарова організація кори свідчить про об'єднання як паралельної обробки інформації про різні ознаки об'єкта у нейронних каналах, так і ієрархічну організацію нейронних сіток на чолі з нейронами-детекторами.

Обробка інформації про сенсорний сигнал завершується аналізом і синтезом, який відбувається в корі великих півкуль, після чого відбувається вибір та розробка реакції-відповіді. Аналіз полягає в тому, що за допомогою відчуттів, що виникають, організм розрізняє діючі подразники якісно та визначає силу, час, місце дії подразника, а також локалізацію джерела подразника. Синтез полягає у сприйнятті предмета, явища та формуванні реакції-відповіді. Якщо предмет зустрічається повторно, відбувається впізнавання (гнозис) в результаті порівняння із слідами пам'яті, якщо вперше – формується образ. Для усвідомлення дії подразника необхідна участь неспецифічної висхідної сітчастої активуючої системи, яка забезпечує належний рівень притомності. Емоційне забарвлення визначається активуванням структур лімбічної системи.

3.3. Рецепторні поля

Сукупність точок на периферії, з яких периферичні стимули впливають на дану клітину, називається *рецепторним полем* даної клітини. Рецепторні поля різних сенсорних нейронів

відрізняються за розмірами. Крім того, на різних рівнях переключення сенсорної інформації розміри, як і форма рецепторних полів, можуть змінюватись. Для зорової сенсорної системи показане зростання розмірів рецепторного поля із зростанням ієрархічного рівня структури, яка обробляє зорову інформацію. Адже клітина вищого рівня отримує інформацію від декількох клітин нижчого рівня, і “бачить” більше, ніж клітина нижчого рівня. Крім того, розміри і організація рецепторного поля не є незмінною властивістю сенсорного нейрона. Величина рецепторного поля може бути змінена керованими центральними процесами (низхідний, зворотний контроль), і навіть відносні розміри центра і периферії можуть змінюватись. Зміни в рецепторному полі можливі тому, що поля відображають синаптичну організацію нервових центрів, а функціональний стан нервових центрів значно змінюється під впливом пре- і постсинаптичного гальмування. Так, хоча зв'язки між рецепторами і нейронами кори (наприклад, для зорового аналізатора) є вродженими, вони можуть бути змінені практикою або навчанням, особливо в сенситивні періоди розвитку організму. Класичними роботами було показано, що коли курчат, які щойно вилупились, розміщувати в середовищі, в якому вони могли бачити лише вертикальні смуги, то згодом вони вже не могли розрізнити горизонтально розташовані перешкоди і натикались на них.

Перекривання рецепторних полів. Все, що “знає” окремий сенсорний нейрон про положення специфічного стимулу – це те, що він знаходиться десь в рецепторному полі. Для сомато-сенсорного аналізатора відомо, що точна локалізація дії стимулу визначається порівнянням рецепторних полів кількох клітин, оскільки рецепторні поля сусідніх клітин значно перекриваються.

Центр і периферія рецепторного поля. Активність нейрона може бути або підсилена, або загальмована, і (у випадку зорових рецепторів) центр і периферія рецепторного поля пов'язані з протилежними відповідями. Наприклад, якщо стимул в центрі може викликати “оп-відповіді” (частота розрядів клітини

підвищується під час стимуляції), то на периферії рецепторного поля дія цього ж стимулу буде протилежною - викликатиме “off-відповідь”. Така організація рецепторних пролів базується на латеральному гальмуванні. Поділ рецепторного поля на центр і периферію з протилежними властивостями загострює здатність до просторового розрізнення в нервових центрах і підсилює контраст.

3.4. Принципи кодування інформації в сенсорних системах

Основна функція нервової системи полягає у передаванні інформації з метою об'єднання систем і органів для пристосування організму до умов навколишнього середовища і забезпечення його життєдіяльності. У нервовій системі інформація передається хімічним (за допомогою хімічних синапсів) і електричним (електротонічно, за допомогою потенціалів дії, електричних синапсів) способами. Суб'єктивно ми добре розрізняємо, що на нас діють подразники різних сенсорних модальностей – звуки, запахи, смаки тощо. Але об'єктивно після того, як подразник з достатньою силою подіяв на рецептор, він запускає низку електрохімічних подій, які для різних сенсорних систем нічим не відрізняються (саме тому нейронні утвори або навіть частини мозку в процесі еволюції зі зміною функцій не атрофуються, як це буває з іншими органами, а лише змінюють свою функцію, продовжуючи обробляти інформацію). Але ж нервовій системі для адекватного реагування сигнали необхідно якось розрізнити. Врахування особливостей еволюційного розвитку нервової системи та особливостей її структурно-функціональної організації дозволяє розкрити деякі із принципів такого розрізнення, тобто, кодування інформації сенсорними системами.

Одні із цих принципів прості і притаманні периферичним рівням обробки інформації, інші – складніші і характеризують передавання інформації на вищих рівнях нервової системи.

Один із простих способів кодування інформації – *специфічність самих рецепторів*, які вибірково реагують на

певні параметри стимуляції (наприклад – зорові рецептори реагують на електромагнітні хвилі однієї довжини, а терморекцептори - іншої).

Принцип специфічності отримав свій подальший розвиток в уявленні про *мічену лінію* – передаванні інформації через ланцюжок нейронів, розташованих на різних рівнях нервової системи. Сигнал, як естафетна паличка, передається від нейрона до нейрона, аж поки не потрапляє до вищих центрів у корі великих півкуль (наприклад, для сомато-сенсорної системи інформація вже за три синаптичних переключення досягає кори). Для кожної модальності еволюція знайшла своє найбільш адекватне вирішення проблеми передавання інформації. Якщо кількість інформації, яку потрібно передати, не перевищує кількості каналів передавання, то нервова система використовує саме принцип міченої лінії. Так, модель міченої лінії найбільше підходить для чутливих закінчень шкіри, для передавання положення зображення на сітківці.

Якщо ж кількість інформації перевищує пропускну можливість мережі, яка складається із мічених ліній, використовується інший принцип – *кодування ансамблем нейронів*. Цей принцип вперше описав канадський нейрофізіолог *Дональд Хебб* (Donald Hebb, 1904—1985).

Різні набори збуджених нейронів одного і того ж самого ансамблю, які передають різні параметри стимулу, передають більше інформації, ніж окремі виділені канали (мічені лінії). Таким шляхом передається больова, температурна інформація, інформація про колір, інформація від хеморецепторів.

Кожна модальність має своє представництво в корі – це є *адресний принцип кодування інформації* (для кожної сенсорної модальності – своя ділянка, своя “адреса” в корі). Відділення одних сенсорних ділянок кори від інших та від рухових були важливими етапами еволюційного розвитку нервової системи. Кожна сенсорна модальність має свій периферичний рецепторний апарат, свої провідні шляхи, перемикальні ядра, і своє представництво в корі. Багато дослідників вважають, що

адресний принцип є основним принципом кодування модальності і якості.

Сусідні рецепторні ділянки проектуються в перимикальних ядрах на сусідні нейрони, а також представлені на сусідніх нейронах в проєкційних ділянках кори. В цьому проявляється *топологічний принцип кодування інформації*. Так, в різних ділянках кори представлені топологічні карти: ретинотопічна – в зоровій корі, фонотопічна – в слуховій, соматотопічна – в соматосенсорній. Топологічний принцип представлення інформації зберігається і в асоціативних ділянках кори, при цьому карти можуть бути зеркальним відображенням карт нижчого ієрархічного рівня. Множинність карт в межах однієї сенсорної системи пояснюється необхідністю оброблення різних ознак сигналів. Найбільша кількість карт у людини виявлена для зорового аналізатора.

В межах окремої проєкційної ділянки кори кожного аналізатора різні периферичні рецепторні ділянки представлені неоднаково, тобто, займають різну площу кори в залежності від значущості тих чи інших сигналів для організму і щільності рецепторів, розташованих в них. Так, в зоровій корі найбільшу площу займають проєкції від центральної ямки (ділянки сітківки із найвищою гостротою зору), хоча на сітківці вона має значно меншу площу, ніж периферичні ділянки. В сомато-сенсорній корі найбільшу площу займає представництво обличчя і кистей рук, особливо великого пальця, що пов'язано із здійсненням тонких рухів і мовно-рухових актів. Такий принцип кодування інформації називається *принципом кортикального збільшення*.

Поодинокий імпульс сам по собі не може нести ніякої інформації про якість чи модальність подразника. Тому ще одним принципом кодування модальності є зміна частоти ПД. *Частотний принцип кодування* використовується, перш за все, для передавання інформації про інтенсивність дії подразника. Інтенсивність дії подразника кодується також *кількістю одночасно активованих каналів*.

Простір кодується величиною площі, на якій збуджуються рецептори. Деякі рецептори легше збуджуються при дії на них

подразника під певним кутом – відбувається оцінка напрямку дії.

Час дії кодується тривалістю рецепторного потенціалу, але через адаптацію цей параметр в такий спосіб кодується не дуже точно. Це компенсується наявністю on- off- та on-off-рецепторів. При тривалій дії подразника втрачається деяка інформація про силу та тривалість дії стимулу, але при цьому підвищується чутливість до зміни цього стимулу, що відображується в зміні частоти імпульсів, що йдуть від рецептора.

Ще один принцип кодування інформації – *кодування патерном нейронної активності*. Патерн – рисунок розряду нейронів, структурна організація ПД в часі (уявіть собі щось на зразок азбуки Морзе, яку “вистукують” нейрони). Стійкість часового патерну відповіді – відмінна риса нейронів специфічних систем мозку. Обмеженням такого способу передавання інформації є його неекономість, а також залежність від стану нейрона, що знижує надійність передавання інформації.

В провідниковому відділі аналізатора кодування здійснюється на станціях перемикання. Тут може змінюватись патерн відповіді нейрона (просторово-часові характеристики організації ПД) а також кількість збуджених нервових волокон (конвергенція-дивергенція). У вище розташованих відділах ЦНС спостерігається зменшення частоти розрядів і перетворення тривалої імпульсації в короткі пачки імпульсів. З’являються *нейрони-детектори*, селективно налаштовані на певні параметри подразника. Передавання інформації йде по ланцюгу нейронів, кінцева ланка якого представлена нейроном-детектором простих і складних ознак, що вибірково реагує на певну фізичну ознаку чи їх комплекс. Нейрони-детектори зорової кори селективно чутливі до різної орієнтації ліній, детектори кольору – до відтінків кольорів. В тім’яній корі виявлені константні нейрони-детектори, що реагують на появу зорових подразників в певній ділянці зовнішнього простору. Кількість таких нейронів зростає на кожному наступному рівні аналізатора.

В сенсорних ядрах таламуса відбуваються гальмівні процеси, які здійснюють фільтрацію та диференціацію сенсорної інформації. При цьому знижується шум та співвідношення спонтанної та викликанної активності нейронів. Це здійснюється завдяки явищу латерального та зворотного гальмування.

3.5. Відчуття і сприйняття

Терміном «*відчуття*» називають початкові процеси виявлення і кодування енергії фізичного світу. Відчуття відносяться до усвідомленого знання про якість чи характеристичні ознаки предметів, які нас оточують, і ці знання, зазвичай, є результатом дії простого, ізольованого подразника.

Сприйняття є результатом психологічних процесів, в яких задіяні такі поняття, як суть, взаємозв'язки, контекст, суб'єктивна оцінка, попередній досвід індивідуума, пам'ять. Сприйняття включає систематизацію, інтерпретацію і осмислення інформації, яка поступає від сенсорних систем. Сприйняття являє собою результат упорядкування відчуттів і їх перетворення в знання про предмети і події фізичного світу.

Проте слід сказати, що ці відмінності між відчуттям і сприйняттям мають скоріше історичне, ніж функціональне або практичне значення, оскільки між ними важко провести межу.

Результатом дії навколишнього середовища є корисна для організму інформація, частина якої – відносно проста (напр., яскравість предмета), а частина – більш складна (напр., інформація, пов'язана з ідентифікацією предмета).

3.5.1. Виявлення сигналу і абсолютний поріг

Мінімальна сила подразника, яка викликає таке збудження аналізатора, яке суб'єктивно сприймається у вигляді відчуття, називається *порогом відчуття*, або *абсолютним порогом*.

Чутливість системи і поріг – зворотні поняття. Якщо стимул надто слабкий і не викликає надійної реакції-відповіді, він називається *підпороговим* або *пороговим*. Стимул, інтенсивність якого переважає порогові значення, називається *надпороговим*.

В будь-якій сенсорній системі, як і в технічних засобах зв'язку, існують так звані «шуми». Шумом можна вважати будь-яку подію в сенсорній системі, не пов'язану безпосередньо з передаванням і переробкою даного сенсорного повідомлення, але яка впливає на нього. В результаті дії шумів виникають «хибні тривоги», або навпаки, пропуски сигналу.

Для апроксимації (від лат. *approximare* — наближати) порогового значення психофізіологи користуються статистичними даними. Для зручності прийнято вважати, що абсолютний поріг відповідає такій інтенсивності стимулу, яка в ході обстеження дає 50% позитивних відповідей.

Ідея існування абсолютного порогу критикується в рамках теорії виявлення сигналу. Коли перед спостерігачем постає необхідність виявити дуже слабкий сигнал, на його рішення відносно того, наявний цей сигнал чи ні, впливає низка таких несенсорних факторів, як увага, очікування, мотивація, які спроможні спотворити відповідь.

Існують дані про те, що підпорогові стимули здатні впливати на поведінку спостерігача, і ступінь цього впливу можна виміряти. Одним із проявів підпорогового сприйняття є семантична установка, вплив якої нестабільний і короткотривалий. Загалом можна стверджувати, що в ході еволюції мозку, яка створила основу для свідомого сприйняття, мав еволюціонувати і контрольний механізм, через який ця нова система з обмеженими можливостями могла б використовуватись максимально ефективно. Теоретично цей контроль міг реалізуватись двояко – або за рахунок жорсткого обмеження периферичної сенсорної активності, або за рахунок зміни обмежень на проникнення у свідомість. Очевидно, що з еволюційної точки зору перша з цих альтернатив була менш цінною для виживання.

3.5.2. Диференційний поріг (поріг розрізнення)

Диференційний поріг – це мінімальна різниця між двома сигналами, необхідна для того, щоб вони були сприйнятні, як різні сигнали. На практиці, так само, як і абсолютний поріг,

диференційний поріг визначається статистично як різниця між величинами двох сигналів, яка виявляється в 50% випадків.

Диференційний поріг – це ступінь зміни фізичного сигналу, необхідний для того, щоб викликати *ледь помітну різницю (ЛПР) у відчуттях*. Диференційний поріг вимірюється у фізичних одиницях, тоді як ледве помітна різниця у відчуттях – це психологічна одиниця виміру суб'єктивного досвіду.

3.5.3. Психофізичні закони

Закон (відношення) Вебера названо на честь німецького анатома і фізіолога *Ернста Вебера* (Ernst Henrich Weber, 1795-1878), який показав, що новий подразник, аби відрізнитися за відчуттями від попереднього, повинен змінитись на величину, пропорційну вихідному подразнику. При цьому в психофізику було введено таке поняття, як *поріг розрізнення* або *диференційний поріг* – це мінімальна зміна сили подразника, що сприймається суб'єктивно у вигляді зміни інтенсивності відчуття. Кількісні зміни сигналу – збільшення чи зменшення його інтенсивності, необхідні для того, щоб другий сигнал був сприйнятий як відмінний від першого – пропорційні абсолютній величині сигналу. Наприклад, якщо у кімнаті горить 3 свічки, і запалити ще одну, то зміна освітлення буде помітною, але якщо в кімнаті горить 100 свічок, то додавання ще одної залишиться непомітним. При цьому відношення приросту сили подразника (ΔI) до сили діючого подразника (I) є величина постійна:

$$\Delta I/I = k,$$

де I - інтенсивність сигналу, яка відповідає порогу чутливості, ΔI – величина диференційного порогу, або зміна інтенсивності, яка, після додавання до інтенсивності сигналу I , викликає ледь помітну різницю; k – константа, яка залежить від того, чутливість якої сенсорної системи визначається.

Цей закон був сформульований Е. Вебером у 1834 р. Величина відношення Вебера характеризує загальну чутливість даної сенсорної системи до сигналів різної інтенсивності. Чим

менша величина відношення, тим менша ледь помітна різниця між сигналами, тим більша чутливість до різниці в інтенсивності сигналів. Так, для різних сенсорних модальностей ця величина становить: смак (сіль)=0.083, яскравість=0.079, електричний струм=0.013.

Недоліком цього закону є те, що він недостатньо валідний для надто слабких і надто сильних сигналів, тоді як для сигналів середньої інтенсивності він виявляє достатню валідність.

Вкрай важливе значення цього закону полягає в тому, що саме він відіграв велику роль у вимірювання відчуттів і є одним із найбільш широких емпіричних узагальнень в історії експериментальної психології. Цей закон слугує основою для кількісної оцінки зв'язку між фізичними подразниками і сенсорним досвідом (відчуттям).

Закон Фехнера був вперше викладений у 1860 р. в публікації німецького психолога *Густава Фехнера* (Gustav Fechner, 1801-1887). Основною думкою цієї публікації було те, що між ментальним досвідом (відчуттям) і фізичним подразником, який викликає це відчуття, існує кількісний зв'язок. Фехнер розробив кількісну шкалу відчуттів, яка характеризує дану сенсорну систему. Він написав рівняння, яке відображає залежність інтенсивності відчуття від величини фізичного сигналу, та намагався створити шкалу, яка б зв'язувала суб'єктивний досвід (відчуття) зі змінами інтенсивності сигналу. Фехнер припустив, що для даної сенсорної системи всі ЛПР є суб'єктивно рівними одиницями відчуття. За його уявленнями, кожна ЛПР, незалежно від місця розташування на шкалі інтенсивності, дорівнює будь-якій іншій ЛПР.

За рівномірного збільшення шкали відчуттів відстань між точками на шкалі інтенсивності сигналу збільшується на нерівні, але пропорційні відрізки. Для отримання відповідного відчуття потрібен все більш інтенсивний сигнал. Кількість одиниць відчуття росте в арифметичній прогресії, а інтенсивність сигналу – в геометричній. Зв'язок виражається логарифмічним рівнянням:

$$S = k \log I,$$

де S – величина відчуття, $\log I$ – логарифм фізичної інтенсивності подразника, k – константа, що відображає відношення Вебера для даного сенсорного параметра.

Ця залежність показує, що відчуття збільшується повільніше, ніж інтенсивність подразника: по мірі зростання інтенсивності подразника для досягнення одного і того ж сенсорного ефекту потрібна все більша і більша його інтенсивність. Закон є достатньо надійним для багатьох умов, але дія його обмежена. Найкраще він слугує для апроксимації зв'язку між величиною відчуття і інтенсивністю сигналу. Припущення, що всі ледь помітні різниці є рівними, не безсумнівне.

Ступеневий закон Стівенса оперує іншою психофізичною шкалою, заснованою на інших принципах. Вперше припущення про існування таких принципів зробив американський психофізіолог *Стенлі Стівенс* (Stanley Stevens, 1906 – 1973). Він вважав, що зв'язок між величиною відчуття і інтенсивністю сигналу описується не логарифмічною, а ступеневою функцією. У 1961 р. він опублікував статтю під назвою «Віддамо належне Фехнеру і відмінимо його закон». Стівенс вважав, що можлива безпосередня оцінка відчуттів, для цього лише необхідно використовувати методи, які дозволяють «перекладати» свої відчуття на мову чисел. В ході таких досліджень обстежуваному пред'являють певний сигнал і просять надати відчуттю, яке викликав цей сигнал, певне чисельне значення, наприклад, 10. Потім цьому ж обстежуваному пред'являють у випадковій послідовності різні за силою сигнали, кожному з яких обстежуваний присвоює певне числове значення відчуття, порівнюючи його з тестовим сигналом.

Використовуючи такий підхід, Стівенс та його послідовники знайшли рівняння, яке описує зв'язок між величиною сигналу і величиною викликаного ним відчуття. Був сформульований ступеневий закон, за яким величина сенсорного, чи суб'єктивного відчуття зростає пропорційно до фізичної інтенсивності стимулу, зведеної до певного ступеню:

$$S=k I^b,$$

де S - відчуття, k – константа (фактор шкали, який відображає вибір одиниць вимірювання параметра, який викликає відчуття (дюйми, грами, амperi)), I – інтенсивність стимулу, b – показник ступеня, до якого звели інтенсивність, постійний для даного сенсорного параметра. Експонента рівняння b відображає зв'язок між інтенсивністю сигналу і величиною відчуття. Кожному сенсорному параметру відповідає своя власна експонента.

Форма ступеневої функції визначається її експонентою: якщо експонента більша за 1, крива опукла; якщо менша – увігнута. Для яскравості $b=0.33$, що свідчить про *компресію* сигналу. Щоб збільшити в два рази відчуття яскравості, потрібне значно більше, ніж двократне, збільшення інтенсивності джерела світла (а саме, 8 лампочок по 60 Ват). Для електричного струму $b=3.5$, тобто, спостерігається *експансія* сигналу. Навіть невеликий струм викликає помітний сенсорний ефект. За двократного збільшення сили струму відчуття зростає більше, ніж в 10 разів. Якщо на графіку, який відображає взаємозв'язок інтенсивності стимулу і відчуття, по обох осях відкласти логарифми їхніх значень, то залежності на графіку перетворюються в прямі лінії, кут нахилу яких дорівнює експоненті b .

Ступеневий закон Стівенса довів свою корисність для психологів, оскільки практично будь-який сенсорний параметр в тих же межах, в яких обстежувані можуть надійно присвоювати числові значення своїм суб'єктивним відчуттям, може бути легко відображеним на шкалі.

РОЗДІЛ 4

ПСИХОФІЗІОЛОГІЯ ПОВЕДІНКИ

На Землі є як одноклітинні, так і багатоклітинні організми, які, не маючи нервової системи, не тільки пристосувалися до життя на нашій планеті, а й освоїли майже всі її куточки. Прикладом таких багатоклітинних організмів є всім нам відомі рослини, які не мають нервової системи, але досягли максимально можливого біологічного прогресу, якщо врахувати загальну живу масу всіх рослинних організмів. Основою біологічного успіху рослин є фотосинтетична активність та реакції направленої морфогенезу на зміни у зовнішньому та внутрішньому середовищі. Однак, навіть побіжне порівняння рослин і тварин, які мають нервову систему, вказує на фундаментальну різницю між цими організмами, що виявляється у незрівнянно більш високій швидкості реакцій на зміни у зовнішньому чи внутрішньому середовищі у тварин в порівнянні з рослинами. Звідси, здавалось би, можна зробити загальний висновок, що організми, які не здатні до фотосинтезу, можуть жити на нашій планеті як гетеротрофи лише будучи «швидкими», а щоб бути «швидкими» їм і потрібна нервова система. Разом з тим, на планеті є ціла група гетеротрофних організмів, які не здатні до фотосинтезу, але також процвітають не маючи нервової системи. Мова йде про одноклітинні організми або найпростіших, типовими представниками яких є амеби та інфузорії. Однак, не вдаючись в глибоку дискусію, відразу скажемо, що особливого протиріччя тут не має, бо всі такі одноклітинні організми мають органіди-аналоги як нервових, так і м'язових елементів, які й забезпечують їм їхні «мікроскопічно швидкі» реакції, зважаючи на їхні мікроскопічні розміри і відстані. При цьому мікроскопічно швидкі реакції одноклітинних організмів реалізуються за рахунок механізмів загальної подразливості клітинної мембрани на зміни зовнішнього та внутрішнього середовища, які є характерними для всіх клітин як рослинних, так і тваринних організмів. У

багатоклітинних тварин, що не мають здатності до фотосинтезу, швидкість рухових реакцій через механізми загальної клітинної подразливості, зважаючи на їхні макроскопічні розміри і відстані, практично є нульовою, а шанс на виживання дала лише поява спеціалізованої нервової тканини, яка й забезпечує швидкі і генералізовані тобто такі, що охоплюють весь організм, пристосувальні реакції, на певні зміни у зовнішньому і внутрішньому середовищі, але які запускаються не через механізми загальної подразливості, а через механізми *чутливості* до цілком певних або адекватних подразників-сигналів. Всі такі пристосувальні реакції визначають як *поведінкові реакції*.

4.1. Основні поняття психофізіології поведінки

Як видно з попереднього матеріалу, поведінку людини і тварин вивчають і описують різні дисципліни, які по-різному визначають ті або інші поведінкові реакції та стани. Тому ми подаємо пояснення основних термінів, які використовуються в психофізіології поведінки і які ми будемо використовувати впродовж викладу всього матеріалу, що стосується фізіологічних основ поведінки людини і тварин.

Поведінка – активне пристосування людини і тварин до різноманіття умов зовнішнього середовища, що включає в себе як природжені, так і набуті форми пристосувальних реакцій, які разом забезпечують виживання і успішне відтворення як окремих особин, так і виду в цілому.

Інстинкт (від лат. *instinctus* — спонукання) — це сукупність природжених стереотипних видоспецифічних рухових актів і складних форм поведінки, які здійснюються на фоні високої збудливості нервових центрів у відповідь на зовнішні і внутрішні подразники для задоволення основних біологічних потреб.

Безумовний рефлекс — це природжена видова реакція організму, яка здійснюється через стабільні, генетично визначені, нервові шляхи у відповідь на дію адекватного (безумовного) подразника.

Навчання – процес, який полягає в появі адаптивних (приспосувальних) змін індивідуальної поведінки в результаті набування досвіду через взаємодію із зовнішнім середовищем.

Умовний рефлекс — це набута протягом індивідуального життя реакція організму, що здійснюється завдяки утворенню у вищих відділах ЦНС тимчасових змінних рефлекторних шляхів у відповідь на дію будь-якого сигнального подразника, для сприймання якого існує відповідний рецепторний апарат. Після утворення умовного рефлексу сигнальний подразник називається умовним подразником.

Елементарна розумова (мисленнєва) діяльність тварин – це здатність тварин вловлювати емпіричні закони і правила, які зв'язують між собою предмети і явища зовнішнього світу, і оперувати цими законами й правилами в новій обстановці для побудови програми адаптивної поведінки.

4.2. Еволюція пристосувальних поведінкових реакцій

Поведінка найпростіших. У вступі до цього розділу ми вже зверталися до поведінкових реакцій одноклітинних найпростіших. Найбільш характерними для цих організмів є поведінкові реакції, які визначаються як *таксиси* (від грец. *taxis* – розташування, розміщення,). Під таксисами розуміють активний рух одноклітинного організму у напрямку до чи від джерела подразнення. Відповідно, перші з них називаються *позитивними таксисами*, а другі – *негативними*. Для найпростіших описані хемотаксис, фототаксис, термотаксис та інші. Подібні рухи до чи від джерела подразнення у прикріплених організмів, зокрема рослин, називають *тропізмами* (від грец. *tropos* – поворот, напрям). Ще раз підкреслимо ту важливу обставину, що невеликі розміри найпростіших дають їм можливість використовувати рецепторний апарат мембрани для швидкої зміни поведінки. Разом з тим, поведінкові реакції найпростіших здійснюються і через залучення складних спеціалізованих рецепторних утворень – *органодів*. Прикладом таких спеціалізованих рецепторних утворень можуть служити *очка* або *стигми* (від

грец. *stigma* – пляма, тавро), які містять пігмент, тому дозволяють крім орієнтації в градієнті освітленості також розрізняти світло з різною довжиною хвилі. До складних рецепторних органоїдів належать псевдоподії корененіжок та дотикові волоски трубочача *Stentor* sp.

Зважаючи на досить розвинений рецепторний, а особливо руховий апарат одноклітинних найпростіших, можна зробити однозначний висновок про те, що одноклітинні організми мають високо розвинуту вроджену здатність до поведінкової адаптації. При цьому звичайно ж виникає вкрай важливе і принципове запитання, а чи здатні такі одноклітинні «донервові» організми до набуття індивідуального досвіду, тобто навчання ?. На теперішній час проведені поведінкові, електрофізіологічні та генетичні дослідження однозначно заперечують думку про те, що найпростіші мають справжню здатність до набуття і запам'ятовування індивідуального досвіду. Ілюзія ж «запам'ятовування», описаного, наприклад, для *Paramecium aurelia*, яке виявляється в розвитку звикання, виникає завдячуючи лише інертності біохімічних реакцій. Після завершення цих інерційних біохімічних реакцій псевдопам'ять зникає без будь-якого сліду.

Безхребетні тварини в переважній своїй більшості здійснюють пристосувальні поведінкові реакції на основі природжених механізмів, які реалізуються через інстинкти та безумовні рефлекси. При цьому реалізація інстинктивних програм у безхребетних жорстко, але вкрай ефективно в природних умовах, контролюється гормональною системою. Така організація поведінки безхребетних зумовлена, перш за все, невеликими розмірами нервової системи безхребетних, та тим, що нервова система розвивається за чітко визначеним планом її побудови, яка практично не змінюється впродовж життя як окремої особини, так і життя сотень поколінь.

Поведінкові реакції прісноводної гідри (*Pelmatohydra oligactis*), яка має сітчасту нервову систему, не виявляють особливої різноманітності і на будь-яке механічне подразнення гідра стискається в мікроскопічну грудочку. Крім такої

генералізованої реакції, гідри можуть ізольовано користуватися окремими щупальцями чи окремими групами щупалець. Гідри здатні пересуватися, чергуючи при переворотках як опору підошву та ротовий отвір. Разом з тим, незважаючи на примітивну нервову систему, у гідр виявляється здатність до набуття і збереження елементарних форм індивідуального досвіду. У гідр експериментально доведено розвиток *реакції звикання*.

Ще складнішим є поведінковий репертуар вільно плаваючих сцифоїдних медуз, які переважно є хижачками. Таке ускладнення їхньої поведінки пов'язано з тим, що поряд з дифузною нервовою системою у цих тварин вже з'являються навколоротові колові скупчення нейронів і декілька нервових кілець в зонтику, що забезпечує інтегрування різномірної інформації для організації їх поведінкових реакцій, оскільки медузи мають складноорганізовані сенсорні органи – *крайові тільця* (див. Сенсорні системи), які містять статоцисти і світлочутливі очка. Статоцисти та очка забезпечують здатність цих тварин прекрасно орієнтуватися у водній товщі.

Найбільш примітивні вільноживучі плоскі черв'яки – *турбеларії*, які мають драбинчастий тип нервової системи, здатні вільно плавати і повзати по поверхні придонного мулу. Вони ведуть непаразитичний спосіб життя і живуть в морі, прісній воді та в ґрунті. Їхня поведінка досить примітивна, але набагато складніша, ніж у величезної групи паразитичних плоских черв'яків.

У багато- і малощетинкових черв'яків у передній або головній частині відбувається об'єднання гангліїв і утворюється своєрідний «мозок», який інтегрує сенсорну інформацію від складноорганізованих сенсорних органів та координує найскладніші форми поведінки цих тварин. До таких найскладніших форм поведінки, перш за все, належать поведінкові реакції розмноження, зокрема копуляції. Не зовсім простою є і харчова поведінка, наприклад, всім відомого дощового черв'яка. Дощовий черв'як не тільки пропускає через себе ґрунт, але й готує в ґрунті субстрат для розмноження

мікроорганізмів. Для цього черв'як затягає в свої нірки опале листя. В нірках листки перепрівають і стають улюбленою їжею для черв'яка. Підраховано, що широкий листок у вузьку нірку черв'як може втягнути приблизно 20-ма різними способами, що варте уваги і досвідченого фокусника.

У олігохет з їх розвиненою нервовою системою вже можна виробити захисні умовні рефлекси *уникання*. Зокрема дощовий черв'як навчається уникати подразнення, повертаючи в те коліно Т-подібного лабіринту, де його не вражає електричним струмом. У поліхет було виявлено здатність до утворення харчових умовних рефлексів на світло і вібрацію.. Ці набуті реакції тривало зберігаються, згасають, коли немає підкріплення, здатні довільно відновлюватися.

Вищим безхребетним тваринам (членистоногі, молюски) властиві складні форми вродженої поведінки, а до того ж у них формуються позитивні й негативні (гальмівні) умовні рефлекси. Зокрема у крабів і річкових раків можна виробити харчові умовні рефлекси на світлові, дотикові, статокінетичні подразнення, а також згасальне та диференціальне гальмування.

Для колективних комах (бджоли, мурашки, терміти) завдяки складності організації їхнього мозку і надзвичайному розвитку *грибоподібних тіл* характерні складні форми поведінки — як інстинктивні, так і умовнорефлекторні. Наприклад, бджоли легко формують міцний умовний рефлекс після 5—10 поєднань нюхового чи зорового подразника з їжею. У них також виявлено всі види внутрішнього гальмування, за допомогою якого вони здійснюють тонкий аналіз біологічного значення різних подразнень та їх диференціювання. У бджіл та інших колективних комах виявлено наявність у них складної системи комунікації — «мови», яка дозволяють цим тваринам, наприклад, передавати членам свого колективу інформацію про місце розташування виявлених джерел харчування, відстань до них та їхню величину. У бджіл для цього служать характерні рухові реакції, які отримали назву «танець». У мурах така передача

інформації здійснюється за допомогою спеціальних рухових контактів антен.

Різноманітні складні умовні рефлекси можна виробити у молюсків. За рівнем розвитку “розумових здібностей” головоногі молюски посідають найвище місце серед безхребетних тварин. У них утворюються наявні, слідові, комплексні умовні рефлекси, усі види внутрішнього гальмування, здійснюється зміна сигнального значення умовних подразників. Усе це свідчить про високу гнучкість процесів збудження і гальмування, а також рівень аналітико-синтетичної діяльності їхнього головного мозку.

Хребетні тварини. Серед найпримітивніших представників хордових поведінкові реакції більш-менш досліджено у ланцетника. Загалом вся поведінка цієї тварини, яка веде малорухомий спосіб життя, будується, як і в переважній більшості безхребетних, на природжених пристосувальних реакціях. Однак у ланцетника здатні формуватися нестабільні й слабкі тимчасові зв'язки, в основі яких лежать явища сумації збудження. Подібного типу *сумаційні рефлекси* виявлено також у круглоротих і пластинчатозябрових риб. Проте уже у костистих риб можна виробити різноманітні умовні рефлекси на світлові, звукові, нюхові та інші подразники, на магнітне поле з харчовим чи больовим підкріпленням. Ці рефлекси згасають, коли їх не підкріплювати, і самовідновлюються через певний час. У цих риб виявлено всі види внутрішнього гальмування. Поведінкові реакції плазунів виходять на якісно новий рівень. Вважають, що з них, і насамперед з черепах, починається новий кірковий тип еволюції мозку: з'являються зачатки нової кори і виникає нова система зв'язків — таламо-кіркова. У зв'язку з цим поведінка плазунів переходить до якісно вищого рівня. Так, зокрема, у черепах і ящірок вперше в ряду хребетних крім здатності до утворення різноманітних умовних рефлексів, з'являється здатність вирішувати прості екстраполяційні завдання, наприклад, передбачати напрям руху невидимого харчового подразника, що є незаперечним доказом наявності у цих тварин ознак елементарної розумової діяльності.

Особливого розвитку досягають пристосувальні поведінкові механізми у птахів, які реалізуються у них на основі нейрофізіологічних механізмів *гіперстріатуму*. Гіперстріатум у птахів виконує ті функції, які у всіх інших хребетних тварин виконує нова кора, оскільки саме гіперстріатум у птахів є вищим асоціативним центром. Загалом поведінка птахів надзвичайно складна і різноманітна. У птахів в різних пропорціях зустрічається інстинктивна поведінка та поведінка, набута власним досвідом. Класичним прикладом цього може бути пісня, яку співають дорослі птахи і яка включає як вроджені, так і набуті компоненти. Особливо важливим є те, що птахи залишаються здатними до навчання впродовж всього свого життя. У них виробляються умовні рефлекси на наявні й слідові, поодинокі й комплексні подразнення, є всі види внутрішнього гальмування. На відміну від всіх вищерозглянутих груп тварин, птахи люблять грати одне з одним чи з різними предметами. Вони перші серед тварин змогли займатися діяльністю, яка не приносить безпосередньої біологічної вигоди відразу ж, а є лише певною «заготовкою», яка може, але з такою ж ймовірністю може й не бути використана в майбутньому. Однак, коли виникають незвичні обставини, то тварини, які мають такі поведінкові «заготовки» отримують шанс, ціною якого може бути власне життя. Певні групи птахів, зокрема воронові, папуги та деякі хижі птахи здатні до формування понять про кількість, схожість — відмінність, симетрію. Воронові, крім того, виявляючи зачатки елементарної розумової діяльності, можуть розраховувати свою поведінку на декілька кроків наперед, що є характерним лише для вищих ссавців і людини. При всьому цьому поведінку переважної більшості видів птахів визначають природжені інстинктивні реакції, щоб переконатися в цьому, іноді достатньо подивитися, як намагається якась пташка вилетіти через закрите вікно, випадково потрапивши до людського помешкання.

Ссавці, до яких належить і людина, мають принципові і глибокі відмінності від інших тварин не лише в будові тіла, а такі глибокі відмінності стосуються і відмінностей у будові

головного мозку. У ссавців в передньому мозку формується шестишарова нова кора, а мозочок містить крім черв'яка ще і півкулі мозочка, які є лише у ссавців. Разом з тим, підкреслимо, що клас ссавців включає в себе як качконоса та єхидну, так і таких тварин як мавпи чи китоподібні, тому цілком зрозуміло, що поведінковий репертуар і інтелектуальні здібності різних тварин в межах цього класу можуть відрізнятися кардинально.

Говорячи про поведінку ссавців, у більшості випадків розуміють під нею поведінку приматів, китоподібних, наземних хижаків чи одомашнених тварин. Безумовно, поведінка цих тварин на порядки є складнішою, ніж поведінка безхребетних, амфібій, рептилій чи птахів. Такі вищі тварини, крім високої здатності до набуття індивідуального досвіду, можуть прогнозувати результати своїх дій, мають високорозвинуті засоби комунікації і спілкування, вони виявляють емоційні реакції високого рівня, які можуть включати, наприклад, і міжвидовий альтруїзм (мавпи чи вовки, наприклад, можуть вигодовувати і рятувати від смерті людських дитинчат), вміють гратися, встановлюють ієрархічний порядок у групах. А такі тварини як вовки, копитні, хоботні, китоподібні здатні до організації колективних дій, проявляють піклування про потомство, його «навчання», здатні переживати втрату членів своїх груп, що цілком наближує поведінку цих тварин до людини. Перераховані поведінкові реакції все ж характерні для дуже вузького кола ссавців навіть з добре розвинутим і великим мозком. Для основної ж маси видів ссавців більш характерною є примітивна поведінка, яка більше нагадує поведінку безхребетних тварин, ніж поведінку людини. При здійсненні тієї чи іншої поведінкової реакції більшість сучасних ссавців спирається на запрограмовані інстинктивні реакції, оскільки кількість і репертуар таких поведінкових реакцій в мозкові ссавців настільки великий, що в природних умовах їх вистачає, практично на всі випадки життя. Все ж в конкуренції за виживання з рептиліями і безхребетними великий мозок ссавців робить можливим для них не лише прямолінійну інстинктивну поведінку, а й забезпечує можливість набуття безцінного

життєвого досвіду через навчання, що виявилось одним з найефективніших інструментів для забезпечення еволюційного прогресу більшості ссавців.

Серед вищих звірів навіть комахоїдні, гризуни та зайцеподібні, які не мають в півкулях головного мозку ще борозен і звинин, тобто їхні півкулі є зовсім гладенькими, здатні до організації цілеспрямованих складних рухових актів, здійснення орієнтовно-дослідницьких реакцій. Хоча, наприклад, спроба виробити у них умовний рефлекс на одночасний комплекс різномодальних сигналів виявилась неефективною.

Інтенсивний розвиток нової кори і особливо асоціативних полів у вищих ссавців забезпечують їм здатність здійснювати поведінкові реакції, які неможливими були до цього. Наприклад, у вищих ссавців виникає здатність синтезувати комплексні подразнення різної модальності в одне специфічне умовне подразнення і лише на основі утворюваних асоціацій виробляти умовні рефлекси II порядку, коли ніколи не підкріплюване раніше подразнення набуває сигнального значення. Мавпи, дельфіни, хоботні та деякі інші тварини виявляють високу здатність до соціальності кооперації, заснованої на використанні складної системи комунікативних сигналів. Виявилось, що такі тварини здатні до формування абстрактних понять, творчого мислення, використання знарядь тощо. Сучасні дослідження вказують на наявність у приматів елементів культурної традиції.

Завершуючи цей розділ, хотілося б лише підкреслити, що сучасна наука все переконливіше доводить, що наші людські здібності і здатності не є винятком у природі живого. Філософськи ця думка може бути виражена так: «...час перестати дивитися на природу як явище некультурне, а на культуру як явище неприродне» (цитовано за Е.Морен, 1995).

Щодо показників, які характеризують рівень розвитку поведінкових пристосувальних реакцій у різних груп тварин, то, наприклад, швидкість утворення і стійкість класичних умовних рефлексів не може служити таким критерієм, оскільки цей показник, загалом, визначається рівнем біологічної адекватності та значущості умовного подразника для певного виду тварин.

Швидкість вироблення простих умовних рефлексів на адекватні та біологічно значущі умовні подразники є приблизно однаковою у всіх тварин з більш-менш розвиненою нервовою системою незалежно від рівня їх еволюційного розвитку. Про високий рівень розвитку здатності до формування нових пристосувальних реакцій може свідчити здатність до утворення умовних рефлексів вищих порядків, розвиток внутрішнього гальмування, здатність до умовнорефлекторного перемикавання. Що стосується розумових чи інтелектуальних здібностей у різних груп тварин, то такими показниками перш за все є здатність до екстраполяції, формування загальних понять, тощо.

Натепер цілком очевидним є той факт, що розвиток пристосувальних реакцій в ході еволюції не був лінійним процесом, що однозначно відображав загальне ускладнення організації певних організмів. Іншими словами, натепер ми не можемо стверджувати, що в ході еволюції інстинкти, набуті форми поведінки через навчання та інтелектуальні реакції утворюють жорстку пряму лінію. Наприклад, у комах ми можемо зустріти незвичайне поєднання жорсткої інстинктивної поведінки з лабільним і тонким «розумом», а в багатьох ссавців навіть прості форми навчання є непосильними для їхнього мозку, не говорячи вже про інтелект. Тобто при збереженні загальної тенденції, яка виражається в тому, що чим складнішою є загальна організація тварини, тим вищими є форми її поведінкових реакцій, ця тенденція є лише тенденцією з наявністю багатьох винятків і особливостей, які вказують на те, що наші знання про те, як розвивалося психічне відображення дійсності і як відбувалася побудова на основі цього відображення пристосувальних реакцій у різних типів, класів, видів чи навіть окремих особин є неповними і потребують як нових експериментальних досліджень, так і нових теоретичних узагальнень.

4.3. Природжені форми поведінки

Сучасна психофізіологія поведінки, намагаючись описати всю повноту пристосувальних поведінкових реакцій людини і

тварин, поступово об'єднує в собі методичні прийоми і теоретичні підходи фізіологів, психологів, зоопсихологів, етологів, генетиків, еволюціоністів. Такий синтез дозволив поступово позбутися того, що в фізіологічний аналіз поведінки переважно включалося лабораторне дослідження лише фізіологічних механізмів навчання при формуванні різного роду умовних рефлексів, тоді як конкретні фізіологічні механізми природжених форм поведінки або безумовних рефлексів переважно залишалася поза увагою експериментальної фізіології. Особливо це стосується того, що І.П. Павлов називав найскладнішими безумовними рефlekсами - інстинктів. Дослідження таких складних форм природженої поведінки як інстинкти проводилося переважно етологами та зоопсихологами і не в лабораторії, а в природному середовищі тому конкретні фізіологічні механізми реалізації багатьох інстинктів описані чисто теоретично як вірогідні.

Безумовні рефлекси та інстинкти – це природжені форми поведінки, які сформувалися в ході еволюції в результаті пристосування організмів до відносно постійних умов зовнішнього середовища. Природжений характер цих поведінкових реакцій забезпечує організм комплексом поведінкових пристосувальних програм, готових до розгортання за першої ж нагоди. Порівнюючи роль інстинктів та набутих форм пристосувальних програм в організації цілісної поведінки різних груп тварин та людини, можна зробити загальний висновок про те, що роль інстинктивних форм поведінки є домінуючою у видів з короткою тривалістю життя, тоді як домінуюча роль набутих пристосувальних програм характерна для видів із значною тривалістю життя та великим мозком.

Наприклад, самка одиночної риючої оси амофіли, поведінка якої так вразила знаменитого *Жана Анрі Фабра* (Jean Henri Fabre; 1823—1915), відразу після виходу з лялечки є «дорослою» і впродовж свого життя, яке триває всього декілька тижнів, знаходить собі пару, викопує гніздову нірку, будує в ній камери, полює і ловить відповідну здобич, наприклад, гусінь чи павука, знерухомлює її специфічним способом та заносить у

підготовлену камеру гніздової нірки, відкладає в кожну здобич яйце та, нарешті, заповнивши всі камери, запечатує гніздову нірку, утрамбовуючи ґрунт і камінці, діючи при цьому головою як відбійним молотком. Зрозуміло, що така спресована програма дій оси повинна бути жорстко зафіксована, бо оса не здатна була б її виконати, якби вона мусила вчитися кожному із послідовних етапів поведінки методом спроб і помилок – в неї просто не вистачило б на це її життя. Все ж, роблячи такий висновок, ми не повинні думати, що навіть у таких тварин, як тільки-но що описана оса амофіла, відсутня будь-яка здатність до набуття певного досвіду через навчання. Оса амофіла за своє коротке життя мусить багато чому навчитися, наприклад, запам'ятати точне розташування кожної із своїх гніздових нірок, для того щоб повертатися до них після своїх виходів на полювання. Більше того, вона одночасно піклується про дві-три гніздові нірки і точно знає, чого саме потребують кожна із них в даний момент.

Іншою є ситуація у високоорганізованих хребетних. Наприклад, левеня, яке народжується сліпим, спочатку є абсолютно безпорадним і не здатне до самостійного життя без матері, хоча від народження має цілий ряд природжених безумовних рефлексів. З віком воно, завдячуючи на перших порах постійному піклуванню матері, поступово дорослішає і дозріває - в нього проявляється цілий комплекс нових інстинктивних поведінкових реакцій та відбувається набуття індивідуального досвіду через навчання. Саме цей набутий досвід стає незамінним і дозволяє тварині зайняти відповідне місце в групі (прайді), включатися в колективний процес полювання, поділ здобичі, розподіл і використання певних частин території прайду тощо. Лише через кілька років левеня стає дорослим і може почати самостійне життя, але й після цього життєвий досвід лев набуває до самого кінця свого життя.

З такого навіть побіжного порівняння можна зробити загальний висновок, що поведінка будь-якої тварини – безхребетної, чи тим паче хребетної, є індивідуальною в тому

розумінні, що вона є унікальним для кожної тварини поєднанням вроджених і набутих компонентів.

4.3.1 Типи безумовних рефлексів та інстинктів

В основу класифікації безумовних рефлексів та інстинктів у різних школах та групах дослідників покладені різні критерії, що відображали методичні підходи та ідеологію цих шкіл та груп, тому загальноприйнятої класифікації безумовних рефлексів та інстинктів на тепер не існує. Переважно ж в основу класифікації безумовних рефлексів кладалися характер подразників, що викликали певні рефлекси, біологічне значення рефлексів, рівень нервової системи, на якому здійснювалася та або інша вроджена поведінкова реакція.

Так в працях І.П.Павлова як безумовні згадуються харчові, захисні, орієнтувальні, цілі, обережності, свободи, дослідницький, самозбереження, покори, статеві (чоловічий та жіночий), батьківські, дитячі, ігровий, міграційний та інші рефлекси.

Польський нейрофізіолог *Єжі Конорські* (Jerzy Konorski, 1903-1973), який працював в лабораторіях І.П.Павлова, запропонував класифікувати безумовні рефлекси, виходячи з їхнього біологічного значення, та виділив *зберігальні*, які пов'язані із надходженням в організм (харчовий, дихальний) і виведенням із нього всього непотрібного (акт видиху, сечовиділення, дефекація), *відновлювальні*, які направлені на збереження виду (копуляція, вагітність, піклування про потомство) і *захисні*, які забезпечують відсторонення всього тіла чи його окремих частин із сфери дії небезпечного для організму подразника (рефлекси відсмикування і відступу) та пов'язані із видаленням шкідливих агентів, які потрапили на поверхню тіла чи всередину організму, знищенням, а також нейтралізацією шкідливих агентів (наступальні рефлекси).

Павло Васильович Симонов (1925- 2002), виходячи з того, що різні безумовні рефлекси принципово відрізняються між собою за особливостями взаємодії з довкіллям та з іншими особинами свого виду, запропонував виокремити три групи безумовних

рефлексів: *вітальні* (від лат. *vita* – життя), *зоосоціальні* і *саморозвитку* (табл.4.1).

Таблиця 4.1.
Типи безумовних рефлексів (за П.В.Симоновим)

Вітальні	Зоосоціальні	Саморозвитку
Харчові, питні Пасивно – і активнозахисні Гомеостатичні Грумінг Рефлекс економії сил	Статеві Дитяча і батьківська поведінка Територіальні Стайні (ієрархічні)	Дослідницькі Рефлекс свободи Імітаційні Ігрові

*Вітальні рефлекс*и – це ті поведінкові реакції, які спрямовані на збереження життя самого індивідуума. Вони відповідають двом умовам: по-перше, невиконання того чи іншого рефлексу із цієї групи веде до загибелі особини; по-друге, реалізація вітального рефлексу не потребує участі іншої особини того ж виду. До *зоосоціальних (ролевих)* віднесені ті варіанти вродженої поведінки, котрі виникають при взаємодії з іншими особинами свого виду. Складніше за все визначити *рефлекс*и саморозвитку. Симонов пропонував віднести в цю групу поведінкові реакції, не пов'язані з адаптацією до поточної ситуації, а начебто «звернені в майбутнє». Якщо спостерігати за реалізацією такого рефлексу, то він нерідко виглядає як безглуздий поведінковий акт. Проте це не так, оскільки здійснювана поведінкова реакція має біологічне значення, котре стає очевидним через деякий час.

Виходячи того, що здійснення різних за складністю безумовних рефлексів пов'язане з різними за складністю нервовими механізмами, було зроблено спробу розділити безумовні рефлекси за анатомічним принципом. Так І.П.Павлов та його послідовники на цій основі виділяли: *прості* (спинальні), *ускладнені* (довгастий мозок), *складні* (середній

мозок) і *надскладні* (підкорка та кора головного мозку) безумовні рефлексі.

Пізнiшi дослiдження показали, що механiзми нервової регуляції рiзних рiвнiв тiсно переплiтаються, тому їхнiй розподiл носить чисто умовний характер. Складнiсть органiзації вродженої поведiнки добре видно на прикладi безумовного слиновидiльного рефлексу, який було прийнято вважати вiдносно простим (ускладненим за I.П.Павловим). Насправдi ж цей рефлекс пов'язаний з рiзними рецепторами (смаковими, тактильними, температурними, больовими, нюховими), волокнами кiлькох нервiв (нюхового, трiйчастого, язикоглоткового, блукаючого), багатьма вiддiлами ЦНС (довгастим мозком, гiпоталамусом, мигдалиною, корою великих пiвкуль). Слиновидiлення є тiсно пов'язаним не лише з харчовою поведiнкою, а залежить також вiд дихальної, ендокринної, терморегуляторної та iнших функцій.

За будь-яких обставин безумовнорефлекторна секреція слини залежить не лише вiд адекватного подразника, який здатний викликати слиновидiлення, але й багатьох зовнiшнiх i внутрiшнiх факторiв. Так, наприклад, пiдвищення температури довкiлля викликає у собак видiлення великої кiлькостi рiдкої або так званої «терморегуляторної» слини, а за умов психоемоційного напруження навiть адекватний харчовий подразник не здатний викликати будь-яке посилення слиновидiлення. Тобто реалiзація, навiть здавалося б простих, вроджених реакцій визначається системною iнтеграцією складних механiзмiв пiдтримання гомеостазу i взаємовiдносин органiзму iз зовнiшнiм середовищем.

Складнi форми природженої поведiнки в фiзiологiчнiй лiтературi досить часто ототожнюють з iнстинктами, виходячи з теоретичних положень, висловлених I.П.Павловим, i згiдно яких iнстинкти – це ланцюги безумовних рефлексiв, коли завершення одного безумовного рефлексу є стимулом до розгортання наступного. Така абсолютизація рефлекторної природи кожного поведiнкового акту змушує фiзiологiв завжди в кожнiй iнстинктивнiй реакції шукати той стимул, який її викликав.

Однак натепер встановлено, що деякі з складних поведінкових інстинктивних реакцій виникають, до певної міри, самовільно. Ендогенні процеси в ЦНС зумовлюють виконання ряду інстинктивних актів без помітних коливань у внутрішньому чи зовнішньому середовищі. Переконливим доказом цього є дані еволюційної неврології щодо становлення рухової активності у новонароджених, яка проявляється як розгортання процесів розвитку (Пальчик А.Б., 2002). Велику роль у появі і здійсненні певних інстинктивних реакцій грають і біологічні ритми, які не визначаються фізіологічним станом організму чи якимись зовнішніми подразниками, хоча й можуть зсуватися під їхнім впливом.

Оскільки вивчення інстинктів переважно було предметом досліджень етологів, то саме їм належить формування теоретичних положень щодо механізмів реалізації інстинктивної поведінки. Згідно концепції етологів, здійснення будь-якого інстинкту включає в себе дві фази – *пошукову і завершальну*. Завершальна фаза інстинкту як основний елемент включає *комплекс фіксованих дій (КФД)* – однакових у всіх особин даного виду стереотипних за послідовністю і формою виконання рухових актів.

Фаза пошуку, яка передує КФД, є більш пластичною, оскільки включає в себе як вроджені, так і індивідуально набуті компоненти, тому за різних обставин та у різних особин може протікати по-різному.

Інстинктивна реакція починається з того, що під дією внутрішніх і зовнішніх подразників (гормонального фону, зниженню вмісту поживних речовин, температури довкілля, біологічних ритмів тощо) в нервових центрах накопичується «специфічна енергія дії», яка й запускає пошукову поведінку, що направляється на задоволення певної потреби (голоду, спраги, статевої потреби тощо). В період пошукової фази, згідно поглядів етологів, центральна нервова система блокує КФД. Блок знімається певними подразниками, які як ключ підходять до замка, і тому називаються *ключовими подразниками* або *релізерами* (від англ. *releasing* – звільнення, розблокування), які

звільняють «природжений пусковий механізм». Ключові стимули, як правило, відносно прості, наприклад, це може бути просто колір, форма, певний звук чи рух. При статевій поведінці особливо важливу роль як ключові стимули грають феромони.

Ключові стимули діють на поведінку тварини із сформованою внутрішньою потребою примусово, заставляючи її виконувати певні поведінкові КФД, не глядячи навіть на неадекватну загальну ситуацію. Як приклад може служити поведінка ситого домашнього собаки, який «ховає» залишки чогось смачненького на гладенькому і блискучому паркеті, ретельно «закопуючи» їжу уявним ґрунтом.

Ключові стимули досліджують з допомогою макетів, в яких зменшують або збільшують фізичні параметри ключового стимулу. У випадку фізичного збільшення розміру ключового стимулу тварини завжди віддають перевагу такому «наднормальному», ігноруючи звичного розміру ключові стимули. Не слід думати, що така «нерозумна» поведінка є характерною лише для тварин. У людини, наприклад, реакція на фізичне збільшення (форми одягу) чи посилення (фарбування губ, очей) певних ключових стимулів є невід'ємним елементом культури статевої поведінки. В природних умовах таку реакцію на свою користь використовують деякі тварини, наприклад, метелики на своїх крилах несуть малюнок, який нагадує великі «страшні» очі, відлякуючи від них пташок, а пташенята зозуль, розкривши свого великого рота, заставляють маленьких пташок, в гніздо яких зозуля і відкладає яйця, годувати лише цього «наднормального рота», прирікаючи на голодну смерть своє власне потомство.

Зважаючи на те, що безумовні рефлексії та інстинкти складають той фундамент, на якому формується вся поведінка будь-якої тварини, включаючи і людину, то стає зрозумілим, що вродженні поведінкові реакції охоплюють всі без винятку сфери пристосувальної діяльності. Не применшуючи роль і значення набутих форм поведінки, все ж треба сказати, що натепер більшість дослідників біології поведінки (Резникова Ж.И., 2005, Губко О.Т., 2006, Жуков Д.А, 2007, Палмер Дж, Палмер Л.,

2003, Пинкер С., 2004, Хаузер М., 2007) сходяться на думці, що саме вроджені рефлекс-інстинкти є тією основою, на якій «виростають» навіть найскладніші набуті пристосувальні реакції. Зокрема вищі форми людської творчості, мова, мораль, сприйняття і оцінка краси світу мають вроджені корені, які виступають тим «джерелом енергії», яке дозволяє реалізувати ці форми поведінки через навчання і мислення.

4.4. Набуті форми поведінки

Життя будь-якого організму неможливе без пристосування до постійних змін зовнішнього середовища, але коли ці зміни є повторюваними і закономірними, то виявляється, що для такого пристосування цілком достатньо генетично детермінованих форм видової поведінки (безумовні рефлекс-інстинкти), які накопили попередні покоління. Лише коли зміни в довкіллі є непередбачуваними і новими, то вкрай важливою стає здатність до набуття власного досвіду (навчання), який виникає і зберігається в пам'яті конкретної особини. При цьому шляхи набуття індивідуальних адаптивних пристосувань або навчання можуть бути різними. Однак при великій різноманітності конкретних способів (форм навчання) формування індивідуальних пристосувальних поведінкових програм і для людини, і тварин принципово можна виділити два крайніх. Перший спосіб – це, коли індивідуальний досвід набувається при безпосередній взаємодії із зовнішнім середовищем і кожна така взаємодія викликає появу певних адаптивних (пристосувальних) змін, що власне і визначається як *навчання*. Другий спосіб – це формування пристосувальних поведінкових програм опосередковано тобто *абстрактно* або ідеально за рахунок *мисленнєвої діяльності*, коли тварина чи людина вловлює закони і правила, за якими розвиваються чи можуть розвиватися зміни в зовнішньому середовищі і на основі ідеально встановлених правил та законів будує свою поведінку в реальних умовах. У людини індивідуально набуті знання, незалежно від способу їх отримання, можуть передаватися від

покоління до покоління за рахунок механізмів соціальної культурної традиції.

4.4.1. Форми навчання

Форми навчання відрізняються одна від одної своїм філогенезом, часом прояву в ході онтогенезу та характеризуються різними взаємовідносинами певних змін у зовнішньому середовищі, які виступають як подразники або стимули і цілісною діяльністю організму на дію цих подразників. На основі останнього всі форми навчання поділяють на *неасоціативне* та *асоціативне навчання*.

До неасоціативних форм навчання відносяться *сумація*, *звикання*, *імпринтинг* та *імітація* (мавпування), а до асоціативних – *умовні рефлекси*.

Сумація є однією з найпростіших форм набутого пристосування, яке виявляється у поступовому зростанні (появі) реакції при повторній дії індиферентного подразника. Наприклад, якщо легенько доторкуватися до щупалець гідри з інтервалом в 20-30 с, то після 8-10 таких доторкувань, на які тварина спочатку не реагує, виникає реакція втягування щупалець. Така реакція зберігається і при подальшій стимуляції. Тобто, в нервовій системі гідри відбулося накопичення (сумація) збудження від окремих подразників і цей просумований сигнал зміг запустити рухову відповідь. В житті людини сумація виявляє себе також досить часто, наприклад, коли ми раптом помічаємо уже тривалий час діючий слабкий подразник (капання води з крану, легкі тактильні чи больові подразники). Біологічне значення сумації полягає в тому, щоб «звернути увагу» нервової системи на слабкі, але регулярні або постійно діючі подразники.

В основі сумації може лежати поступове зростання чутливості до регулярно діючого подразника. В даному випадку адаптивні зміни відбуваються на вході в рефлекторні дуги різних захисних, орієнтувальних, дослідницьких, харчових та інших реакцій. Такий тип сумації називається *сенсibiliзацією* (від лат. *sensibilis*– чутливий). Крім того, сумація можлива і за

рахунок зниження порогу запуску реакції – *фасилітації* (від англ. *facilitation* - полегшення). В цьому випадку зміни відбуваються на виході рефлекторних дуг і сенсорна специфічність подразника не грає суттєвої ролі. Наприклад, якщо взяти до прикладу описаний нами дослід з гідрою, то можна побачити, що, якщо сумація вже відбулася, то замість доторкування можна включити яскраве світло чи подіяти якимось хімічним агентом – тварина однаково буде втягувати щупальця.

Сумація у гідри повністю зникає через 20-30 хвилин, тобто при такому типі неасоціативного навчання тривалість збереження слідів стимуляції дуже невелика. Крім того, якщо проводити повторну сумацію, то вона відбувається без будь якого полегшення і прискорення, що доводить відсутність її зберігання з допомогою механізмів довготривалої пам'яті.

Звикання є ніби протилежною за своїми проявами до сумації формою неасоціативного навчання, яка, як і сумація, проявляється уже в кишковопорожнинних. Звикання виявляється в стійкому зменшенні реакції на *порогові подразники* при їхньому багаторазовому застосуванні, якщо їхнє застосування не супроводжуються якимось важливим біологічним впливом. Звикання як елементарна форма навчання, виникнувши на самих ранніх етапах становлення багатоклітинних організмів, поступово удосконалювалася і зберігає своє важливе значення в репертуарі поведінкової адаптації людини і тварин, перш за все, у вигляді *згашення орієнтувального рефлексу*. При повторному застосуванні подразника, який викликав орієнтувальну реакцію, ця реакція поступово зменшується аж до повного зникнення у відповідності до всіх ознак звикання. Явища звикання проявляються навіть при здійсненні спинальних рефлексів. Ще Ч.Шерінгтон звернув увагу на те, що певні подразники викликають рефлекс згинання лапи собаки лише при їхньому першому застосуванні, тоді як з кожним разом рефлекторна відповідь на таке подразнення зменшується, а потім зникає зовсім – відбувається явище, яке він назвав звиканням або

габітуацією (від англ. *habituation* – звикання, адаптація). Шерінгтон вважав, що в основі габітуації при ритмічному застосуванні подразників лежить зменшення ефективності синаптичної передачі від сенсорного до моторного нейрону. Пізніші нейрофізіологічні дослідження нейронних механізмів звикання у морського молюска аплізії (*Aplysia californica*), проведені нобелівським лауреатом *Еріком Кенделом* (Eric Kandel, р.н. 1929), цілком підтвердили припущення Ч. Шерінгтона. Експерименти на простій нервовій системі аплізії, яка містить всього 20 тис. нервових клітин, крім того, показали, що звикання виникає не в результаті втоми чи сенсорної адаптації, а є процесом активного запам'ятовування. В процесі розвитку звикання, як і при формуванні будь-якого пам'ятного сліду, виявляється як коротко-, так і довготривала форми його зберігання.

Закарбування (*імпринтинг*) – це особлива форма навчання, яка поєднує в собі вроджені елементи та індивідуальний набутий досвід. Класичний приклад закарбування – формування реакції слідувати за матір'ю у пташенят виводкових птахів, чи, за сучасною термінологією «закарбування прихильності». Ця реакція сама по собі вроджена, але впродовж перших годин після вилуплення, тобто впродовж певного чутливого *критичного періоду*, молоді пташенята повинні «закарбувати» образ матері. Якщо в цей період каченята не побачать качки, то потім будуть її боятися.

Якщо в критичний період на очі каченяті потрапить будь – який рухомий (навіть не живий) предмет, то воно починає реагувати на нього, як на свою матір і повсюди буде слідувати за ним при його переміщенні.

Поряд із закарбовуванням прихильності, яке забезпечує контакт пташенят з матір'ю в ранній період онтогенезу, існує так зване *статеве закарбування*, від якого залежить наступний правильний вибір статевого партнера птахом при досягненні ним статевої зрілості. Так, наприклад, в дослідях Лоренца селезні виховані качкою іншого виду, ставши дорослими, пробували спарюватися тільки з самками виду – вихователя,

ігноруючи самок власного виду. Самці зебрової амадини, виховані бенгальськими амадинами, в подальшому в період статевої активності проявляли шлюбну поведінку лише до самок виду вихователя, абсолютно ігноруючи самок свого виду. Цікавим є те, що самки качок і амадин завжди вибирали як статевого партнера лише самця свого виду, не залежно від того, де вони виховувалися.

Наслідування (мавпування, імітація) має схожі до імпринтингу характеристики. При наслідуванні тварини виконують видотипові дії безпосередньо спостерігаючи за діями інших тварин свого виду. Імітаційна поведінка найбільш характерна для молодих тварин, які повторюючи дії своїх батьків, засвоюють поведінковий репертуар свого виду

Імітаційну поведінку іноді називають *головним охоронцем виду*, оскільки її величезною перевагою є те, що «глядачі», які присутні при пошкодженні члена їхнього стада чи групи, набувають рефлексорних захисних реакцій і таким чином можуть в майбутньому уникнути небезпеки.

4.4.2. Умовнорефлекторна діяльність

Форми навчання, які ми розглянули вище, характерні переважно для початкових стадій філогенезу, а в онтогенезі - для молодих тварин. На пізніших етапах філогенезу і онтогенезу навчання все більше будується на основі поєднання (асоціації) індіферентних (умовних) подразників, з певною діяльністю організму, що викликана важливими для організму безумовними подразниками. За умови утворення такої асоціації, що отримала назву *умовного рефлексу*, поява лише одного індіферентного подразника є попереджувальним сигналом, за яким організм здатний підготуватися до настання важливих для організму подій – дії безумовних подразників. За наявності таких пристосувальних програм організм отримує неоціненну здатність до «випереджуючого відображення дійсності» (П.К.Анохін). Іншими словами, з допомогою умовних рефлексів тварина може наперед уникнути небезпеки чи підготуватися до захоплення здобичі, зустрічі із статевим партнером тощо. Ще

однією, не менш важливою, характеристикою умовних рефлексів є їхня здатність згашуватися і не проявлятися після зміни умов, коли зникає чи порушується зв'язок між умовним і безумовним подразником, що робить поведінку гнучкою і здатною до пристосування до умов, що змінилися.

4.4.2.1. Класифікація умовних рефлексів

Залежно від способу утворення, рецепторів, на які діє умовний подразник, послідовності дії подразників, їх дії за часом, характеру підкріплення та інших особливостей умовні рефлекси поділяють на кілька видів.

За способом утворення виділяють *класичні умовні рефлекси* або *рефлекси I типу* та *інструментальні умовні рефлекси* або *рефлекси II типу*. Принципово відрізняються ці два типи рефлексів тим, що при утворенні умовних рефлексів I типу поведінка піддослідної тварини є пасивною, тоді як при утворенні рефлексів II типу – активною, оскільки при утворенні класичних умовних рефлексів отримання твариною підкріплення чи уникнення больового стимулу визначає експериментатор, а при інструментальних - залежить від активності самої тварини.

Прикладом класичних умовних рефлексів є *слиновидільний умовний рефлекс*, за І.П. Павловим, який виробляють, почергово подаючи тварині два подразники, один з яких не має прямого відношення до процесу живлення, тобто є *індиферентним* (світло, звук, дотик тощо), а другий є *адекватним безумовним подразником*, який викликає слиновиділення (наприклад, їжа).

Якщо ці подразнення поєднувати за часом так, щоб індиферентний подразник дещо випереджав (на 5—30 с) споживання їжі, то після кількох таких повторень слина починає виділятися вже при застосуванні одного індиферентного подразника, який стає *умовним сигналом* безумовнорефлекторної слиновидільної реакції, тобто викликає *умовний слиновидільний рефлекс*.

При утворенні, наприклад, *харчоздобувного інструментального умовного рефлексу* щура поміщають в

експериментальну камеру, на одній із стінок якої розміщено важіль. Коли тварина обстежує камеру, вона випадково натискує на цей важіль і відразу отримує харчове підкріплення. Кілька таких випадкових збігів приводять до утворення умовного рефлексу і голодна тварина для отримання харчового підкріплення самостійно починає натискувати на педаль. В даному випадку саме рухова реакція натискання виступає тим інструментом, який дозволяє отримати харчове підкріплення.

За рецепторною ознакою умовні рефлекси поділяють на дві великі групи — екстеро- та інтероцептивні. *Екстероцептивні умовні рефлекси* виробляються на зорові, слухові, нюхові, смакові, шкірно-механічні подразнення тощо. Отже, ці рефлекси відіграють основну роль у взаємозв'язках організму з навколишнім середовищем. Тому вони порівняно легко утворюються, швидко спеціалізуються і зміцнюються.

Інтероцептивні умовні рефлекси виробляються поєднанням подразнення рецепторів внутрішніх органів з будь-яким безумовним рефлексом. Інтероцептивні умовні рефлекси утворюються значно повільніше за екстероцептивні й реакція на такий умовний подразник є більш дифузною і генералізованою, ніж на екстероцептивний сигнал.

За характером умовного подразника умовні рефлекси поділяють на натуральні і штучні. *Натуральні умовні рефлекси* утворюються на дію природних ознак безумовного подразника: виділення слини у собаки на вигляд і запах їжі або слиновиділення у людини на запах смачної їжі чи на вигляд іншої людини, що їсть, наприклад, лимон.

Умовні рефлекси на індиферентні подразники називаються *штучними*. Саме такі рефлекси найчастіше використовують у науковій роботі, оскільки експериментатор може довільно регулювати всі параметри дії подразника (початок, кінець, силу, тривалість тощо).

За часом дії умовного і безумовного подразників розрізняють наявні та слідові умовні рефлекси. Серед *наявних умовних рефлексів* виділяють: *збіжні*, коли підкріплення дається не пізніше 1—3 с після початку дії умовного сигналу; *відставлені*,

коли підкріплення дається через 5—30 с, і *запізнювальні*, коли підкріплення застосовується наприкінці дуже тривалої (1—3 хв) дії умовного подразника. Наявні умовні рефлекси можуть бути простими і складними (комплексними).

Слідові умовні рефлекси утворюються тоді, коли підкріплювальний подразник діє після закінчення дії умовного сигналу, тобто в цьому разі підкріплення поєднується із залишковими (слідовими) процесами збудження після припинення дії умовного подразника. Особливим різновидом слідових умовних рефлексів є *умовні рефлекси на час*, які утворюються за умови регулярного повторення безумовного подразника через певні проміжки часу.

За ефекторною ознакою умовні рефлекси поділяють на вегетативні та соматорухові. До *вегетативних* умовних рефлексів належать харчові, серцево-судинні, видільні, статеві тощо, наприклад класичний слиновидільний рефлекс. До *соматорухових* належать класичні захисні умовні рефлекси та всі інструментальні умовні рефлекси.

Якщо один або кілька умовних подразників підкріплюється безумовним рефлексом, то такі пристосовні реакції називають *умовно-безумовними*, або *умовними рефлексами I порядку*. Якщо підкріпленням для умовного подразника є вироблений раніше міцний умовний рефлекс, то утворюється *умовний рефлекс II порядку*. У ссавців на конкретні сигнальні подразники виробляються умовні рефлекси 3—4 порядків, у антропоїдів — 7—8, у людини — 2—20 порядків.

У реальному житті умовні рефлекси утворюються, як правило, не на одне, а на кілька подразнень. Тому всі умовні рефлекси ще поділяють на *прості* й *складні* (комплексні), серед яких розрізняють кілька видів. Так, якщо умовним сигналом стає комбінація кількох подразнень, що застосовуються одночасно, утворюється *умовний рефлекс на одночасний комплекс подразнень*. Якщо сигналом є комбінація подразнень, які починають діяти по чергово, з інтервалами, а потім діють безперервно, утворюється *умовний рефлекс на послідовний комплекс подразнень*.

Якщо між закінченням дії попереднього і початком дії наступного подразника є певний інтервал часу, а підкріплення збігається з дією лише останнього подразника, то утворюється умовний рефлекс на ланцюг подразнень, або *ланцюговий умовний рефлекс*.

При дослідженні особливостей вищої нервової діяльності людини використовують найчастіше слиновидільний, серцево-судинний, дихальний, зіничний, мигальний, шкірно-гальванічний і захисний умовні рефлекси. Наприклад, при виробленні у людини зіничного умовного рефлексу дію дзвоника підкріплюють затемненням ока, а при формуванні шкірно-гальванічного рефлексу умовний подразник (світло) супроводжують слабким електричним (надпороговим) подразненням шкіри пальця або стопи. Після кількох поєднань умовного і безумовного подразнень на дзвоник виникає розширення зіниці ока (без затемнення), а на світло — чітка зміна опору шкіри (без її подразнення).

Крім того, у людини утворюються численні *умовно-умовні рефлекси*, які не потребують безумовного підкріплення. Найчастіше вони виробляються на основі довільних рухових реакцій, які здійснюються за активної участі другої сигнальної системи, наприклад, утворення різноманітних рухових навичок.

4.4.2.2. Механізм утворення умовних рефлексів

Натепер встановлено, що при будь-яких формах навчання (Кендел Е., 2000), в тому числі і при утворенні умовного рефлексу паралельно розвиваються два якісно різних фізіологічних процеси, один з яких є універсальним для всіх рівнів ЦНС і полягає у пластичній перебудові поточної функції певної нервової клітини, а другий відбиває специфічну організацію нейронних популяцій, які беруть участь в формуванні тієї або іншої навички. Тобто, на клітинному рівні молекулярні механізми навчання є універсальними (неспецифічними), а специфічність поведінкових реакцій виникає лише на рівні взаємодії нейронів багатьох мозкових структур, які при здійсненні тієї або іншої набутої реакції

утворюють унікальну просторово - часову констеляцію – *тимчасовий зв'язок*.

Тимчасовий зв'язок. Внаслідок поєднання дії індіферентних (умовних) і біологічно значущих (безумовних) подразників виникають нові просторові взаємозв'язки між різними структурами головного мозку, які активуються відповідно умовним і безумовним подразником. Встановлені функціональні взаємозв'язки між різними структурами існують до того часу, поки умовний сигнал підкріплюється дією безумовного подразнення. При зміні умов, коли умовний сигнал перестає підкріплюватися безумовним, сформовані функціональні зв'язки загальмовуються і/або зникають. Організм перестає реагувати на подразники, які більше не є сигналами настання важливих для організму подій. Саме тому, за словами І. П. Павлова, функціональний зв'язок між структурами мозку при утворенні будь-якого умовного рефлексу є зв'язок тимчасовий. *Тимчасовий зв'язок — це результат функціонального поєднання центральних структур і механізмів, внаслідок якого відбувається тривала фіксація у пам'яті цієї нової функціональної організації мозку.*

Стадії формування умовного рефлексу (тимчасового зв'язку). Формування будь-якого класичного умовного рефлексу відбувається у дві стадії. На початковій стадії, яка отримала назву *стадії генералізації*, умовний рефлекс має узагальнений характер і може виникати внаслідок дії не лише умовного, а й подібних до нього подразнень. Наприклад, у собаки виробляється умовний рефлекс на звук частотою 400 Гц, який підкріплюється подачею їжі і відповідно при його ізольованому застосуванні викликає слиновиділення. Однак у фазу, генералізації слиновиділення виникає на ізольоване застосування звуку частотою не тільки 400, а й 350 чи 450 Гц, хоча ці сигнали і не підкріплюються подачею їжі. Поступово з часом реакція на подібні до умовного подразника подразнення зникає і залишається лише на умовний сигнал. Така стадія утворення умовного рефлексу носить назву *стадії спеціалізації* і завжди є ознакою міцного тимчасового зв'язку.

Біологічна роль стадії генералізації надзвичайно велика, адже в природних умовах існування подібні стимули завжди пов'язані між собою і тому надзвичайно важливо на першому етапі адаптуватися до сприйняття якомога більшої кількості подразників, адже не відразу зрозуміло, який із них є головним. З часом, коли з цього широкого спектру подразників найбільш ефективними є лише певні подразники, вкрай доцільним з точки зору економії сил і енергії є виділення саме цих подразників.

Механізм стадії генералізації в лабораторіях І.П.Павлова пояснювали широкою іррадіацією процесів збудження в межах аналізатора, який сприймає умовний сигнал. *Олексій Олексійович Ухтомський* (1875—1942) же вважав, що перша фаза формування умовного рефлексу протікає за механізмом домінанти і тому навіть сторонні подразники здатні активізувати поведінку тварини, направлену на задоволення домінуючої мотивації. Що стосується стадії спеціалізації, то І.П.Павлов пояснював цю стадію процесами концентрації збудження в межах аналізатора, який сприймає умовний подразник.

Сучасні нейрофізіологічні дослідження, на жаль, подібних уявлень не підтверджують.

Місце замикання тимчасового зв'язку. Спочатку І.П.Павлов (1908) вважав, що тимчасовий зв'язок утворюється між корковим представництвом умовного сигналу і харчовим слиновидільним центром довгастого мозку (*«вертикальний принцип»*), оскільки було загальновідомо, що центри безумовних рефлексів знаходяться у підкіркових структурах. Однак пізніше І. П. Павлов (1928), аналізуючи експериментальний матеріал, отриманий співробітниками його та інших лабораторій (В.М.Бехтерев), дійшов висновку, що тимчасовий зв'язок замикається між сенсорним центром кори великого мозку, який забезпечує сприйняття і оцінку умовного подразника і який отримав назву *коркового представництва умовного подразника* та *корковим представництвом безумовного подразнення* (*«горизонтальний принцип»*). При цьому вважалося, що сильне джерело збудження в корковому представництві безумовного рефлексу притягує (за принципом домінанти) до себе слабке

збудження в корі, викликане більш слабким, індиферентним подразником. Головним же в замиканні тимчасового зв'язку вважали поступове (при повторних поєднаннях) *торування* коркового шляху, який з'єднував центри проекції умовних і безумовних подразників.

Враховуючи те, що індиферентний подразник здатний за певних обставин викликати орієнтувальний рефлекс Е.А. Асратян стверджував, що з представництвом центру безумовного рефлексу зв'язується не коркове представництво індиферентного подразнення, а коркове представництво орієнтувального рефлексу, тобто замикання відбувається між корковим представництвом двох безумовних рефлексів. Така думка підтверджувалася й експериментально, коли, наприклад, попарне застосування їжі і локального електрошкірного подразнення поступово приводило до утворення умовних рефлексів з двохстороннім тимчасовим зв'язком. При цьому кожний із поєднаних безумовних подразників здатний був виступати в якості умовного для прояву партерного рефлексу.

Теоретичні уявлення І.П.Павлова та його послідовників про кору як центральне місце замикання тимчасових зв'язків не втратили свого значення і сьогодні. Разом з тим, здатність собак і кішок з повним механічним видаленням кори чи її функціональним виключенням до утворення як класичних, так і інструментальних умовних рефлексів незаперечно доводять можливість замикання тимчасових зв'язків і на рівні підкоркових структур. З іншого боку, наявний натепер експериментальний матеріал з реєстрації змін електричної активності окремих нервових клітин різних ділянок кори та підкоркових структур на різних стадіях формування та здійснення як класичних, так і інструментальних умовних рефлексів дозволяє стверджувати, що як в процесі набуття нових та автоматизованому здійсненні наявних набутих реакцій поведінкових реакцій активно включаються в ці процеси як коркові, так і підкіркові структури, але роль кори і підкірки не є однаковою в обох цих процесах.

Роль кори великого мозку та підкіркових структур у формуванні умовних рефлексів. Що вищою є організація тварини, то більшого значення в її умовнорефлекторній діяльності набувають вищі відділи ЦНС. Кора великого мозку людини і вищих тварин відіграє провідну роль у формуванні більшості умовних рефлексів

Разом з тим, питання про те, яка з мозкових структур є головною, а яка другорядною у здійсненні умовних рефлексів, не можна вирішувати абстрактно. У вищих тварин і людини існує дуже багато різноманітних умовних рефлексів — як простих, так і складних. Було б помилкою вважати, що в усіх випадках роль кори великого мозку і підкіркових структур є однаковою.

У здійсненні вегетативних та інтероцептивних умовних рефлексів у ссавців підкіркові структури відіграють значно більшу роль, ніж кора великого мозку. Водночас у забезпеченні складних поведінкових реакцій, безсумнівно, основне значення мають структури кори. У тих тварин, що не мають кори або вона недорозвинена, вищим інтегративним центром поведінкових реакцій є інші структури стовбура мозку: у риб це середній мозок, у рептилій — проміжний, у птахів — добре розвинений гіперстріатум.

Структура умовного рухового рефлексу у ссавців є динамічною: на початкових стадіях провідну роль відіграє кора великого мозку, а на стадії спеціалізації головну роль беруть на себе підкіркові утвори. Відомо, що після тривалого тренування вироблена реакція стає автоматизованою і здійснюється практично без участі свідомості. Лише в разі несподіваних змін, раптової дії сторонніх подразників вмикається коригувальна дія кори великого мозку.

Серед підкоркових структур, які беруть безпосередню участь в формуванні як вродженої, так і набутої поведінки особлива роль належить структурам лімбічної системи. Саме ці структури є тим мозковим субстратом, який визначає основні потреби і мотивації нашого організму та на цій основі разом з корою (місцем збереження індивідуальної пам'яті) здійснює оцінку

біологічного значення будь-якого подразника. Зрозуміло, що в принципі без активного залучення цих структур будь-яка набута реакція не може бути сформована (див. четверте правило утворення умовних рефлексів). Серед структур лімбічної системи центральними вважають *гіпоталамус*, *мигдалеподібне тіло* і *морський коник*. Хоча такі структури як *прилеглі ядра*, *сіра речовина середнього мозку*, *нюхові структури*, *огорожа* чи *прозора перетинка* є, мабуть, не менш важливими, хоча на тепер є менш вивченими.

Характерною особливістю підкіркових структур, зокрема лімбічної системи, є їхня *функціональна гетерогенність*, яка визначається передусім їх загальним специфічним та неспецифічним (збуджувальним чи гальмівним) впливом на здійснення безумовно- і умовнорефлекторних поведінкових реакцій.

Функціональна гетерогенність виявлена також щодо структур смугастого тіла, які здійснюють неспецифічний і специфічний вплив на якість поведінкових реакцій. Ядра смугастого тіла беруть участь у процесах пам'яті, уваги, кодування інформації.

Говорячи про те, що важливіше в формуванні умовних рефлексів кора чи підкіркові структури можна лише стверджувати одне – важливі і кора і підкірка. На доказ цього можна навести експериментальні дані останніх років, в яких показано, що формування рухових умовних рефлексів у кроликів практично не можливе без участі мозочка навіть за повної інтактності соматосесорної та моторної кори.

Загалом же можна стверджувати, що кожна із підкоркових і коркових структур залежно від типу чи роду умовних рефлексів вносить свій унікальний вклад в таке явище як умовний рефлекс. Разом з тим, знову повертаючись до першого абзацу цього розділу скажемо, що таке системне явище як умовний рефлекс можливе за рахунок того, що нейрони, які беруть участь в його здійсненні працюють за певними загальними принципами, які зачіпають передовсім їхню активацію чи, навпаки - гальмування.

Нейронні механізми формування умовних рефлексів.

Експериментальні дослідження нейронної активності мозку в процесі утворення умовних рефлексів показали, що процес замикання тимчасового зв'язку завжди супроводжується значною перебудовою нейронної активності великої кількості утворів мозку. Це дає підставу вважати умовний рефлекс таким явищем, в якому бере участь не одна якась визначена зона чи ділянка мозку, а практично весь мозок. Саме ж формування умовного рефлексу здійснюється внаслідок активації нових і підвищення ефективності існуючих шляхів між збудженими нервовими центрами, один з яких є домінантним.

Ще Ч. Шеррінгтон сформулював один з основних законів функції ЦНС — *принцип спільного шляху*, згідно з яким еферентний нейрон є спільним кінцевим пунктом для імпульсів, що виникають у різних аферентних системах. Так формується і реалізується механізм конвергенції.

Саме явище конвергенції гетеросенсорних стимулів, як вважають багато дослідників, лежить в основі замикання тимчасового зв'язку. *Джон Екклс* (John Carew Eccles, 1903–2003) навіть припускав існування гіпотетичного центру конвергенції, де сходяться збудження від умовного і безумовного подразників. Їх взаємодія та інтеграція завершуються формуванням особливої просторово-часової структури нервових імпульсів. Багаторазове поєднання умовного і безумовного подразників вмикає *механізм потенціації* шляхів умовного сигналу, який поступово стає спроможним запускати безумовнорефлекторний акт. Збереження за часом цієї нової констеляції забезпечується механізмами реверберації збудження у замкнених колах нейронів і нервових мережах.

Щодо самої природи замикання тимчасового зв'язку, то на сьогоднішній день загально визнаною є так звана *синаптична гіпотеза*, яка виходить з того, що головним механізмом формування умовних рефлексів є зміна функціонування синапсів у замкнених колах і мережах внаслідок зміни їхніх властивостей і структури (Кендел Е., 2000). Механізми

формування тимчасового зв'язку як нової констеляції певних нейрональних ансамблів в процесі навчання відбувається за механізмами, які в фізіології розглядаються як механізми формування пам'яті .

Дослідження нейронних реакцій за допомогою мікроелектродної техніки показало, що найістотніші зміни у процесі навчання спостерігаються в кіркових полісенсорних нейронах, функціональні властивості яких визначаються діапазоном аферентних впливів, що конвергують на них. При багаторазовому поєднанні умовного і безумовного подразнень відбувається така структурна перебудова імпульсної активності цих нейронів, яка починає відтворюватися лише під час дії умовного подразника .

Так, до перших поєднань умовного стимулу з підкріплюваним рефлексом нейрони виявляють переважно моносенсорні реакції. Поступово, з наступними поєднаннями умовного і безумовного подразнень ці нейрони набувають здатності відповідати на стимули різних сенсорних модальностей, тобто їхня активність стає полісенсорною.

Цей період відповідає фазі генералізації умовного рефлексу і саме в цей час ця рефлексорна система набуває домінантних властивостей. Нарешті, за досить зміцнілого умовного рефлексу відповіді нейронів знову стають моносенсорними, але тепер це вже спеціальні моносенсорні реакції на стимул певної модальності, тобто вибіркова реакція на той стимул, який набуває сигнального значення для поведінкового акту.

4.4.2.3 Роль мигдалини в умовнорефлекторній діяльності

Найкраще роль мигдалини проявляється при формуванні умовнорефлекторної реакції страху, коли поєднуються умовний подразник, наприклад, звуковий сигнал із ударом струму по лапах (Рис.4.1). При виробленні такого умовного рефлексу страху достаньно всього одного або кількох поєднань щоб ізольоване застосування умовного сигналу викликало широкий спектр реакцій, пов'язаних із страхом. При цьому виникають реакції скелетної мускулатури (завмирання або активна

боротьба), зміни функціонування серцево-судинної, дихальної, травної та ендокринної системи.

Звукові сигнали, які ідуть до мигдалини, поступають переважно до *латеральної мигдалини*. Ці сигнали надходять як від слухових ядер таламусу, так і від слухової кори, і утворення такого умовного рефлексу може бути опосередковане одним з цих шляхів. Разом з тим, експериментальні дослідження вказують на важливішу роль саме таламо-амігдалярних зв'язків, оскільки ушкодження слухової кори практично не впливає на формування умовнорефлекторного страху. При цьому слід зазначити, що і інформація про дію безумовного подразника також поступає до латеральних ядер мигдалини. Больові стимули по спиномозковоталамічних шляхах досягають ядер таламусу і проєктуються до латеральних ядер мигдалини. Тобто, саме в цих ядрах мигдалини відбувається конвергенція нервових потоків, які викликані дією умовного і безумовного подразників. Цілком ймовірно, що така конвергенція викликає пластичні зміни у клітинах цієї ділянки мигдалини.

Ноціцептивна інформація також надходить і до *центральної мигдалини*. Однак центральна мигдалина отримує ці входи від парабрахіальної ділянки (ядра моста, які передають інформацію від внутрішніх органів до гіпоталамусу і мигдалини) і від середнього мозку. При цьому центральна мигдалина не має прямих входів від сенсорних ділянок, які обробляють слухові сигнали, натомість вона отримує прямі входи від латеральної та інших ділянок мигдалини, таких як базальне та додаткове базальне ядра, які також отримують входи від латеральної мигдалини.

Центральна мигдалина проєктується до стовбура мозку і контролює реалізацію соматичних та вегетативних проявів реакції страху. Тому пошкодження центральної мигдалини здатне усувати вегетативні та соматичні прояви умовнорефлекторного страху. При цьому вибіркоче ушкодження тих ділянок, куди проєктується центральна мигдалина, вибірково виключає ті складові таких відповідей, за які відповідає саме ця ділянка. Наприклад, ушкодження

латерального гіпоталамусу виключає специфічні зміни артеріального тиску, тоді як ушкодження центральної сірої речовини викликає зникнення реакцій завмирання,

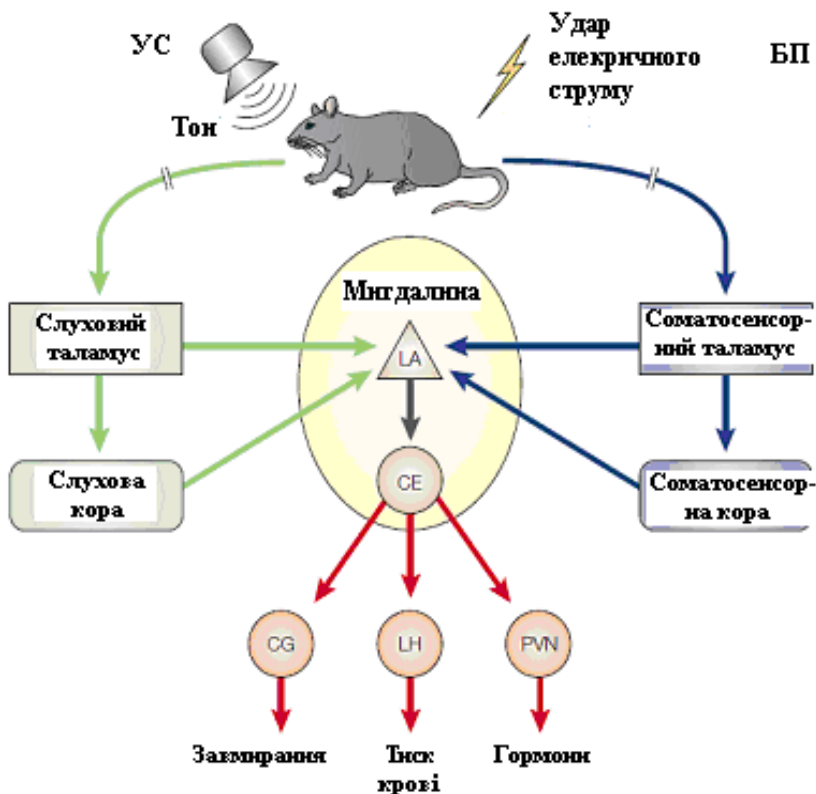


Рис.4.1. Схема участі мигдалини у формуванні умовнорефлекторної реакції страху. УС- умовний сигнал, БП – безумовне підкріплення, LA- латеральна мигдалина, CE- центральна мигдалина, CG- сіра речовина середнього мозку, LH – латеральний гіпоталамус, PVN – паравентрикулярне ядро гіпоталамусу

а пошкодження *кінцевої смужки* (*stria terminalis*), яка проектується до *прилеглого ядра* (*nucleus accumbens*) і гіпоталамусу, усуває умовнорефлекторне виділення гіпофізарно-наднирникових стрес-гормонів. Ушкодження латеральної мигдалини усуває умовнорефлекторну реакцію страху, але не впливає на безумовнорефлекторний страх, викликаний, наприклад, дією запаху хижака. Оскільки умовно- і безумовнорефлекторна поведінкова відповідь одна і та ж (завмирання), то, цілком зрозуміло, що нездатність реагувати на умовні сигнали не може бути пов'язана із дефіцитом механізмів реалізації самої відповіді.

Подальші дослідження показали, що нейрони латеральної мигдалини стають більш чутливими до умовного сигналу після його поєднання із больовим підкріпленням через залучення NMDA рецепторів та L-типу потенціалзалежних Ca^{2+} каналів, що запускають активацію протеїнкіназ (МАРК і РКА), які, в свою чергу, через активацію синтезу певних протеїнів змінюють структуру синаптичних з'єднань, активованих при поєднанні умовного сигналу і безумовного підкріплення.

Було також показано, що в латеральній мигдалині існують два функціонально відмінних нейронних угруповання. Нейрони дорзальної частини латеральної мигдалини беруть участь в початкових реакціях формування умовнорефлекторного страху і його зберіганні, тоді як вентральна ділянка латеральної мигдалини пов'язана із довготривалим зберіганням умовного рефлексу і саме тут відбуваються структурні зміни, викликані поєднанням умовного і безумовного подразника.

4.4.2.4. Роль мозочка в умовнорефлекторній діяльності

Щоб зрозуміти нейрофізіологічну основу участі мозочка у формуванні умовних рефлексів та набутих моторних навичок, слід коротко ознайомитися із загальною схемою *структурно-функціональної організації мозочка*. Кора мозочка має тришарову будову. Найглибший шар – це шар *гранулярних* або *зерноподібних клітин*, де відбувається попередня обробка вхідної інформації від мохоподібних волокон перед її

надходженням до клітин Пуркіньє. Другий шар утворюють *клітини Пуркіньє*, які формують вихід із кори мозочка до його підкоркових ядер. Клітини Пуркіньє є центральним місцем інтеграції різномірної інформації, оскільки на клітинах Пуркіньє відбувається поєднання збуджувальних впливів від аферентних ліаноподібних волокон, паралельних волокон, які є відростками зерноподібних клітин, і гальмівних входів від клітин зовнішнього шару. Третій, найбільш зовнішній шар – *молекулярний*, в ньому містяться вставні гальмівні нейрони – *корзинчасті і зірчасті*, які беруть участь у регуляції активності клітин Пуркіньє.

Еферентні проєкції мозочка ідуть від його підкоркових ядер до вестибулярних ядер довгастого мозку, червоного ядра середнього мозку і кори великих півкуль, координуючи м'язову активність організму. Нейронам ядер мозочка притаманна спонтанна активність, патерн якої модифікується аферентними потоками інформації, яка надходить до мозочка по мохоподібних та ліаноподібних волоконках, та визначається гальмівними входами від клітин Пуркіньє.

Одним із умовних рефлексів, які широко застосовують в експериментальних дослідженнях ролі тих чи інших структур в процесах навчання, є *мигальний рефлекс*. Для вироблення мигального умовного рефлексу у тварин найчастіше використовують кроликів. В якості умовного сигналу використовується звук, за яким через 100-150 мс слідує безумовне підкріплення - подача струменю повітря в око. Зазвичай ізольоване застосування звуку не викликає закривання повіки, але через декілька сотень поєднань звуку із подачею струменю повітря тварина починає проявляти умовний захисний рефлекс, суть якого полягає в надзвичайно точному закриванні повіки за декілька десятків мілісекунд перед очікуваною подачею струменя повітря. Цей рефлекс може довго зберігатись без подачі безумовного підкріплення, але досить швидко згасає при подачі умовного сигналу без його поєднання із подачею струменя повітря. Разом з тим цей умовний рефлекс може самовідновлюватись, що говорить про тривале збереження

пам'ятного сліду. Детальне вивчення природи цього рефлексу показало, що у його набутті і збереженні (як і інших моторних навичок) безпосередньо залучені ядра мозочка і його кора (рис.4.2).

Як ми уже зазначали, інформація до мозочка поступає по двох типах волокон – мохоподібних та ліаноподібних. Мохоподібні волокна несуть різноманітну інформацію з багатьох джерел, включаючи стовбурові структури і середній мозок. Мохоподібні волокна, які походять від ядер моста, активуються такими стимулами, як звук, який часто використовують у якості умовного стимулу. Мохоподібні волокна утворюють прямі збуджуючі синапси як на вихідних клітинах кори (клітини Пуркіньє), так і нейронах глибоких ядер мозочка, а також на зерноподібних клітинах та клітинах Гольджі. Активність зерноподібних клітин, які забезпечують збудження клітин Пуркіньє, регулюється гальмуванням від клітин Гольджі.

Стимули, на зразок струменя повітря активують ліаноподібні волокна, які надходять до мозочка із нижнього оливарного ядра. Ліаноподібні волокна посиляють потужні збуджуючі сигнали як до нейронів ядер мозочка, так і клітин Пуркіньє (кожна клітина Пуркіньє отримує вхід від одного ліаноподібного волокна). Активація ліаноподібним волокном клітини Пуркіньє викликає значне підвищення входу в клітину іонів Ca^{++} . Вважають, що саме такий вхід Ca^{++} грає основну роль у зміні пластичності синапсів між зерноподібними клітинами і клітинами Пуркіньє.

При утворенні мигального умовного рефлексу інформація про умовний сигнал і безумовне підкріплення поєднується як у специфічних ділянках глибоких мозочкових ядер (вставне ядро), так і у корі (клітини Пуркіньє). Мозочкові ядра через еферентні виходи передають інформації до стовбура, де починаються рухові низхідні шляхи, які відповідають за руховий контроль спинного мозку і опосередковано через зв'язки із руховою корою через таламус. Слід відмітити, що на рівні мозочкових ядер існує соматотопічне представництво різних ділянок тіла - певна карта тіла. При цьому виявлено, що стимуляція передньої частини вставного ядра викликає рухи повіки. Тому вважається,

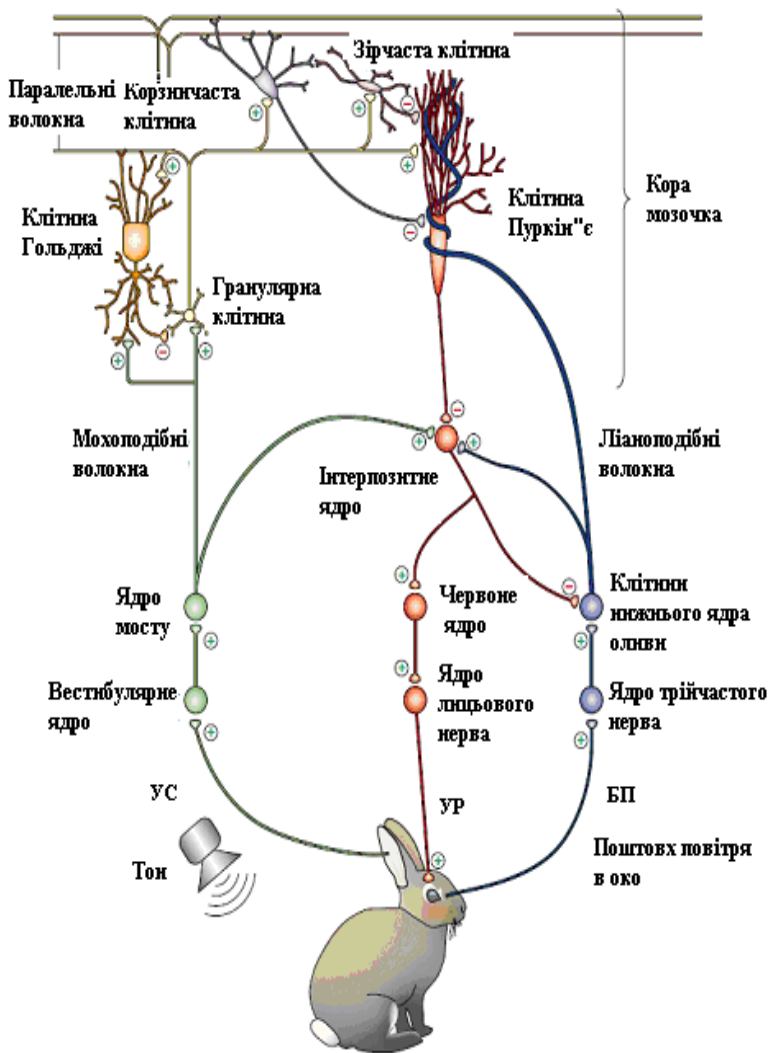


Рис.4.2. Загальна схема утворення мигального рефлексу у кролика. Пояснення в тексті

що саме підвищена активація вставного ядра при дії умовного сигналу і викликає умовнорефлекторну відповідь повіки.

Вкрай важливою виявилася демонстрація того, що мигальні умовні рефлекси можуть утворюватись у декортикованих та децереброваних тварин. Це привело до інтенсивних досліджень ролі нейронних сіток стовбура і мозочка у формуванні мигального рефлексу. Зокрема, було виявлено, що видалення у мозкові кролика лише 1 мм³ передньої частини вставного ядра перешкоджає виробленню цього умовного рефлексу. Виникло припущення, що відсутність умовного рефлексу не є наслідком дефіциту навчання, а при такому зруйнуванні вставного ядра виникає порушення його реалізації. Іншими словами, вважалося, що сам процес навчання відбувається не в мозочку, а на вищих рівнях, зокрема в корі. Однак пізніше було показано, що лише тимчасова блокада ядер і кори мозочка перешкоджає утворенню такого рефлексу, тоді як блокада еферентних шляхів – ні.

На основі подальших досліджень була висунута гіпотеза про те, що пам'ять про мигальний рефлекс локалізується у ядрах мозочка. На доказ цього служили експериментальні дані про те, що після формування умовного рефлексу видалення кори мозочка не змінювало його успішного прояву. Проте пізніше з'ясувалося, що видалення передньої частки кори мозочка значно порушує часові параметри умовнорефлекторної відповіді. Так, замість закривання очей безпосередньо перед очікуваним часом подачі повітря, тварина із видаленою передньою часткою кори мозочка закривала очі відразу після подачі звукового сигналу. Ці результати дозволили прийти до висновку, що мигальний рефлекс опосередкований двома місцями пластичності у межах мозочка: мозочковими ядрами і корою мозочка.

Дослідження останніх років із застосуванням методів візуалізації мозку у людини показали, що ступінь навчання рухових навичок у того або іншого обстежуваного чітко корелює із метаболічними змінами у іпсілатеральних ядрах мозочка і корі мозочка зліва і справа. На основі цих даних робиться припущення, що кора мозочка за такого навчання

відіграє роль пускового механізму в навчанні (тригер), тоді як ядрам мозочка відводиться роль довготривалого зберігання вивченої навички. Таке припущення базується на тому, що пластичність у корі мозочка виникає навіть перед виникненням першої умовної відповіді, яка зазвичай у кролика потребує 100-200 поєднань. Натомість пластичність у ядрах мозочка розвивається набагато повільніше. Цікаво, що пластичність у ядрах зберігається навіть після повного згашення умовного рефлексу. Зокрема показано, що пластичність у корі інактивується після 60-70 непідкріплених пред'явлень звуку, а у ядрах не інактивується навіть після 3000 пред'явлень.

В клітинах Пуркінє виявлена *довготривала депресія* – тривале зниження провідності через синапси між зерноподібними клітинами і клітинами Пуркінє, яке викликається поєднанням стимуляції двох входів до клітин Пуркінє: від мохоподібних волокон (через паралельні волокна гранулярних клітин) і ліаноподібних волокон. Вважають, що потік іонів Ca^{2+} активує білок фосфатазу, яка дефосфорилує рецептори на дендритах клітин Пуркінє, знижуючи таким чином їх синаптичну провідність. Можливий і інший механізм гальмування клітин Пуркінє – через довготривалу потенціацію гальмівного входу до них від корзинчастих інтернейронів.

При утворенні умовних рефлексів в мозочку виникає вибіркоче гальмування певних клітин Пуркінє за принципом „гальмування гальмування”, в результаті чого з-під гальмівного контролю вивільняється певний умовний рефлекс. Іншими словами, механізм рухового навчання – це одна із форм тривалого гальмування клітин Пуркінє.

4.4.2.5. Гальмування умовних рефлексів

Відповідність чи невідповідність умовного рефлексу реальній життєвій ситуації залежить від складних взаємозв'язків між процесами збудження і гальмування у головному мозку. Крім того, утворення тимчасового зв'язку відбувається не лише внаслідок взаємодії процесів збудження у певних нервових

центрах, а й завдяки гальмуванню функції тих нервових структур, що перешкоджають цьому процесу.

Гальмівні процеси, що виникають під час реалізації різноманітних поведінкових реакцій, можуть бути різними за походженням і характером виявлення. У фізіології вищої нервової діяльності розрізняють дві основні форми гальмування — зовнішнє (безумовне) і внутрішнє (умовне). Таке розмежування безумовного і умовного гальмування, відповідно, на зовнішнє і внутрішнє пов'язане з тим, що, на думку І.П.Павлова, при безумовному гальмуванні сам процес гальмування є наслідком змін коркової активності, яка знаходиться поза межами – тобто ззовні дуги умовного рефлексу, тоді як при умовному гальмуванні процес гальмування локалізується в якійсь із ділянок самої дуги умовного рефлексу – тобто всередині або «внутрішньо».

Зовнішнє або безумовне гальмування є природженою властивістю нервової системи, що виявляється ослабленням чи припиненням поточної діяльності.

Зовнішнє гальмування умовних рефлексів викликається *дією сторонніх або надмірних за силою подразників* тому, відповідно, виділяють *власно зовнішнє і позамежне зовнішнє гальмування*. Так, слиновидільний умовний рефлекс у собаки на ввімкнення лампочки припиняється відразу, як тільки йому показати kota. Проте більшість сторонніх подразників викликає лише орієнтовну реакцію, яка при повтореннях сигналу поступово слабшає, що зумовлює поступове зникнення гальмівного стану і відновлення початкового рівня реакції. Такі подразники І. П. Павлов назвав *згасальними* (тимчасовими) *гальмами*, до яких належить більшість екстероцептивних подразників.

Однак є такі стимули, гальмівний ефект яких не слабшає при багаторазовому застосуванні, і тому гальмування, яке вони викликають, також є постійним. Це больові та інтероцептивні подразники, які І. П. Павлов назвав *постійними гальмами*.

Другий вид зовнішнього гальмування — *позамежове* — виникає при застосуванні надмірних подразнень або за одночасної дії кількох слабких, сумарний ефект яких перевищує

межу витривалості нервових клітин. Про позамежове гальмування свідчить, наприклад, зменшення кількості слини при зростанні сили умовного подразника, на який утворений даний умовний рефлекс, поза певні межі. Доказом того, що застосування надсильного подразника викликає саме гальмування, а не стому нервових центрів є те, що зменшення сили умовного подразника до оптимальних меж відразу – «з місця» викликає зростання умовнорефлекторного слиновиділення.

Позамежове гальмування вважають охоронним, оскільки позамежове гальмування запобігає руйнуванню нервових клітин у разі надмірного їх збудження.

Внутрішнє або умовне гальмування, на відміну від зовнішнього, є індивідуально набутою властивістю нервової системи і формується поступово внаслідок відсутності безумовнорефлекторного підкріплення умовного сигналу. Розрізняють чотири види цього гальмування: *згасальне, диференціювальне, запізнювальне, умовне*, з яких найбільше значення для формування адекватної поведінки мають згасальне і диференціювальне.

Згасальне гальмування виникає після припинення підкріплення умовного подразника, внаслідок чого умовнорефлекторна реакція поступово згасає (мал. 209). Що міцніший умовний рефлекс, то важче його згасити. Згашений умовний рефлекс може через певний час самовідновитися внаслідок *розгальмовування*. Самовідновлення попередньо згаслого умовного рефлексу розглядається як класична ознака справжнього тимчасового зв'язку.

Сторонні подразники, які діють під час згасального гальмування, також викликають ефект *розгальмування*, тобто відновлюють згасаючий умовний рефлекс. Зміцнення згасального гальмування викликає пригнічення не тільки згасаючого умовного рефлексу, а й інших рефлекторних реакцій (вторинне згашування). Кожне чергове згашування умовного рефлексу після його відновлення відбувається швидше, ніж попереднє.

Диференціовальне гальмування забезпечує спеціалізацію умовного рефлексу, тобто диференціювання (розрізняння) подразників, один з яких підкріплюється, а другий — ні. Наприклад, якщо звук частотою 1000 Гц поєднувати з електрошкірним подразненням, а звук частотою 400 Гц — ні, то на це останнє подразнення розвивається диференціовальне гальмування. Диференціовальне гальмування виконує важливу роль у процесі “шліфування” різних рухових навичок, забезпечуючи їх чітку спеціалізацію.

Диференціовальне гальмування часто використовують в експериментальній роботі для виявлення особливостей сприймання навколишнього світу тваринами, здатність їхніх органів чуття розрізнати подразнення.

Умове гальмо виробляється в тому разі, коли умовний подразник у поєднанні з додатковим не підкріплюється, а застосований окремо умовний сигнал завжди підкріплюється. Наприклад, у собаки вироблено захисний умовний рефлекс (відсмикування лапи від підлоги) на світло. Коли ж світло поєднали зі звучанням дзвоника і цю комбінацію не підкріплювали ударом електричного струму, то з часом ця комбінація подразників не викликала умовнорефлекторної захисної реакції у тварини, тоді як ізольоване застосування світла продовжувало викликати умовнорефлекторну відповідь. Тобто дзвоник у цьому випадку став *умовним гальмом*. Цікавим є те, що подразник – умове гальмо при його приєднанні до інших умовних подразників може переносити і виявляти свою гальмуючу дію на новий рефлекс відразу. Типовим прикладом умовного гальма є ситуація, коли домашні тварини за наявності господаря не роблять ніякої «шкоди», тоді як за відсутності такого «умовного гальма» як господар, здатні з'їсти і ковбасу, і сало, залишені без нагляду.

Запізнювальне гальмування утворюється у процесі формування запізнювальних умовних рефлексів. Такі рефлекси утворюються не раптово, а при поступовому відтягуванні початку підкріплення, і в цей початковий період ізольованої дії умовного подразника (*недіяльна фаза* запізнювального

умовного рефлексу) виникає запізнювальне гальмування. Доказом гальмівного механізму недіяльної фази цього рефлексу може бути ефект розгальмування — якщо діє сторонній подразник, запізнення відповіді не спостерігається, умовнорефлекторна реакція починається майже одночасно з умовним подразненням. Біологічне значення запізнювального гальмування полягає в тому, що умовнорефлекторна реакція починається в потрібний момент від початку дії умовного сигналу.

Матеріальною основою зовнішнього і внутрішнього гальмування є численні гальмівні нейрони й синапси головного мозку, які активізуються внаслідок надходження в мозок ПД. Активну участь у формуванні внутрішнього гальмування беруть різні підкіркові утвори мозку (центральна сіра речовина середнього мозку, лімбічні структури тощо).

4.4.3 Складні форми умовнорефлекторної діяльності

Організм активно пристосовується до життя, взаємодіючи з різними чинниками довкілля, аналізуючи їх і формуючи шляхом синтезу адекватні реакції-відповіді. При цьому організм виступає як відкрита біологічна система, яка разом з тим має відносно автономні регуляторні механізми своїх функцій.

Зв'язок організму з навколишнім середовищем тим досконаліший, чим більше розвинена здатність нервової системи аналізувати, виділяти сигнали, які впливають на організм, і синтезувати ті з них, які збігаються з певною діяльністю. Аналізується й синтезується також численна інформація, що надходить до мозку з внутрішнього середовища організму, в тому числі й пропріоцептивні імпульси, які мають особливо велике значення для організації цілеспрямованої рухової поведінкової діяльності.

У тварин, які мають розвинені органи чуття, перший етап аналізу і синтезу — *інтегративної діяльності* — починається вже в рецепторах певної сенсорної системи, яка генетично пристосована реагувати лише на певні види подразників. Другий

етап цієї діяльності відбувається в підкіркових структурах, а третій — у корі великого мозку.

За процесами аналізу і синтезу подразнень можна простежити під час формування умовних рефлексів. Так, на стадії генералізації умовного рефлексу відбувається первинний синтез подразнень, коли тварина реагує на всю сукупність одноmodalьних сигналів, а на стадії спеціалізації вже переважають аналітичні процеси, коли тварина реагує тільки на підкріплюване подразнення. Отже, найпростішим прикладом інтегративної діяльності мозку є формування умовного рефлексу на конкретне подразнення.

Комплексні умовні рефлекси. Значно складніші інтегративні процеси відбуваються при виробленні умовних рефлексів на комплексні подразнення. Експериментальні дослідження показали, що після тривалого застосування одночасного чи послідовного комплексу подразнень відбувається злиття, синтез їхніх окремих компонентів у цілісне подразнення, яке і стає умовним сигналом відповідної умовнорефлекторної реакції. Тому залежно від послідовності дії компонентів комплекси, які складаються з однакових елементів, можуть сприйматися тваринами як різні подразнення. Про це свідчить можливість диференціювання на такі послідовні (і ланцюгові) комплекси подразнень, які різняться між собою лише послідовністю дії компонентів.

Проте здатність тварин розрізняти комплексні умовні подразнення з різним порядком компонентів істотно залежить від рівня розвитку кори великого мозку. Так, собака легко відрізняє подразнення з послідовністю елементів А+В+В+Г від подразнення Г+Б+В+А. Проте у випадку зміни місць центральних компонентів подразнення А+В+Б+Г відрізнити його від комплексу А+Б+В+Г тварині вже не вдається. В той же час антропоїди легко справляються з такими й зі складнішими завданнями.

Після вироблення диференціувального гальмування на комплекс, що відрізняється послідовністю дії компонентів, окремі компоненти комплексу втрачають своє сигнальне

значення в разі ізольованого застосування, в той час як у складі комплексу вони продовжують викликати реакцію на попередньому рівні. Отже, тварини сприймають послідовний комплекс подразнень, а також комплекс із ланцюга подразнень як єдине ціле. Таке сприймання можливе лише завдяки складній інтегративній діяльності мозку.

Динамічний стереотип. Однією з найскладніших форм інтегративної діяльності є формування *динамічного стереотипу* — *зафіксованої в мозку певної послідовності процесів збудження і гальмування*. Динамічний стереотип формується за незмінної (стереотипної) послідовності дії подразників (*зовнішній стереотип*). Він утворюється поступово, проте після тривалого застосування подразників міцно фіксується в мозку і виявляється майже автоматично після дії першого подразника або внаслідок певної пускової ситуації.

Зрозуміло, що зі зміною зовнішнього стереотипу повинен змінюватися і динамічний стереотип. Проте ця справа нелегка, іноді навіть неможлива через міцну фіксацію попереднього стереотипу. Ось чому так важко позбутися поганих звичок або засвоїти нову методику тренувань. Перероблення міцного динамічного стереотипу може викликати функціональні розлади вищої нервової діяльності (*невроз*).

4.5. Елементарна розумова (мисленнєва) діяльність тварин

Здатність деяких видів тварин в своїй пристосувальній діяльності опиратися не лише на конкретні реакції типу стимул-реакція (інстинкти, безумовні та умовні рефлекси) дає можливість тваринам бути адекватними в ситуаціях, коли таких реакцій виявляється вже не досить. Якщо поведінка тварини будується на використанні правил і законів, які поєднують між собою певні предмети і явища, встановлені твариною через відсторонене (абстрактне) від дійсності узагальнення і які виявляються в проблемній ситуації без всякого тренування чи дресури, то в даному випадку таку діяльність визначають як розумова (мисленнєва) діяльність. Звичайно, порівняння

мисленнєвої діяльності людини і навіть таких високорозвинутих тварин як примати, виявляє, що здатність до оперування абстракціями у тварин є незрівнянно нижчою, ніж у людини, тому стосовно тварин, у більшості випадків, ми можемо вести мову лише про *елементарну розумову діяльність*.

Говорячи про розумову діяльність тварин, слід наголосити на тому, що в історії науки досить часто навіть видатні вчені в цьому питанні стояли на позиціях *антропоморфізму*, бо ототожнювали і пояснювали розумні дії тварин через відповідні людські суб'єктивні стани, виходячи лише із зовнішньої схожості за певних обставин поведінкових реакцій людини і тварин.

Фізіологічний аналіз розумових здібностей тварин пов'язаний переважно з експериментальним дослідженням здатності різних груп тварин до *екстраполяції напрямку руху подразника*. Методика дослідження здатності до екстраполяції була розроблена *Леонідом Васильовичем Крушинським* (1958, 1977) і ґрунтувалася на теоретичних уявленнях про те, що для успішного вирішення задачі на екстраполяцію будь-яка тварина повинна оперувати таким поняттям як «незникність предметів» та активно реагувати на «зникнення» предмету, якщо він ховається за криттям.

Виявилось, що здатність до екстраполяції добре розвинута у мавп, дельфінів, вовків, лисиць, собак, диких щурів (пасюків), воронових птахів і черепах, тоді як риби, безхвості амфібії, кури, голуби, кролики і полівки не мають здатності до екстраполяції. Навчити тварин, які не здатні до вирішення екстраполяційних задач, неможливо.

Питання про те, наскільки високими є розумові здібності тварин натепер остаточно не вирішено, не зважаючи на колосальну кількість розрізнених фактів про видатні здібності деяких тварин до використання знарядь, здатності до лічби, формування довербальних понять, складній побудові соціальних контактів, наявності у тварин зачатків свідомості, мови тощо, оскільки ці факти в більшості своїй не мають достатнього експериментального підтвердження. Наукове вирішення цієї

проблеми складає сьогодні основу *когнітивної* (англ. *cognition* - знання) *етології* – науки, яка вивчає процеси пізнання у тварин і яка дуже активно розвивається в останні два десятиліття.

РОЗДІЛ 5

ПАМ'ЯТЬ

Розглядаючи різні форми навчання, ми вже звертали увагу на те, що будь-яка форма навчання можлива лише за умови збереження набутого досвіду через механізми пам'яті. Іншими словами, пам'ять і навчання - взаємопов'язані явища і уявити собі навчання без пам'яті неможливо. Однак в психофізіології під навчанням розглядається процес набування нових знань, які можуть виявляти себе в змінах поведінки, тоді як пам'ять визначають як здатність нервової системи до кодування, зберігання і відтворення інформації.

До основних характеристик пам'яті належить різна тривалість збереження інформації, здатність до усвідомлюваного та мимовільного її запам'ятовування і відтворення. Нормальним фізіологічним явищем для пам'яті є процес забування певної інформації, що тривалий час не використовується або не є важливою. Повна відсутність забування є такою ж хворобою пам'яті, як і повна нездатність до навчання (Лурія О.Р, 1975; Хомская Е.Д., 2005). Нормальна робота мозку вимагає зваженої роботи двох процесів: запам'ятовування і забування.

При травмуванні певних ділянок мозку або за певних його захворювань може розвиватися патологічне забування або амнезія (від грец. *a* – із значенням заперечення і від грец. *mnesis* – спогади, пам'ять), за якого людина втрачає здатність запам'ятовувати нову інформацію чи втрачає здатність згадувати раніше набуту інформацію, яка є загальноживаною і відтворюється за нормальних умов.

5.1. Види і форми пам'яті

В психофізіології виділяють дві якісно різні системи збереження інформації, які визначають як свідомо або декларативна (від лат. *declarativus* – той, що проголошує) пам'ять і неусвідомлювана (не декларативна) або процедурна пам'ять (Рис.5.3.).

Декларативна пам'ять зберігає інформацію, яка нами усвідомлюється (ми знаємо, що ми це пам'ятаємо), і ця інформація може бути нами повідомлена словами (власне задекларована). Прикладом декларативної пам'яті є вірші, тексти і мелодії пісень, образи певних предметів, явищ, номери телефонів, імена родичів, друзів, вчителів, факти і події, про які ми можемо розповісти. Певно, ви можете описати, що ви їли на сніданок, як збирались до університету, з ким говорили, коли прокинулись – це все декларативна пам'ять. Ви також можете описати події минулого, і ви знаєте багатьох національних світових лідерів та світових знаменитостей. Ці спогади також є декларативними.

Декларативна пам'ять неоднорідна. Виявилось, що інформація про події, безпосереднім учасником яких була людина, зберігаються окремо від інформації про події і факти, в яких людина не брала участі. Відповідно до цього частина декларативної пам'яті, яка зберігає інформацію про епізоди і події із власної діяльності людини, отримала назву епізодичної пам'яті, тоді як декларативна пам'ять про події, безпосереднім учасником яких людина не була, і всі набуті знання і факти становлять так звану семантичну пам'ять.

Процедурна пам'ять містить інформацію, яка не може нами бути охарактеризована словами і усвідомлене те, як вона здійснюється. До неусвідомлюваної процедурної пам'яті належать всі наші рухові навички і вміння. Ваша здатність використовувати мову і застосовувати моторні навички, такі, як їзда на велосипеді чи гра в спортивні ігри, є прикладами процедурної пам'яті.

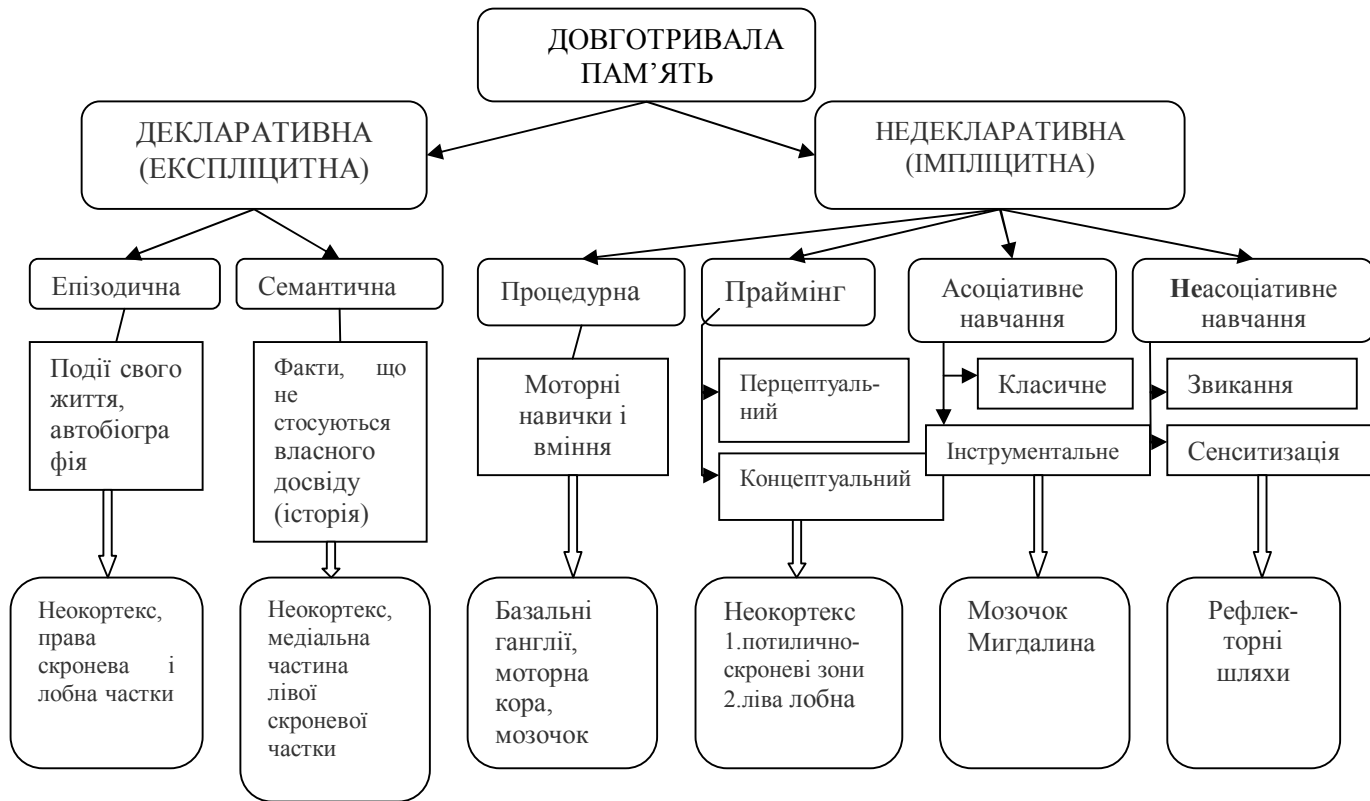


Рис.5.3. Схема розподілу пам'яті на види

На підсвідомому рівні зберігаються і здійснюються набуті при навчанні звикання, сенсифікація, фасилітація, класичні та інструментальні умовні рефлекси.

Неусвідомлюваний характер інформації, що знаходиться в процедурній пам'яті, приводить до того, що ми, наприклад, не можемо розказати, як ми пишемо, їздимо на велосипеді, набираємо номер телефону, граємо в певні ігри чи граємо на музичних інструментах. Ми просто вміємо все це робити. Більше того, якщо ми здійснюємо якусь складну автоматизовану рухову навичку, то намагання «подумати», тобто усвідомити, як краще це зробити під час її здійснення, як правило, порушує нормальне здійсненні цієї навички – ми робимо помилку. Наприклад, коли спортсменка виступає на гімнастичній колоді і під час перевероту через голову починає думати, як їй точніше приземлитися на колоду, то, як правило, таке «думання» закінчується тим, що спортсменка приземляється не точніше на колоду, а на землю і часто зовсім не на ноги. Тобто намагання усвідомити автоматично здійснювані навички, які зберігаються в підсвідомій процедурній пам'яті, призводить до їхнього гальмування і часто є причиною помилок.

До неусвідомлюваної процедурної пам'яті належить і таке явище, як *праймінг* (від англ. *priming* - мотивуючий, діючий як затравка). Праймінг - це неусвідомлюване збереження інформації після її пред'явлення. Наслідком праймінгу, наприклад, є те, що зазвичай кожному із нас легше впізнати якусь незнайому людину, яку ми бачили лише мимохідь, коли вона знаходиться серед інших незнайомих нам людей, яких ми до цього не бачили. Саме на цьому заснована всім відома в криміналістиці процедура впізнавання свідком злочинця серед інших незнайомих. Це явище було експериментально доведено в дослідках з хворими, які страждали на втрату декларативної пам'яті. Виявилось що, якщо здоровим обстежуваним і обстежуваним з амнезією (втратою декларативної пам'яті) попередньо показати перелік слів, а через певний тривалий час, наприклад, добу, попросити назвати слова, які вони запам'ятали, то виявляється, що здорові обстежувані пригадують незрівнянно

більше слів, ніж хворі з амнезією. Однак, якщо процедуру пригадування побудувати таким чином, щоб обом групам обстежуваних показати новий перелік слів, який обов'язково включає і слова, які раніше запам'ятовувалися, і попросити обстежуваних обох груп вибрати уже «знайомі», то виявляється, що люди з амнезією вибирають серед незнайомих слів і називають таку ж кількість «знайомих» слів, як і здорові, хоча й абсолютно не здатні свідомо пояснити, чому вони вибирають саме ці слова, а не інші.

Важливою відмінністю між декларативною і процедурною пам'яттю є принципова різниця в обробці інформації перед її зберіганням в декларативній та процедурній пам'яті. Вважається, що процедурна інформація кодується багатоманітним способом, як і отримується. Такий тип обробки інформації загалом визначається як обробка за принципом „знизу-вгору” (від англ. - *bottom-up*). При такій обробці інформації перед її зберіганням в декларативній пам'яті не включаються кортикальні процеси високого рівня. Декларативна ж пам'ять, навпаки, цілком залежить від концептуальної обробки інформації, яка визначається як обробка за принципом „зверху-вниз” (англ. - *top-down*). В ході такої обробки суб'єкт активно реорганізує дані для їх збереження. Виходячи з того, що на пригадування будь-якої інформації дуже впливає спосіб, в який вона була оброблена перед зберіганням, то, оскільки індивідуум грає відносно пасивну роль у кодуванні процедурної пам'яті, він не здатний її довільно відтворювати. І, навпаки, оскільки особа грає активну роль в обробці декларативної інформації, то внутрішні коди (натяки, ключі), використані в обробці, вона здатна застосовувати для запуску довільного пригадування.

Наявний натеper експериментальний матеріал та клінічні спостереження вказують на те, що декларативна пам'ять формується за участю ряду структур, що належать до скроневої частки кори головного мозку чи тісно з нею пов'язані. До таких структур належать гіпокамп, мигдалина, таламічні ядра, соскоподібні тіла гіпоталамусу та префронтальна кора.

У разі двобічного ураження цих структур, наприклад, при травмуванні мозку чи розвитку у людини нейродегенеративних захворювань, таких, як *хвороба Альцгеймера*, розвивається *антероградна амнезія* — втрата здатності до довготривалого запам'ятовування нової інформації в декларативній пам'яті при збереженні здатності до формування нових рухових навичок і вмінь. Іншими словами, виключення структур декларативної пам'яті не порушує процедурної пам'яті. Антероградна амнезія у людини є одним із головних симптомів *синдрому Корсакова*, який розвивається у хронічних алкоголіків як наслідок дефіциту в мозкові *тіаміну* (вітаміну В₁). При синдромі Корсакова виявляються двосторонні руйнування соскоподібних тіл гіпоталамусу та медіальних ядер таламусу.

Зв'язок структур медіальної скроневої частки із формуванням декларативної пам'яті загалом підтверджено в дослідженнях на тваринах із виключенням гіпокампу при утворенні у них навичок, які можуть служити певним аналогом декларативної пам'яті у людини. Зокрема виявилось, що інтактні щури досить легко навчаються знаходити у водному лабіринті сховану під замутною водою рятувальну платформу і запам'ятовують її розташування, орієнтуючись на яскраві предмети на стінках експериментальної камери. Навчені тварини, потрапивши в лабіринт, прямо пливли до місця порятунку. Зруйнування ж у щурів гіпокампу і парагіпокапальної звивини повністю виключало їхню здатність скорочувати час знаходження рятувального майданчика від досліду до досліду.

Натепер встановлено, що для формування процедурної пам'яті ключовими структурами є моторні зони кори, основні ядра (хвостате ядро й лушпина) та мозочок. Оскільки проєкції нервових волокон до основних ядер від чорної речовини містять дофамін, то припускається, що саме цей нейромедіатор грає певну роль у формуванні процедурної пам'яті. Деяким доказом цього можуть служити клінічні спостереження порушення процедурної пам'яті у людей з *хворобою Паркінсона*, яка виникає як наслідок порушення синтезу цього медіатора.

Говорячи про види і форми пам'яті, ми повинні звернути увагу на унікальну можливість людини, крім пам'яті, яка зберігається в мозкові як окремої людини, так і всіх людей, разом взятих, мати і так звану *виносну пам'ять*, яка виявляється в здатності винести свої знання за межі свого мозку і зберігати їх у вигляді культурних надбань (скрижалі, трактати, книжки, газети, журнали, фільми, диски, флешки, ресурси INTERNET тощо), якими можуть скористатися інші люди навіть після того, як зникає сам носій цих знань. Така виносна пам'ять є основою культурної традиції всього людства і головним рушієм неймовірного прискорення його розвитку від покоління до покоління.

5.2. Часова організація пам'яті

Ще в 1900 році Г. Мюллер і А. Пільзекер виявили, що у людини перехід із короткотривалої і легко вразливої пам'яті в довготривалу і стійку пам'ять відбувається впродовж певного періоду після отримання нею нової інформації.

Докази того, що здатність людини зберігати і відтворювати певну інформацію залежить від часу її сприйняття, спочатку були виявлені у хворих з ураженням структур скроневої частки кори та деяких ділянок проміжного мозку. При таких ураженнях у хворих повністю зберігалася здатність утримувати і відтворювати нову інформацію в декларативній пам'яті впродовж кількох хвилин, але після цього короткого проміжку часу хворі повністю втрачали спогади про події, які тільки-но що відбулися. Виходячи з цих спостережень, було зроблено припущення, що в формуванні пам'яті існує кілька етапів, які послідовно переходять один в одного і розрізняються між собою механізмами, стійкістю до дії пошкоджуючих факторів, об'ємом інформації, яка може утримуватися і відтворюватися. Подальші експериментальні дослідження та клінічні спостереження загалом підтвердили це припущення.

Натепер в фізіології за тривалістю збереження і відтворення інформації розрізняють *короткочасну* (секунди — хвилини) і *довготривалу* (дні - роки) *пам'ять*. Однак в межах

короткочасної пам'яті, виходячи із фізіологічних особливостей та механізмів, виділяють ще *сенсорну* і *робочу пам'ять*. (Рис.5.4.).

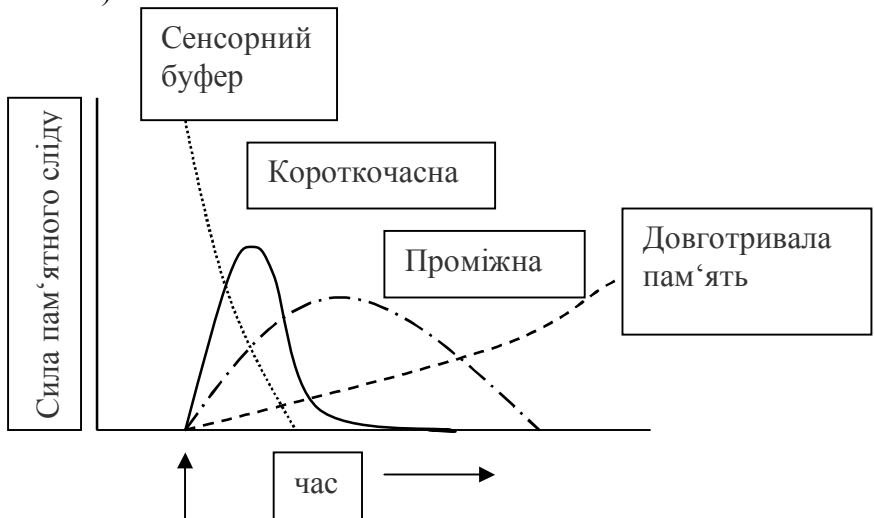


Рис.5.4. Часова організація пам'яті. Гіпотеза множинного сліду в пам'яті

Сенсорна пам'ять є одним із перших етапів сприймання інформації і триває 0,1—0,5 с. Наприклад, якщо махнути рукою перед очима, можна побачити слабкий слід, що залишається після того, як руку опущено. Закривши очі, ми ще якийсь час «бачимо» все те, що сприймалося. Слід події, яка щойно відбулася, є безпосереднім свідченням сенсорної пам'яті. Об'єм сенсорної пам'яті є дуже великим, і кожна сенсорна модальність (зорова, слухова, тактильна і т.д) має власну систему запам'ятовування. Припускається, що сенсорна пам'ять відіграє надзвичайно важливу роль, оскільки дозволяє відібрати для подальшої обробки і зберігання лише суттєву інформацію.

Робоча пам'ять — це один із видів власне короткочасної пам'яті, який характеризується тим, що ця пам'ять пов'язана із короткочасним утриманням інформації, яка використовується для здійснення певної роботи або операції. Наприклад, ми подивилися в телефонній книзі не знайомий нам номер

телефону певної організації, по пам'яті набрали цей номер і почали розмову. Як тільки ми почали розмову, то відтворити по пам'яті тільки-но набраний номер другий раз ми вже не зможемо – ми його забули. Такий процес забування пов'язаний з обмеженим об'ємом робочої пам'яті - нова інформація витісняє більш ранню.

Об'єм короткочасної робочої пам'яті тієї або іншої людини визначають, коли обстежуваному пред'являють певний ряд цифр, не пов'язаних між собою слів чи складів, а потім просять їх відтворити через незначний проміжок часу. У всіх цих випадках кількість відтворених цифр, слів чи складів дорівнює приблизно 7-9. Такий об'єм робочої пам'яті, мабуть, є фізіологічною причиною появи «магічного» та «щасливого» числа 7, що входить як невід'ємний атрибут багатьох прислів'їв.

Експериментальні дослідження на мавпах із вживленими у різні ділянки кори хронічними електродами та використання методів нейровізуалізації мозку людини за умов виконання тестових завдань, які вимагали утримання в пам'яті в продовж короткого проміжку часу певної інформації, показали, що робоча пам'ять пов'язана переважно з активацією префронтальних зон кори. Іншими словами, поки активною є префронтальна кора, інформація утримується в зоні нашої уваги і може бути відтворена без помилок. Як тільки надходить нова інформація, на яку ми звертаємо увагу, стара інформація витісняється із короткочасної пам'яті і не може бути відтворена.

Нейрофізіологічна організація робочої пам'яті. У відповідності з вихідною теорією (1974) Алана Бедлі (Alan Baddeley, р.н. 1934) і Грехама Хітча (Graham Hitch), оперативна пам'ять складається із трьох основних компонентів – центрального процесора і двох підконтрольних систем: артикуляційної петлі і зорово-просторового блоку. Пізніше (2000) Бедлі до моделі був доданий ще епізодичний буфер, роль якого полягає у об'єднанні інформації із допоміжних систем для її епізодичного представлення (рис 5.5.). Оперативна пам'ять формує зв'язок між увагою і сприйняттям. Оскільки оперативна пам'ять є функцією префронтальної кори (ПФК), вона включена

в активність усіх префронтальних систем. Натепер питання про об'єм оперативної пам'яті не є до кінця вирішеним. Він може залежати від одночасного чи послідовного способу подачі стимулів для запам'ятовування, бути частково пов'язаним із складністю матеріалу, на оперативну пам'ять може впливати вербальна, просторова чи довготривала пам'ять.

Незважаючи на деяку критику міллерівського “магічного числа 7 ± 2 ”, існують відомості, за якими нервова мережа, використовуючи фазово-замкнені тета і гамма коливання, може безпомилково підтримувати близько семи одиниць у пам'яті. При інформаційному пошуку кожна збережена одиниця стає послідовно активною при кожному гамма-коливанні у межах тета-циклу. Проте, починаючи з піонерської роботи Георга Сперлінга до самих останніх досліджень вчені все більше схильні вважати, що при одночасному пред'явленні стимульного матеріалу об'єм зорової оперативної пам'яті становить близько 4-х одиниць. Початкові стадії обробки зорової інформації розподілені між півкулями. Той же самий зоровий матеріал, поступаючи в кожную півкулю, проходить відбір і різні перетворення в окремих вербальній, просторовій і зоровій системах об'єктної оперативної пам'яті. Центральний процесор переважно залучений до підтримання релевантної уваги і прийняття рішень.

Центральний процесор є системою уваги із обмеженими ресурсами, яка вибирає цілеспрямовану поведінку, фокусуючи чи переключаючи увагу. Більшість дослідників вважають, що виконавчі функції опосередковані структурами фронтальної кори. Дослідження, проведені на основі методів візуалізації мозку, указують, що процеси виконавчого контролю містяться у ПФК і передній поясній корі (ППК). Префронтальна активність з'являється через 200 мс після пред'явлення стимула, тоді як поясна кора активується не раніше, як через 300 мс. Оскільки поясна кора активується на 100 мс пізніше, ніж префронтальна, можливо, що її контроль залежить від входів від фронтальних ділянок.

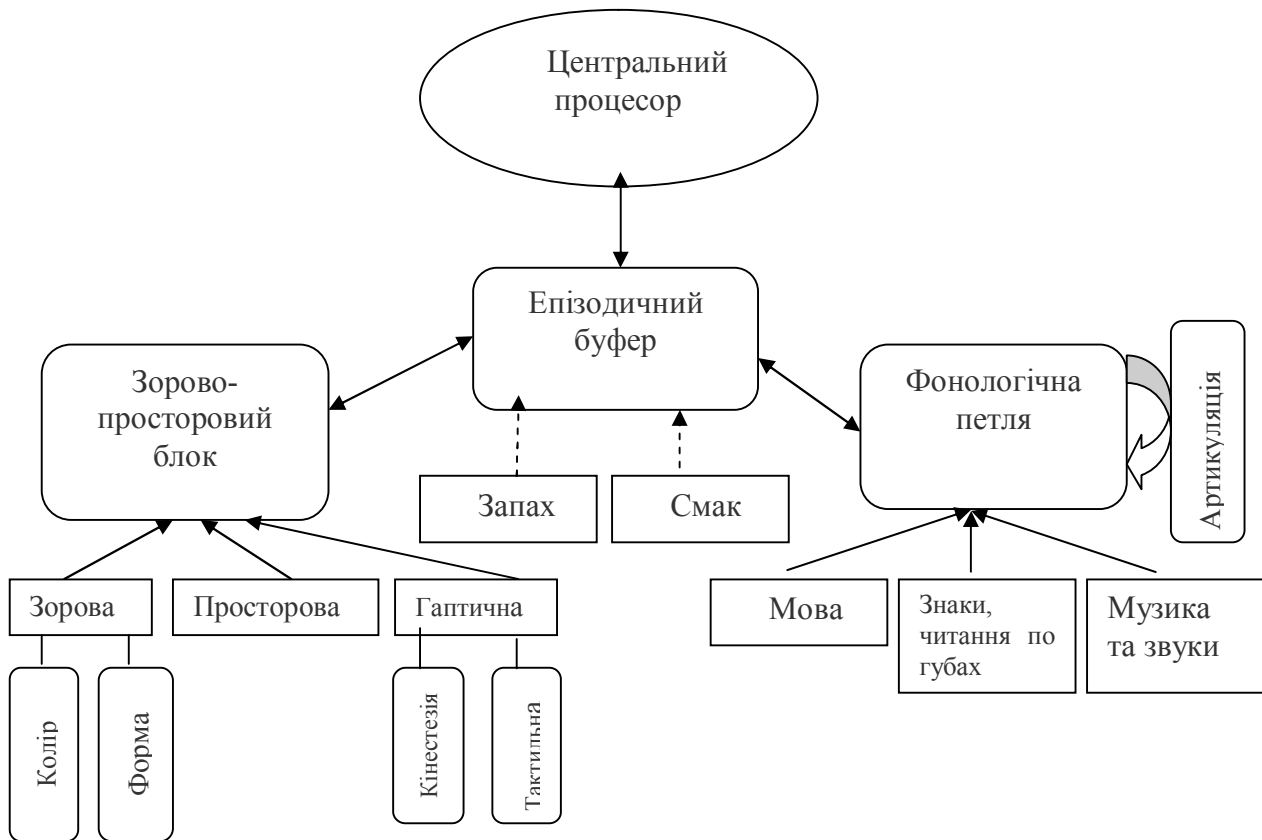


Рис.5.5. Модель робочої (оперативної) пам'яті

Тоді як ПФК вносить вклад у розподіл уваги до підтримання процесу утримання цілі, ППК, за припущеннями, підтримує управління такими процесами уваги, як вирішення конфлікту між двома завданнями. Запропонована також модель системи виконавчого контролю, яка базується на концепції зони мультимодальної конвергенції.

Ця модель припускає зв'язок між вузлом виконавчого контролю (у середній фронтальній звивині) і пов'язаними представленнями стимулів і відповідей через мультимодальні зони конвергенції, розташовані у задніх парієтальних і фронтальних ділянках кори.

Процес переходу інформації, яка зберігається в короткотривалій пам'яті, до довготривалої називається *процесом консолідації* (від лат. *consolidatio* - зміцнювати) *пам'яті*.

Про те, що вирішальну роль в процесах переходу короткотривалої пам'яті в довготривалу, тобто в процесах консолідації, грає гіпокамп, натеper є загально визнаним. Разом з тим, при травмуванні мозку у людини і зруйнуванні при цьому гіпокампу майже повністю зберігається здатність до відтворення раніше набутої інформації. Це свідчить про те, що в довготривалій декларативній пам'яті інформація, набута до травми, зберігається не в гіпокампі, а в інших ділянках мозку, а відтворення цієї інформації не потребує участі гіпокампу.

Наявний натеper експериментальний і клінічний матеріал дозволяє стверджувати, що довготривала декларативна пам'ять пов'язана з тими відділами кори, які відповідають за сприйняття відповідних сигналів. Іншими словами, пам'ять про побачене зберігається в зоровій корі, про почуте – в слуховій корі, а пам'ять про тактильні відчуття - в сомато-сенсорній корі. Що стосується довготривалої процедурної пам'яті, то основними місцями зберігання рухових навичок і вмінь вважаються моторна кора і мозочок.

5.3. Фізіологічні механізми короткочасної і довготривалої пам'яті

Хоча натепер ще остаточно не з'ясованими є певні деталі формування пам'яті, зберігання її та відтворення пам'ятних слідів, все ж переважна більшість дослідників вважають, що в основі як короткочасної, так і довготривалої пам'яті лежать послідовні зміни ефективності синаптичної передачі в певних нейронних мережах, що активуються при надходженні нової інформації. Загальна схема формування пам'ятного сліду натепер представляється так. Надходження нової інформації запускає процеси *циркуляції* (реверберації) нервових імпульсів замкненими колами (ансамблями) нейронів. Така циркуляція, яка триває хвилинами, стає можливою за рахунок того, що активовані надходженням нової інформації синапси стають *тимчасово* більш ефективними. В свою чергу, повторюване проходження нервових імпульсів через синапси індукує процеси *структурної* (морфофункціональної) *перебудови* синапсів, внаслідок чого висока ефективність цих синапсів стає *постійною*.

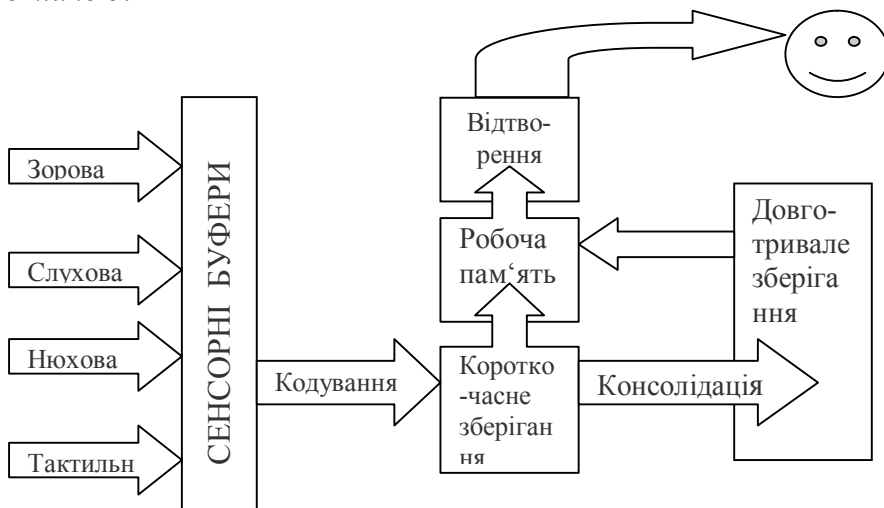


Рис 5.6. Основні стадії формування декларативної пам'яті: кодування, консолідація, відтворення

Процес переходу ефективності синаптичної передачі від тимчасової до постійної власне і є суттю процесу консолідації пам'ятного сліду, коли тимчасова форма зберігання інформації в короткочасній пам'яті переходить до постійної форми зберігання інформації в довготривалій пам'яті.

Як видно з представленої схеми (рис. 5.6), короткотривала і довготривала пам'ять є лише певними етапами єдиного фізіологічного процесу, що розвивається у часі.

Тимчасова зміна ефективності синаптичної передачі, яка є основою сенсорної і робочої пам'яті, може реалізуватися через нейрофізіологічні механізми *синаптичного полегшення (фасилітації), синаптичного посилення (аугментації) та посттетанічної потенціації (ПТП)*.

Синаптичне полегшення. При стимуляції пресинаптичного волокна коротким залпом імпульсів відбувається посилення постсинаптичних потенціалів на тестові стимули з постійною часу близько 250 мс. В основі полегшення лежить зростання кількості викиду медіатору, що зумовлено появою так званого «залишкового кальцію». Справа в тому, що при високій частоті стимуляції іони Ca^{2+} , які входять в пресинаптичне волокно, не здатні так швидко відкачуватися у внутрішньоклітинні депо. Зважаючи ж на те, що вивільнення медіатору пропорційне до 4-го ступеня внутрішньоклітинної концентрації кальцію, то навіть мінімальний приріст його концентрації посилює квантовий викид медіатору.

Синаптичне посилення відрізняється від синаптичного полегшення тим, що ефект ритмічної стимуляції розвивається і спадає значно повільніше, з постійною часу близько 5-10 с. В основі цього явища також лежить збільшення квантового виходу медіатора, але, як вважається, обумовлене участю вторинного внутрішньоклітинного посередника.

Посттетанічна потенціація принципово не відрізняється від синаптичного полегшення. Вона викликається відносно довгими серіями потенціалів дії. ПТП починається дещо пізніше і, досягнувши максимуму через декілька секунд після закінчення стимуляції, зберігається впродовж кількох десятків хвилин, а

іноді і до кількох годин. Вважається, що вона теж зумовлена «залишковим кальцієм». При цьому важливу роль грає підвищення внутрішньоклітинної концентрації іонів Na^+ , яке виникає внаслідок високої частоти генерації потенціалів дії на даній ділянці нервової клітини. Підвищення концентрації іонів Na^+ знижує ефективність натрій-кальцієвого обмінника, що сприяє підтриманню внутрішньоклітинної концентрації іонів кальцію на підвищеному рівні.

Фізіологічні механізми, які забезпечують процеси переходу короткочасної пам'яті в довготривалу, реалізуються через довготривалі зміни синаптичної провідності, які описуються як явища *довготривалої потенціації (ДТП)*, та *довготривалої депресії (ДТД)*. Суть явищ ДТП та ДТД натепер добре вивчено в нейронних мережах безхребетних, «простих» нейронних мережах культури нервової тканини та в так званих «переживаючих» зрізах або «слайсах» (англ. *slice* – скибочка) мозку лабораторних тварин.

Довготривала потенціація вперше була описана в 1970-х роках стосовно нейронів гіпокампу. В результаті високочастотної стимуляції спостерігалось значне посилення синаптичних відповідей, яке тривало годинами і навіть днями. У випадку, якщо ДТП обумовлюється стимуляцією одного входу, говорять про *гомосинаптичну ДТП*, якщо двох і більше входів – *асоціативну ДТП*.

В механізмах розвитку ДТП суттєву роль грають як пресинаптична, тобто збільшення квантового виходу, так і постсинаптична, тобто збільшення відповіді на кожний квант, складові. При цьому головна роль відводиться зростанню концентрації іонів кальцію в постсинаптичному нейроні, які поступають в клітину внаслідок активації глутаматергійних NMDA-рецепторів. Виступаючи в ролі вторинного посередника, Ca^{2+} активує цілий ряд біохімічних шляхів всередині клітини, викликаючи в підсумку появу нових рецепторів до глутамату (AMPA-рецептори) на постсинаптичній мембрані, що приводить до вираженого посилення ефекту пресинаптичної стимуляції. Пресинаптична складова, яка викликає посилення квантового

виходу медіатора, допускає наявність ретроградного передатчика, на роль якого традиційно претендує монооксид азоту (NO).

Довготривала депресія представляє собою довготривале пригнічення синаптичної передачі, викликане попередньою низькочастотною ритмічною активністю цього ж входу (*гомосинаптична* ДТД). У випадку *гетеросинаптичної* ДТД зниження синаптичної ефективності обумовлюється попередньою тетанічною активністю в іншому, поряд розташованому, аферентному вході до цієї ж клітини, а при *асоціативній* ДТД - при одночасній низько- і високочастотній стимуляції двох сусідніх входів (пригнічення низькочастотного входу).

На теперішній час розвиток ДТД, як і розвиток ДТП, також пов'язують із зростанням рівня кальцію в постсинаптичному нейроні. Однак при ДТД зростання концентрації кальцію не є таким суттєвим, як при розвитку ДТП. Загалом ДТД приводить до зменшення кількості АМРА-рецепторів на постсинаптичній мембрані. Пояснюється така різниця в ефектах зростання рівня кальцію тим, що в реалізацію вказаних ефектів залучені різні системи вторинних посередників, що характеризуються різною Ca^{2+} -залежністю.

В нервовій системі ДТП певних синапсів може виникати при одночасному (синхронному) збудженні нейронів, що спостерігається, наприклад, при поєднанні індиферентного стимулу з безумовним підкріпленням. Така думка вперше була висловлена ще в 1949 році канадським психологом *Дональдом Хеббом* (Donald Hebb, 1904-1985) в його фундаментальній роботі "Організація поведінки". Хебб також припустив, що, подібно до певного музиканту оркестру, який не попадає в ритм, синапс, який не працює синхронно з іншими синапсами, повинен бути виключений (депресований). В той же час синапси, які розряджаються одночасно, повинні бути посилені (потенційовані). Тобто мозок здатний встановлювати нові зв'язки, а тим самим переводити зміни нейронної активності в зміну структури нейронних мереж.

Першим кроком до розуміння молекулярних механізмів таких змін структури мозку при навчанні (консолідації пам'яті) стало відкриття в 1960-х роках того, що перехід короткочасної пам'яті в довготривалу вимагає синтезу нових молекул РНК і білку, тобто експресії певних генів в ядрі нейронів. Зокрема, досліди на тваринах показали, що їхнє навчання вимагає синтезу нових білків в мозкові впродовж декількох перших хвилин тренування, в іншому випадку інформація в пам'яті буде втрачена. В середині 1990-х років дослідниками пам'яті було з'ясовано, що головним фактором, який запускає процес експресії генів в ядрі при переході короткотривалої пам'яті в довготривалу, є особливий транскрипційний фактор, який отримав назву *CREB* (від англ. cAMP response element binding protein). Як пізніше з'ясувалося, *CREB* є універсальним транскрипційним фактором, який працює при набуванні нової інформації як в нейронах мозку мухи дрозофіли, так і в нейронах мозку мишей. Активація *CREB* в нейроні веде до активації певних генів, наслідком чого є утворення особливих білків, які посилюють синаптичні зв'язки між активованими під час короткотривалої пам'яті нейронами і власне перетворюють короткотривалу пам'ять у довготривалу.

Загалом отримані дані цілком підтвердили емпіричні дані про співвідношення короткотривалої і довготривалої пам'яті. Зокрема, було показано, що хвиля синтезу нових білків в нейронах при запам'ятовуванні нової інформації співпадає з періодом консолідації пам'яті, описаним Мюллером і Пільзекером, а блокада експресії генів в цей період порушує утворення довготривалої пам'яті. Виявилось також, що «критичне вікно» амнестичної (порушення запам'ятовування) дії блокаторів експресії генів є універсальним для будь-яких видів навчання і різних організмів, від безхребетних до людини.

Пізніше широкий спектр досліджень із визначенням конкретних генів, які активуються при навчанні, та їхньою блокадою показали, що процес консолідації протікає в дві фази. Перша фаза активується самими процесами навчання, головним в яких є фактор новизни, що визначається як *розузгодження* між

наявними знаннями (пам'яттю) та інформацією, що надходить. Тільки таке розузгодження супроводжується активацією «ранніх генів», а продукти активації цих ранніх генів запускають «другу хвилю» активації експресії так званих «пізніх генів», що приводить до морфофункціональних змін нервової системи. Виходячи з цього, цілком логічно припустити, що саме гіпокамп якраз і визначає ступінь новизни інформації та запускає процес розузгодження. За відсутності функцій гіпокампу при його ушкодженні в мозкові «немає кому» оцінювати новизну інформації, тому вона вся вважається не новою, а відтак її не слід зберігати.

5.4. Вік і пам'ять

Життєвий досвід і практика загалом дозволяють стверджувати, що з віком розумова діяльність у людини якщо і змінюється, то незначно. Разом з тим, останні дослідження з використанням сучасних неінвазивних методів прижиттєвої нейровізуалізації мозку людини та методи біопсії мозку людей різного віку, на жаль, заперечують такий оптимістичний висновок. Виявилось, що, починаючи з приблизно 20-ти років, вага мозку, а особливо кількість синаптичних з'єднань в корі головного мозку з віком поступово зменшуються, хоча загальна кількість нейронів може залишатися тривалий час не змінною. Виходячи з цих даних та результатів тестування, вважається, що у людини пам'ять досягає свого найбільшого розвитку у віці 20—25 років. А просте тестування виявляє, що пам'ять зберігається на цьому рівні приблизно до 50 років. Однак застосування методів нейровізуалізації показує, що у старших людей, навіть при доброму відтворенні інформації із пам'яті, активується фізично значно більше ділянок мозку, ніж при відтворенні такої ж інформації з пам'яті у молодих.

На здатність збереження пам'яті в старшому віці значний вплив справляє постійне тренування як декларативної (творча праця, читання, розгадування кросвордів тощо), так і процедурної пам'яті (спорт, фізичні вправи, постійна фізична праця, тощо). Практика показує, що така проста щоденна

«гімнастика» мозку здатна утримувати професійну пам'ять та творчий потенціал людини на високому рівні навіть у похилому віці.

РОЗДІЛ 6

ПОТРЕБИ ТА МОТИВАЦІЯ ПОВЕДІНКИ

Різноманітні форми поведінки людини і тварин, в кінцевому рахунку, спрямовані на задоволення численних потреб, що лежать в основі *гомеостазу*. Тому в фізіології під *потребою* розуміють такі зміни в гомеостатичних показниках організму, які не можуть бути скомпенсовані (повернуті в межі, що задовольняють нормальне існування організму) за рахунок внутрішніх резервів і механізмів, а обов'язково вимагають для такого компенсування взаємодії із зовнішнім середовищем і надходження чи виділення в процесі такої взаємодії речовини, енергії або інформації.

Загалом кожна потреба пов'язана з відповідною *мотивацією* (від лат. *motus* – рух), яка визначається генетичною програмою та індивідуальним досвідом і виявляється вибіркоким збудженням спеціалізованих мозкових структур, що спонукають організм до активної взаємодії із зовнішнім середовищем для задоволення тієї чи іншої потреби. Прикладом відповідних мотивацій можуть бути мотиваційні стани голоду, спраги, страху, агресії, статевого потягу тощо.

Однак не завжди сформована в організмі потреба відразу переростає у відповідну мотивацію поведінки. Тобто між потребою і відповідною мотивацією може існувати певне розузгодження - *дисоціація*. Наявність дисоціації між потребами і мотиваціями означає, що не кожна потреба автоматично переростає в мотивацію поведінкової реакції, тобто викликає процес взаємодії із зовнішнім середовищем. Важливо підкреслити, що така дисоціація між сформованою потребою і мотивацією в переважній більшості випадків є тимчасовою, однак вона може бути і постійною, коли формування потреби *ніколи* не переростає в мотивацію. Тимчасова дисоціація між

потребою і відповідною мотивацією зумовлюється, як правило, *ієрархією* (від грец. *hieros* – святий та *arche* – влада) *потреб*, коли в конкретний момент домінує (владарює) якась одна найактуальніша потреба. Актуальна потреба здатна на певний час гальмувати прояв і задоволення будь-яких інших потреб тобто перетворення їх в мотивації. Скажімо, наприклад, що навіть найголодніша людина не відчуває голоду в момент, коли її життю загрожує небезпека. Постійна дисоціація між потребами і мотиваціями у людини може бути зумовлена, наприклад, тим що деякі з потреб в природних умовах існування людини задовольнялися постійно і «автоматично», а при переході до існування в «культурному» середовищі хоча і не задовольняються не переходять в мотивації. Наприклад, відсутність в організмі людини певних вітамінів, деяких мікроелементів не переростає в цілеспрямовану мотивацію до споживання продуктів, які містять ці вітаміни або мікроелементи, бо в природних умовах харчування людини ці вітаміни та мікроелементи в достатній кількості завжди надходили до організму.

В соціальних умовах у людини постійні дисоціації між певними потребами і мотиваціями можуть виникати за механізмами витіснення. Така ситуація виникає за умови, коли сформована потреба хоча і усвідомлюється особою, але не може бути нею задоволена через те, що таке задоволення порушує певні особистісні моральні чи суспільні правила і закони. На жаль витіснені у підсвідомість потреби не зникають, хоча й не усвідомлюються, а є основним джерелом формування багатьох невротичних розладів, основними із симптомів яких є невмотивована тривога, джерелом яких якраз і виступають витіснені потреби.

Зважаючи на нерозривний зв'язок між потребами і мотиваціями та враховуючи те, що ці стани не тотожні, в фізіології поведінки людини під *мотивацією* розуміють актуалізовану (усвідомлену, відчуту) і «опредмечену» потребу (в розумінні того, що викликана мотивацією поведінка направлена на цілком певні предмети, які можуть задовольнити

наявну потребу). Сформована мотивація спонукає людину до дії, до активної поведінки за відсутності, як правило, зовнішніх подразнень. Що стосується тварин, то зрозумілим є і те, що між потребами і мотивацією їхньої поведінки зберігаються ті ж відношення, що і у людини. Так, наприклад, голодна тварина починає активний пошук їжі, спричинений мотивацією голоду.

6.1. Емоції

Реалізація мотивацій у цілеспрямованих актах поведінки, як правило, супроводжується відповідними суб'єктивними відчуттями, які визначаються як емоційні реакції або емоції. Не дивлячись на те, що кожен із нас знає, що таке емоція, дати цьому станові організму точне наукове визначення досить важко, оскільки натепер не існує єдиної загальноновизнаної теорії емоцій. Загалом же *емоцію* (франц. *emotion*, лат. *emovere* — збуджувати, хвилювати) визначають як особливу форму відображення мозком об'єктивної дійсності, коли домінує суб'єктивний характер психічного процесу.

Поява в ході еволюції таких пристосувальних реакцій як емоції була вкрай важливим надбанням, оскільки емоції – це пристосувальні реакції, які виникають за умов, коли головним елементом є *невизначеність*. Під невизначеністю в загальному слід розуміти ситуації, коли організм не має часу або фізичної можливості (подія відбувається раптово і несподівано, є дуже важливою і складною) точно оцінити конкретні параметри чинників зовнішнього і внутрішнього середовища, а відповідно і визначити конкретний тип реакції. Формування ж за таких умов певного емоційного стану дозволяє з рятівною швидкістю провести інтегральну оцінку того чи іншого впливу (ситуації), звівши цю оцінку до загального біологічного знаменника - корисний чи шкідливим є такий вплив, що виявляється в суб'єктивних відчуттях як позитивна чи негативна емоція. Коли ситуація не визначена, то організм завжди, образно кажучи, готується до найгіршого і мобілізує свої внутрішні резерви та механізми, що виявляється у відповідних змінах діяльності всіх без винятку фізіологічних систем організму. Не зважаючи на те,

що така мобілізація є вкрай енергозатратною і не завжди відповідає ситуації, яка спровокувала виникнення емоційного реагування, вона виявляється цілком доцільною з точки зору виживання, оскільки недооцінка потенційної небезпеки є більш загрозовою, ніж її переоцінка. В крайньому випадку за таку недооцінку треба заплатити життям.

6.1.1. Класифікація емоцій

Оскільки емоції відносяться переважно до суб'єктивного сприйняття, то говорити про емоції тварин можна лише з певною умовністю. Що ж стосується людини, то ще починаючи з Ч.Дарвіна (1872), більшість дослідників виділяють у людини дві категорії емоцій: *первинні* і *вторинні*. Первинні емоції – це ті емоції, які проявляються уже в перші місяці життя і процес розвитку цих емоцій іде із приблизно однаковою швидкістю у всіх культурах. Первинні емоції виникають швидко і автоматично у відповідь на дію певних подразників. До таких первинних емоцій людини відносять дві позитивні емоції – *радість* і *здивування* та чотири негативні – *печаль*, *відраза*, *гнів* та *страх*.

Вторинні емоції – це ті емоції, які розвиваються у людини після формування самосвідомості та засвоєнням культурних правил і стандартів поведінки (манер). Прояви цих емоцій є наслідком складних когнітивних процесів. До вторинних емоцій в сучасній літературі відносять *емпатію* (від грец. *empatho* - внутрішнє відчуття, англ. *empathy* – співпереживання), *стан незручності*, *заздрість*, *сором*, *гордість*, *відчуття провини*, *любов*.

6.1.2. Фізіологічна структура емоцій

Більшість дослідників натепер вважають, що терміном “емоція” позначають два різні, хоча й взаємопов'язані між собою процеси, а саме *емоційне переживання* і *емоційне вираження*.

З точки зору усвідомлюваного сприйняття головним є суб'єктивний стан, що виникає під час емоції, який визначається

як *емоційне переживання*. Емоційне переживання зачіпає всі усвідомлювані реакції та відчуття, які реалізуються через активацію таких структур кори головного мозку як *поясна звивина* та *лобні ділянки*.

Однак натепер показано, що ще до того як з'являються суб'єктивні відчуття емоційного переживання при дії емоціогенних факторів (стимулів, ситуацій, внутрішніх станів) в організмі розгортаються вісцеральні й соматичні зміни, які позначаються як *емоційне вираження*. Емоційне вираження виявляється вегетативними реакціями (змінюються частота скорочень серця і дихання, процеси травлення і виділення, відбувається перерозподіл руху крові від чого ми блідніємо чи червоніємо тощо), змінюється міміка (піднімаються чи опускаються кутики рота, хмуриться чоло, піднімаються брови тощо), з'являються характерні рухи тулуба, кінцівок, голови (никне голова, опускаються руки або ж навпаки тіло напружується, змінюється загальна постава тощо). Емоційне вираження реалізується через активацію підкоркових структур, центральними серед яких є *мигдалина*, *гіпоталамус* та *стовбур мозку*. Активація цих структур реалізує свої впливи відповідно через зміни діяльності ендокринних залоз та структур автономної нервової системи. Зрозуміло, що емоційне вираження є процесом мимовільним, а відповідно автоматичним.

Іншими словами, будь-яка емоціогенна ситуація (позитивна чи негативна) справляє на організм подвійну дію. Спочатку вона через активацію підкоркових структур запускає вегетативні і ендокринні реакції, що миттєво змінюють стан організму і роблять його готовим до атаки, втечі, статевої поведінки чи інших форм поведінки. Такі реакції відносно прості в своїй реалізації і не потребують контролю свідомості. Після цього вступають в гру фізіологічні механізми, які реалізуються за участю кори головного мозку. Кортикальна обробка емоціогенних стимулів проявляється суб'єктивними переживаннями, які виступають як сигнали до підкоркових

центрів, що здатні або посилити, або загальмувати реакції емоційного вираження.

Доказом подібної реалізації емоцій у людини служать клінічні спостереження над хворими з видаленою префронтальною корою чи корою поясної звивини. У таких хворих, наприклад, дія больових подразників не викликає ніяких негативних суб'єктивних відчуттів, власне те, що ми якраз і розуміємо під емоціями при повному збереженні відповідних сенсорних та вегетативних реакцій на дію больових подразників.

6.1.3. Нейрофізіологічні основи емоцій

Зрозуміло, що в нормальних умовах підкоркові центри і кора головного мозку утворюють єдину функціональну систему, яка забезпечує формування цілісних реакцій, які визначаються як емоції. Функціонально всі ці структури є *емоціогенними центрами*, бо при їхній стимуляції як у людини (Бехтерева Н.П., 1999), так і тварин виникають емоційні реакції.

В 1954 році *Джеймс Олдс* (James Olds, 1922-1976) і *Пітер Мілнер* (Peter Milner, 1920–2006) показали, що електрична стимуляція прозорої перетинки мозку щура діє як винагорода, внаслідок чого, якщо тварина може, натискаючи на педаль, подразнювати цю зону, то вона повторює це багаторазово. Кількість таких подразнень у окремих тварин перевищувало 8 тисяч за годину. В період стимуляції тварини відмовлялися від найсмачнішої їжі, води, статевого партнера тощо. Це явище пізніше отримало назву *реакції самостимуляції (самоподразнення)*, а ділянки мозку – прозора перетинка, поясна звивина, покривка, гіпоталамус та багато інших, які дають феномен винагороди, були названі *структурами винагороди* або *центрами задоволення*. Самостимуляція також показала наявність в мозкові крім структур винагороди і структур, які викликають негативні реакції. У тварини достатньо лише одного подразнення цієї зони для того щоб викликати реакцію уникнення її стимуляції при вільному виборі такої реакції самою твариною. У людини та тварин страх, гнів та лють викликає стимуляція мигдалини та гіпоталамуса. Пізніше було показано,

що центри винагороди (позитивного підкріплення) та уникнення (негативного підкріплення) знаходяться між собою в стані взаємної конкуренції.

Експериментально виявлені зони з позитивним і негативним наслідками стимуляції як в мозкові людини, так і тварин загалом знаходяться в структурах, які теоретично вперше почав розглядати як нейрофізіологічний субстрат емоцій ще в 1937 році американський дослідник *Джеймс Пейпец* (James Papez, 1883-1958). Згідно теорії Пейпеца, емоції пов'язані з циркуляцією збудження по колу, яке утворюють анатомічно зв'язані між собою чотири структури мозку: *гіпокамп, мамілярні (соскокоподібні) ядра гіпоталамусу, передні ядра таламусу та поясна звивина кори*. Зважаючи на латинську назву поясної звивини – *gyrus limbicus*, всю цю систему структур в 1952 році інший американський дослідник *Поль Маклін* (Paul MacLean, 1913-2007) назвав *лімбічною системою*, додавши до структур, описаних Пейпецом, ще ряд утворень, зокрема мигдалину. Це було зумовлено, перш за все, експериментальними дослідженнями двох нейрофізіологів *Гейнріха Клювера* (Heinrich Klüver, 1897-1979) і *Поля Бюсі* (Paul Bucy, 1904-1992), які ще в 1939 році показали, що видалення у мавп скроневої частки, де розташована мигдалина, робить диких мавп ручними, змінюючи їхній соціальний статус, статеву та харчову поведінку так, що вони переставали розуміти, що таке добре, а що таке погано. Оперовані мавпи, наприклад, зовсім переставали реагувати на змії, тоді як у нормальних тварин вигляд змії викликав жах. Приблизно через двадцять років при видаленні мигдалини подібні симптоми були описані і у людини. З того часу весь симптомокомплекс порушень поведінки при видаленні скроневої частки почали називати *синдромом Клювера-Бюсі*.

Натепер до лімбічної системи включають кільцеподібно з'єднані через нервові шляхи як підкоркові, так і коркові структури. До описаних раніше Пейпецом і Макліном структур сюди включають також префронтальну (передлобову) кору, прилегле ядро (*nucleus accumbens*), нюхову цибулину, центральну сіру речовину середнього мозку та інші. Всі ці

кільцеподібно замкнені структури лімбічної системи, зважаючи на історію їхнього опису, поділяють на *мале* (власне описане Пейпецом) та *велике лімбічне коло Пейпеца*.

Підтримуючи первинну гіпотезу Пейпеца, більшість дослідників і дотепер вважають, що саме нейроанатомічна єдність структур лімбічної системи забезпечує циркуляцію по замкнених ланцюгах нервових імпульсів, що суб'єктивно переживається як той або інший емоційний стан і супроводжується відповідними вегетативними та соматичними проявами.

Циркуляція нервових імпульсів по замкнених ланцюгах лімбічної системи крім формування відвідного емоційного стану є суттєвим елементом системи консолідації пам'ятних слідів. Незаперечним доказом цього є те, що більшість інформації, яку ми запам'ятовуємо і відтворюємо, є емоційно забарвленою. Сформовані емоції є важливою складовою фізіологічних механізмів формування уваги та інтересів.

Зважаючи на те, що свідомо регуляція емоцій у людини відбувається на рівні кори лобових часток великого мозку, то патологія цієї частки великого мозку у людини призводить або до розгальмовування нижчих емоцій і потягів, або до повної емоційної тупості. Особливо яскраво це виявляється у хворих на великі психози з невмотивованою агресією та емоційним збудженням. Оскільки фармакологічних засобів лікування психозів не знали, то таким хворим з лікувальною метою проводили хірургічну ізоляцію лобових часток. Така операція була розроблена в 1930-х роках португальським нейрохірургом *Егашем Моніцом* (Egas Moniz, 1874 —1955) і отримала назву *лоботомія* (від грец. *lobos* – лобні частки мозку і грец. *τομή* – різати), хоча вона відома і як *лейкотомія* (від грец. *λευκός* – білий і грец. *τομή* – різати), бо при цьому перерізаються нервові шляхи, які з'єднують лобну кору з іншими ділянками мозку. Проведення такої операції, як правило, в більшості випадків позбавляло хворих емоцій та усувало психотичне збудження, але досить часто перетворювало їх в стан рослини або стан «овоча». Тому з винайденням у 1950-х роках такого

антипсихотичного засобу як *хлорпромазин* (блокатор дофамінових рецепторів) операції лоботомії для лікування психозів були офіційно заборонені. Слід відмітити, що за розробку операції лейкотомії в 1949 році Моніц був удостоєний Нобелівської премії.

Механізми розвитку емоційної тупості, а точніше втрату *емпатії* (співпереживання), при зруйнуванні лобових ділянок кори було з'ясовано на початку 1990-х років через виявлення в цих ділянках кори так званих *дзеркальних нейронів*. Дзеркальні нейрони активуються при спостереженні емоційних та рухових реакцій інших людей. Лобні зони кори, в яких виявляються дзеркальні нейрони, отримали назву *зон емпатії*. Вони добре виявляються у будь-якої людини, методом *транскраніальної магнітної стимуляції*.

Табл.6.1.

Мозкові регіони, залучені при переживанні основних емоцій. (А.Дамасіо, 2000)

Вид емоції	Мозкові структури, в яких реєструють збудження	Мозкові структури, в яких реєструють гальмування
Сум	Передня поясна звивина, острівець, задня частина моста	Задня частина поясної звивини
Щастя	Лівий острівець, права задня поясна звивина	Задня частина лівої поясної звивини
Страх	Середній мозок	Орбітофронтальна кора
Злість	Міст та ліва передня поясна звивина	

Згідно Річард Лейн (2000), чотири основні мозкові регіони залучені у різні аспекти емоційної відповіді.

1. Передня поясна звивина та присередня префронтальна кора – встановлення емоційного стану.

2. Передній острівець – обробка вісцеральної інформації.

3. Правий скроневий полюс – складна сенсорна обробка емоційного стимула та вилучення емоційно-забарвленої інформації з пам'яті.

4. Нижня поясна звивина – регуляція автономних відповідей.

Клінічні та експериментальні дослідження із застосуванням неінвазивних методів нейровізуалізації і реєстрації ЕЕГ виявили *функціональну міжпівкульну асиметрію* мозку людини в формуванні емоцій. Суть її виявляється в тому, що більш емоціогенною є права півкуля, проте позитивні емоції пов'язані переважно з лівою, а негативні — з правою півкулею великого мозку.

6.1.4. Нейрохімія емоцій

Фармакологічний аналіз формування позитивних і негативних емоційних станів у людини і тварин дозволив встановити, що ці стани будуються на основі певних нейрохімічних механізмів. Серед медіаторів баланс, яких в мозкові визначає емоційні реакції особлива роль належить норадреналіну, дофаміну та серотоніну. Крім того в останні роки показана важлива роль в формуванні емоційних реакцій ряду нейропептидів і гормонів, які виступають в мозкові як нейромоделюлятори або нейропередатчики.

Норадреналін, який продукується переважно нейронами синьої плями ретикулярного утворення стовбуру мозку, справляє потужну дію на емоційний стан людини. Зниження продукції цього медіатора породжує депресію, а надмірне його утворення призводить до надмірного збудження і стресових перенавантажень.

Дофамін, який продукується нейронами чорної субстанції середнього мозку, є головним медіатором через який реалізуються стан приємних відчуттів та ейфорії, що продукуються різними за своєю природою впливами. Центральною зоною в мозкові, активація якої дофаміном викликає приємні відчуття, є *прилегле ядро* (nucleus accumbens), що знаходиться в глибині півкуль головного мозку біля основи

смугастого тіла.. Підвищенням вмісту дофаміну в прилеглому ядрі пояснюється зокрема ейфоризуючий вплив таких речовин як *морфін*, *кокаїн* та *амфетамін*.

Експериментальним доказом участі дофаміну в формуванні приємних відчуттів є те, що за умов самостимуляції експериментальні тварини завжди віддають перевагу стимуляції зон, де проходять дофамінергійні шляхи. Блокада дофамінергійних рецепторів з допомогою, наприклад, такого антипсихотичного препарату як *галоперидол*, блокує реакцію само стимуляції у тварин.

Важливу участь дофаміну у формуванні позитивних емоцій у людини підтверджують і клінічні спостереження. Так при хворобі Паркінсона, коли нейрони чорної субстанції середнього мозку перестають синтезувати дофамін, його недостача в мозкові таких хворих викликає у них постійний пригнічений стан.

Серотонін, який продукується нейронами ядер шва моста та передньої частини стовбуру мозку виявляє свою дію як медіатор, що має дуже широкий спектр дії. Доказом цього є сама назва цієї речовини, яка пов'язана з тим, що спочатку була відкрита здатність серотоніну підвищувати тонус судин, знаходячись в сироватці (лат. *serum* – сироватка) крові. Що стосується емоцій, то серотонін є одним із центральних в формуванні позитивних станів. Саме цей медіатор через його заспокійливу дію та здатність гальмувати тривогу, неспокій, агресію отримав в науковопопулярній літературі образне визначення «гормон щастя».

Штучне підвищення вмісту серотоніну викликає вживання деякими людьми *3,4-метилендіоксиметамфетаміну*, який більше відомий як «*екстазі*». Вживання екстазі спочатку призводить до ейфорії, проте згодом виникають труднощі з концентрацією уваги, депресія та безсоння. Вживання екстазі як і інших наркотичних речовин, що підвищують настрої, викликає залежність. Загалом можна стверджувати, що при вживанні екстазі ейфорія може бути пов'язана із надмірним вивільненням

серотоніну, а негативні наслідки - з вичерпанням запасів серотоніну.

Клінічні спостереження свідчать, що зменшення вмісту в мозкові серотоніну супроводжує такі стани як важка депресія, тривожність, а його надмірний вміст може бути як причиною невмотивованої ейфорії, так і серйозних розладів мислення.

Залежність. Формування позитивних емоцій аж до стану ейфорії за умов дії певних речовин здатне призвести до виникнення у людини згубних звичок, які виявляються в нестримному бажанні повторного вживання таких речовин, незважаючи на негативні наслідки. Найчастіше такими речовинами, які викликають залежність, є опіати, зокрема морфін, героїн та кокаїн. Залежність викликають також найбільш розповсюджені в світі алкоголь та нікотин. Усі ці речовини діють на мозок різними шляхами, однак натепер припускається, що спільним для всіх цих речовин є їхня здатність підвищувати концентрацію дофаміну, який діє на D₃ рецептори прилеглого ядра, стимулюючи систему винагороди головного мозку.

З часом повторне вживання речовин, які викликають стан ейфорії чи задоволення, викликає толерантність (від лат. *tolerans* - терплячий), що проявляється в необхідності збільшення прийому речовини для досягнення стану задоволення. Абстиненція (від лат. *abstinentia* – утримання) супроводжується негативними психічними та фізичними симптомами. Лікування залежності дуже важке, оскільки до кінця не з'ясованими є механізми її формування. Крім того, навіть після успішного лікування, у більшості випадків, особливо в перший рік після лікування, виникають рецидиви залежності. Рецидиви найчастіше виникають під впливом зорових і слухових образів, пов'язаних із ситуаціями прийому наркотичних засобів. Вважається, що такі подразнення активують передлобову кору, гіпокамп та мигдалеподібне ядро, а ті в свою чергу посилюють активність нейронів прилеглого ядра. Активація ж нейронів прилеглого ядра через механізми пам'яті запускає рецидив.

6.1.5. Анатомо-фізіологічна теорія емоцій Дж.Грея

Якщо розглядати емоції як дороговкази, що скеровують нашу поведінку, можна уявити, що позитивні емоції наближають людину до бажаної цілі, а негативні застерігають від пошкоджень чи отримання покарання. В рамках такого підходу Джеремі Грей (Jeremy R. Gray), професор Єльського університету описав мозкові системи, які забезпечують відповідну поведінку (див. рис.6.1).

Система наближуючої поведінки (Behaviour Approach System, BAS) – забезпечує поведінку наближення до цільового об'єкту, «поведінковий двигун». Система винагород. Вмикається на умовні сигнали позитивного підкріплення (харчові, статеві). Нейрофізіологічно пов'язана із системою планування рухів. Мозкові структури: базальні ганглії, чорна речовина, ядра таламуса, неокортекс (моторна, сенсорна і префронтальна кора). Функціонує через дофамінергійні нейрони. Емоції, пов'язані з передбаченням чогось приємного, надією, щастям. При високому рівні BAS людині притаманна висока імпульсивність, пошук нових відчуттів, екстраверсія.

Система боротьби та втечі (Fight or flight system). Включається при необхідності активно уникнути неприємного стимулу (болю). Реагує на безумовні аверсивні подразники. При її активації розвиваються емоції люті та жаху. Мозкові структури, що залучені в цю систему - латеральний гіпоталамус, центральна сіра речовина середнього мозку, мигдалина. Під впливом холінергійних нейронів у гіпоталамусі виділяється АКТГ, який в свою чергу стимулює виділення адреналіну наднирниками, що забезпечує реакцію боротьби або втечі. Блокується анальгетиками (морфінами), на антитривожні речовини не реагує. При гіперфункції розвивається схильність до агресії та активної захисної поведінки.

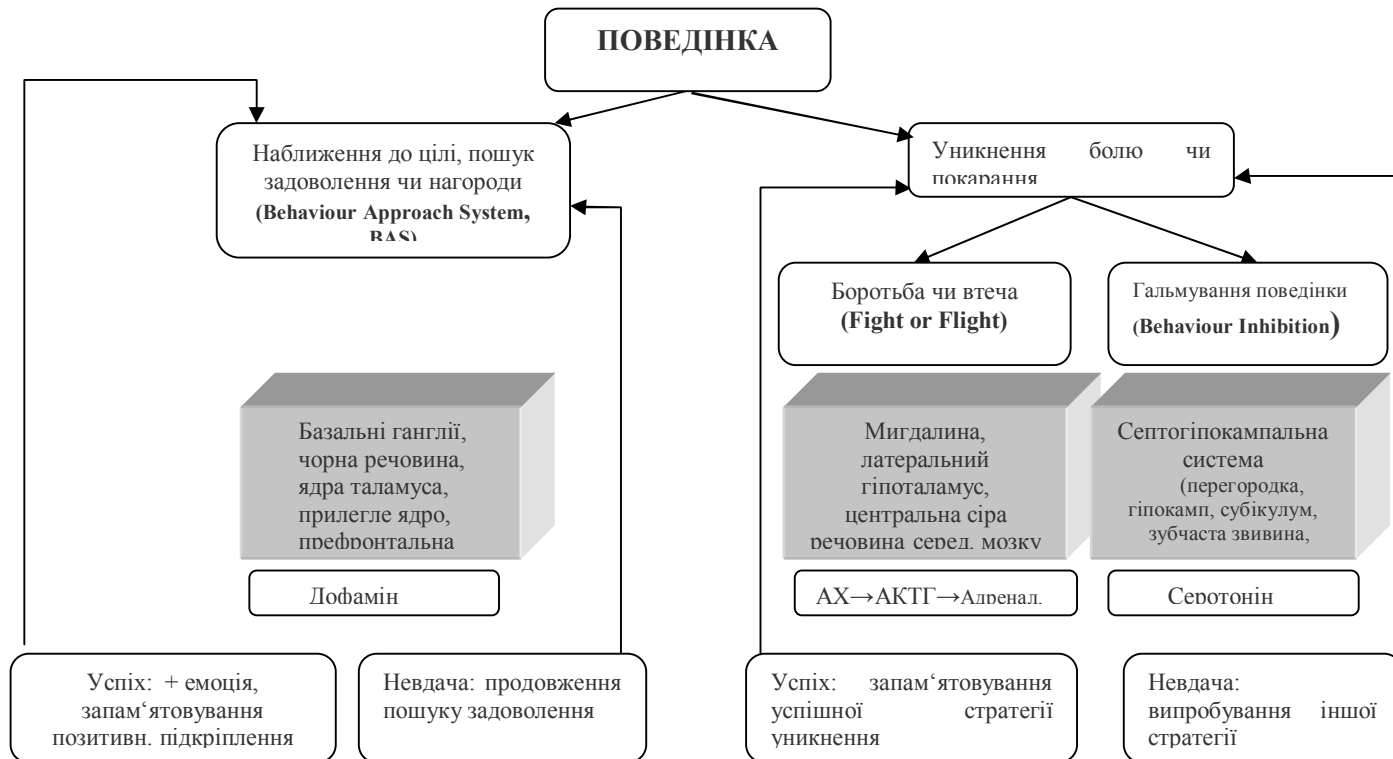


Рис.6.1. Схема, що ілюструє роль різних мозкових структур у забезпеченні різних поведінкових стратегій та роль емоційного підкріплення

Система поведінкового гальмування (Behaviour Inhibition System, BIS) – система мозкових структур, що гальмують поточну поведінку в ситуації, коли активно уникнути покарання неможливо. Вмикається при загрозі покарання чи відміну позитивного підкріплення, безумовні аверсивні та нові стимули. Тут здійснюється порівняння найбільш ймовірної події з реальною подією, що відбувається, тобто порівняння поточного стану світу з очікуваним. Іншими словами ця система виконує функцію компаратора. Якщо подія, що відбувається співпадає з прогнозом – поведінкова реакція продовжується. Якщо ж прогноз не підтверджується – поточна поведінка гальмується.

Система поведінкового гальмування регулюється переважно серотонінергійними нейронами, а блокується антитривожними речовинами – алкоголь, барбітурати, бензодіазепіни. Мозкові структури, що залучені в цю систему – септогіпокампадна система (перегородка, гіпокамп, зубчаста звивина, субікулум, енторинальна кора). Вхідна інформація надходить з передлобової кори, вихідна через норадренергійні волокна блакитної плями і серотонінергійні волокна ядер шва. Для осіб, в яких високий рівень активності системи поведінкового гальмування притаманна підвищена тривожність, нейротизму та депресії. Тривале застосування стратегії гальмування поведінки з метою уникнення покарань призводить до розвитку психосоматичних захворювань, виразкової хвороби шлунка та гіпертензії.

6.1.6. Лицьова експресія як засіб невербального спілкування

Найбільш важливими каналами емоційного, невербального спілкування є зоровий, за допомогою якого отримується біля 45% емоційної інформації, і слуховий, на долю якого припадає близько 17%. Причому роль міміки порівняно з позою, жестами в філо- та онтогенезі зростає. У птахів положення голови несе важливу інформацію про соціальний статус особини. В ряді хребетних лицьова мускулатура прогресивно розвивається і набуває виключної диференційованості у людини. В соціальній

поведінці взаємодія облич грає виключну роль. В ході еволюції мімичні реакції розвивались із рухів – намірів, що відносилися до підготовчої фази діяльності (до нападу або захисту). Це визначило одну з функцій лицьової експресії – стати засобом невербальної спілкування, способом передачі інформації про наміри і стани людини, які повинні привернути увагу іншої людини.

Кроскультурні дослідження розпізнавання лицьової експресії показали, що основні емоції (гнів, страх, щастя, подив, сум та відроза) однаково проявляються та розпізнаються в суспільствах із різною культурою і традиціями. Це доводить, що лицьова експресія основних емоцій забезпечується вродженими нейронними програмами. Процент співпадіння лицьових емоційних паттернів у осіб різних національностей – біля 80%, дещо менший у японців – 65%. Всі м'язи обличчя, необхідні для виразу емоцій формуються у плода вже до 15-18-го тижня життя. На 20-му тижні в ембріона вже можна спостерігати мімичні реакції. Обличчя людини і навіть його схематичне зображення є значимим стимулом для дитини, про це свідчить тривалість його фіксації очима, частоті звертання уваги, появі вегетативного компонента орієнтовного рефлексу (зниження ЧСС). Людям притаманно маскувати прояви емоцій відповідно до соціальних норм за рахунок контролю над мімикою: існують так звані короткочасні вирази обличчя, які можна побачити за допомогою кінозйомки – вони тривають 1/8-1/5 с, а потім змінюються виразами обличчя у відповідності до норм.

При дослідженні зв'язку активності конкретних м'язів обличчя із емоціями була виявлена позитивна кореляція переживання „щастя” з активністю великого вилицевого м'яза. Вперше експериментальні дослідження зв'язку між станом мімичних м'язів і суб'єктивним переживанням відповідної емоції провів французький невролог *Дж.Дачен* (Duchene, 1806-1875), який, стимулюючи (фарадеїзуючи) електричним струмом мімичні м'язи своїх обстежуваних, намагався викликати відповідне емоційне переживання (рис.6.2) Однак прямих доказів самим Даченом такого зв'язку наведено не було. Пізніші

дослідження показали, що комбінована активація двох м'язів: великого вилицевого та колового м'яза ока, яка майже не піддається вольовому контролю позитивно корелює із суб'єктивним звітом про переживання щастя та зростанням ЕЕГ-активації в лівій фронтальній корі. Зокрема така активація цих м'язів чітко реєструється, коли посміхається маленька дитина, бачачи свою маму. Саме така мимовільна природна посмішка отримала назву *посмішка Дачена*.



Рис. 6.2.

1. Дачен зі своїм пацієнтом, якому проводять черезшкірну електростимуляцію.

2. Двобічна електростимуляція великого вилицевого м'яза (*m.zygomatikus major*) – емоція справжнього щастя.

3. Спонтанна посмішка супроводжується більшим скороченням кругового м'яза ока.

4. Стимуляція брови та шиї породжувала вираз жаху, болю та жорстоких тортур, хоча пацієнт при цьому не відчував жодного дискомфорту

Цілий ряд методик, пов'язаних з психологічним тренінгом, використовують техніку зміну настрою та емоційного стану

людини шляхом свідомого відтворення на обличчі виразу радощів, посмішки. Такий ефект підтверджується даними, отриманими групою дослідників на чолі з видатним американським психофізіологом Полом Екманом (*Paul Ekman*, 1934 р.н.) які показали, що емоції людини можуть виникати як похідні контрольованих мімічних рухів. Послідовне відтворення емоційного мімічного виразу, м'яз за м'язом, приводить до активації конкретних ділянок кори головного мозку та супроводжується відповідними даній емоції змінами вегетативних параметрів. При штучній, „соціальній” посмішці імпульси до м'язів йдуть від моторної кори по пірамідним трактам до стовбуру мозку та мотонейронів спинного мозку. Під час посмішки Дачена імпульси поступають по мультисинаптичним „естрапірамідним” шляхам від додаткової моторної кори в префронтальній зоні та лівій вентральній частині базальних гангліїв, і досягають рухових стовбурових ядер через сітчастий утвір.

Крім того, виділено 3 м'яза, що активуються при переживанні відрази: один піднімає центральну частину верхньої губи, інший піднімає та напружує крила носа, третій поглиблює носо-губну складку. Позитивна кореляція виявлена для переживання стану суму із активністю м'яза нахмурювання (*m.corrugator*). Жінки в цілому показують більш інтенсивну лицьову експресію порівняно із чоловіками. При цьому у них м'яз нахмурювання більш активний не тільки при переживанні емоцій із негативним знаком, а й у стані спокою. Це загалом узгоджується з тим фактом, що переважно жінки складають основний контингент пацієнтів із депресією.

РОЗДІЛ 7

ПСИХОФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ ТИПОЛОГІЇ ПОВЕДІНКИ

Кожна людина несе в собі унікальні риси, що є результатом певних вроджених властивостей та набутого досвіду, які не повторюються в інших людях. Це робить поведінку певної конкретної людини не зовсім схожою на поведінку інших людей за одних і тих же обставин. Разом з тим практика та життєвий досвід дозволяють помітити багато спільного в поведінці різних людей. При цьому одні люди більше схожі за своєю поведінкою одне на одного, а інші – менше. Спроби і намагання пояснити таку спільність і відмінність в поведінці різних людей робились досить давно. Слід відмітити, що необхідність розділяти великі контингенти людей за певними об'єктивними критеріями на певні групи мала і має велике практичне значення. Особливо важливою є така потреба при проведенні різних видів професійного відбору, наприклад, в армії, спорті, космічній галузі тощо. Не менш важливим є поділ пацієнтів на групи і в медичній практиці, можливо саме тому в історії типології перші критерії розподілу людей за певними індивідуальними ознаками розробили медики. Зокрема відомий лікар давньої Греції *Гіппократ* (460—377 рр. до н. е.) вважав, що здоров'я людини визначає оптимальне співвідношення чотирьох основних “соків” тіла (*крові, лімфи, жовчі і чорної жовчі*), тоді як порушення їх пропорційного розподілу стає причиною різних захворювань. На підставі цього припущення найвідоміший лікар Риму *Клавдій Гален* (II ст. н. е.), розробив першу класифікацію типів поведінки, які він визначив як *темпераменти* (від лат. *temperamentum* — узгодженість, устрій). Гален вважав, що коли в організмі людини з усіх чотирьох “соків” найбільше “гарячої” крові (*sanguis*), то вона належить до *сангвінічного темпераменту*, якому властиві енергія, наполегливість, рішучість у діях. Якщо ж цю “гарячу” кров охолоджує “надлишковий слиз” (*phlegma*), то це зумовлює *флегматичний темперамент*, для якого характерні спокійна вдача, неспішність

у вчинках. Їдка жовч (*chole*) сприяє утворенню неврівноваженого *холеричного темпераменту*, а коли в організмі людини накопичується багато “чорної” (“зіпсованої”) жовчі (*melan chole*), то це зумовлює слабкий, *меланхолічний темперамент*.

На початку минулого століття німецький психіатр *Ернст Кречмер* (Ernst Kretschmer, 1888 – 1964), на основі своїх спостережень з лікарської практики розробив *типологію характерів* (від грец. *charakter* – риса, особливість), яка пов’язувала той або інший тип поведінки людини з типом будови тіла людини. Згідно Кречмеру, всіх людей за типом будови тіла можна віднести до одного з трьох основних типів: *астенічного, атлетичного та пікнічного*. До астенічного типу слід віднести худих і тонких осіб, до атлетичного – з розвинутою мускулатурою і скелетом, а до пікнічного – товстих із схильністю до ожиріння. Оскільки лікарська практика Кречмера показувала, що тип будови тіла корелює із схильністю до певних психічних захворювань, наприклад, маніакально-депресивним психозом частіше всього хворіють люди з вираженими рисами пікніка, а на шизофренію частіше хворіють астеніки і атлети, то виходячи з того, що психічні хвороби – це є «карикатури нормальних типів особистості» всіх людей можна поділити на *шизотиміків і циклотиміків*. Шизотиміки – це здорові люди в поведінці яких переважають такі риси характеру, що в крайньому вираженні є характерними для шизофреніків. Зокрема в поведінці таких людей переважають тонкі відчуття, здатність до фантазування, емоційна холодність, відчуженість, егоїзм тощо. Циклотиміки – це здорові люди, для яких характерні веселість, безпечність, енергійність, задушевність, схильність до гумору. Загалом це люди, які легко сприймають життя і життєві проблеми. Хоча типологія характерів Кречмера була заснована переважно на емпіричних спостереженнях, подальші дослідження з психогенетики багато в чому підтвердили правдивість цієї теорії.

Дещо схожу до Кречмера типологію темпераментів людини в залежності від типу будови тіла в 1940-х роках розробив

американський лікар і психолог *Вільям Шелдон* (William Sheldon, 1898- 1977). Враховуючи рівень розвитку скелету, м'язів, відкладень жиру, форму грудної клітки, живота та спини Шелдон виділив три типи будови тіла або *соматотипи*, які отримали назву *ендоморфний*, *мезоморфний* і *ектоморфний*. Назви соматотипів засновувалися Шелдоном на тій підставі, що з ендодерми розвиваються внутрішні органи, з мезодерми – м'язи, а з ектодерми – шкіра та нервова тканина. Згідно Шелдону ендоморфному соматотипу відповідають люди з розвиненими внутрішніми органами, зокрема живота, що робить цих людей округлими з за рахунок відкладень жиру, тоді як люди мезоморфного типу мають добре розвинуті м'язи, а люди ектоморфного типу худі і високі з довгим обличчям і високим чолом.

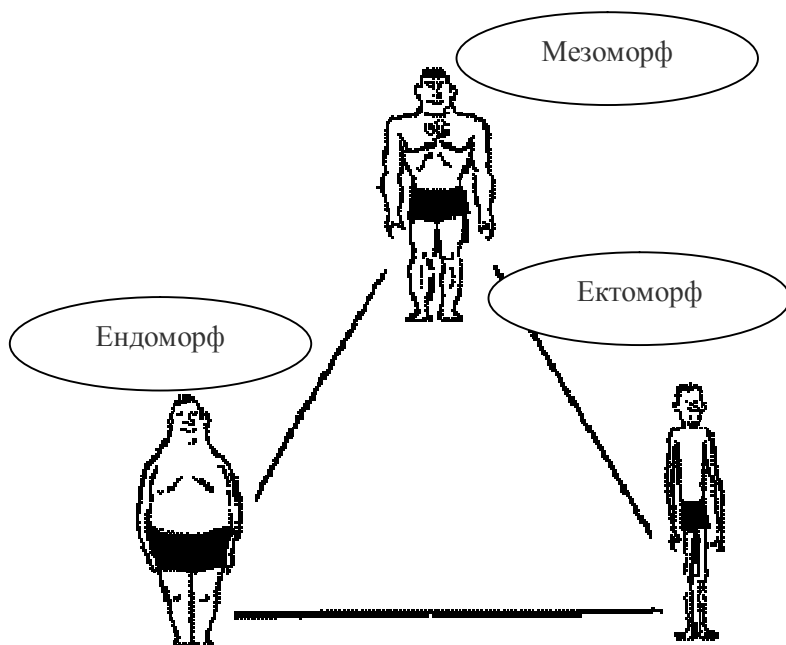


Рис. 7.1. Типи будови тіла за В.Шелдоном

Відповідно до соматотипів Шелдон виділив 50 ознак постійних рис поведінки, які він розбив на три категорії та виділив три компоненти темпераменту, які отримали назву *вісцеротонія*, *соматотонія* та *церебротонія*.

Обстеження Шелдона виявили, що для людей з ендоморфним соматотипом характерною є вісцеротонія, для обстежуваних з мезоморфним типом – соматотонія, а для обстежуваних з ектоморфним типом – церебротонія. Загалом як і типологія характерів Кречмера, типологія темпераментів Шелдона була чисто емпіричною і в подальшому, хоча і не була повністю відкинута, не знайшла достатніх доказів.

Багаторічні і широкомасштабні дослідження поведінки собак, проведені в лабораторіях І.П.Павлова, дозволили йому розвинути експериментально обґрунтовану теорію про темпераменти або *типи вищої нервової діяльності* (типи нервової системи). Згідно цієї теорії, тип вищої нервової діяльності визначається певною сукупністю *властивостей основних нервових процесів - збудження і гальмування*. Такими властивостями процесів збудження і гальмування є їхня *сила*, *зрівноваженість* і *рухливість*. Комбінуючись у певних співвідношеннях одна з одною, ці властивості і визначають тип вищої нервової діяльності

При цьому сила збудження виявляється в здатності нервових клітин адекватно реагувати на сильні і дуже сильні подразнення без розвитку позамежового гальмування, сила гальмування - в здатності нервових клітин тривалий час підтримувати стан активного гальмування, зрівноваженість нервових процесів визначається співвідношенням сили збудження і гальмування; а рухливість нервових процесів проявляється в швидкості переходу нервових клітин від стану збудження до гальмування і навпаки.

На підставі уявлень про силу нервових процесів І.П.Павлов виділив три сильних і один слабкий типи вищої нервової діяльності. При цьому сильні типи відрізнялися між собою зрівноваженістю і рухливістю нервових процесів (мал. 214). Загалом виділені І.П. Павловим типи вищої нервової діяльності

узгоджуються з типологією темпераментів, виділених ще Галеном.

Жвавий тип (сангвінічний темперамент) — це сильний зрівноважений рухливий тип вищої нервової діяльності. У людини жвавого типу виявляються енергія і наполегливість у досягненні мети, самовладання і значна рухливість нервових процесів, яка полягає у вмінні швидко перебудовуватися, виходячи з реальних умов життя.

Спокійний тип (флегматичний темперамент) — це сильний зрівноважений, але інертний тип вищої нервової діяльності. Такі люди характеризуються неквапливістю, у них разом з енергією і високою працездатністю, самовладанням і вмінням тримати себе в руках спостерігається значний консерватизм поведінки, прагнення до звичного способу життя, повільність у прийнятті рішень (особливо в раптових ситуаціях).

Нестримний тип (холеричний темперамент) — це сильний, але незрівноважений тип вищої нервової діяльності. Особам цього типу властива захопленість, з якою вони виконують певну роботу, проте будь-яка дрібниця може звести все нанівець, що свідчить про перевагу збудливого процесу над гальмівним.

Слабкий тип (меланхолічний темперамент) відрізняється загальною слабкістю нервової діяльності, що не дає змоги використовувати для характеристики поняття рухливості і зрівноваженості нервових процесів. У осіб цього типу швидко розвивається позамежове гальмування під впливом навіть помірних за силою подразнень. Вони нерішучі, не здатні наполягати на своєму, підкоряються чужій волі, мають різні комплекси неповноцінності, їм властиві страх перед будь-якою відповідальністю, ізольованість від реального життя.

Ці чотири типи вищої нервової діяльності розглядалися І.П.Павловим та його послідовниками як «основні», але підкреслювалося, що в чистому вигляді вони трапляються рідко. Найчастіше спостерігаються проміжні форми з переважанням властивостей того чи іншого типу. Так І.П.Павлов і його послідовники вважали, що шляхом комбінації різних градацій трьох основних типологічних ознак можна виділити *близько 120*

типів вищої нервової діяльності, оскільки немає науково обґрунтованих критеріїв градацій цих ознак. Подальші дослідження показали, що механічне комбінування розширеної кількості типологічних ознак, а особливо намагання з їх допомогою характеризувати тип поведінки тієї або іншої особи приводять до загального невтішного висновку, що кількість типів поведінки відповідає кількості людей на Землі.

Запропонована І.П.Павловим типологія вищої нервової діяльності, яка була ніби фізіологічним обґрунтуванням поглядів Гіппократа і Галена, не вирішила остаточно питання типології і індивідуальних особливостей поведінки людини. Важливу сторінку в розвитку наукового обґрунтування індивідуально-типологічних рис особистості вніс *Ганс Айзенк* (Hans Eysenck; 1916-1997) – англійський психолог німецького походження. Згідно Айзенка, всіх індивідів можна поділити на основі двох типологічних факторів – *екстраверсії/інтроверсії* та *нейротизму* на *екстравертів, інтровертів і невротиків*. Про екстра- чи інтроверсію судять за тим, чим переважно керується у своїй діяльності людина — спрямованістю активності й інтересів на зовнішній світ і людей, що її оточують (*екстравертованість*), чи образами, уявленнями, думками свого внутрішнього світу (*інтровертованість*). *Екстраверт* відкритий до зовнішніх впливів, а *інтроверт*, навпаки, закритий до всього, що існує поза ним. У *невротиків* легко виникають депресивні стани навіть у звичайних життєвих ситуаціях.

В роботі «Біологічні основи індивідуальності» (1967) Айзенк запропонував фізіологічне обґрунтування нейротизму та екстра/інтроверсії. Зокрема він вважав, що високий рівень інтроверсії відповідає зниженню порогу активації ретикулярної формації, тому інтроверти виявляють більш високе збудження у відповідь на екстероцептивні подразники, а високий рівень нейротизму відповідає зниженню порогу активації лімбічної системи, тому у них підвищена емоційна реактивність у відповідь на зміни у внутрішньому середовищі організму, зокрема, на коливання потреб.

Г. Айзенк намагався виявити зв'язок між типом особистості людини та її темпераментом. На його думку, стабільний екстраверт відповідає жвавому типу (сангвінічному темпераменту), нестабільний — нестримному типу (холеричному), стабільний інтроверт — спокійному типу (флегматичному), нестабільний — слабкому типу (меланхолічному темпераменту).

Російський психофізіолог Симонов П.В. (1926-2006) зробив спробу об'єднати в єдину концепцію особливості функціонування мозкових структур, типи темпераменту та властивості екстраверсії та нейротизму. Згідно його *концепції про систему чотирьох мозкових структур* (1987), індивідуально-типологічні особливості визначаються специфікою взаємодії лобної кори, гіпокампа, мигдалини і гіпоталамуса (рис.7.2).

У осіб з **холеричним темпераментом** домінує лобна кора та гіпоталамус, що визначає часту актуалізацію потреб та цілеспрямовану поведінку, направлену на їх задоволення. Інтереси холерика постійні, стійкі, легко виділяється домінуюча потреба. Домінуючі емоції – гнів, лють, агресивність.

Домінування системи мигдалини та лобної кори притаманно **флегматикам**, для яких притаманні добре збалансовані потреби без особливого виділення однієї з них. Особи з флегматичним типом темпераменту ігнорують багато подій і реагують лише на високозначущі сигнали. Завдяки збалансованим потребам і розвиненій системі контролю (лобна кора) у флегматиків переважають позитивні емоції.

У **меланхоліків** функціонально переважає система гіпокампу та мигдалини, що виливається у готовність реагувати на широке коло сигналів, в тому числі й малозначущі. При утрудненні виділити домінуючий мотив (мигдалина) поведінка такого суб'єкта характеризується нерішучістю, коливаннями при підвищеній чутливості до стимулів та схильності переоцінювати важливість подій. У меланхоліків домінуючими емоціями є страх, невпевненість, розгубленість.

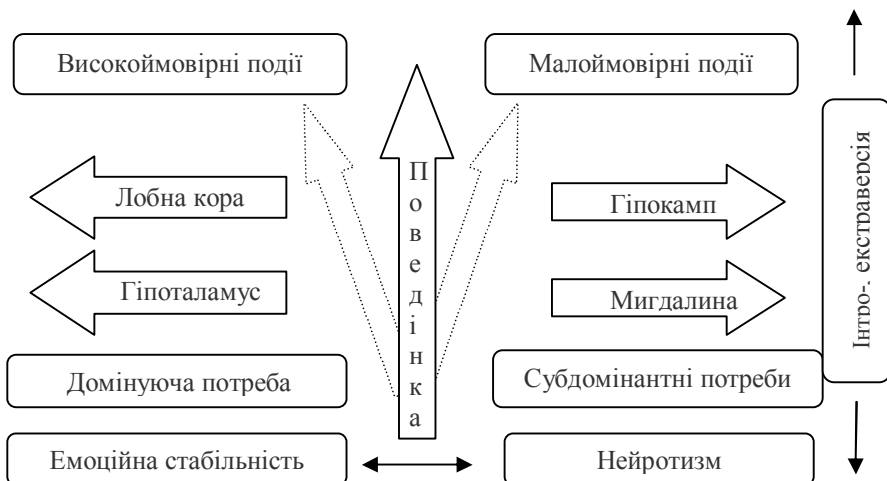


Рис. 7.2. Схема залежності параметрів екстраверсії та нейротизму від індивідуальних особливостей взаємодії чотирьох мозкових структур (по Симонову П.В., 1987)

Для *сангвінічного* типу характерно функціональне домінування гіпоталамуса та гіпокампа, що створює сполучення домінуючої потреби з генералізованими реакціями на сигнали малоймовірних подій та нез'ясованого призначення. Для сангвініків частіше за інші типи притаманні позитивні емоції, цікавість до нового, допитливість, відкритість.

Згідно цієї схеми, переважання функцій інформаційних структур (лобна кора – гіпокамп) – визначає переважну орієнтацію об'єкта на зовнішнє середовище та його залежність від подій, що там відбуваються – *екстраверсія*. Домінування мотиваційних систем – гіпоталамус та мигдалина – створює основу для інтровертованості з стійкістю внутрішніх мотивів, установок та малою залежністю від зовнішніх впливів.

Таким чином в концепції Симонова П.С. кожен тип нервової системи пов'язаний з певною групою емоцій внаслідок функціонального переважання відповідних мозкових структур.

РОЗДІЛ 8

ПСИХОФІЗІОЛОГІЧНІ ОСНОВИ МОВИ

Мова людини з біологічної точки зору є засобом спілкування або комунікації між членами свого виду. Вона є одним із найбільших надбань людини, що дозволило їй виділитися серед всього живого. Разом з тим, і серед тварин існують подібні системи комунікації. Тому цілком зрозумілим є питання про те, наскільки мова людини відрізняється від тих систем комунікації тварин, які іноді теж визначають як «мова» тварин. При цьому ні в кого не виникає сумніву щодо того, що мова людини є набагато складнішою, ніж будь-які інші відомі системи комунікації тварин. Питання полягає в іншому: а чи означає це те, що між спілкуванням людей між собою і спілкуванням тварин одна з одною є якісна різниця, чи вся справа в рівні розвитку комунікації і різниця не є якісною, а лише кількісною? Проведені в останні 30 років дослідження комунікативних систем різних груп і класів тварин спонукають до обережної відповіді на це запитання. Все ж, коли ми говоримо про мову, то маємо на увазі саме людську мову, а, точніше, здатність людини до висловлювання вголос певних побажань, думок, вказівок. Іншими словами можна сказати, що мова – це здатність до розмови. Таке уточнення є абсолютно необхідним, щоб відокремити деякі інші здібності і здатності, які досить часто об'єднують з поняттям мови. По-перше, здатність говорити не слід об'єднувати з нашою здатністю до мисленнєвої діяльності, бо здатність до мислення у людини, хоча нерозривно і пов'язана з мовою, є більш широким поняттям. Думати людина може не лише словами чи проговорюючи внутрішньо свої думки, а й за відсутності мови. Так, діти, які ще не розмовляють, або люди, які втратили здатність говорити в результаті враження мовних ділянок мозку, та й просто будь-яка людина здатні думати образами, певними абстрактними поняттями, які не можуть бути відтворені словами. Врешті, елементарна мисленнєва діяльність

експериментально доведена для багатьох тварин. По-друге, мову як таку слід відрізнити від здатності до письма чи читання, оскільки неграмотні люди можуть прекрасно говорити і думати.

Мова людини складається зі звуків. Мінімальною одиницею звукової будови мови є *фонема* (від грец. *pho ν eta* – звук, голос), яка служить для розпізнання і розрізнення значенневих одиниць – *морфем*, до складу яких вона входить як найменший сегментний компонент, а через них – і для розпізнання та розрізнення слів, організованих у певній послідовності, які створюються завдяки координованій функції спеціального мовного апарату. У різних мовах кількість фонем відрізняється (від 10 до 80). Наприклад, в українській мові 38 фонем, в російській 39, а в англійській – 44 фонем. Мова маніпулює словами. Поєднання слів регламентується правилами граматики, внаслідок чого вислови набувають певної структури, різної у різних мовах. За допомогою слів людина може отримувати уявлення про минулі події або прогнозувати майбутнє.

Вкрай важливо відмітити, що, згідно сучасних досліджень і теорій (Пінкер С., 2004), людська здатність до розмови є вродженою властивістю нашого мозку, яку можна визначити і як інстинкт. Тобто, люди знають, як говорити, приблизно в тому ж сенсі, в якому павуки знають, як плести павутину. Стверджується навіть, що мова є не більше продуктом культури, ніж прямоходіння.

8.1. Перша та друга сигнальні системи

Класична фізіологія однозначно схиляється до думки, що наявність мови – це унікальна властивість людини, яка, хоча й розвинулася природнім шляхом, але у тварин є лише її зачатки. Таке розмежування дозволило І.П. Павлову сформулювати теорію про *першу та другу сигнальні системи*. Згідно цих поглядів, *перша сигнальна система* — це система рефлексорних реакцій на конкретні подразнення, чуттєве відображення образів дійсності, яке властиве майже всім тваринам і людині.

Друга сигнальна система — це властива тільки людині система узагальненого відображення дійсності у вигляді понять,

що позначаються системою знаків або слів. До цієї системи належить мова і всі створені за допомогою слів позначення: лічба, ноти, математичні символи, мова жестів глухонімих, звукова і письмова мова. Іншими словами, друга сигнальна система — це система абстрактно-символічних подразників.

І. П. Павлов писав: “Якщо наші відчуття і уявлення, що стосуються навколишнього світу, є для нас перші сигнали дійсності, конкретні сигнали, то мова... є другі сигнали, *сигнали сигналів*. Вони є абстрагуванням від дійсності і допускають узагальнення, що і складає наше додаткове, спеціально людське мислення, яке становить спочатку загальнолюдський емпіризм, і нарешті, науку — знаряддя вищого орієнтування людини в навколишньому світі і в самій собі”.

Спираючись на це висловлювання І.П.Павлова, можна зробити висновок, що класична фізіологія спочатку ототожнювала другу сигнальну систему і *членороздільну мову*. Пізніше до другої сигнальної системи, крім мови, почали відносити всі поняття, які позначаються абстрактними символами і знаками. Крім того, стверджується, що процес розвитку другої сигнальної системи ще не завершений. Із розвитком наших знань будуть створюватись нові символи, за допомогою яких люди зможуть спрощено, лаконічно і дуже компактно передавати думки і знання. Широка комп'ютеризація, розвиток всесвітньої мережі INTERNET, методи безпосереднього діалогу людини з електронно-обчислювальними машинами створюють реальні передумови для якісних змін у стратегії використання знакових систем.

8.2. Центри мови

Зважаючи на те, що серед тварин немає гомологів мови, дані про нейрофізіологічні механізми реалізації мовної функції були отримані переважно через дослідження мозку людей, у яких виникли порушення чи втрата мови внаслідок ушкодження певних ділянок мозку при крововиливах, новоутвореннях чи травмах. Втрата або порушення мови, які виникають в результаті локальних уражень певних ділянок мозку, в клінічній

практиці позначають збірним терміном *афазія* (грец. *а-* як заперечення і *phasis* – прояв, висловлювання). Перший опис афазії в науковій літературі належить французькому лікарю *Полю Брока* (Paul Broca, 1824–1880). Хворий, якого лікував Брок, не міг говорити, хоча добре розумів мову інших людей. Брок після смерті цього хворого провів посмертне анатомічне дослідження пошкодження його мозку і чітко визначив, що місце в мозкові, враження якого призводить до втрати людиною можливості говорити, знаходиться в третій (нижній) звивині лівої лобової частки великих півкуль (рис. 8.1.).

Зважаючи на заслуги Брока в розкритті фізіологічних основ принципово важливої для людини здатності говорити, ділянка кори, враження якої порушує здатність людиною вимовляти слова, отримала назву *зони Брока*, а порушення мови, яке при цьому виникає – *афазією Брока*. Зона Брока, зважаючи на її функцію, носить назву *мовного рухового центру*, а афазія Брока визначається як *моторна афазія*.

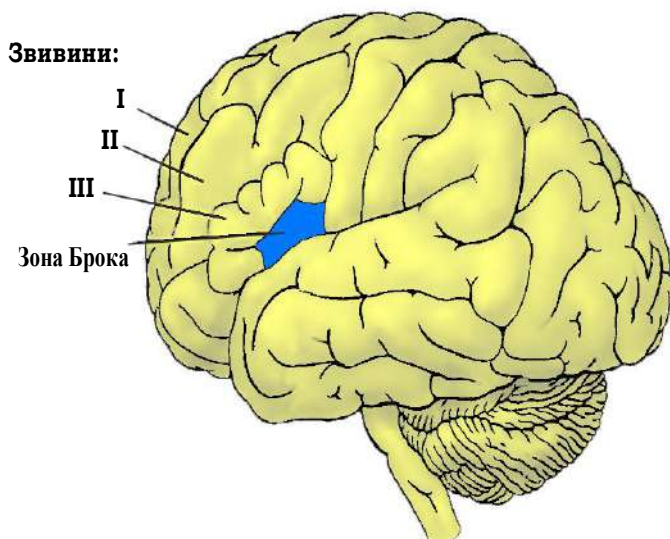


Рис.8.1. Розташування мовного рухового центру (зона Брока) в лівій лобній частці мозку людини (за Kolb, B., & Whishaw, I. Q., 2003)

Прямим послідовником досліджень Брока слід вважати німецького анатома *Карла Верніке* (Carl Wernicke, 1848–1904), який у *верхній скроневій звивині лівої півкулі* людини описав зону, пов'язану із сприйняттям звуків. При травматичному ураженні цієї зони теж виникали порушення мови, але, на відміну від хворих з ураженням зони Брока, у хворих з руйнуванням цієї зони, по-перше, не спостерігалось ніякого контралатерального паралічу, що було характерним для хворих з афазією Брока, по-друге, ці хворі, на відміну від хворих з афазією Брока, могли говорити, хоча мова їхня і складалася із слів, в яких важко було знайти певну логіку чи зміст і, по-третє, ці хворі, хоча і чули, не могли зрозуміти звернених до них слів та повторити їх. Таке порушення мови тепер визначають у всіх клініках світу як *афазія Верніке*, а відповідно ділянку в скроневій частці мозку називають *зоною Верніке* (рис.8.2.).

Афазію Верніке, на відміну від моторної афазії Брока, визначають як *сенсорна афазія*.

Верніке запропонував першу модель організації мовної функції лівої півкулі мозку, яка була принципово важливою для загального розуміння діяльності всього мозку. Згідно його уявлень, звукові подразники надходять через слухові шляхи до скроневої частки, де в зоні Верніке вони перетворюються на конкретні звукові образи чи звукові символи певних об'єктів і запам'ятовуються.

Із зони Верніке звукові образи та символи можуть через *дугоподібний пучок (arcuate fasciculus)* надходити до зони Брока, де зберігаються рухові мовні програми. Із зони Брока інструкції посилаються до м'язів, які забезпечують відповідні рухи мовного апарату для продукування певного звуку. Якщо уражається скронева частка, то мовні рухи цілком можуть забезпечуватися активністю зони Брока, однак така мова втрачає будь-який сенс, оскільки значення слів знаходяться в скроневій частці і той, хто говорить, не здатний зрозуміти ні своїх слів, ні слів інших людей. Коли ж руйнується зона Брока, то хворий втрачає лише здатність говорити, зберігаючи здатність зрозуміти почуте, оскільки значення і суть звукових образів знаходяться в

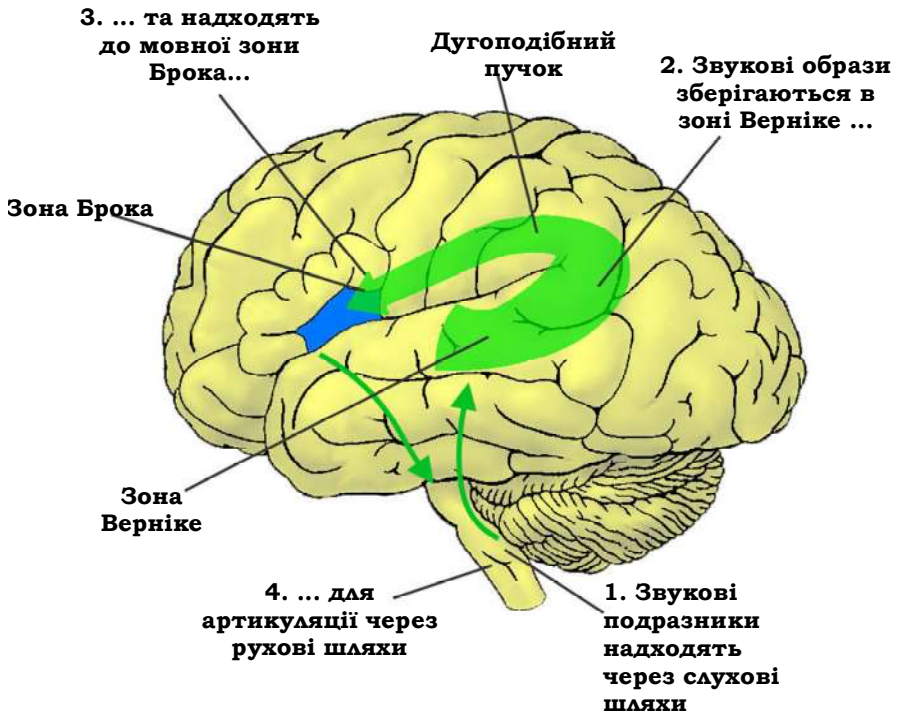


Рис.8.2. Схема, запропонована Верніке, для пояснення організації мовної функції в лівій півкулі головного мозку людини (за Kolb, B., & Whishaw, I. Q., 2003)

скроневій частці. Верніке на основі своїх теоретичних уявлень передбачив нове можливе порушення мови, хоча сам його ніколи не спостерігав. Він стверджував, що, якщо перервати нервові волокна дугоподібного пучка, які з'єднують між собою два мовних центри, то при цьому за повної інтактності обох цих центрів мусить виникнути так звана *провідникова* або *кондуктивна* (від лат. *conductor* – той, хто веде) *афазія*. При цьому, на думку Верніке, у хворих мусить зберігатися здатність як вимовляти слова, так і розуміти значення слів, але у них мусить повністю порушуватися їхня власна мова, оскільки вони втрачають здатність з'єднати вимовлене слово з його значенням.

В подальшому передбачення Верніке було повністю підтверджено клінічною практикою. Фізіологічна модель мовлення, запропонована Верніке, була розширена і доповнена в 60-х роках минулого століття американським неврологом *Норманом Гешвіндом* (Norman Geschwind, 1926-1984), тому натеper вона носить назву *моделі Верніке-Гешвінда*.

Ідея Верніке про те, що порушення функцій мозку можуть виникати як наслідок роз'єднання певних ділянок мозку, давала можливість принципово нового розуміння багатьох симптомів враженого мозку. Верніке вважав, що, хоча різні ділянки мозку мають різні функції, все ж вони є взаємозалежними і мусять отримувати інформацію одна від одної для забезпечення нормальної цілісної діяльності. Розрив зв'язків між певними ділянками мозку подібний до перерізання телефонного проводу між двома абонентами. Після такого перерізання кожен з абонентів не втратить здатності говорити, але вони втратять здатність розмовляти по телефону і, наприклад, уже не зможуть домовитись про будь-яку спільну діяльність. Розрив нервових зв'язків між двома мозковими зонами позбавляє ці зони здатності обмінюватися одна з одною інформацією, а, відповідно, і здійснювати комплексні функції. Саме на основі цих уявлень у 1892 році французький невролог *Йозеф Дежерин* (Joseph Dejerine, 1849–1917) описав та пояснив причину втрати здатності читати, розуміти написане чи окремі букви – *алексію* (а... і грец. *lexis* – слово) через розрив нервових зв'язків між зоровими зонами кори та зоною Верніке.

Натеper з'ясовано, що фізіологічна модель мовної функції, запропонована Верніке-Гешвіндом, є деяким спрощенням тих процесів, які відбуваються в мозкові при реалізації цієї функції. Доказом цього є те, що в клінічній практиці описано декілька типів афазій (Хомская Е.Д, 2005), які зачіпають різні елементи мовної функції, але не можуть бути теоретично просто виведені із запропонованої моделі.

Важливо підкреслити і те, що дані, отримані і узагальнені канадським нейрохірургом *Уайльдом Пенфілдом* (Wilder Penfield, 1891 – 1976) при безпосередній стимуляції лівої півкулі

мозку людей, які знаходилися в стані притомності при проведенні нейрохірургічних операцій, показали, що точки мозку, стимуляція яких призводить до блокування мови, знаходяться не лише в зонах, визначених Брока і Верніке. В багатьох випадках вони розташовані поза цими зонами.

Застосування сучасних неінвазивних методів нейровізуалізації мозку здорових людей засвідчило, що мовна функція реалізується не лише із залученням коркових центрів лівої півкулі, а включає в себе й активну діяльність правої півкулі. Характерно, що у жінок участь обох півкуль у сприйнятті мови є вищою, ніж у чоловіків. Крім того, методом позитронно емісійної томографії показано (Ханна Дамазіо та ін, 1996), що у здорових людей рівень та розташування зон активації мовних центрів змінюються залежно від того, який мовний матеріал (категорія) обробляється. Називання обстежуваними людей, тварин чи якихось предметів активізує різні зони із різною інтенсивністю в лівій та правій півкулі.

Отримані в цьому дослідженні дані загалом підтверджують клінічні спостереження над людьми з ураженням невеликих зон мовних центрів, коли спостерігається вибіркова втрата здатності до оперування лише певними категоріями слів чи цифр, що може вказувати і на те, що слова певних категорій та їхнє значення зберігаються в мозкові в якомусь одному певному місці.

Важливо наголосити, що в організації мови у людини беруть участь не лише коркові зони. В її реалізації важливою є участь і ряду підкоркових утворень. Зокрема, показана важлива роль в сприйнятті і розумінні мови лівого таламусу та лівого хвостатого ядра основних (базальних) ядер. Наприклад, якщо в результаті травмування чи такого неврологічного захворювання, як хорея Хантінгтона, руйнується хвостате ядро, то в таких хворих може втрачатися здатність до розуміння сенсу почутого.

8.3. Нейрофізіологічні основи мови

Мова пов'язана з породженням осмислених слів. Яким чином значення визначається мозком? Слова співвідносяться з об'єктами зовнішнього світу. Формування здатності до зв'язування значення слів із їхньою звуковою оболонкою відбувається в критичний період, який охоплює перші три-п'ять років життя дитини. Значення слів визначаються енграмами, пов'язаними з ними. Ці сліди пам'яті зберігаються не в первинній слуховій корі, а швидше в асоціативній корі, безпосередньо пов'язаній з гіпокампом. Очевидно, асоціативна кора запускає активацію відповідної інформації, завдяки чому збуджуються сліди пам'яті і народжуються осмислені фрази. З точки зору Н.Р.Карлсона (Carlson, 1992), гарною аналогією, яка дозволяє зрозуміти зв'язок мови із сенсом, який передається цим словом, може бути ідея словника. Словник містить входи (слова) і їхнє визначення (значення). В мозку для значень слів є декілька входів: слуховий і зоровий (написане слово чи слово, прочитане по губах). Коли людина чує знайоме слово і розуміє його значення, порядок буде наступним: спочатку мозок аналізує послідовність звуків, які складають почуте слово. Таким чином визначається слуховий вхід в словнику. Цей вхід розташовується в зоні Верніке. Збуджений вхід активує енграму, яка відповідає значенню слова. Через задню мовну ділянку зона Верніке пов'язана з нейронними колами асоціативної кори, яка містить ці енграми.

При читанні слів інформація спочатку надходить в первинну зорову кору, потім у кутову звивину, де звукові сигнали пов'язуються зі зоровим образом слів. Після цього відбувається переробка звукової форми слова в його смисл так, як би це слово було сприйняте на слух. Таким чином, розуміння письмової мови має звукову основу. В якості доказу цього тезису наводиться твердження, що в еволюції письмова мова виникла набагато пізніше за усну, так само, як при навчанні мові діти спочатку починають говорити і вже набагато пізніше – читати й писати.

Цей процес може працювати і в зворотному порядку, коли людина не сприймає, а передає свої думки іншій. В асоціативній корі людини, яка говорить, збуджуються нейронні кола, що відповідають думкам, які вона хоче повідомити. Вони активують задню мовну ділянку і слідом за нею – зону Брока, яка розташовує слова в граматичній послідовності і формує команди для їх вимовлення.

Припущення про те, що значення знаходяться в нейронних колах асоціативної кори, підтверджується неврологічними даними. Пошкодження окремих частин сенсорної асоціативної кори веде до порушення лише частини інформації і зникнення окремих видів значень. Наприклад, при пошкодженні правої парієтальної ділянки відмічаються зміни лише інформації, пов'язаної з простором. У людей з такими порушеннями немає афазії, і їхнє захворювання проявляється лише у нездатності орієнтуватись на місцевості.

Очевидно, мозок зберігає запис нервової активності, яка була наявною у сенсорній і руховій корі, при взаємодії з кожним об'єктом. Ці записи фіксуються у вигляді системи синаптичних зв'язків, які здатні відновити певні картини активності, які відповідають предмету чи події. Кожен подібний запис, в свою чергу, може стимулювати зв'язані з ним записи.

Крім збереження інформації, яка відповідає відчуттю об'єктів, мозок також класифікує її, щоб відображення зв'язаних між собою подій і понять – форм, відмінків, просторово-часових траєкторій і відповідних рухів тіла – могли реактивуватись разом. Результат цієї діяльності записується в певній зоні конвергенції різних зв'язків у асоціативних корі.

Збудження такої сітки служить як для розуміння, так і для вираження мови. Вона може відтворювати інформацію так, що людина відчуває її у свідомості, чи активувати систему, яка служить посередником між поняттям і мовою, що приводить до генерування потрібних словоформ і синтаксичних структур. Так як мозок класифікує поняття і дії зразу по багатьох напрямках, подібна архітектоніка дозволяє легко виникати символічним уявленням на зразок метафор. Пошкодження частин мозку,

пов'язаних з цією нервовою активністю, повинно призводити до дефектів мислення, чітко пов'язаних із певними категоріями, у відповідності до яких зберігається і відтворюється інформація.

Найвні натепер експериментальні дані свідчать про те, що зон мозку, які пов'язані з мовою, є набагато більше, ніж це вважалося раніше.

Зокрема, незаперечно доведено, наприклад, що зону Верніке і центр загальної інтерпретації слів з моторною і премоторною зонами кори з'єднує не лише дугоподібний шлях, а також і підкірковий шлях, який включає ліві базальні ганглії і ядра передньої частини лівого таламуса. Цей подвійний шлях особливо важливий для продукування звуків мови, оскільки проголошення слів може контролюватись або корою, або підкірковою сіткою, або ними обома. Підкіркова сітка відповідає переважно за автоматизоване проголошення, а кіркова – за більш усвідомлений контроль вищого рівня і асоціативне навчання. Передня перисільвієва ділянка (попереду від Роландової борозни) містить структури, відповідальні за ритм мови і граматику. Ліві базальні ганглії – невід'ємна частина як цієї ділянки, так і задньої перисільвієвої. Вся перисільвієва ділянка також пов'язана з мозочком. І в базальні ганглії, і в мозочок ідуть нервові шляхи від усіх сенсорних ділянок кори. Звідти вони повертаються до ділянок, пов'язаних з руховою активністю. Пошкодження передньої перисільвієвої ділянки порушує граматичну обробку як тієї мови, яка виголошується, так і тієї, яка прослуховується. Тому можна припустити, що тут знаходяться системи, які забезпечують її «збирання» на рівні цілих фраз. Базальні ганглії служать для об'єднання компонентів складних рухів у плавне єдине ціле, тому не виключено, що вони виконують аналогічну функцію сполучення слів у речення. За результатами досліджень на мавпах, ці нервові структури тісно взаємодіють також з синтаксичними блоками – попередниками лобно-тім'яної кори обох півкуль. Між мозковими системами обробки понять і генеруванням слів і речень повинні знаходитись системи-посередники. Вони не тільки забезпечують правильний підбір

слів для вираження конкретних понять, але й управляють формуванням структур речень, які відображають зв'язки між поняттями.

Коли людина говорить сама, посередницькі системи управляють системами, відповідальними за словотворення і синтаксис. Якщо ж людина сприймає мову інших, словоутворюючі системи приводять у дію посередницькі. Дані на користь розташування лексичних систем-посередників у певних ділянках мозку достатньо переконливі. Нервові структури, які сполучають поняття і словоформи, розташовані вздовж потилично-скроневої осі мозку. Системи-посередники, які беруть участь у формуванні загальних понять, очевидно, пов'язані із задніми лівими скроневиими ділянками, тоді як посередники для більш вузьких уявлень – з передніми, розташованими поблизу лівого скроневого полюсу.

Відома велика кількість хворих, які не відтворюють власні назви, але володіють більшістю загальних понять. У них виявляється ураження лише лівого скроневого полюса і медіальної скроневої поверхні мозку. Якщо у хворих пошкоджені латеральна і нижня частини скроневої частки, то вони виявляються не здатними використовувати загальні назви.

Скронева частина лівої мовної зони здійснює, очевидно, посередництво між поняттями і назвами кольорових тонів. Зв'язок між уявленнями про конкретних людей і їх особистими іменами забезпечується нервовими структурами на протилежному кінці цієї системи – в передній області лівої скроневої частки. Часто більш ретельні дослідження показують, що відповідні словоформам поняття у хворих зберігаються.

Посередницькою зоною для дієслів може бути лобна і тім'яна кора.

Очевидно, поняття знаходяться в мозку в формі “прихованих” записів. Реактивуючись, вони можуть відтворювати різні відчуття і дії, пов'язані з певним об'єктом чи категорією об'єктів.

8.4. Молекулярно-генетичні основи мови

Вивчення гену білку Forkhead box protein P2 (FOXP2) вважається одним з важливих досягнень в історії вивчення генетики поведінки, яке датоване 2001 р. Все почалося з відкриття того, що приблизно половина членів великої родини (К. родина) страждала на розлади мови, які успадковувалися як аутосомно-домінантна ознака. Дещо пізніше був встановлено, що таке порушення мови у членів цієї родини пов'язане з геном, який розташований в довгому плечі хромосоми 7. Цим геном виявився ген білку, що отримав назву FOXP2.

Пізніше було встановлено, що ген білку FOXP2 є у багатьох хребетних тварин і що це досить висококонсервативний ген, який відрізняється у людини від інших ссавців (миші, бонобо тощо) лише декількома замінами нуклеотидів. Вважається, що мутації цього гену, які відбулися впродовж останніх 200000 років, можливо, відіграли значну роль в еволюції Homo Sapiens. Хоча точна функціональна роль FOXP2 і натепер не є з'ясованою остаточно. При цьому використання функціональної магнітно-резонансної томографії для запису активності мозку у людей, які мають дефектний ген FOXP2, а, відповідно, і проблеми з синтаксисом, показало зміну активності нейронів в зоні Брока у лівій півкулі та її гомолога у правій півкулі, а також в інших ділянках мозку, які пов'язані з мовою. Зокрема, в мозку таких обстежуваних виявлено зниження активації зони Верніке.

Ген FOXP2 є матрицею для синтезу факторів транскрипції, тобто він регулює експресію інших генів. Внаслідок аналізу самого гена і 116 інших залежних від нього генів дослідники з Університету Каліфорнії встановили, що саме ген FOXP2 відповідає за більшу частину змін лінгвістичного апарату в людини. При цьому в шимпанзе такі зміни не виявляються. Гени FOXP2 людини і шимпанзе відрізняються не тільки за складом, але і функціонують по-різному. Ці відмінності, скоріше за все, і пояснюють, чому людина народжується зі здатністю розмовляти, а мавпи - ні. Вважається, що ген FOXP2 відповідає не тільки за лінгвістичний та когнітивний аспект мови, але і за

моторику мови, що також важливо під час розвитку апарату мови. Так, розвиток під'язикової кістки також пов'язаний із цими регуляторними генами. Можливо, що заміна амінокислотних послідовностей в білку FOXP2, яка спостерігалася у деяких членів родини К., сприяла зміні тонкого налаштування керуванням системи артикуляції і здатності до навчання і координації м'язових рухів грудної клітки, гортані, язика та губ.

Експерименти з ген-модифікованими мишами, яким вводили людський ген FOXP2, виявили у таких тварин зміни в рівні дофаміну, збільшення довжини аксонів і дендритів та збільшення синаптичної пластичності в базальних ядрах. Ці факти дозволили вченим припустити, що ген FOXP2 забезпечує розвиток мови за рахунок формування зв'язків між різними відділами мозку. При цьому якісно змінилися і вокальні сигнали дитинчат. У дорослих тварин було відмічено зниження дослідницької поведінки паралельно зі зниженням рівня дофаміну. Порівняно із звичайними мишами, трансгенні миші мали нижчу частоту «писку», хоча вона і залишалася в зоні ультразвуку. Вчені вважають, що ген людини впливав на базальні ганглії. Цікавим є те, що у трансгенних мишей не спостерігали впливу людського гену на інші органи. Хоча деякі дослідники стверджують, що ген FOXP2 може брати участь в регулюванні розвитку мозку, легень та кишечника. При цьому вважається, що, скоріше за все, різні білки FOXP2 утворюються з транскрипта гена внаслідок альтернативного сплайсінгу в клітинах різних органів. Білки FoxP2 дуже різноманітні у летючих мишей, які використовують для орієнтації ехолокацію. У птахів FOXP2 регулює експресію генів, які беруть участь у нейропластичності. Блокування FOXP2 призводить до неповної і неточної імітації пісні. У дорослих канарок рівень FOXP2 корелює зі змінами пісні. Ці відміни пов'язані із рівнем експресії гена, що кодує цей білок.

Введення гену людини FOXP2 в культуру нервових клітин шимпанзе показало, що з 116 генів, експресію яких кодує цей ген, 61 ген збільшив експресію, 55 генів – пригнічували її.

Деякі з цих генів є прямими генами – мішенями FOXP2, тобто, зв'язуються з промоторами цих генів, для інших генів FOXP2 не є прямим регулятором і діє опосередковано через інші регулятори. Ген FOXP2 у науково-популярних виданнях називають «геном мови», не зважаючи на те, що в регуляцію мовлення включені й інші гени. Найважливіші ознаки людини, зокрема, мова, формуються за рахунок зміни регуляції та кількісних відмінностей в експресії багатьох генів. Однак найважливішим чинником регуляції, що змінює цілий комплекс генів, є ген FOXP2. Натепер це поки що єдиний ідентифікований ген, що чітко пов'язаний із мовою людини.

РОЗДІЛ 9

ФУНКЦІОНАЛЬНА АСИМЕТРІЯ ПІВКУЛЬ ВЕЛИКОГО МОЗКУ

Розглядаючи організацію мовних центрів, ми наголошували на тому, що в переважній більшості праворуких людей (до 95-97%) афазії виникають при порушенні мозкових ділянок, розташованих в лівій півкулі головного мозку. Виходячи з цього, робився цілком логічний висновок про локалізацію мовних центрів в лівій півкулі. Зважаючи на вирішальну роль мови в організації поведінки людини, в нейрофізіології і неврології до початку 70-х років минулого століття вважалося, що загалом в діяльності мозку ліва півкуля є головною або *домінантною півкулею*, а права – допоміжною або *субдомінантною*. Зміна поглядів щодо функцій та ролі лівої і правої півкуль в діяльності мозку людини розпочалася із спостережень, зроблених американським дослідником *Роджером Сперрі* (Roger Sperry, 1913-1994) в 1960-х роках на хворих з «розщепленим мозком». Розщеплення мозку через перетин мозолистого тіла та передньої комісури нейрохірурги того часу застосовували для лікування деяких форм епілепсії. Сперрі був першим, хто звернув увагу на унікальну можливість дослідження у таких хворих функціональної ролі кожної із півкуль. Адже розщеплення мозку призводило до того, що ліва і права півкулі отримували сенсорну інформацію як і до операції,

нормально регулювали рухову активність, але були ізольованими одна від одної, бо не могли обмінюватися інформацією між собою. Півкулі працювали незалежно одна від одної. Хворим з розщепленим мозком можна було подавати зорову інформацію вибірково до лівої або правої півкулі, враховуючи факт перехресту зорових шляхів, внаслідок чого ліве поле зору обох очей несе інформацію до правої півкулі, а з правої половини поля зору обох очей інформація надходить до лівої півкулі. Наприклад, хворому в правому полі зору на короткий проміжок часу пред'являли зображення чашки. Коли обстежуваного питали, що він бачив, то він відповідав, що бачив чашку. Це цілком відповідало тому, що інформація надходила до мовної лівої півкулі. Коли ж обстежуваному в лівому полі зору показували зображення ложки і питали, що бачив обстежуваний, то він казав, що не бачив нічого, адже в даному випадку інформація потрапляла до немовної правої півкулі. Якщо ж відразу після цього обстежуваного просили за непрозорим екраном вибрати серед кількох предметів, обмацуючи їх руками, той предмет, який він тільки що «бачив», то обстежуваний вибирав ложку. В даному випадку обстежуваний здійснював свій вибір на основі образу ложки, але не міг цього сказати, бо права півкуля була ізольована від мовної лівої півкулі. Коли ж його спитали, що він там навпомацки знайшов, то він не бачачи ложки сказав, що то олівець. Сперрі пояснював такі помилки в називанні вибраних предметів тим, що обстежуваний називав ці предмети довільно.

Проведені Сперрі дослідження підтвердили факт домінування лівої півкулі у називанні предметів. Однак вони показали, що за деякими психофізіологічними функціями, зокрема і мовними, наприклад, визначенням емоційного забарвлення мови (просодичні компоненти), домінує не ліва, а права півкуля. Права півкуля домінувала при впізнаванні облич та тактильному визначенні знайомих предметів.

Додаткові дані щодо розподілу функцій між двома півкулями вдалося отримати через клінічні спостереження за людьми з інтактним мозолистим тілом, але яким перед проведенням

нейрохірургічних операцій тимчасово виключали одну із півкуль, вводячи через відповідну сонну артерію снодійне. Така методика була запропонована канадським нейрохірургом японського походження *Джуном Вада* (Juhn Wada, 1924 р.н) для точного підтвердження розташування мовних центрів у конкретного пацієнта перед операцією, щоб під час хірургічного втручання не пошкодити їх. Така процедура є вкрай важливою, бо в невеликої кількості праворуких людей і значного відсотка ліворуких людей мовні центри можуть знаходитися в правій півкулі. Крім того, зустрічаються люди, в яких мовні центри розміщуються в обох півкулях. Тимчасова анестезія однієї з півкуль, яка тепер називається *тестом Вада*, дозволила визначити не лише розподіл локалізації центрів мови серед право- і ліворуких людей, а й однозначно довести, що мовна функція за нормальних умов реалізується через кооперативну діяльність обох півкуль. Всі ці дані дозволили сформуванню концепцію часткового домінування півкуль або *функціональної асиметрії півкуль (латералізації функцій)*. Згідно концепції функціональної асиметрії, ліва півкуля у праворуких людей грає визначальну роль в продукуванні і розумінні мови та контролі всіх рухових реакцій на правій половині тіла, тоді як права півкуля відіграє провідну роль в обробці і оцінці невербальної інформації, включаючи сприйняття музики та оцінку лицьової експресії. Права півкуля, крім того, звичайно ж, контролює довільні рухи на лівій половині тіла.

Сформована концепція латералізації функцій півкуль головного мозку вказує і на те, що такий розподіл функцій між півкулями не слід абсолютизувати. Функціональна асиметрія півкуль виявилася до певної міри пов'язаною з право- чи ліворукістю та статтю. Зокрема, наприклад, встановлено, що у ліворуких чоловіків мозок функціонально може бути менш латералізований, ніж у праворуких чоловіків, а у всіх жінок рівень функціональної асиметрії є нижчим, ніж у чоловіків.

Тривалий час в фізіології побутувала думка, що функціональна асиметрія півкуль є унікальною властивістю саме людського мозку, яка пов'язана з розвитком мови чи навіть

трудовою діяльністю, зважаючи на домінування у більшості людей правої руки. Однак вивчення мозку співочих птахів, щурів, котів та мавп показало наявність у них вираженої анатомічної і функціональної асиметрії півкуль. Ці дані є доказом того, що функціональна асиметрія виникла в ході еволюції досить давно і є одним із фундаментальних механізмів організації діяльності мозку.

Незважаючи на певний розподіл функцій і складні взаємозв'язки, у людини обидві півкулі функціонують узгоджено: з одного боку, вони активно співпрацюють, доповнюючи одна одну, а з другого — кожна півкуля дещо пригнічує діяльність іншої, що чітко виявляється після блокування однієї з півкуль. Нормальна психічна діяльність людини зумовлюється роботою обох півкуль, поєднанням образного мислення, яке пов'язують більше з роботою правої півкулі, і абстрактного, де домінує ліва півкуля, забезпечує всебічне охоплення явищ навколишнього світу (табл.9.1).

Табл. 9.1.

Основні функції лівої і правої півкулі

Функції лівої півкулі	Функції правої півкулі
Хронологічний порядок	Поточний час
Читання карт, схем	Просторові уявлення та орієнтація
Запам'ятовування імен, слів, символів	Запам'ятовування образів, конкретних подій, впізнавання облич людей
Мовна активність, розуміння сенсу слів	Емоційне забарвлення мови, інтонація
Детальне сприйняття	Цілісне сприйняття
Бачення світу веселим	Бачення світу похмурим
Аналітична стратегія обробки інформації	Синтетична стратегія, просторово-інтуїтивне мислення.
Раціональне мислення, індукція	Дедукція
Назва кольорів	Сприйняття емоційного стану
Ритм музики, поезії	Стереоскопічний зір
	Геометрія, гра в шахи
	Відчуття гумору

Функціональну спеціалізацію лівої і правої півкуль тривалий час вважали притаманною лише людині, пов'язуючи її з появою мови. Однак подібна латеральна спеціалізація спостерігається вже у тварин. Ліва півкуля птахів, гризунів, хижаків і приматів має переважне відношення до комунікативних функцій, завчених форм поведінки, тонких рухових маніпуляцій, а права півкуля пов'язана із емоційно-забарвленою і зорово-просторовою поведінкою. Ліва півкуля важлива для орієнтовно-дослідницької діяльності тварини, яка погіршується після видалення лівої кори. „Когнітивні” медіатори – дофамін, ацетилхолін, ГАМК – переважають в лівій півкулі, а медіатори, більш тісно пов'язані із мотиваційно-емоційною поведінкою – серотонін, норадреналін – в більшій мірі виявляють свою дію у правій.

Звукові сигнали, які видають мавпи, краще розрізняються лівою півкулею. Тобто є підстави вважати, що мова могла з'явитись і в результаті вдосконалення системи, що використовує звукові сигнали в комунікаційних цілях. Таким чином, функціональна асиметрія півкуль формується на етапах еволюції ще до людини. І, очевидно, вона пояснюється відмінністю способів обробки інформації в різних півкулях. Ознаки латералізації півкуль з'являються у людини з моменту народження, тоді як мова виникає лише у 1-2 роки.

Функціональна асиметрія аналізується через анатомічну: задня частина скроневої частки, яка входить до складу зони Верніке, зазвичай більша в лівій півкулі. Анатомічна асиметрія помітна вже у людського ембріону, тобто можна припустити, що “лінгвістична зверхність” лівої півкулі у переважної більшості людей (правшів) є вродженою. Крім того, ліва скронева частка відрізняється і за клітинною організацією, а не тільки за своєю величиною.

За допомогою методу комп'ютерної томографії та тесту Векслера встановлено, що у людей об'єм лівої півкулі більший, ніж правої, і ліва півкуля має основне значення у вербальному інтелекті. Цитоархітектонічні дослідження показують, що у сучасної людини в лівій півкулі мозку маса сірої речовини

більша, ніж у правій, особливо в лобній і прецентральной зонах кори. Тому вважається, що організація лівої півкулі складніша і там знаходиться більше нейронів, ніж у правій, що відбиває посилену переробку і передачу сигналів у відповідних зонах мозку.

9.1. Функції правої півкулі

Функціональне виключення лівої півкулі виявляє значення моторного центру мови Брока, оскільки одразу після електроконвульсивного шоку хворі навіть не намагаються щось сказати. Пізніше виникає потреба відповісти на запитання, але крім нерозбірливих звуків, хворий нічого сказати не може. Такий стан “оглушеності” зберігається досить довго, лише поступово хворі починають відгукуватися на своє ім'я, розуміти звертання до них, називати спочатку прості, а потім і складніші предмети.

У “правопівкульної” людини зникає цікавість до живої людської мови, вона часто не помічає звернення до неї, необхідно безперервно утримувати її увагу, постійно повторювати завдання, щоб хворий його зрозумів. Щоправда, багато слів такий хворий упізнає й відповідає на запитання повільно, поступово збираючись з думками. Проте, не завжди зрозумівши сенс слів, хворий намагається за інтонацією здогадатися, чи це було запитання, інструкція чи якийсь побажання. Він безпомилково розрізняє голоси знайомих людей, відрізняє чоловічий голос від жіночого, хоча словесна пам'ять у нього порушена. Отже, у “правопівкульної” людини зберігаються власні просодичні (інтонаційні) компоненти мови, і вона чудово розбирається у просодичних компонентах мови співбесідника.

Характерною особливістю “правопівкульної” людини є збіднення словникового запасу, випадіння з нього узагальнених, абстрактних понять, обмеження граматичної побудови мови, переважання речень, що складаються з двох слів. Різко зменшується кількість службових слів - прийменників,

сполучників, прислівників, часток, які визначають граматику речень, взаємовідносини між словами.

У “правопівкульної” людини порушується процес читання, оскільки вона не може аналізувати звуки, з яких складається слово, чи синтезувати з окремих звуків слова. Вона не може прочитати окремі літери чи їхні беззмістовні поєднання, незнайомі слова, але значення знайомих слів, таких як “Київ”, “Україна”, “мати”, своє прізвище вона вгадує по їх накресленню. На кольоровому малюнку та в природі вона чудово розрізняє кольори та барвистість різноманітних предметів.

У “правопівкульної” людини втрачаються знання, одержані при професійній підготовці, тобто математик не може згадати біном Ньютона, а лікар розгублюється при відповіді на просте медичне запитання. Все це пов'язано з порушенням абстрактного мислення і супроводжується негативним емоційним тонутом: настрої у такої людини погіршуються, вона стає похмурою, песимістично оцінює свій стан і перспективи лікування, скаржитися на погане самопочуття.

9.2. Функції лівої півкулі

Перша й основна особливість “лівопівкульної” людини полягає в збереженні мови, оскільки у всіх праворуких людей у лівій півкулі знаходяться центри усної і письмової мови. “Лівопівкульна” людина відзначається значною балакучістю, сама мова у неї стає багатшою, з'являються нові слова і словосполучення, будь-яке питання вона намагається висвітлити якомога детальніше; конструкції речень ускладнюються, в них збільшується кількість службових і допоміжних слів. Розмовляти з такою людиною нелегко і не лише тому, що вона надзвичайно говірка, але й з тієї причини, що у неї неприємний голос - глухий, невиразний і навіть “тавкаючий”, оскільки у неї втрачаються просодичні компоненти мови, пов'язані з діяльністю правої півкулі. Мова у такої людини втрачає свій звичний ритм, і фраза, яку вона починає тихим голосом, може закінчитися дуже голосно, на високій ноті. Наголос у словах і

цілих фразах спотворений, тому одразу й не розбереш, що саме такий хворий хотів сказати. У розмові зникають також логічні та емоційні паузи, голос втрачає свої індивідуальні особливості.

Все, що не стосується людської мови, “лівопівкульну” людину не обходить. Різні звукові образи - транспортний шум, морський прибій, сміх, плач, гавкання, іржання - все такий людині видається одноманітним і нецікавим шумом. Щоправда, вона на власний спосіб намагається якось зрозуміти ці звукові образи, і коли чує сміх, каже “це - людина”, а коли іржання, то твердить, що “це - тварина”. “Лівопівкульна” людина не цікавиться музикою, не може помітити різницю між двома музичними фразами, якщо їхній ритм співпадає; не впізнає знайомих мелодій, втрачає бажання й здатність до співу.

“Лівопівкульна” людина не може зрозуміти сенс спортивних ігор (без відповідного коментаря), не впізнає знайомих людей, не розрізняє чоловічі й жіночі обличчя на фотографіях (щоправда, коли у чоловіка є вуса, а у жінки - сережки, то тоді хворий не помиляється). Будь-які піктографічні символи являють для такої людини незрозумілий ребус, вона перестає розуміти нотні записи, втрачає пам'ять на музичні звуки та способи їхнього зображення.

Як правило, пошкодження чи виключення правої півкулі не впливає на процес читання чи писання у європейців та американців, але китайці чи японці втрачають здатність до розуміння власної мови, яка у них має ієрогліфічний, багато в чому образний характер. Щоправда, коли така східна людина знає європейську мову, то у неї зберігається здатність читати й писати цією мовою, оскільки латинські літери (чи кирилиця) мають просте начертання.

У “лівопівкульної” людини посилюється позитивний емоційний тонус, часто виникає ейфорія, причому зміни настрою не завжди зникають через 1,5-2 години після електроконвульсивного шоку, а можуть зберігатися до двох діб. Така людина стає привітною, толерантною, веселою, твердо переконана у своєму швидкому одужанні.

9.3. Особливості функціонування мозку у лівшів

Вважається, що кількість ліворуких людей - величина стала, яка дорівнює приблизно 7% людської популяції. Проте кількість чоловіків-лівшів перевищує у півтора - два рази кількість ліворуких жінок. Це, мабуть, пов'язане з більшою пластичністю мозку дівчаток-лівшів, які легше можуть навчитися в дитинстві вправно володіти і правою рукою, і тому серед дорослих жінок удвічі більше амбідекстрів, ніж серед чоловіків. Однак з віком кількість лівшів серед населення зменшується. Так, серед 20-річних їх майже 13%, а серед 80-річних - лише 1%. Це відбувається тому, що кількість побутових і робочих травм серед ліворуких людей значно більша, ніж у правшів, оскільки практично всі прилади і механізми розраховані на праворуких людей.

Уважні спостереження показують, що лівша - це людина з більш яскравою увагою, з помітними коливаннями настрою, їй властива вища креативність. Ліворукі чоловіки й жінки відзначаються підвищеною тривожністю, тобто емоційний світ лівші більш крихкий і нервова система слабша. Встановлено, що тільки у 15% ліворуких людей моторний центр мови Брока локалізований у правій півкулі, звичайно мовні функції розподілені між півкулями, що знижує ступінь асиметрії мозку.

У лівшів досить часто трапляється таке цікаве явище, як "дзеркальне" письмо: людина тримає ручку лівою рукою і пише справа наліво, причому кожна літера виявляється перевернутою, так що фразу можна прочитати, якщо дивитися на її зображення у дзеркалі. Цікаво, що лівша Леонардо да Вінчі більшість своїх творів написав саме таким способом. Проте вірогідної різниці між рівнем інтелектуального розвитку правшів і лівшів немає, і серед лівшів є багато видатних представників. Зокрема, лівшами були Мікельанджело, Пікассо, Чарлі Чаплін, Юлій Цезар, Наполеон, Карл Ведикий, Жанна д'Арк, Льюїс Керол, І.П.Павлов, Пол Макартні та інші.

9.4. Причини функціональної асиметрії мозку

Домінування однієї з частин вищих відділів ЦНС знайдено у хребетних і навіть безхребетних тварин. Воно виявляється перш за все у переважному право- чи лівосторонньому переміщенні. У хребетних тварин досить легко можна встановити домінуючу кінцівку під час виконання ними складних маніпуляцій, наприклад, коли їх навчають діставати їжу через невеликі отвори. Виявилося, що, наприклад, у хатніх мишей налічується 44% “праворуких”, 28% “ліворуких” і 28% амбідекстрів. Серед південноамериканських і австралійських папуг переважають “лівші”, оскільки в процесі маніпуляції різними предметами вони використовують переважно ліву кінцівку (Л.Харріс).

У щурів також спостерігається помітна моторна асиметрія при виконанні різних маніпуляційних рухів передньою кінцівкою. Проте ця асиметрія не є абсолютною і залежить від таких факторів, як характер руху, що виконується, тривалість навчання в процесі формування певного навичку. Домінування однієї з кінцівок посилюється при виконанні спеціальних, складних і точних рухів.

Виходячи з цього, багато дослідників заперечують існування *вихідної* функціональної асиметрії у тварин, вважаючи, що у них латералізація функцій *індивідуальна* і в значній мірі обумовлена навчанням. Вона залежить від складності реакції, що виробляється, від умов її здійснення і ступеня тренуваності особини. У більшості хребетних тварин структура півкуль практично ідентична, що й обумовлює своєрідну “лотерею асиметрії” залежно від реальних обставин. У людини ж право- чи ліворукість - природжена й незмінна ознака протягом всього життя.

Функціональна асиметрія мозку виникла в процесі еволюції перш за все для покращення орієнтації у просторі й часі, а також для аналізу предметів за їхніми абсолютними чи відносними ознаками. Асиметрія мозку давніх гомінід була тією необхідною передумовою, без якої розвиток трудових навичок і мови був би дуже утруднений.

Пренатальні ознаки асиметрії: більшість дітей народжується в лівому передньопотиличному передлежанні. Ембріони смочуть палець ведучої в майбутньому руки. В більшості випадків (65-70%) матері тримають малюків на лівій руці, притискаючи їх до серця – звуки якого заспокоюють дитину, при цьому виникає несиметрична переважна стимуляція правого вуха та вестибулярних рецепторів, в яких переважають конртралатеральні шляхи, як наслідок домінує ліва півкуля.

Гіпотеза зв'язку із швидкістю дозрівання мозку та статтю. Жінки звичайно дозрівають швидше – їх мозок менш латералізований. Взагалі рано дозріваючі діти мають кращі вербальні здібності, а ті, що дозрівають пізніше – краще вирішують просторові завдання.

Тестостерон зумовлює статеві відмінності в латералізації. Високий вміст тестостерону в період внутрішньоутробного розвитку сповільнює ріст лівої півкулі у чоловічого плоду порівняно з жіночим і сприяє більшому розвитку правої півкулі. Якщо в лівій півкулі сповільнюється процес міграції нейронів до місць їх локалізації, то така затримка веде до ліворукості, яка набагато частіше зустрічається у чоловіків, як і дислексія.

Еволюційні чинники в розвитку латералізації: чоловіки – мисливці та керівники переселень, тому у них внаслідок природнього добору сформувались більш визначні, ніж у жінок, зорово-просторові здібності. Жінки ж зазнавали більшого тиску добору по відношенню до вербальних навиків, що було важливим для виховання дітей, тому в них більш розвинені соціалізація та комунікативні функції.

9.5. Дві півкулі - спільне мислення

Переважаання лівої півкулі спостерігається у дітей на ранніх етапах розвитку мови. Проте під час опанування мови обробка словесних сигналів здійснюється обома півкулями, домінантність лівої півкулі формується протягом періоду засвоєння мови, і це сприяє її розвитку (М.Кінсборн, 1973).

Ліва півкуля забезпечує членороздільну мову, її написання й читання. Аналізуючи і синтезуючи словесні сигнали, вона

спирається на граматичну структуру мови, тобто, в кінцевому підсумку ліва півкуля є апаратом обслуговування абстрактно-логічного мислення. В ній зберігаються логічні програми для нашого мислення. Проте без участі правої півкулі розумовий процес втрачає сенс, оскільки значення слів зберігаються у правій півкулі, яка відає також просодичними компонентами мови, що обмежують надлишковість словесного потоку та надають мові конкретного сенсу.

Функції правої півкулі пов'язані з переробкою сенсорної інформації. Вона забезпечує безпосередні, наочні форми зв'язку з довколишнім середовищем і оцінює інформацію в реальному масштабі часу, в той час як при переробці інформації у лівій півкулі відбувається деформація реальної часової шкали (розтягування і стискання). Права півкуля впорядковує інформацію про минуле, а ліва на цій основі будує прогноз на майбутнє. При пошкодженні правої півкулі відбувається також порушення "схеми тіла", уявлення людини про себе саму.

При аналізі вербального осмисленого матеріалу не завжди можна помітити спеціалізацію лівої півкулі. Встановлено, що коли людина стикається з завданням, побудованим на абстрактному матеріалі, якого бракує в її життєвому досвіді, то актуалізується ліва півкуля і завдання розв'язується дедуктивним формальним способом. Якщо ж завдання стосується знайомого матеріалу, то воно розв'язується правою півкулею за аналогією з відомими ситуаціями із залученням власного досвіду (В.Л.Деглін, Т.В.Чернігівська,1990). Свідомість лівої півкулі, яка виявляється за допомогою мови, аналогічна чи схожа з понятійною свідомістю і самосвідомістю цілісного мозку людини. В той же час, і права півкуля має характерну для людини свідомість, але не таку, яку можна виразити на понятійному рівні.

При сприйманні музики людьми, які не мають спеціальної музичної освіти, переважає активність правої півкулі, а в міру набування музичного досвіду все більшу активність виявляє ліва півкуля. Ця функціональна асиметрія чітко виявляється у митців після травм мозку. Так, у віці 57 років французький композитор

Моріс Равель при автокатастрофі був серйозно травмований з пошкодженням лівої півкулі мозку. Після одужання він міг слухати і розуміти музику, але не міг компонувати нові мелодії, не розумів нотних знаків, втратив пам'ять на музичні звуки, не міг грати на роялі. В той же час художник Кустодієв чудово малював після пошкодження лівої півкулі.

Зовсім інший ефект має травма лівої півкулі у вчених. Так, відомий фізик-теоретик Л.Д.Ландау у віці 52-х років одержав травму лівої півкулі, яка відповідає за абстрактно-логічне мислення, і вже до кінця своїх днів не міг займатися теоретичною фізикою. Проте хотілося б тут наголосити на тому, що травми мозку у молодому віці не мають такого катастрофічного характеру. Ось чому відомий вчений Л.Пастер, як виявилось після його смерті, все життя прожив фактично з однією лівою півкулею мозку, що не завадило йому зробити видатні відкриття в галузі мікробіології.

Спостереження за людьми з “розщепленим мозком” показали, що права півкуля здатна сприймати й розрізняти окремі слова та розуміти основні логічні зв'язки між ними, але без їхнього усвідомлення. Отже, права півкуля може виконувати як гностичні, так і емоційні функції, в ній здійснюється синтез відчуттів різних модальностей у конкретні образи, відбувається їхня емоційна оцінка.

Робота правої півкулі лише на перший погляд здається менш важливою, ніж лівої. Адже більшість сучасних мов не має чітко окреслених конкретних значень. Коли одна людина називає іншу “віслоком”, нікому з слухачів навіть не спадає на думку, що у ображеної людини, наприклад, довгі вуха. Нікого не дивує та обставина, що годинник “йде”, а совість “спить” і т. ін. Європейські мови дуже метафоричні, проте це не заважає людям розуміти сенс повідомлення. За цим стоїть величезна робота всього мозку, обох його півкуль.

Звичайно, функції лівої півкулі у діяльності другої сигнальної системи незаперечні, її завданням є не лише аналіз звукової оболонки слова, а й здобування сенсу з одержаної інформації. В лівій півкулі знаходиться генетично запрограмована здібність

людини працювати з абстрактними знаковими символами, причому важливий сам принцип використання знаків, а не спосіб їхнього кодування.

Ліва півкуля ефективно обробляє простіше організовану інформацію, розв'язує відносно прості алгоритмічні завдання. Залучення правої півкулі до розв'язання завдання відбувається перш за все тоді, коли відтворення та інтеграція інформації, яка надходить, утруднені. Отже, ліва півкуля функціонує за законами формування алгоритмів, а права працює евристично (В.С.Ротенберг, 1984).

Функцією “правопівкульних” компонентів мислення є одночасне охоплення значної кількості суперечливих (з позиції формальної логіки) зв'язків і формування за рахунок цього цілісного, але *багатозначного* контексту. У цьому контексті окремі риси образів взаємодіють між собою у багатьох смислових площинах.

“Лівопівкульні” формально-логічні компоненти мислення так організують будь-який знаковий матеріал (символічний чи іконічний), що створюється чітко впорядкований і однозначно зрозумілий контекст. Така стратегія мислення дозволяє побудувати прагматично зручну, але спрощену модель реальності. Модель ця спирається на з'ясування конкретних причинно-наслідкових зв'язків (В.С.Ротенберг).

Якщо ліва півкуля здійснює мисленнєві операції на підставі абстрагуючої та узагальнюючої функції мови за допомогою вербальних сигналів, що являють собою знаки, вільні від конкретного змісту, то права півкуля оперує образами та символами, які зберігають риси схожості з реальними об'єктами. До таких символів, якими оперує права півкуля, відносяться різні малюнки, іконічні знаки, ієрогліфи, ідеограми, піктограми тощо, що несуть інформацію, зрозумілу для всіх людей, незалежно від мови спілкування.

Отже, образи й символи можна вважати елементами специфічної мови правої півкулі. Права півкуля домінує при здійсненні філогенетично давніших функцій. Вона має відношення до архаїчних, реліктових форм мислення, які

базуються на наочних уявленнях, образах і символах, тобто передмовних засобах передачі інформації. Припускається також, що у правій півкулі переважають безперервні форми перетворення інформації у вигляді гештальтів, для цієї півкулі більше підходить аналоговий спосіб обробки інформації.

Ліва ж півкуля обробляє інформацію дискретно, має справу з швидкими змінами у часі, аналізує стимули з точки зору окремих ознак. Вважається, що правий мозок працює в образній, синтетичній манері і нагадує аналогову обчислювальну машину, а лівий мозок діє логічними, аналітичними способами, обробляючи інформацію дискретно, подібно до комп'ютера. Припускається, що в процесі навчання права півкуля працює за принципом дедукції, тобто спочатку здійснює синтез, а потім аналіз, тоді як ліва півкуля функціонує за принципом індукції, тобто спочатку аналізує інформацію, а потім синтезує її.

Сучасні дані свідчать про те, що функціональна асиметрія мозку не є абсолютною, а являє собою певний континуум, тобто кожна півкуля здатна впоратися з багатьма видами завдань, проте стиль і характер виконання, а також ефективність рішення у них істотно різняться. Тому майже у третини людей немає чіткої функціональної спеціалізації півкуль.

Обидві півкулі працюють надзвичайно узгоджено, хоча між ними існують складні взаємовідносини: з одного боку, вони активно співробітничать, доповнюючи одна одну, а, з другого боку, кожна півкуля дещо пригнічує діяльність іншої. Нормальна розумова діяльність людини відбувається при спільній роботі обох півкуль, при поєднанні образного і абстрактного мислення, що забезпечує всебічне охоплення явищ зовнішнього світу.

9.6. Міжпівкульна взаємодія і метаконтроль

На прикладі зорового аналізатора було виявлено, що обробка інформації в окремих півкулях здійснюється із різною швидкістю, а саме в правій півкулі швидше, ніж в лівій. На підставі цього була висунута гіпотеза, згідно якої цією перевагою правої півкулі забезпечується послідовність у часі

етапів оброблення інформації в корі великих півкуль, тобто, хронологічний механізм їх співробітництва (Костандов Е.А., 1983). Початкова стадія зорового сприйняття пов'язана із зорово-просторовим аналізом фізичних ознак подразника (розмір, конфігурація, колір, яскравість і т.д.), який здійснюється в правій півкулі, а результати такого аналізу передаються в ліву півкулю, де відбувається їх наступна обробка в системі мови, тобто, семантичний аналіз і усвідомлення подразника.

Дослідження з навчанням людини за допомогою стимулів зворотного зв'язку виявили цікаву відмінність у ступені «відкритості» обох півкуль: права півкуля значно менше, ніж ліва, підлягає коригуючому впливові цих стимулів. Тобто, в даному відношенні права півкуля є більш автономною у порівнянні із лівою. Ліва півкуля виявляє свою функціональну перевагу в асоціативній діяльності. Вона значно краще, ніж права півкуля, використовує попередню інформацію про значиме явище, яке має відбутись.

Ліву півкулю часто називають асоціативною, оскільки вона обробляє інформацію переважно дискретно в часі, аналізує послідовність подій і їх зв'язок між собою, тоді як права півкуля є холистичною, схоплює дійсність цілісно, відтворює її в образах навіть за якоюсь окремою ознакою зовнішнього явища. Можна образно уявити, що ліва півкуля працює, як цифровий перетворювач сигналів, а права – як аналоговий. Крім того, вважається, що ліва півкуля відповідає за сприйняття часу, а права – простору. Відомо, наприклад, що художник, захоплений написанням картини, зовсім не помічає ні втоми, ні того, скільки часу пройшло за роботою. Права півкуля більше пов'язана із потребами, а ліва - із когнітивними процесами, тобто, вона «знає», як ці потреби задовольнити. Відчуття власного «Я» теж пов'язують із функціонуванням правої півкулі, так само, як і епізодичну пам'ять, тобто, пам'ять про епізоди з власного життя, тоді як ліва півкуля асоціюється із семантичною пам'яттю. Активування правої півкулі викликає негативні емоції (незадоволені потреби), а лівої – навпаки, позитивні, оскільки

вона «планує» їх вирішення. Саме тому психологи рекомендують у випадку поганого настрою почати що-небудь робити – хоча б прибирання у власному домі. Настрій гарантовано покращиться, оскільки при цьому відбудеться активування лівої півкулі.

Багатьма дослідниками підтримується гіпотеза про те, що усвідомлення інформації, яка поступає із зовнішнього світу, відображає роботу лівої півкулі, зокрема, системи мови, а діяльність правої півкулі переважно пов'язана із неусвідомлюваним.

З часів піонерської роботи Поля Брока у 19-му столітті добре відомо, що кожна із двох півкуль мозку обробляє інформацію по-різному. Незважаючи на чотири десятиліття активного вивчення, механізми взаємодії між двома півкулями залишаються недостатньо вивченими. Міжпівкульна взаємодія може бути опосередкована через три основні шляхи: мозолисте тіло, передню комісуру та підкіркові системи. Комісури переднього мозку забезпечують переважну більшість шляхів, через які досягається міжпівкульна взаємодія, але важливою є участь і підкіркових систем. Лише нещодавно знайдені більш-менш визначені відповіді про те, які саме види інформації передаються через кожен із цих шляхів. Підкіркові шляхи переважно передають лише певну інформацію відносно розміщення, орієнтації, руху і інформацію про увагу, яка пов'язана із розміщенням, а також емоційну інформацію. Переважна ж більшість когнітивної інформації високого рівня, яка є необхідною для завершення складного сприйняття, семантичного оброблення і виконання зорово-просторових завдань, не може передаватись за відсутності мозолистого тіла.

Останні 20 років міжпівкульна взаємодія і роль в ній мозолистого тіла звертають на себе все більшу увагу. Особливо важливими для цього стали два відкриття. По-перше, було встановлено (Levy, 1972), що одна з півкуль може, в залежності від спеціалізації і типу обробки, брати на себе контроль і впливати на вирішення завдання. По-друге, що взаємодія між двома півкулями може давати перевагу у вирішенні завдань, які

потребують складної обробки, або за рахунок залучення і синхронізування ресурсів обох півкуль, або, якщо виконується два конфліктних завдання одночасно, ізолюючи одну півкулю від другої. Було також показано, що міжпівкульна взаємодія може справляти негативний ефект, коли нерелевантна інформація, подана одній півкулі, інтерферує із обробкою завдання іншою півкулею.

За результатами деяких досліджень, асиметрична організація може супроводжуватись однопівкульним контролем завдання. Вибір механізму, який визначає, яка півкуля буде домінувати у виконанні завдання, відомий як *метаконтроль*. Цей термін був введений Леві і Треварзенем (Levy J., Trevarthen C., 1976) після обстежень пацієнтів із розщепленим мозком для позначення нейронного механізму, який визначає те, яка півкуля намагається контролювати когнітивні операції. Пізніше було показано, що метаконтроль – це не патологія, яка проявляється при роз'єднанні півкуль, він спостерігається і у нормальних обстежуваних. Маніпулювання із типами стимулів і умовами сприйняття зображень, які демонструвались, показало, що або одна, або інша півкуля бере на себе контроль за реакцією-відповіддю; і, на подив, не завжди це була півкуля, яка, теоретично, краще підходила до виконання завдання. Хоча показано, що у пацієнтів із розщепленим мозком контроль у вирішенні завдання бере та півкуля, яка краще до цього пристосована. Проте, якщо, наприклад, завдяки маніпуляційним інструкціям, активується менш ефективна півкуля, то вона бере на себе контроль, незважаючи на гіршу здатність виконувати завдання. Для завдань, в яких жодна із півкуль не спеціалізується, показаний високий ступінь взаємодії між півкулями. Було показано, що за певних обставин виконання завдань покращується, коли кожна з півкуль отримує частину стимулів, необхідних для виконання завдання, у порівнянні з тим, коли лише одна півкуля отримує всі стимули. Виявлено, що міжпівкульна взаємодія є більш вигідною під час вирішення складних завдань, і це відноситься до стимулів різних модальностей – зорової, тактильної, слухової. Припускається,

що переваги, які забезпечуються міжпівкульною взаємодією, зростають для завдань, які потребують більше кроків оброблення інформації. Інші дослідження підтвердили ці припущення і також показали, що міжпівкульна взаємодія має переваги під час конкурентного оброблення двох конфліктних завдань. Наприклад, таке конфліктне оброблення двох завдань, як підбирання нормальних і перевернутих літер, може бути краще здійснене, коли конкурентні процеси ізольовані у різних півкулях.

Доведено, що феномени метаконтролю виникають як без, так і за присутності комісур переднього мозку. Як, чому і коли одна півкуля бере на себе домінування над іншою, є фундаментальним для розуміння контролю поведінки будь-яким білатерально симетричним мозком, особливо, у випадку приматів, у яких кожна півкуля має екстраординарний комплекс властивостей.

Сама природа відповіді на стадії поведінкової реакції вказує на неможливість уникнення єдності, тобто, метаконтролю, тоді як в кожній півкулі можуть знаходитись свої окремі енграми. Метаконтроль не означає, що не домінуюча півкуля зовсім не залучена до виконання завдання, але специфічним є те, що поведінка переважно контролюється метаконтролюючою півкулею. Метаконтроль може бути пояснений «ціною» обробки інформації. Маючи латералізований мозок, набагато економніше обробляти прості завдання, використовуючи одну півкулю, ніж витратити час і енергію на їхню взаємодію. Припускається, що метаконтроль може відбуватись за рахунок гальмування іншої півкулі. Питання про те, яка саме півкуля візьме на себе метаконтроль, недостатньо досліджене, але відомо, що важливе значення має специфіка завдання. Отже, метаконтроль є результатом діяльності міжпівкульного механізму «переможець отримує все», в якому невелика перевага однієї півкулі викликає однопівкульне домінування під час виконання завдання.

Існування метаконтролю продемонстроване для здорових людей та людей із розщепленим мозком, причому спостерігається як ліво-, так і правопівкульний метаконтроль.

Крім людини, метаконтроль був досліджений у двох макак із розщепленим мозком і перерізанним зоровим перехрестом, причому у однієї він виявився лівопівкульним, а у другої обидві півкулі мали однаковий вплив. Крім цього, метаконтроль був виявлений і у птахів (голубів), у яких, на відміну від приматів, очі розміщені на голові латерально, зорові нерви повністю перехрещуються, а мозолисте тіло відсутнє. Еволюційні лінії сучасних птахів і ссавців розійшлися приблизно 280 мільйонів років назад. Схожі механізми, які ведуть до метаконтролю у голуба, макаки і людини, можуть вказувати на довгу і спільну історію цих нейрокогнітивних механізмів. Метаконтроль, можливо, притаманний усім хребетним і є тим динамічним процесом, який необхідний білатеральному мозкові для вирішення проблеми оптимального вибору поведінки між двома півкулями, продукування єдиної поведінкової реакції.

РОЗДІЛ 10

СТАТЕВІ ВІДМІННОСТІ ПСИХОФІЗІОЛОГІЧНИХ ФУНКЦІЙ

Спостерігаючи за поведінковими реакціями чоловіків і жінок часто складається враження, що ці двоє істот не можуть належати до одного виду, настільки по-різному вони поведуться у подібних життєвих ситуаціях та реагують на події. В суспільстві діють чітко сформовані уявлення про стереотипну «жіночу» та «чоловічу» поведінку, що виявляється в неоднаковому ставленні до дій людини у відповідній ситуації залежно від її статевої належності. Такі відмінності в поведінці чоловіків і жінок є наслідком сукупної дії як суто біологічних (стать), так і соціальних факторів (гендер). Всесвітня організація охорони здоров'я використовує термін гендер для визначення «соціально обумовлених ролей, моделей поведінки, діяльності, а також атрибутів, які дане товариство вважає необхідними для чоловіків і жінок». На сьогодні накопичено чимало наукових даних про психофізіологічні відмінності чоловіків і жінок, які

проявляються насамперед у різних когнітивних стилях мислення, способах аналізу і представлення інформації, особливостям запам'ятовування різних видів інформації, специфіці емоційної сфери, характері реагування на стресові чинники, перебігу психоневрологічних захворювань тощо. Аналіз особливостей протікання тих чи інших психічних процесів у представників різної статі став наріжним каменем сучасних психофізіологічних досліджень, так само як і врахування статі при лікуванні більшості неврологічних та психічних розладів. Такі тенденції в науці та медицині відображають науковий прорив останніх десятиріч в розумінні важливості впливу статевих гормонів на перебіг нервових і психічних функцій. Спробуємо розібратися в біологічних причинах таких відмінностей, зважаючи на те, що вищі психічні функції є продуктом діяльності мозку, який анатомічно і функціонально відрізняється в представників різної статі внаслідок впливу на його формування і діяльність статевих гормонів.

Слід розрізнити відмінності в будові нервової системи - **статевий диморфізм** (відмінності в кількості та морфології нервових клітин, зв'язків між ними, фенотипах клітинних рецепторів, розмірах мозкових структур) від біохімічних та фізіологічних відмінностей функціонування нервової системи - **статевий диєргізм** (особливості міжклітинної взаємодії, функціонування нейромедіаторних систем), хоч ці два явища, безумовно, взаємопов'язані.

Відмінності в мозковій організації виникають внаслідок *організуючої дії* статевих гормонів на розвиток нервової системи в певні критичні періоди розвитку плода. Статеве диференціювання нервових тканин здійснюється між 4-м і 6-м місяцями внутрішньоутробного розвитку, коли власні залози плоду починають виробляти статеві гормони. Відомо, що статеві стероїди впливають на основні клітинні процеси під час статевої диференціації в мозку: утворення клітин, смерть клітин, міграцію клітин та диференціацію нервових мереж. Від кількості пренатального тестостерону залежить не тільки

ймовірність розвитку плода за чоловічим чи жіночим фенотипом, але й морфологічні та поведінкові відмінності, які проявляються чоловічій та жіночій поведінці в дорослому віці (зокрема визначення власної статевої належності та сексуальна орієнтація), будучи сформованими ще до народження внаслідок організуючого впливу гормону на розвиток нервових мереж. Звичайно, не всі статево відмінні аспекти дорослої поведінки програмується пренатально. Скажімо, типова жіноча чи чоловіча поведінка залицяння, чи материнська поведінка, ініціюються під впливом циркулюючих статевих гормонів на мозкові центри, так як стероїди вільно проходять через гематоенцефалічний бар'єр і взаємодіють з рецепторами, що експресуються нейронами більшості мозкових структур. Такі ефекти є тимчасові і називаються *активуючим впливом* статевих стероїдів.

Таким чином, завдяки організуючим ефектам статевих гормонів розвивається статевий диморфізм головного мозку, на базі якого під впливом циркулюючих статевих гормонів формується функціональний статевий диєргізм, який в свою чергу зумовлює характерну для чоловічої чи жіночої статі поведінку та статевоспецифічний перебіг основних психічних процесів. Розуміння статевих відмінностей в нейроанатомії та нейрофізіології є вкрай важливим як для виховання і навчання дитини, так і для лікування цілого ряду нервово-психічних розладів, які значно відрізняються за перебігом і патогенезом у представників різної статі.

10.1.Статевий диморфізм нервової системи людини

Завдяки стрімкому розвитку томографічних методів дослідження мозку останні десятиріччя надали величезну кількість матеріалу щодо відмінностей в нейроанатомії чоловіків і жінок. Перерахуємо основні з них.

Розміри мозку. Загалом у чоловіків більший як середній розмір всього головного мозку, так і деяких його відділів (кори великих півкуль, лобних та скроневих часток, лівої тім'яної частки, острівця та мозочка), ніж в жінок. Переважання в

розмірах чоловічого мозку на 9-12% виявляється вже на перших тижнях після народження, простежується в підлітковому та дорослому віці. Більша маса мозку у чоловіків пояснюється більшою масою і розмірами тіла порівняно з жінками. При пропорційному перерахунку розмірів цих ділянок відносно загального об'єму півкуль різниці за відносними розмірами у представників різної статі не виявлено. Проте в головному мозку є ділянки, відносні розміри яких відрізняються у представників різної статі. Так, за різними даними літератури по статевому диморфізму головного мозку, у чоловіків більші за розміром мозочок, міст, гіпоталамус, присередні ділянки лобної кори та хвостате ядро. У жінок, згідно різних томографічних досліджень, переважають розміри інших мозкових структур, а саме: гіпокампу, орбітальних зон лобної кори та язикової і верхньої лобної звивини.

Різниця в співвідношенні сірої і білої речовини. Дані щодо співвідношення сірої і білої речовини в мозку чоловіків досить суперечливі: більшість досліджень вказує на переважання відносного об'єму (до загальної маси мозку) сірої речовини у жінок, хоча є також дані, що у чоловіків сірої речовини на 6-7% більше, ніж у жінок, і таке співвідношення зберігається впродовж всього життя. З приводу співвідношення білої речовини дані різних досліджень більш однотайні: у дорослих чоловіків переважає відносний об'єм білої речовини на 15-17% порівняно з жінками, тоді як у новонароджених різної статі спостерігається різниця лише у 6%. У чоловіків більше за розмірами мозолисте тіло, проте це не означає, що в чоловіків більш потужні зв'язки між відповідними ділянками різних півкуль, ніж у жінок. Справа в тому, що у чоловіків в мозолистому тілі більший вміст мієліну (нервові волокна більш товсті), а у жінок більша щільність самих нервових волокон.

Багато досліджень вказує на регіональну специфічність відмінностей співвідношення білої і сірої речовини, зокрема показано (після врахування різниці в загальному об'ємі мозкової тканини, масі і зрості), що в жінок переважає кількість сірої речовини, а у чоловіків білої речовини в лобній, скроневій,

тім'яній та потиличній частках, поясній звивині та острівцевій корі. Зокрема, у жінок більші відносні розміри сірої речовини гіпокампу, хвостатого ядра, передньої поясної звивини та дорзолатерально-префронтальної кори. У чоловіків же більші відносні розміри мигдалини та біляпоясної звивини. В цілому простежується закономірність, що в тих структурах, де найбільше виражений статевий диморфізм виявлено найвищий рівень експресії рецепторів до статевих стероїдів впродовж розвитку нервової системи, що свідчить про те, що відмінності формуються під впливом цих гормонів.

В гіпоталамусі співочих птахів та багатьох ссавців (щури, вівці, примати), а також людини описані так звані *статеводиморфічні ядра* в передзоровій ділянці (SDN-POA) та в кінцевій смужці (*stria terminalis*), які мають приблизно вдвічі більші розміри у представників чоловічої статі. В дорослому віці ці ядра контролюють сексуальну поведінку та вибір статевого партнера. Дані, отримані на щурах, показали, що кількість і розміри клітин в статеводиморфічних ділянках гіпоталамуса визначаються: 1) рівнем тестостерону в пренатальному періоді та 2) постнатальним апоптозом клітин (у самок кількість апоптозів в цих ділянках значно більша ніж у самців). У людини статевий диморфізм виявляється в проміжному ядрі переднього гіпоталамуса (INAH) починаючи з 4-х річного віку. Є дані, що вибір статі статевого партнера також залежить від організації статеводиморфічних ядер гіпоталамуса. Наприклад їх руйнування у самців тхорів призводило до того, що вони починали спарюватись із самцями замість самок. Аналіз посмертних зразків (автопсія) проміжного ядра переднього гіпоталамуса виявив, що в чоловіків гомосексуальної орієнтації розмір вищезгаданих ділянок гіпоталамуса майже не відрізняється від розмірів аналогічних структур у жінок. Загалом дослідження останніх років доводять, що сексуальна орієнтація людини та її гендерна самоідентифікація програмується у внутрішньоутробному періоді (4-6 тижні) під організуючим впливом статевих гормонів на розвиток нервових клітин у статеводиморфічних ділянках преоптичної зони гіпоталамуса.

Особливості кортикальної асиметрії. Загалом чоловічий мозок характеризується більшою асиметрією кори великих півкуль з переважанням правої півкулі. Для жінок притаманно менш виражена асиметрія півкуль з незначним зсувом в лівопівкульне домінування. Вважається, що правопівкульна асиметрія у чоловіків формується під організуючим впливом фетального тестостерону. На користь цієї гіпотези свідчить дослідження, в якому визначали зв'язок між розмірами мозолистого тіла хлопчиків 8-11 років і концентрацією фетального тестостерону, який фіксувався раніше під час внутрішньоутробного розвитку майбутніх учасників дослідження (протягом 2-го триместру вагітності). Показано, що концентрація фетального тестостерону позитивно корелювала із ступенем правопівкульної асиметрії задніх частин мозолистого тіла хлопчиків, аксони яких проєктуються до тим'яних та верхніх скроневих ділянок правої півкулі. Цікаво, що у новонароджених виявлено більші індекси асиметрії лобних і потиличних зон кори у дівчат, тоді як в дорослому віці таких відмінностей між статями не виявляли. Тобто статеві відмінності в кортикальній асиметрії лобно-потиличних зон не є вроджені, а формуються впродовж життя під впливом середовища та активуючим впливом статевих гормонів.

Ще однією характерною особливістю функціонування мозку жінок є те, що в них функціональна мозкова асиметрія (ФМА) змінюється протягом фаз менструального циклу під впливом статевих гормонів, тоді як у чоловіків ФМА є стабільною. Наприклад, при вирішенні вербальних завдань у чоловіків спостерігається стабільний рівень міжпівкульної асиметрії з домінуванням лівої півкулі, що спеціалізується на тестах такого типу. У жінок же рівень міжпівкульної асиметрії найвищий в ранню фолікулярну фазу (при найменшому рівні статевих стероїдів), а під час пізньофолікулярної (високий рівень естрогену) словесні завдання виконуються за однакової активності обох півкуль – гальмівний ефект домінантної лівої півкулі зникає. Згідно з даними коливання рівня статевих гормонів впродовж циклу впливає на міжпівкульні взаємодії за

рахунок зменшення гальмівних впливів із домінантної півкулі на недомінантну через мозолисте тіло. Так, при збільшенні концентрації прогестерону та, меншою мірою, естрадіолу, під час лютеальної фази внаслідок нейромодуляторних впливів цих гормонів на глутаматергічні та ГАМКергічні нейрони функціональна асиметрія мозку зменшується шляхом пригнічення гальмівних впливів з домінантної півкулі через мозолисте тіло. Навпроти, під час менструальної фази овуляційного циклу ФМА є найбільш вираженою, так як рівень статевих стероїдів в цей період є найменший.

Об'єм спинномозкової рідини. Є дані про більший об'єм спинномозкової рідини у чоловіків порівняно з жінками, причому у чоловіків об'єм СМР в правій півкулі більший порівняно з лівою, тоді як у жінок такої асиметрії не спостерігали.

Вікові зміни мозку. Як показують томографічні, а також посмертні дослідження мозку останніх років, характер вікових змін, що відбуваються в мозку, також відрізняються у представників різної статі.

Статевий диморфізм спостерігається одразу після народження, це стосується різниці в об'ємі мозку (у чоловіків 9% більше) та сірої речовини (у чоловіків 6% більше). Об'єм білої речовини також переважає у новонароджених чоловічої статі, але тільки на 6%, в підлітковому віці – 7-8%, тоді як в дорослому віці різниця сягає 15-17%, що свідчить, що статевий диморфізм за відносною кількістю білої речовини у чоловіків формується вже в дорослому віці. Хоч і вважається, що формування мозку закінчується приблизно у 7-річному віці, показано, що деякі структури кінцевого мозку продовжують прогресивно розвиватися, причому які саме, залежить від статі підлітка. Як показали томографічні дослідження мозку дітей віком від 7 до 14 років, у дівчат відбувається більш істотне збільшення об'єму гіпокампа, а у хлопців – мигдалини. Цікаво, що саме ці мозкові структури мають найбільше рецепторів до відповідних статевих гормонів – в гіпокампі велика кількість естрогенових рецепторів, а в мигдалині – андрогенових.

Відомо, що з віком зменшується об'єм сірої речовини, проте виявлено, що цей процес відбувається стрімкіше у чоловіків. Причиною такої різниці може бути нейропротекторна дія жіночих статевих гормонів. Виявлені ділянки, в яких відбуваються найбільші втрати сірої речовини: у чоловіків це лобні і скроневі частки кори великих півкуль, тоді як у жінок такі зміни торкаються переважно гіпокампа і тім'яних часток.

10.2. Статеві відмінності в функціонуванні мозку (статевий диєргізм)

Загальний рівень збудливості мозку відрізняється у жінок впродовж менструального циклу – це відбувається внаслідок впливу статевих гормонів на функціонування нервової системи. Так, естроген чинить збуджуючий вплив через впливи на глутаматергійні нейрони, тому в пізню фолікулярну фазу нервова система є більш збудливою. Прогестерон, навпроти, чинить гальмівний вплив через активацію ГАМКергійних нейронів, відповідно в лютеальну фазу загальний рівень збудливості головного мозку жінки найнижчий впродовж овуляційного циклу.

Рівень мозкового кровотоку. Для жінок характерний більший рівень мозкового кровотоку ніж у чоловіків як в стані спокою, так і під час виконання когнітивних тестів різного типу. Ймовірно, що ця відмінність зумовлена наявністю в крові жінок естрогену, який може впливати на рівень мозкового кровотоку. Як показано в дослідженнях впливу естрогензамісної терапії у жінок постменопаузного віку, естроген посилює рівень мозкового кровотоку в цілому, і зокрема в структурах, пов'язаних з функціями пам'яті: гіпокампі, парагіпокампальній звивині та скроневій частці півкуль великого мозку. Більш інтенсивний мозковий кровотік у жінок може бути причиною більш ефективного впливу психотропних ліків, порівняно з чоловіками.

Інтенсивність мозкового метаболізму. Рівень інтенсивності мозкового метаболізму, що визначається за поглинанням глюкози, також є більшим у жінок, ніж у чоловіків. Така

відмінність може бути пов'язана з меншими розмірами жіночого мозку, так як відомо, що особи з меншим мозком мають більш інтенсивний метаболізм в нервових клітинах. Проте, інтенсивність поглинання глюкози в різних мозкових структурах міняється у жінок впродовж менструального циклу. Під час фолікулярної фази більш інтенсивний метаболізм у таламусі, префронтальних, скронево-тім'яних та нижньоскроневих ділянках мозку жінок. Під час лютеальної фази вищий метаболізм притаманний скронеvim, потиличним, поясній та передньоострівцевим ділянкам кори.

Відмінності в нейрохімії мозку. На сьогодні накопичено чимало даних стосовно статевих відмінностей в функціонуванні нейромедіаторних систем, зокрема йдеться про різницю у концентрації медіаторів в плазмі, кількості і локалізації рецепторів, активність ферментів, що залучені в синтез та руйнування нейротрансмітерів тощо. Проте основною особливістю в функціонуванні медіаторних систем мозку є те, що всі вони завдяки наявності відповідних рецепторів модулюються дією статевих гормонів (андрогени, естрогени і прогестини), концентрація в плазмі яких суттєво відрізняється у чоловіків і жінок, а у останніх ще й впродовж менструального циклу. У чоловіків концентрація тестостерону також зазнає значних коливань протягом доби, причому розмах коливань може сягати 40% середньодобового рівня. Очевидно, що зважаючи на провідну роль нейромедіаторних систем мозку в реалізації всіх вищих психічних функцій статеві особливості нейрохімії багато в чому пояснюють відмінності протікання цих функцій у представників різної статі.

Серотонін. Фізіологічна роль недостатності цього нейромедіатора в розвитку тривожних і депресивних станів, порушення регуляції циклу сон-неспанння є добре відомою. Показано, що у жінок в нормі рівень серотоніну в плазмі крові вищий ніж у чоловіків, так само як і кількість транспортерів серотоніну в проміжному мозку і стовбурі. Хоча швидкість синтезу і кількість серотонінових рецепторів більша у чоловіків. А от в жінок, що страждають на депресії кількість

серотонінових транспортерів знижується на відміну від чоловіків. Варто відзначити, що зв'язування серотоніну з транспортерами залежить в жінок від рівня статевих стероїдів, зокрема естроген- та прогестеронзамісна терапія приводить до кращого зв'язування серотоніна в корі головного мозку, що також відображається в зменшенні депресивного стану жінок.

Дофамін. Дофамінергійна система також більш активна у жінок. Дофамін важливий для формування відчуття винагороди за поведінку та залучений у ефекти звикання до більшості наркотичних речовин, крім того розвиток паркінсонізму та шизофренії також зумовлені порушеннями цієї нейромедіаторної системи мозку. У жінок загалом більша доступність дофамінових транспортерів, що регулюють рівень дофаміну в синаптичній щілині. Зокрема, у жінок вищий пресинаптичний рівень дофаміну в стріаумі, структурі, що залучена в формування процедурної пам'яті. Вищий дофамінергічний тонус у жінок може запобігати розвитку шизофренії, алкоголізму та інших захворювань, пов'язаних з порушеннями ДА-системи. А от індукований амфетаміном викид дофаміну в блідій кулі також більший у жінок порівняно з чоловіками що може пояснити більшу схильність жінок до формування різних залежностей.

ГАМК. ГАМК-ергійна система вважається провідною гальмівною системою в ЦНС ссавців. Через ГАМК-А рецептори здійснюється вплив більшості фармакологічних седативних, антитривожних, антиепілептичних препаратів та алкоголю. У жінок загалом виявлять вищий рівень ГАМК в корі порівняно з чоловіками. Крім того, кількість цього гальмівного медіатора залежить від фази менструального циклу. В нормі рівень ГАМК найвищий на початку фолікулярною фази, а потім знижується протягом менструального циклу. У жінок, що страждають на прояви передменструального дисфоричного синдрому рівень ГАМК та чутливість ГАМК-А рецепторів під час лютеальної фази зростає. Більше того, виявлено що поганий настрій та дратівливість в цей період спричинені прогестероном та

прогестагенами через вплив їх активних метаболітів на ГАМК рецептори.

Ацетилхолін. Холінергічна система, окрім інших функцій, відіграє провідну роль в процесах пам'яті та уваги. У жінок більша щільність мускаринових та нікотинових ацетилхолінових рецепторів у нейронах кори, проте з віком кількість мускаринових холінорецепторів зменшується швидше також у жінок, що можливо є однією з причин більшого ризику виникнення у них старевої деменції.

Загалом, як видно з наведених вище даних, можна зробити висновок, що у жіночому мозку більшість медіаторних систем функціонують в більш активному режимі, який крім того залежить від фази менструального циклу, тобто модулюється жіночими статевими гормонами.

Схильність до психоневрологічних захворювань. Одним з потужних доказів відмінності функціонування нервової системи чоловіків і жінок є їх неоднакова схильність до патологічних процесів, що їй торкаються. Більшість психопатологій та неврологічних розладів має статеві особливості, що здавна відомо лікарям. Ці особливості стосуються різної схильності до захворювання, клінічної картини, важкості перебігу тощо. Якщо систематизувати ці відомості (див. табл. 10.1), виявляється, що представники чоловічої статі частіше страждають на порушення, які стосуються розвитку нервової системи і виявляють в дитинстві (аутизм, дислексія, розумова затримка, нервові посіпування, порушення мовлення тощо). Більшість захворювань цього типу виявляють в хлопчиків, що ймовірно відображає порушення, пов'язані з пренатальним і раннім постнатальним розвитком мозку, оскільки в дитинстві статеві відмінності в кількості циркулюючих гормонів є мінімальні. Більша вразливість хлопчиків до хвороб розвитку може бути наслідком того, що для нормальної диференціації плода за чоловічим типом потрібно вироблення специфічних речовин-сигналів (в разі їх відсутності організм розвивається за жіночим типом), і відповідно на цих етапах можуть траплятись помилки.

В дорослому віці статеві особливості неврологічних розладів полягають в більшій схильності жінок до тривожних та депресивних станів, анорексії та булімії. Крім того, у жінок внаслідок особливостей функціонування дофамінової системи швидше формуються наркотичні залежності. Тобто у жінок вживання наркотичних речовин різного типу призводить до психологічного та фізіологічного узалежнення за більш короткий термін та при вживанні менших доз, абстиненція при відміні проходить довше і важче, ніж у чоловіків.

Таблиця 10.1

**Схильність до психоневрологічних захворювань
представників різної статі**

Патологія	Схильність до захворювання
Хвороби розвитку	
Аутизм	Ч>Ж
Дефіцит уваги-гіперактивність	Ч>Ж
Дислексія	Ч>Ж
Загикування	Ч>Ж
Розумова затримка	Ч>Ж
Синдром Турета	Ч>Ж
Хвороби дорослого віку	
Хвороба Альцгеймера	Ж>Ч
Анорексія	Ж>Ч
Булімія	Ж>Ч
Депресія	Ж>Ч
Розсіяний склероз	Ж>Ч
Наркотична залежність	Ж>Ч
Антисоціальна особистість	Ч>Ж
Порушення поведінки	Ч>Ж
Порушення гендерної ідентифікації	Ч>Ж
Шизофренія	Ч>Ж
Хвороба Паркінсона	Ч>Ж

Інша справа, що внаслідок соціально обумовлених факторів жінки рідше порівняно з чоловіками стають на шлях алкогольної чи наркотичної залежності, проте біологічні передумови до неї в жінки більш сприятливі.

Чоловіки в дорослому віці більше страждають на поведінкові розлади, шизофренію, проблеми гендерної ідентифікації та хворобу Паркінсона.

Етіологія багатьох з цих захворювань наводить на думку щодо відмінностей в функціонуванні основних нейромедіаторних систем мозку, що можуть бути спричинені впливом статевих гормонів.

10.3 Статеві відмінності в когнітивних процесах

Якщо аналізувати різні психічні функції і процеси, то кожна з них буде мати специфіку прояву у чоловіків і жінок в чому ми можемо впевнитись з повсякденного життя. Одні відмінності пов'язують з організуючим впливом на розвиток відповідних мозкових ділянок пренатального тестостерону, активуючим впливом статевих гормонів в підлітковому віці, циклічністю коливань статевих стероїдів впродовж менструального циклу жінок, інші відмінності формуються під впливом виховання, заснованому на стереотипах гендерної поведінки. Інколи ці фактори важко розмежувати, особливо зважаючи на складність експериментального дослідження скажімо пренатальних гормональних впливів на поведінку людини з етичної точки зору. Спробуємо розібратись, що відомо про статеві особливості вищих психічних функцій виходячи із сучасного стану нейрофізіологічної науки.

Інтелект і особливості процесів мислення. Загалом вважається, що загальний рівень інтелекту, який вимірюють тестами IQ не відрізняється в чоловіків та жінок, хоча однакових результатів вони досягають за рахунок кращого вирішення різного типу завдань (жінки – вербальних, чоловіки – просторових). Це підтверджується й даними томографічних досліджень: у жінок рівень IQ корелює з об'ємом сірої речовини в лобних долях (10 поле за Бродманом) і зоні Брока, а у

чоловіків рівень IQ корелює з об'ємом сірої речовини в лобних і тім'яних частках кори великих півкуль (8,9,30,40 поля за Бродманом). Тобто чоловіки і жінки досягають того ж рівня загального інтелекту за рахунок відмінних когнітивних стратегій із залученням різних мозкових ділянок.

Математичні здібності. Статеві відмінності в математичних здібностях пов'язані передусім із різним способом вирішення завдань. Чоловіки при розв'язуванні задачі частіше користуються нестандартними, евристичними, способами її вирішення, а жінки краще справляються із стандартними математичними процедурами типу арифметичної лічби. Здатність вирішувати складні математичні задачі також притаманна більше чоловікам, хоча така відмінність останніми роками зменшується. Це можна пояснити більшими можливостями в освіті для жінок, порівняно з минулим сторіччям, і за таких умов дівчата отримують перевагу за рахунок їх більшої сумлінності в навчанні. А от при порівнянні математичної обдарованості, яка не залежить від навчання, чоловіки мають суттєву перевагу, на 13 обдарованих чоловіків припадає лише 1 математично обдарована жінка. Нещодавно в дослідженні було виявлено, що відмінності виконання математичних тестів (нижчі порівняно з чоловіками результати) нівелювались за умови, що жінкам перед початком тестів повідомляли, що з такими завданнями переважно краще справляються жінки. І навпаки, якщо попередньо було сказано, що ці тести важче даються жінкам, ніж чоловікам – результати значно погіршувались. Тобто статеві відмінності у виконанні тих чи інших завдань залежать від попередньої установки і мотивації, що слід враховувати.

Просторові здібності. Одним з найдавніше відомих «статевочутливих» завдань є тест на ментальне обертання тривимірних фігур (mental rotation test), в якому чоловіки стабільно отримують вищі результати. По суті це є багатокроковий когнітивний процес, що включає компоненти сприйняття, процедуру порівняння із використанням робочої пам'яті та прийняття рішення. Час знаходження відповіді та

кількість помилок зростають пропорційно кутовим різницям відносно еталону. Було показано, що і час знаходження відповіді, і кількість помилок обернено корелюють з рівнем тестостерону в слині чоловіків, а також з рівнем пренатального тестостерону в амніотичній рідині, тобто цей тест дійсно може служити «маркером» маскулінності. Результати тесту на ментальну ротацію у жінок відрізняються у різні фази менструального циклу: найкращі виявляються на початку фолікулярної фази, найгірші – в середині лютеїнової, крім того швидкість і точність відповіді обернено корелюють з рівнем естрогену в крові жінки.

Виявилось, що представники різних статей застосовують різні стратегії при обертанні фігур. Чоловіки переважно користуються холістичним підходом – спочатку створюється сукупний ментальний образ об'єкта і потім його уявне обертання, жінки ж використовують часткове порівняння компонентів фігури, спираючись на відносне взаємовідношення частин при різних кутах. Жіноча стратегія є більш енергозатратна, про що свідчать томографічні дані. У чоловіків при виконанні цього тесту переважно активується права верхня тім'яна частка кори (7 поле за Бродманом), а у жінок окрім неї залучаються ще й білатерально нижня лобна звивина (44, 45 поля). Залучення лобних часток при ментальній ротації у жінок відображає свідоме пригадування фігур та послідовне порівняння елементів із використанням внутрішньої мови. Проте виявилось, що якщо замінити класичні фігури, що складаються з тривимірних кубів на тривимірні зображення облич, чи людських фігур – статеві відмінності в результатах (швидкість і кількість помилок) ментальної ротації зникають. При маніпуляції більш знайомими об'єктами (якими є людські фігури) жінки також починають використовувати холістичну стратегію, завдяки чому досягають кращих результатів, при цьому результативність відповідей чоловіків не мінялася при використанні людиноподібних фігур. Отже статеві відмінності при виконанні просторових завдань є контекст залежними.

Орієнтування в просторі. Запитайте на вулиці чоловіка і жінку, як пройти до метро – і ви почуєте дві різні історії, щоправда обидві вас виведуть у бажаному напрямку. Чоловіча версія буде звучати приблизно так: «Вам слід перейти праворуч і рухатися метрів 150 до перехрестя, там перетнути його по діагоналі і пройти ще метрів 20 в північному напрямку, лишаючи позаду світлофор, пройти два провулки, що перетинають вулицю справа і на третьому буде підземка – всього це буде хвилин 6-7». Жінка швидше за все дасть вам такий дороговказ: «Ось тут біля рожевого кіоску переходите на той бік, далі йдете-йдете-йдете, там буде бігборд із рекламою нової пральної машинки (на ньому раніше було вітання президента з новим роком), оце коло нього треба подивитись на світлофор, і якщо він працює, бо вже з тиждень був несправний, переходьте на інший бік, там ще на розі смачні пиріжки з капустою бабуся продає, можна просто на запах йти, і ото від неї вже зовсім близьенько по Великій Васильківській (тій, що раніше називалася Червоноармійська) буде вхід в підземний перехід, там по вихідним ще скрипаль грає, ото там і метро буде». Як можна зрозуміти, при запам'ятовуванні маршрутів чоловіки і жінки використовують різні когнітивні стратегії. Чоловіки частіше користуються алоцентричною стратегією – спираються на певні орієнтири, відстані у одиницях довжини, орієнтують себе відносно абсолютних напрямків (північ-південь) використовуючи уявну просторову карту. Жінки частіше використовують егоцентричну стратегію запам'ятовування дороги, яка включає фокусування уваги на місцевих подорожніх знаках, орієнтацію в рамках власних поворотів вправо-вліво, які відносяться до позиції об'єктів в середовищі. Взагалі чоловіки більш точно визначають відстань, що вони подолали при тривалому переході чи переїзді та абсолютний напрямок. Жінки ж краще можуть відтворити назви вулиць та населених пунктів, якими вони проїхали, та описати будівлі чи інші вказівники, що траплялись по дорозі. Тобто жінкам при запам'ятовуванні маршрутів притаманна більша контекстзалежність. Відмінності в орієнтуванні залежать також

від масштабів місцевості – скажімо коли потрібно запам'ятати деталі приміщення, і при цьому відсутні зовнішні орієнтири – переваги у чоловіків немає. Якщо ж за умовами завдання потрібно переходити у різні приміщення, тоді чоловіки краще справляються із поверненням у стартову точку, яку не видно з поточного місця маршруту. Очевидно тут проявляються еволюційно закріплені звичні ролі – жінка переважно знаходиться вдома і прекрасно орієнтується в усіх його закапелках, безпомилково знаходячи там своїх нащадків, чоловік же мандрує поза хатою в пошуках здобичі чи роботи.

Чоловіки краще виконують різноманітні завдання з орієнтування у три- та двовимірному просторі, що виявляється в більшій швидкості та у точності при проходженні різних віртуальних лабіринтів, а також в кращому відтворенні пройдених маршрутів. Успішність виконання такого типу завдань також позитивно корелює з рівнем тестостерону, а міжстатеві відмінності явно виявляються тільки після статевого дозрівання. Дані по нейровізуалізації показують, що використання алоцентричної (чоловічої) стратегії при орієнтуванні здійснюється в основному за участю скроневих часток кори, зокрема гіпокампу та парагіпокампальної звивини. При егоцентричному способі орієнтування, притаманному переважно жінкам, ці структури активуються менше, натомість активно працюють тім'яна частка та префронтальні ділянки кори великих півкуль.

Мовні здібності. Хоч чоловіки і здатні краще орієнтуватись у просторі і знаходити дорогу навіть не маючи видимих орієнтирів, спираючись на ментальні просторові карти, жінки проблему знаходження шляху можуть блискуче вирішити, спираючись на свої мовні здібності, не дарма кажуть, що «язик до Києва доведе». Отже, численні психофізіологічні дослідження показали перевагу жінок у завданнях на мовну плинність і запам'ятовування слів. До них відносяться тести на генерацію слів окремої семантичної (тварини, квіти, меблі тощо) чи фонологічної (починаються із певної літери чи складу) категорії; тести на відтворення списку слів, пар-асоціацій,

оповідання після короткотривалої затримки, тести на розпізнавання слів, тощо. На протигагу тестам на орієнтування в просторі та ментальне обертання об'єктів, статеві відмінності у виконанні яких з'являються лише в пубертатному віці, переваги жінок у вербальних тестах проявляються вже починаючи з 5 річного віку і тривають до глибокої старості, тобто ці відмінності навряд чи зумовлені активуючим впливом статевих гормонів. Хоча є дані, що показник мовної плинності позитивно корелює з рівнем естрогену в крові жінки, і відповідно результати таких тестів найвищі в середину лютеїнової фази менструального циклу жінки. Погіршення вербальної пам'яті з віком відбуваються швидше у чоловіків, ніж у жінок. Якщо причина статевих відмінностей у мовних функціях безпосередньо не пов'язана із статевими гормонами, то можливо пояснення лежить у відмінній мозковій організації цих функцій у чоловіків і жінок.

Варто відзначити, що перевага жінок у відтворенні списку слів різної категорії може пояснюватись відмінним типом їх обробки, так як виявлено, що при семантичному кодуванні жінки використовують більше категорій для слів. На користь цього свідчить той факт, що статеві відмінності в результативності відтворення списків слів зникали при заміні слів на беззмистовні лексичні одиниці. На основі клінічних даних про порушення мовних функцій після пошкоджень мозку внаслідок хірургічних втручань чи інсультів сформувався думка про більш латералізоване представництво мовних центрів у чоловіків (лівопівкульне) і білатеральне у жінок, про що йшлося в розділі про особливості асиметрії. Так, пошкодження лівої скроневої частки у чоловіків призводить до суттєвого зниження пам'яті на слова, тоді як у жінок після такого втручання вербальна пам'ять менше вразлива і швидко відновлюється. Дані по нейровізуалізації також вказують на відмінну обробку мовної інформації у представників різної статі: при фонологічних тестах (визначення слів, що римуються), граматичних тестах (відмінювання дієслів), пасивному прослуховуванні дієслів у чоловіків відбувається

лівопівкульна, а у жінок двобічна активація мовних зон кори; при вивченні нових іншомовних слів у чоловіків відбувається лівобічна, у жінок білатеральна активація веретеновидної звивини.

Слід відзначити, що спроби встановити значущі зв'язки між результативністю виконання різного типу когнітивних завдань з рівнем статевих гормонів не завжди є успішними, так само як і визначення, яка стратегія («чоловіча» чи «жіноча») є більш ефективна. Було з'ясовано, що при виконанні певних когнітивних завдань у представників різної статі спостерігається різний паттерн активації мозкових структур, що в результаті призводить до однакових результатів. Наприклад, при виконанні тесту на робочу пам'ять у чоловіків спостерігали більшу, порівняно з жінками, активацію правих верхньої тім'яної та нижньої потиличних звивин, а також більш інтенсивний кровотік у лівій тім'яній частці. При цьому результати тестів статистично не відрізнялися. І навпаки, краще виконання чоловіками завдання на просторову увагу не супроводжувалося якими-небудь відмінними паттернами мозкової активації порівняно з жінками. Отже, чоловіки краще виконують завдання з орієнтування у просторі, ментальне обертання тривимірних об'єктів, зорову пам'ять та математичні обчислення. Жінки ж зазвичай показують кращі результати в тестах на мовну плинність, короткочасну пам'ять на слова, розпізнавання слів, а також краще справляються із завданнями на тонку моторику, причому ці здібності відрізняються у жінок впродовж менструального циклу, досягаючи свого максимуму в середині лютеїнової фази.

Реакція на емоційні сигнали. Відомо, що чоловіки і жінки різняться в емоційному реагуванні на ті чи інші події, що може бути як наслідком соціально усталених норм гендерної поведінки, так і особливостями мозкової обробки емоціогенних стимулів. Традиційно вважається, що жінки є більш емоційними, ніж чоловіки. Проте дані наукових досліджень з цієї проблематики показують, що таке твердження є дуже спрощеним і узагальнюючим. Багато досліджень свідчать про

неоднакову чутливість представників різної статі до емоціогенних стимулів, що виявляється як в суб'єктивному переживанні, так і в відмінному патерні активації мозкових структур при сприйнятті цих сигналів.

В цілому жінки є дійсно більш чутливими до емоційних стимулів, але це стосується тих, що викликають негативні емоції. При перегляді емоційно-забарвлених зображень жінки виявляють вищу чутливість до неприємних зображень, і слідовий ефект від перегляду в них триває довше, ніж у чоловіків, що може свідчити на користь того, що чоловіки швидше відновлюються після емоційно неприємних подій. При перегляді неприємних зображень у жінок спостерігається більша порівняно з чоловіками активація у передніх та середніх ділянках поясної звивини. У чоловіків же більша активація мозкових структур (мигдалина, нижня і середня лобні звивини) відбувається при спогляданні приємних зображень. Показано, що в представників обох статей відбувається більша активація мозкових структур при перегляді зображень із людьми порівняно з картинами живої природи. При цьому у жінок залучення мозкових структур при перегляді картин, де показані людські страждання, є більш масштабним і за площею, і за інтенсивністю. Переживання больових відчуттів також має статевозалежну специфіку. Так, виявилось, що жінки більш сприйнятливі до негативних емоцій по типу страху, і через це мають більш сильні больові відчуття.

Зважаючи на ці дані можна стверджувати, що жінки мають більшу схильність до співпереживання і вищу емпатію порівняно з чоловіками, що є доцільно з точки зору біологічної ролі жінки у підтриманні родинних зв'язків.

Чоловіки виявились більш чутливими до зображень, перегляд котрих супроводжується високим рівнем збудження (arousal), зокрема сексуального змісту. При перегляді еротичних фільмів у чоловіків відбувається більша активація екстрастріарної зорової кори, мигдалини та гіпоталамуса порівняно з жінками, навіть якщо суб'єктивна оцінка рівня збудження від перегляду була однаковою. Варто відзначити, що рівень суб'єктивного

збудження у чоловіків корелює із рівнем активації гіпоталамуса при перегляді еротичного відео, чого не спостерігалось у жінок. При перегляді зображень еротичних зображень у чоловіків спостерігається подібний патерн мозкової активації, як у жінок при перегляді позитивно забарвлених картин, але нееротичного характеру.

Реакція на стрес. В багатьох дослідженнях показано, що жінки і чоловіки по-різному реагують на стресові чинники. Як каже народна мудрість «під час стресу у жінки в мозку відключається невеличка ділянка, що відповідає за все». Подивимось, що виявлено завдяки експериментальним науковим даним з цього приводу. Жінки загалом гірше справляються з когнітивними завданнями в умовах стресу порівняно з чоловіками. Виявлені відмінності в швидкості розвитку м'язової втоми в стресових умовах – в жінок при наявності когнітивного стресора швидше розвивається м'язова втома. Проте показано, що у відповідь на психосоціальні стресори реактивність як гіпоталамо-гіпофізарно-наднирникової осі, так симпато-адреналової системи у жінок репродуктивного віку нижча ніж у чоловіків, про що свідчить і більша вразливість чоловіків до серцево-судинних захворювань, що часто викликаються стресовими чинниками. Загалом знижена стрес-реакція організму жінок зумовлена впливом естрогену на підкоркові та коркові структури, про що свідчать дані про подібність стрес-реакції у чоловіків і постменопаузних жінок, а також особливості реагування на стрес у жінок в різні фази менструального циклу.

Згідно цим даним, у дорослих жінок знижена реакція на стрес під час овуляції і підвищена в ранню фолікулярну фазу, що свідчить про анксиолітичний вплив естрогену, що здійснюється через гіпоталамо-гіпофізарно-наднирникову вісь. Також показано, що прогестерон посилює активність гіпоталамо-гіпофізарно-наднирникової осі, і відповідно реагування на стрес посилюється під час лютеїнової фази. Зважаючи на те, що реакція на стрес у жінок різниться залежно від того, в яку фазу циклу її «застав» стрес, виявлено, що найбільша різниця в

реагуванні між чоловіками і жінками проявляється коли останні перебувають в пізньофолікулярній фазі (на піку вмісту естрогену). І дійсно, в цей період у жінок у відповідь на експозицію стресуючих неприємних зображень спостерігається менша активність структур, що відповідають за вираженість стрес-реакції (передня поясна звивина, орбітофронтальна кора, середня передлобова кора, гіпокамп, вентромедіальні і бічні ділянки гіпоталамуса, центральна сіра речовина) порівняно з чоловіками. А от в ранньофолікулярну фазу міжстатеві відмінності в мозковій активності на стресуючі подразники є мінімальні і зосереджені тільки у вищезгаданих гіпоталамічних ділянках та лівій мигдалині, активація яких все одно залишалась більшою у чоловіків. Таким чином, природні коливання статевих гормонів у жінок репродуктивного періоду забезпечують знижену реакцію на стрес в період овуляції, що може сприяти більш ефективним і рішучим поведінковим стратегіям в найбільш сприятливий для запліднення період. У чоловіків же, стрес-індукована поведінка лишається стабільною, що виправдано їх еволюційно-закріпленою роллю у захисті родини та території.

Таким чином, ми бачимо, що більшість психічних процесів має статево залежну специфіку, що очевидно має глибинний біологічний сенс, зважаючи, що початково дві різні статі були призначені для виконання специфічних ролей – збереження роду та піклування про потомство для жінки і матеріального забезпечення необхідними ресурсами родини для чоловіків. Таке розділення функціональних обов'язків між двома статями сприяло найбільш ефективному продовженню роду і закріпилося у вигляді відмінних поведінкових стратегій.

РОЗДІЛ 11

ПСИХОФІЗІОЛОГІЯ СНУ

Життя всіх живих істот, включаючи і людину, від їхнього народження і до самої смерті протікає в двох станах організму – активності і спокою. Зміна одного стану іншим зумовлюється передовсім здатністю живих організмів активно пристосовуватися до відповідних змін зовнішнього середовища, а найбільше на Землі такі зміни пов'язані зі зміною дня і ночі. Періодичне чергування дня і ночі привело до того, що у більшості птахів, ссавців, зокрема і людини зміна активності і спокою чітко синхронізувалася із змінами дня і ночі, сформувавши добовий або *циркадний ритм*, коли ритмічно змінюють один одного період активності, який називають *станом бадьорості*, і період спокою, який називають *сном*.

Хоча й всі ссавці сплять, однак у різних ссавців загальна тривалість сну впродовж добового циклу дуже варіює. Так, наприклад, жирафи і слони сплять всього 4-5 годин, тоді як опосуми, кажани, гігантські броненосці сплять впродовж доби 18 годин і більше. Загальним є правило, що маленькі ссавці сплять довше, ніж ссавці, які мають значні розміри тіла.

По-особливому сплять морські ссавці, які мусять постійно дихати повітрям. Так, у дельфінів по чергово спить кожна із півкуль, що дозволяє їм під час такого сну постійно підніматися на поверхню для чергового вдиху.

У птахів сон за своїми фізіологічними характеристиками схожий із сном ссавців і включає в себе, як і сон ссавців, чергування двох основних фаз – швидкий та повільний сон. Однак тривалість цих фаз у птахів є набагато коротшою, ніж у ссавців. Так, тривалість фази швидкого сну у них може складати всього кілька секунд, а м'язова атонія при цьому розвивається дуже рідко.

Що стосується нижчих хребетних, включаючи риб, амфібій та рептилій, то всі вони мають періоди спокою, які лише за

своїми зовнішніми ознаками нагадують справжній сон ссавців і птахів.

Філогенетичні дані стосовно сну цілком підтверджують думку про те, що сон має жорсткий генетичний контроль. Так, спостереження над одно- та різнояцевими близнюками показали, що лише у однояцевих близнюків виявляються значимі кореляції між загальною тривалістю сну та його складовою – швидким сном. Експериментально вроджений характер основних складових картини сну було продемонстровано на різних лініях мишей. При цьому виявлено, що у різних ліній інбредних мишей чітко відрізнялися загальна тривалість сну, частка швидкого сну та сам циркадний ритм. Схрещування мишей різних ліній також показало, що кожна із характеристик сну успадковується як окрема незалежна ознака.

Для людини і багатьох тварин характерна одноразова зміна впродовж доби періодів сну і неспання, тому такий сон називають *однофазним* (монофазним). У багатьох тварин зміна сну і неспання може відбуватись кілька разів на добу — *багатофазний* (поліфазний) *сон* (копитні, жуйні тварини, птахи). Крім того, у деяких тварин (кажани, деякі миші, ведмеді) спостерігається *сезонний сон* (сплячка), що виник як пристосування до несприятливої пори року.

Нейрональна активність моста і пов'язаних із ним структур середнього мозку одночасно пригнічує і гальмує збудження мотонейронів, спричиняючи повне зникнення позного м'язового тону. Пов'язане із швидким сном зниження м'язового тону до певної міри спостерігається також і у птахів, маючи, найімовірніше, схожі механізми. Як і морські ссавці (китоподібні, тюлені із родини Otariidae і ламантини), птахи мають властивість спати однопівкульно. Хоча птахи і ссавці мають два типи сну, лише повільний може бути однопівкульним. Протягом однопівкульного повільного сну птахи і морські ссавці тримають протилежне око, пов'язане із бадьорою півкулею, відкритим, тоді як око, протилежне до півкулі, яка спить, залишається закритим. У птахів і тюленів закриття обох очей пов'язане або із біпівкульним повільним

сном, або із швидким сном. Птахи можуть переключатись між біпівкульним і однопівкульним сном, і ця властивість дозволяє їм одночасно отримувати певні переваги від сну, частково підтримуючи бадьорий стан. У сидячих птахів, таких, як дикі качки, які сплять групами, коефіцієнт між однопівкульним і біпівкульним повільним сном зростає, коли птахи сплять на краю групи, у порівнянні з тим, коли вони сплять всередині.

Спостереження за морськими ссавцями, які плавають протягом однопівкульного повільного сну, ясно демонструє, що такий стан мозку сумісний із білатерально симетричною, координованою локомоторною активністю. Плаваючи групою, дельфіни спрямовують відкрите око на інших тварин, а це означає, що візуальна обробка у бадьорій півкулі є достатньою для моніторингу і узгодження свого розміщення відносно членів стада.

На відміну від дельфінів, ЕЕГ-активність у півкулі, пов'язаній із відкритим оком, є зазвичай на середньому рівні між повною бадьорістю і повним повільним сном протягом однопівкульного повільного сну у птахів. Протягом польоту можлива модуляція активності півкуль. Для домашнього голуба (*Columba livia*) і європейської малинівки (*Erithacus rubecula*) виявлене переважання правого ока і лівої півкулі у міграційному орієнтування, а це означає, що у польоті птахи будуть більше виявляти активацію лівої півкулі і триматимуть відкритим праве око при однопівкульному повільному сні.

Хоча північний морський котик здатен тримати ніздрі над поверхнею води, гребучи ластом, пов'язаним із бадьорою півкулею протягом однопівкульного повільного сну, рухи ластом припиняються і ніздрі занурюються у воду під час швидкого сну. Саме цим може пояснюватись помітне зниження швидкого сну, коли тварина спить у воді, у порівнянні із сном на землі. Подібний конфлікт між швидким сном і локомоторною активністю, можливо, приводить до значного зниження, а то і повного зникнення швидкого сну у китоподібних. У птахів швидкий сон також пов'язаний із поведінковими рисами зниження м'язового тону, включаючи поступове схиляння

голови до землі, коливання у стоячих птахів і сповзання крил по боках тіла.

Проте є певні відмінності між швидким сном ссавців і птахів, завдяки яким може відбуватись невелика частина швидкого сну в польоті. На відміну від ссавців, у яких зниження м'язового тонузу протягом швидкого сну легко визначається за ЕМГ, ЕМГ птахів рідко показує зниження м'язового тонузу під час швидкого сну. Дослідження домашніх гусей дає певні пояснення цього очевидного парадоксу. Як і у інших птахів, коли гуси сплять із головою, спрямованою вперед, вона опущена, незважаючи на відносно високий рівень ЕМГ-активності у м'язах шиї. Проте, якщо голова розміщена на спині, спостерігається атонія, подібна до тієї, яка спостерігається у ссавців. Отже, за відсутності адекватної підтримки у гусей, і, вірогідно, у інших птахів зростає м'язовий тонус протягом швидкого сну. У поєднанні із спостереженнями про те, що епізоди швидкого сну у птахів зазвичай тривають лише декілька секунд, можна припустити, що птахи можуть отримувати певну кількість швидкого сну у польоті.

І, нарешті, базуючись на нещодавно запропонованій гіпотезі, яка пояснює малу тривалість чи відсутність швидкого сну у китоподібних, потреба у швидкому сні у птахів може бути значно зниженою під час довгого польоту. Відповідно до цієї гіпотези, активація стовбура була еволюційно ранньою функцією швидкого сну, а функція, пов'язана із активацією ЕЕГ під час швидкого сну, була додана набагато пізніше. Дійсно, у ехидни і качконоса, членів еволюційно "древньої" групи ссавців, однопрохідних, швидкий сон спостерігається у стовбурі, тоді як неокортекс демонструє високоамплітудну, низькочастотну активність ЕЕГ. У дельфінів пов'язана із швидким сном активація стовбура може не бути необхідною, оскільки стовбур достатньо активований білатеральними симетричними плавальними рухами протягом однопівкульного повільного сну. Аналогічно, у птахів, залучених до тривалого польоту, особливо польоту із змахами крил, потреба у швидкому сні може бути значно зниженою, оскільки стовбур постійно активується.

Птахи, які залучені до тривалого польоту, можуть мати потребу у періоді післяпольотного відновлюючого сну, навіть якщо сон і трапляється у польоті. Хоча поява швидкого сну протягом польоту є менш імовірною, ніж повільного, кількість і якість повільного сну може також бути зниженою фізичним актом польоту і частими короткими прокиданнями, необхідними для навігації. Зростання температури тіла і мозку, яке трапляється протягом польоту із змахами крил, може також підвищувати накопичення дефіциту сну, як отримано для повільного сну ссавців. Періоди післяпольотного відновлюючого сну можуть бути потрібними для обробки інформації, отриманої протягом попереднього польоту.

Крім ЕЕГ, можуть бути застосовані і інші методи, які виявлять стан мозку у польоті. Наприклад, у ссавців, дроздофілі, і, вірогідно, інших тварин значна частина генів експресуються в мозку в залежності від функціонального стану. Отже, профіль експресії генів, виміряний після польоту, можна використовувати для визначення стану мозку під час польоту. Якщо профілі будуть схожими із тими, які отримуються під час сидячого сну, це означатиме, що під час польоту були періоди сну. Навпаки, високий рівень генів, експресованих під час бадьорого стану, означатиме відсутність сну під час польоту.

11.1. Значення сну

Стан бадьорості характеризується високою реактивністю нервової системи на дію сенсорних подразників, що забезпечує взаємодію організму із зовнішнім середовищем через реалізацію поведінкових пристосувальних реакцій. На фізіологічному рівні стан бадьорості підтримується завдяки високому рівню активності певних ділянок мозку, які визначаються як *центри бадьорості*.

Сон — це фізіологічний стан організму, при якому значно знижена реакція нервової системи і всього організму на дію зовнішніх подразників. Сон – це особливий стан свідомості людини, який включає в себе ряд стадій, що закономірно повторюються впродовж ночі. Основними проявами сну є

нерухомість організму і зниження більшості його функцій. Фізіологічні механізми стану сну реалізуються через активацію особливих ділянок головного мозку, які утворюють систему *центрів сну*. Поява стадій сну обумовлена активністю цих різних структур мозку.

Стан бадьорості і сну у людини становлять замкнену і повторювану впродовж доби зміну один одного, тому в фізіології таку закономірну зміну цих станів визначають як *цикл бадьорість-сон*.

Якщо подивитися на співвідношення тривалості кожного із станів в загальному добовому циклі, то виявляється, що в дорослої людини стан сну займає приблизно третину від загальної тривалості добового циклу. Здавалось би, така нерівномірність вказує на меншу важливість і життєве значення сну в порівнянні із станом бадьорості. Однак експериментальні дані, отримані при тривалому позбавленні сну щурів, показали, що таке позбавлення, по-перше, призводить до втрати тваринами ваги при загальному зростанні споживання їжі, а, по-друге, тварини втрачають здатність контролювати температуру тіла і, як правило, гинуть через 2-3 тижні після повного позбавлення сну.

У людини навіть незначне позбавлення сну суттєво змінює психічну діяльність в стані притомності. У людини, яка не виспалася, послаблюються пам'ять і увага, зменшується здатність до швидкого реагування. Доказом цього є статистика, яка свідчить, що саме недосипання водіїв є основною причиною дорожньо-транспортних пригод, які трапляються в нічний час. Тривале позбавлення сну у людини (задокументований рекорд добровільного позбавлення сну у людини складає 453 години 40 хвилин або близько 19 діб) супроводжується повною дезорганізацією психічної діяльності з появою галюцинацій та дезорієнтації в просторі і часі. Однак повноцінний сон, який після тривалої депривації зазвичай значно подовжується, здатний привести до повного відновлення порушених психічних функцій. Зовсім іншою є ситуація із хворими на *фатальну сімейну інсомнію* (лат. *insomnia* — безсоння), яка обумовлюється

генетично. Перші прояви цієї хвороби, які включають галюцинації, судоми, втрату свідомого контролю рухів, з'являються при досягненні такими хворими середнього віку. Основною причиною всіх цих порушень є відсутність в сні хворих його глибоких стадій (див. нижче). Хворі на фатальну сімейну інсомнію помирають через кілька років від початку хвороби.

Все це вказує на те, що сон є життєвою необхідністю як для тварин, так і для людини.

Якщо сон є життєво необхідним, то виникає запитання, для чого ж спить людина і тварини? Відповідь на це запитання не є до кінця зрозумілою, адже, коли тварина чи людина спить, то при цьому вона стає набагато вразливішою, тому що всі органи чуття стають менш чутливими до того, що відбувається навкруги. Звідси можна зробити лише один висновок - в ході еволюції сон зберігся тому, що переваги, які отримує організм впродовж сну, значно перевищують ті недоліки, які виникають як наслідок його настання.

Найперше, на що впливає сон – це відновлення фізичних і психічних сил. Після сну людина відчуває себе бадьорою, повною сил і енергії. З точки зору відновлення енергетичних затрат, однією із функцій сну є відновлення вмісту глікогену в мозкові, який значно знижується в період активності. На додачу до цього, якщо врахувати, що вночі загалом холодніше, ніж вдень, то на підтримання постійної температури тіла, якби ми були активні вночі, потрібно було б тратити більше енергії, ніж вдень. Крім того, температура тіла, яка у людини має 24-годинний цикл, досягає свого мінімуму саме вночі, що також значно зменшує загальні втрати тепла. Іншою причиною того, що людина і багато інших тварин сплять вночі, є те, що їхня здатність знаходити їжу та рятуватися від ворогів сильно залежить від здатності бачити.

Однак натепер все більше вчених схиляються до думки, що сон – це період, впродовж якого мозок реорганізовує накопичену впродовж дня інформацію, і така реорганізація потребує певного виключення надходження нової інформації.

Виходячи з цього, вважається, що період сну – це не пасивний відпочинок, а активна діяльність мозку, яка за своєю інтенсивністю є не менш напруженою, ніж діяльність в стані бадьорості. Іншими словами можна сказати, що завдяки сну мозок може ефективно працювати в стані бадьорості.

Отже, значення сну можна визначити у наступному:

1. Забезпечення відпочинку організму.
2. Відіграє важливу ролі у процесах метаболізму (синтез гормона росту, біосинтез білків).
3. Переробка і запам'ятовування інформації.
4. Пристосування організму до умов освітлення та інших екологічних чинників (сплячка в зимовий період, період посухи тощо).

11.2. Фізіологічні характеристики сну

Настання сну, яке зовнішньо проявляється повним знерухомленням організму, супроводжується різким падінням тону м'язів скелетної мускулатури, зниженням чутливості органів чуття і збудливості нервової системи, зменшенням частоти дихання і скорочень серця, зниженням артеріального тиску, інтенсивності обміну речовин, температури тіла. Однак найхарактерніші зміни при переході від стану бадьорості до стану сну виявляються в ЕЕГ (рис.11.1). Повну ЕЕГ картину сну вперше в 1953 році описали американські дослідники *Натаніель Клейтман* (Nathaniel Kleitman, 1895-1998), *Юджин Айзерінські* (Eugene Aserinsky, 1921-1998) та *Уільям Демент* (William Dement, р.н.1928), які показали, що сон не є однорідним явищем пасивного відпочинку, а включає в себе дві різні фази. Зовнішньо різниця в цих фазах виявляється в тому, що одна фаза, фаза швидкого сну, супроводжується швидкими рухами очей (англ. *REM – rapid eye movement* – швидкі рухи очей), тоді як в другу фазу, фазу повільного сну, цих рухів очей немає (англ. *SWS – slow waves sleep* – повільно хвильовий сон). Настання кожної з фаз та їхня зміна впродовж ночі виявляється в закономірних змінах ЕЕГ (рис.11.1).

В стані бадьорості в ЕЕГ людини переважають швидкі та низькоамплітудні β -хвилі і сама ЕЕГ є *десинхронізованою*. При розслабленні і закриванні очей, а особливо при дрімоті на ЕЕГ переважає α -ритм (8-12 Гц).

Повільний сон має чотири стадії. З початком засинання (перша стадія сну) α -ритм перемежовується низькочастотним θ -ритмом (3-7 Гц), а потім появляються спалахи активності з частотою близько 12-14 Гц (друга стадія сну), які за свою характерну форму отримали назву *сонних веретен*. Кожне сонне веретено виявляється як спалах специфічної активності, що триває 1-2 с. Починаючи з цієї стадії і протягом всього сну вони виникають приблизно 2-5 разів за хвилину і відображають включення механізмів, які охороняють сон і знижують чутливість до сенсорних впливів. Сонні веретена іноді перериваються високоамплітудними низькочастотними (1 раз на хвилину) коливаннями - так званими *K-комплексами*. Частота їх появи посилюється при шумі, що вказує на зв'язок із механізмами, які охороняють сон. З цього моменту зростає поріг сприйняття зовнішніх стимулів на 30-40%. Зіниці людини звужені, що веде до зменшення кількості світла, яке попадає в очі. Навіть з відкритими повіками (як буває у солдатів, які сплять на посту) людина перестає реагувати на світло. Поріг слухового сприйняття також підвищується, однак протягом всієї ночі людина залишається чутливою до значимих для неї звуків. Розбуджена на цих стадіях людина зазвичай стверджує, що ще не спала.

З подальшим поглибленням сну на ЕЕГ появляються низькочастотні, але високоамплітудні δ -хвилі (0,5—2,0 Гц). Спочатку дельта-хвиль небагато (третя стадія сну), але чим глибшим стає сон, тим тривалішими стають періоди реєстрації на ЕЕГ дельта хвиль, які пізніше стають домінуючими (четверта стадія сну). Це найглибша стадія сну, прокидання в якій пов'язане з дезорієнтацією, коли людина деякий час важко сприймає оточуючу дійсність і не може зрозуміти, що відбувається і де вона знаходиться. Якщо когось мучать нічні кошмари, то вони з'являються саме в цю стадію.

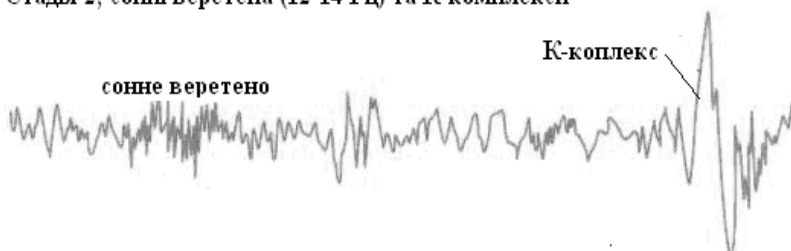
Дрімання; альфа-хвилі (8-12 Гц)



Стадія 1; тета-хвилі (3-7 Гц)



Стадія 2; сонні веретена (12-14 Гц) та К-комплекси



Стадія 4; дельта-хвилі (0,5-2 Гц)



Швидкий сон

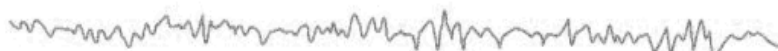


Рис. 11.1. Електрична активність головного мозку людини під час різних фаз сну

Третю і четверту стадії іноді об'єднують в одну, яку називають *дельта-сном*. Прокинувшись в цей період, людина зазвичай не оцінює, скільки часу пройшло від початку сну. Це пов'язано не з відсутністю психічної активності, а з її неусвідомлюваним характером та існуванням у формі, яка не фіксується в пам'яті або недоступна для вилучення з неї. Деякі вчені вважають, що 80% сновидінь попадають саме на цей період, але вони не запам'ятовуються.

Скорочення м'язів шиї реєструвалися за допомогою *електроміограми* (ЕМГ). Найбільша активність ЕМГ реєструвалась на початку сна та безпосередньо перед пробудженням.

Частота серцевих скорочень та частота дихання сповільнювались у стадії повільного сну, та зростали до рівня притомності в ШРО-сні. Ерекція пеніса (запис за допомогою тензодатчика) відбувається лише в фазу ШРО-сну. В повільному сні відмічається зростання спонтанних шкірно-гальванічних реакцій, збільшується викид гормону росту, що приводить до посилення синтезу білка. Деякі автори вважають (поки що це неможливо ні підтвердити, ні спростувати), що саме в момент екскреції гормону росту і виникає відчуття польоту у сні. Вважається, що на даній стадії відбувається посилене вироблення антитіл, що дає підстави говорити про лікувальне значення сну. У дельта-сні, як в самому глибокому зануренні у неусвідомлюване, у дітей можливий енурез. Тільки на цій стадії у окремих людей проявляється сомнамбулізм (сноходіння, лунатизм), коли людина, не прокидаючись, здійснює деякі рухи. Обличчя її нагадує маску, очі відкриті. Після прокидання людина не пам'ятає, що робила уві сні, оскільки знаходилась у потьмареному стані свідомості. Сноходіння можливе лише на цій стадії, оскільки під час REM-сну активність мотонейронів спинного мозку пригнічується, що виключає можливість лунатизму.

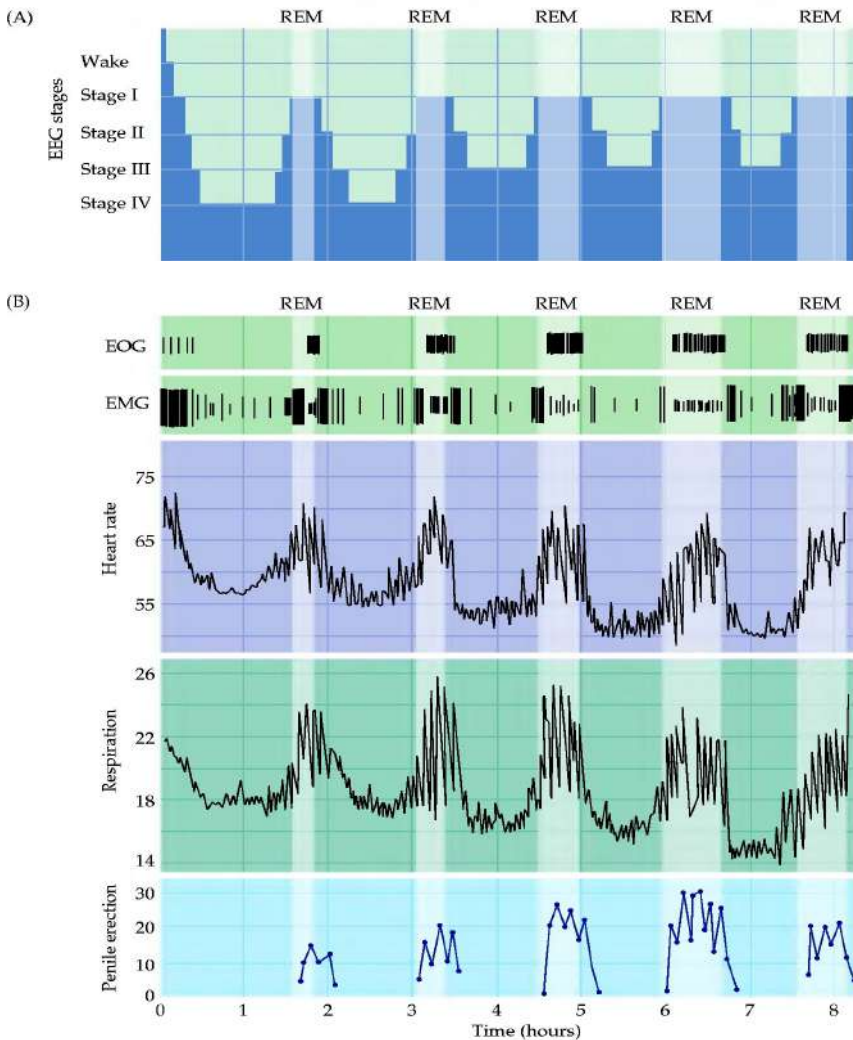


Рис.11.2. Фізіологічні зміни протягом різних стадій сну в типовий 8-годинний період сну (За Foulkes and Schmidt, 1983).

(А) Тривалість ШРО сну зростає від 10 хвилин в першому циклі до 50 хвилин в кінцевому циклі; характерно, що повільно-хвильовий сон (стадія IV) присутній лише в перших двох циклах.

(В) Верхній графік відображає електроокулограму (ЕОГ), нижні графіки відображають зміни в м'язових та автономних функціях. Кілька повільних рухів очей присутні в першій стадії сну, всі інші рухи очей на ЕОГ відбуваються ШРО-сні

До кінця повільного сну стан людини значно змінюється в порівнянні з тим, в якому вона засинала: приблизно на півградуса знижується температура тіла, розслаблюються м'язи, сповільнюється частота серцебиття, виникає «сонне» дихання.

Однак приблизно через 30-45 хвилин від початку засинання картина сну різко змінюється. У людини, яка продовжує спати, починає час від часу змінюватися частота скорочень серця, ритм та глибина дихання, може з'являтися міоз (звуження зіниці), що є ознакою підвищення тону парасимпатичної нервової системи, та ерекція. В цей час повністю втрачається загальний тонус м'язів, але з'являються швидкі (до 25 за 1 хв) рухи очей, а на ЕЕГ реєструються α -, β - і θ -хвилі, що загалом нагадують собою активність стану бадьорості. Незважаючи на це, сон у цей час глибокий і розбудити людину не легше, ніж у попередню фазу сну, тому цей період називають *парадоксальним сном*. Поведінково ця фаза починається згасанням тону м'язів шиї. До цього протягом всього дня м'язи шиї не розслаблюються, підтримуючи голову. Початок парадоксального сну може проявлятися легким посіпуванням рук чи ніг, що указує на пригнічення активності рухових нейронів спинного мозку нейрональними утворами моста. Після цього настає пригнічення спинномозкових рефлексів. Пороги сприйняття зростають на 400%.

Сполучення м'язової атонії з швидкою активацією ЕЕГ є парадоксальним з точки зору механізмів забезпечення ЕЕГ бадьорості при відсутності зовнішньої стимуляції і рухової активності. Але воно відповідає логіці сну, забезпечуючи розузгодження між емоційними переживаннями під час сновидінь і руховими вираженнями емоційних переживань. Люди бачать сни, але рухаються у них тільки очі під закритими повіками чи трішки посіпуються пальці рук і ніг. Саме тому сомнамбулізм, чи сноходіння, в такий час неможливе.

Одночасно змінюється ЧСС і ЧД (може спостерігатись як різке сповільнення, так і прискорення), хоча амплітуда спонтанних ШГР є мінімальною. Збільшується викид гормону стресу – кортизолу, що веде до різноманітних реакцій: зростання

кровообігу в мозку, виділення шлункового соку, посилення потовиділення (людина прокидається в «холодному поту»). У людей, які мають виразку шлунка, іноді в десятки разів зростає секреція соляної кислоти, у хворих на астму можливий напад задухи, а у людей, які страждають на ішемічну хворобу серця, може початись напад стенокардії. Такі реакції ніколи не виникають у повільному сні.

Під закритими повіками швидко рухаються очні яблука з частотою 60-70 Гц. Інтенсивність цих рухів корелює з емоційністю сновидінь. Сліпі від народження люди рухають при цьому не очними яблуками, а кінчиками пальців, як би обмацуючи предмет, який їм сниться.

На тлі м'язової релаксації під час швидкого сну посилюється тонус м'язів, які закривають повіки, і кільцевого м'язу, який закриває сечовий міхур, фіксується ерекція пеніса і посилюється вагінальна секреція. Ці явища зазвичай не пов'язані з еротичним характером сновидінь і не розглядаються, як сексуальна реакція. Генітальна ерекція буває і у немовлят в утробі матері, і у дев'яносторічних старців. Стан статевого члена на цій стадії є важливим для диференціації чоловічої імпотенції. Якщо під час швидкого сну відмічається ерекція пеніса, то імпотенція є психогенною, якщо ерекції немає – імпотенція має фізіологічний характер.

Характерно, що у більшості випадків розбуджені в цю фазу сну люди повідомляють, що вони тільки-но бачили сон. Оскільки таке «бачення» сновидінь супроводжується швидкими рухами очей, то цей сон також називають *REM-сном*. Сновидіння є кожен ніч у всіх людей, але пам'ятають і розповідають про них лише ті, хто прокидається в фазу швидкого сну. В цю фазу людину важко розбудити, але, прокинувшись, вона досить точно орієнтується в часі і просторі, оскільки кора під час цієї фази є достатньо активованою. Проте, навіть прокинувшись, людині важко відразу почати говорити (наприклад, відповідати на питання того, хто тебе будить), оскільки певний час забирає «під'єднання» мотонейронів.

Зважаючи на переважання в ЕЕГ у першу фазу сну повільних, а в другу - швидких ритмічних коливань, кожний цикл сну поділяють на дві основні *фази сну* — *повільний і швидкий сон*. Обидві фази сну, які чітко різняться між собою за електричною активністю, послідовно змінюють одна одну так, що впродовж ночі виникає 4—6 циклів повільний— швидкий сон. Кожний такий цикл загалом триває близько 90 хв. В залежності від того, скільки циклів необхідно людині завершити під час сну, люди поділяються на тих, хто висипається за 6 годин (4 цикли), і тих, кому потрібно не менше 8-9 годин (6 циклів). Відчуття бадьорості виникає лише після закінчення одного або декількох циклів. Молоді мами часто прокидаються в середині циклу через плач дитини, їх сон порушується, що може бути причиною невротизації. Відновити сон, намагаючись поспати уривками, неможливо. Для зняття невротичних симптомів в цьому випадку необхідно протягом дня спати декілька разів не менше, ніж один цикл.

Склад стадій від циклу до циклу змінюється в залежності від часу сну. Рисунок сну (послідовність появи стадій) забезпечується активністю вентрального латерального ядра таламуса і системою лушпина-бліда куля-чорна речовина.

В першому циклі перша і друга стадії тривають близько 15 хв. кожна. Третя стадія складає близько 20 хв., за нею йде четверта, яка триває до 45 хв. Потім вона переривається 10-хвилинною фазою швидкого сну і починається новий цикл.

Тривалість двох перших стадій другого циклу не відрізняється від першого, третя стадія скорочується до 15 хв., четверта – до 20 хв., а тривалість швидкого сну, навпаки, зростає до 15-20 хв.

В більш пізніх циклах четверта стадія відсутня, а фаза швидкого сну зростає за своєю тривалістю від циклу до циклу. Таким чином, швидкий сон складає близько 25% всього нічного сну, на тривалість дельта-сну припадає до 20-30%, а весь повільний сон триває до 75% часу. У першій половині ночі переважає глибокий повільний сон (*дельта-сон*) з невеликими епізодами швидкого сну, а у другій частині ночі — *поверхневий*

сон із сонними веретенами і досить значними періодами (до 20—30 хв) швидкого сну. Перші цикли сну вважаються найбільш цінними для відновлення сил організму, а останні готують організм до пробудження і майбутньої діяльності.

Існує взаємозв'язок між ендогенним циркадним ритмом, схильністю до сну і ритмом температури тіла. Мінімальна температура тіла відмічається рано-вранці, коли схильність до сну мінімальна. В перших циклах, коли дельта-сон має більшу тривалість, сновидіння менш емоційні. Під ранок, коли четверта стадія відсутня взагалі, а третя значно редукована, в сновидіннях відмічають інтенсивні емоції. Емоції у сновидіннях дітей носять позитивний характер, у дорослих – частіше негативний.

Загальна тривалість швидкого сну зменшується з віком (рис.11.3). При народженні його тривалість складає загалом близько 8 годин, у віці 20 років близько 2-х годин, а у віці після 70-ти років - лише 45 хвилин. Чому відбуваються такі зміни і яка їхня роль, невідомо.

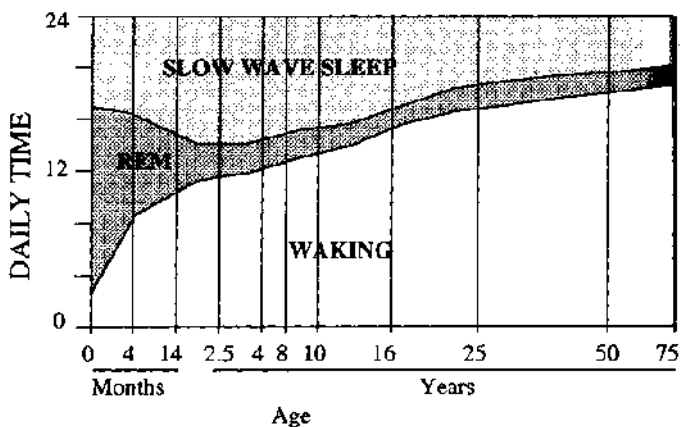


Рис. 11.3.Зміни тривалості повільного (Slow wave sleep), швидкого сну (REM) та стану бадьорості (waking) у людини з віком. З віком тривалість бадьорого стану зростає, тоді як тривалість сну (особливо швидкого) зменшується, що співпадає із розвитком мозку

11.3. Нейрофізіологічні механізми сну

Добовий ритм, який включає у людини стан бадьорості і стан сну, визначається, перш за все, кількістю денного світла, яка змінюється відповідно до часу доби, сезону та зміни місця на планеті. Виявилось, що синхронізація фізіологічних процесів з циклом день-ніч починається з активації особливих фоторецепторів сітківки ока, які відрізняються від звичайних паличок і колбочок. Такі рецептори, які вперше були описані в сітківці приматів і гризунів, розташовані не в шарі паличок і колбочок, а в шарі гангліозних клітин, оскільки самі вони є гангліозними клітинами. Ці гангліозні клітини сітківки містять особливий пігмент *меланопсин* (грец. *melanos* – чорний ... *опсин*) і активуються, як тільки починає знижуватися загальна кількість освітлення, що є ознакою наближення ночі. Характерно, що дія світла викликає не гіперполяризацію цих рецепторів, подібно до паличок та колбочок, а деполяризує їх. Аксони цих рецепторних гангліозних клітин утворюють *ретиноталамічний тракт*, який закінчується на нейронах *супраоптичного ядра* гіпоталамусу, що виконує роль головного біологічного годинника, який задає циркадний ритм основних гомеостатичних функцій організму. Зруйнування цього ядра призводить до втрати більшості біологічних ритмів, зокрема і циклу сон-бадьорість.

Як видно із рис.11.4., нейрони супрахіазматичного ядра, на яких проєктуються аксони гангліозних клітин сітківки, проєктуються до паравентрикулярних ядер гіпоталамусу, які посилають низхідні волокна до прегангліонарних симпатичних нейронів бокових рогів грудного відділу спинного мозку. Відростки прегангліонарних нейронів бокових рогів проєктуються до постгангліонарних нейронів верхніх шийних симпатичних гангліїв. Самі ж нейрони верхніх симпатичних гангліїв модулюють активність нейросекреторних клітин епіфізу, які синтезують нейрогормон *мелатонін*. Мелатонін же, виділяючись в кров, змінює активність структур стовбуру мозку, які підтримують стан бадьорості, що сприяє настанню сну. (рис.11.4., А). Синтез мелатоніну епіфізом зростає із

зменшенням освітленості і досягає свого максимуму з другої до четвертої години ночі. При настанні ранку, і, відповідно збільшенні кількості світла, синтез мелатоніну різко зменшується, що готує організм до прокидання (рис.11.4., Б).

Із викладеного вище можна зробити висновок, що саме супрахіазматичні ядра переднього гіпоталамусу є тим годинником, який показує організму, коли йому треба спати чи прокидатися. Разом з тим, зрозуміло, що сам сон не є результатом діяльності супрахіазматичних ядер. Доказом цього є те, що шури з видаленими супрахіазматичними ядрами не перестають спати, вони просто починають спати і в світлу частину доби, і вночі, тоді як нормальні шури сплять лише в світлу частину доби. Крім того, шури після зруйнування у них супрахіазматичних ядер мають приблизно однакову із нормальними тваринами загальну тривалість сну, а після

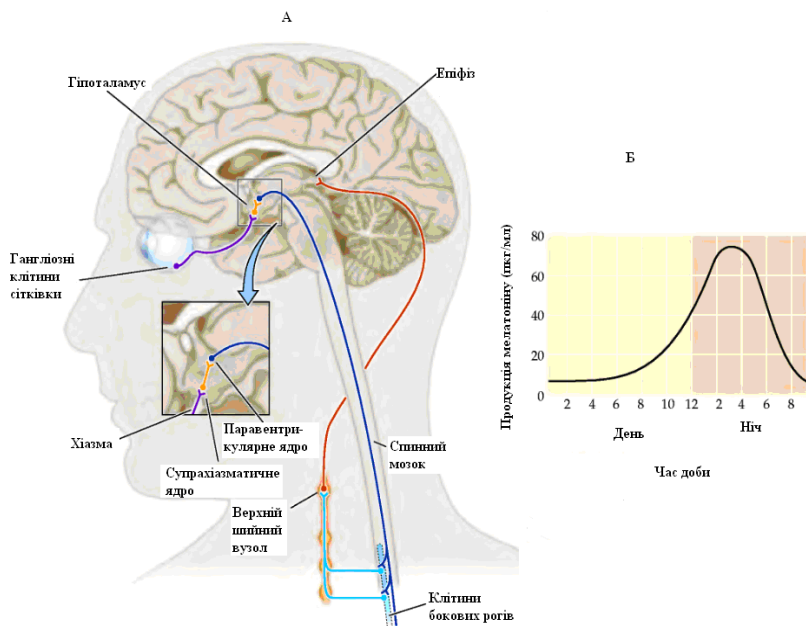


Рис.11.4. Нейрофізіологічна схема впливу рівня освітлення на стан епіфізу (А) та зміни рівня мелатоніну в крові в різні періоди доби (Б)

депривації сну надолужують втрачений сон, подовжуючи його тривалість відразу після депривації, подібно до нормальних тварин.

Натепер доведено, що, хоча супрахіазматичні ядра гіпоталамусу і є основним джерелом циркадіанної періодичності в діяльності мозку, центральну роль в механізмах настання сну та стану бадьорості, крім цих ядер гіпоталамусу, грають інші ядра гіпоталамусу та ретикулярна система стовбуру мозку (рис.11.5). Вперше це було експериментально продемонстровано ще на початку 1950-х років італійським дослідником *Джузеппе Моруцці* (Giuseppe Moruzzi, 1910 – 1986) та американцем *Горасе Меґоуном* (Horace Magoun, 1907-1991).

Зокрема ними було встановлено, що перерізка в стовбурі мозку висхідних специфічних сенсорних шляхів суттєво не порушує стан сну чи бадьорості, тоді як зруйнування сітчастого утвору стовбуру мозку викликає поведінковий ступор, а на електроенцефалограмі таких тварин реєструється картина, яка характерна для сну, навіть за умови, що таке зруйнування не зачіпає висхідні сенсорні шляхи. На основі цих дослідів Моруцці і Меґоун зробили висновок, що саме тонічна активність сітчастого утвору, яка підтримується колатераліями специфічних висхідних сенсорних шляхів, забезпечує стан бадьорості, а зменшення цієї тонічної активності сітчастого утвору викликає стан сну. Однак така проста схема пасивного настання стану сну і стану бадьорості в кінці 1950-х років була змінена, оскільки самі ж ці дослідники виявили, що ретикулярна формація стовбуру мозку функціонально неоднорідна, і передня її частина, яка розташована вище мосту в межах середнього мозку, утворює активуючу ретикулярну систему, оскільки її електрична стимуляція у сплячих тварин завжди викликає прокидання і перехід до стану бадьорості, а зруйнування викликає коматозний стан. В нормі активуюча ретикулярна система гальмується нейронними мережами ретикулярної формації довгастого мозку. Тому, наприклад, стимуляція довгастого мозку біля ядра поодинокого тракту здатна

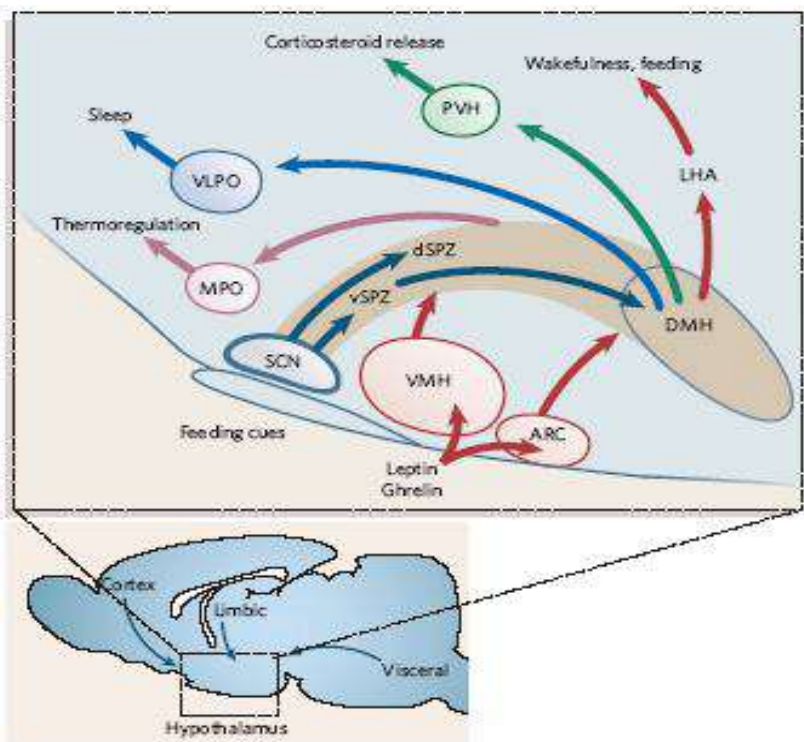


Рис. 11.5. Схематична діаграма, яка ілюструє триступеневий інтегратор циркадіанних ритмів.

Пояснення до рисунку: супрахізматичне ядро (SCN) слугує як біологічний годинник, але має мало виходів на системи регуляції сну. Більшість його виходів іде до вентральної (vSPZ) і дорзальної (dSPZ) субпаравентрикулярної зони і дорзомедіального ядра гіпоталамусу (DMH). Нейрони vSPZ переключують інформацію, необхідну для організації денних циклів сон-неспанння, тоді як нейрони dSPZ є критичними для ритмів температури тіла. Виходи від SPZ об'єднуються у DMH із іншими входами, і DMH нейрони регулюють циркадіанні цикли сну, активності, харчування і секреції кортикостероїдів. Цикли температури тіла підтримуються зворотніми проєкціями від dSPZ до медіальної преоптичної ділянки (MPO), тоді як із DMH походять проєкції до VLPO для регуляції циклів сну, до нейронів кортикотропін-вивільняючого гормону (CRH) паравентрикулярного ядра (PVH) для кортикостероїдних циклів, і до орексинових і меланін-концентруючого гормону нейронів латерального гіпоталамусу (LHA) для циклів прокидання і бадьорості. Інтегративні кроки у SPZ і DMH дозволяють циркадіанним ритмам адаптуватись до сигналів оточуючого середовища, таких, як доступність їжі (наприклад, дія лептину і греліну через вентромедіальне (VMH) і аркуатне (ARC) ядра), так само, як вісцеральні сенсорні входи, когнітивні впливи від префронтальної кори і емоційні входи із лімбічної системи

викликати сон у тварин, які знаходяться в стані бадьорості, тоді як хірургічне роз'єднання (перерізка нервових шляхів) активуючої зони ретикулярної формації середнього мозку і гальмівної зони ретикулярної формації довгастого мозку призводить до того, що передній мозок такої тварини весь час знаходиться в стані бадьорості.

Крім того, з'ясувалося, що подразнення заднього гіпоталамусу здатне викликати таку ж поведінкову активацію, як і стимуляція активуючої ретикулярної системи середнього мозку. Ця гіпоталамічна система активації частково реалізує свій вплив через гістамінергійні нейрони, які проектується як до стовбуру мозку, так і до переднього мозку. Руйнування гістамінергійних нейронів заднього гіпоталамусу посилює сон. Сонливість різко посилюється і блокадою гістамінергійних виходів гіпоталамусу антигістамінними препаратами.

Подібно до того, як задній гіпоталамус посилює стан збудження (arousal), електрична стимуляція переднього гіпоталамусу викликає сон, а її зруйнування супроводжується довготривалим зникненням сну. Продукування сну цією зоною опосередковується ГАМК-ергійними гальмівними нейронами, а оскільки ці нейрони переважно запускають початок повільного сну без швидких рухів очей, то в англійській літературі вони носять назву *non-REM-on* клітини. Ці клітини викликають сон як через гальмування гістамінергійних нейронів заднього гіпоталамусу, так і блокаду ядер активуючої ретикулярної системи мосту і середнього мозку. Активність цих нейронів є найвищою в період повільного сну, тоді як в період швидкого сну та в стані бадьорості вони не активні.

Центр бадьорості – ретикулярні ядра моста, куди надходить інформація від кожної сенсорної системи. Тут відбувається сумація сенсорних сигналів і оцінка загального “сенсорного тиску” на організм. Від РФ сигнали ірадіюють по ЦНС завдяки наявності колатералей нейронів РФ, що утворюють збуджуючі синапси на різних рівнях – від кори великих півкуль до сірої речовини спинного мозку (рис. 11.6).

Ключовий *центр сну* – ядра шва середнього мозку, моста і центральної сірої речовини (ЦСР) середнього мозку, яка на них впливає. Серотонін чинить гальмуючий модуляторний вплив на сенсорні входи. Колатералі аксонів *серотонінергійних*-нейронів виявляються на всіх рівнях ЦНС. Між РФ моста і центрами сну існують антагоністичні відносини. При цьому *глутаматергійні* нейрони центру бадьорості реалізують гальмівний вплив на центр сну через посередництво *норадренергійних*-нейронів блакитної плями. Стимуляція цієї зони викликає вимикання центру сну і пробудження.

Як вже було зазначено, супрахізматичні ядра гіпоталамуса пов'язані з регуляцією добових ритмів. Завдяки зв'язку із зоровою системою вони виявляються налаштованими на добові коливання рівня освітленості.

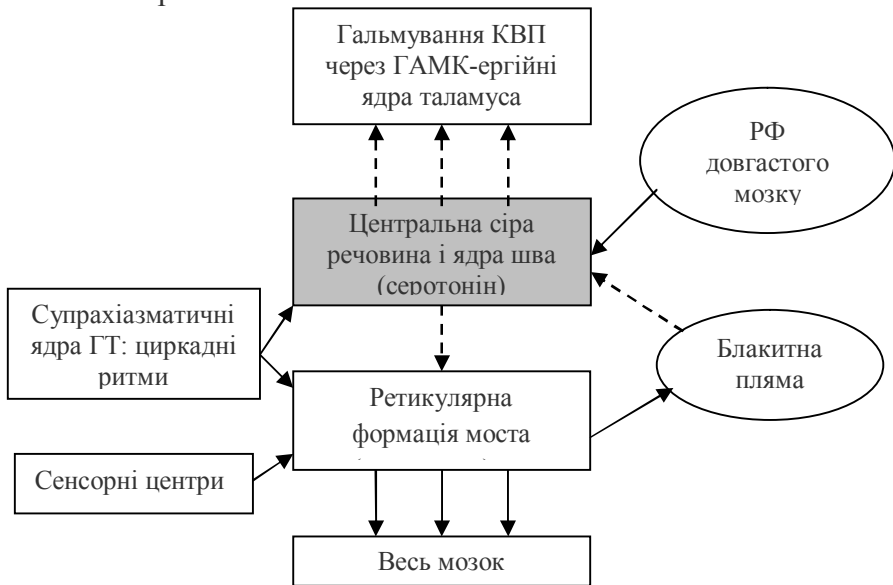


Рис. 11.6. Структурна схема головних центрів сну та притомності.

Примітка: суцільні стрілки – збудження; пунктирні стрілки – гальмування;

КВП – кора великих півкуль, ГТ – гіпоталамус, РФ – ретикулярна формація

Частина клітин цієї ділянки активуються в темряві, друга частина – в світлий час доби. Перші посилають свої аксони в центр сну (ЦСР і ядра шва), другі – в центр бадьорості (ядра моста). Нейронам супрахіазматичних ядер властивий автоматизм, тобто добовий ритм підтримується і при ізоляції від мозку.

Ядра РФ довгастого мозку не є самостійними центрами сну, вони посилають в ЦСР сигнали, пов'язані з оцінкою вмісту в крові різних речовин (глюкози, токсинів, продуктів обміну). За рахунок РФ довгастого мозку сонний стан може розвинути після їжі, при хворобах, фізичній втомі.

Таким чином, центри бадьорості і сну знаходяться в постійних конкурентних відношеннях і ступінь домінування залежить від різних факторів: часу доби, сенсорного навантаження, фізичного стану.

Із запуском ШРО-стадії пов'язана гігантоклітинна область РФ довгастого мозку, а також частина нейронів блакитної плями. У гіпоталамусі розміщені частини функціональних систем, які беруть участь у *регуляції циклу стан «неспанья»–сон*. На початку ХХ-го сторіччя через Північну Америку й Європу пронеслась пандемія невідомого вірусного захворювання (яку було названо "летаргічний енцефаліт"), унаслідок чого в деяких людей, які його перенесли, виникали проблеми з регуляцією циклу бадьорий стан–сон. Деякі люди зовсім не могли заснути, тоді як інші, навпаки, майже весь час спали і лише на короткі проміжки часу прокидались. Віденський невролог барон Константін фон Економо (*Constantin Freiherr Economo von San Serff*, 1876–1931) за допомогою досліджень виявив, що порушення в цих людей спостерігались саме в ділянках гіпоталамуса, які регулюють сон і бадьорий стан (рис.11.7).

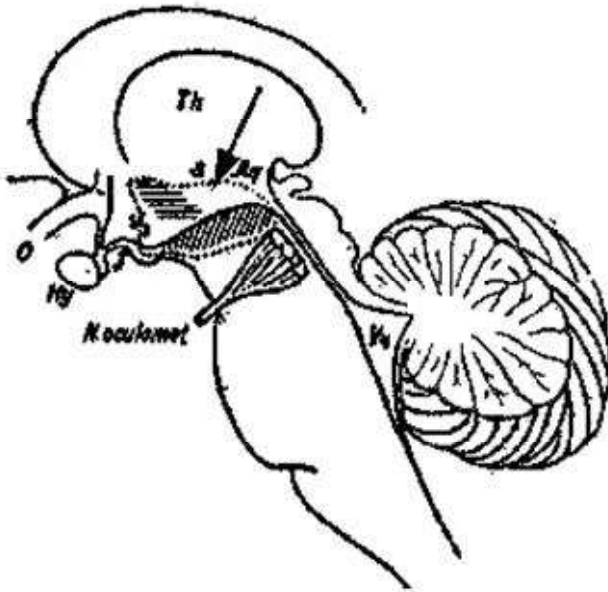


Рис. 11.7. Порушення циклу «притомність–сон»: діагональне штрихування – місце пошкодження в ділянці сполучення стовбура й переднього мозку, яке спричиняє тривалий сон; горизонтальне штрихування – місце пошкодження в передньому гіпоталамусі, що викликає тривале неспання.

Примітка: рисунок стовбура мозку людини взято з оригінальної роботи К. фон Економо. Стрілочкою вказано ділянку, яка містить задній латеральний гіпоталамус. К. фон Економо припустив, що нарколепсію спричиняє пошкодження цієї ділянки

Через весь стовбур мозку проходять шляхи так званої висхідної активаційної системи, компоненти якої посилюють таламо-кортикальну передачу, активуючи кору великих півкуль (рис. 11.8.). Основні входи до релейних і ретикулярного ядер таламуса походять від холінергійних (АХ) клітинних груп верхньої частини моста, ніжково-мостового (НМя) і дорсального бічного покривного (ДБП) ядер. Ці входи посилюють таламо-

кортикальну передачу. Другий шлях активує кору, посилюючи оброблення виходів від таламуса. Ці проєкції йдуть від моноамінергійних клітинних груп, включаючи горбовососочкове ядро (туберомамільярне) (ГСя), яке містить гістамін, клітинну групу А10, яка містить дофамін (ДА),

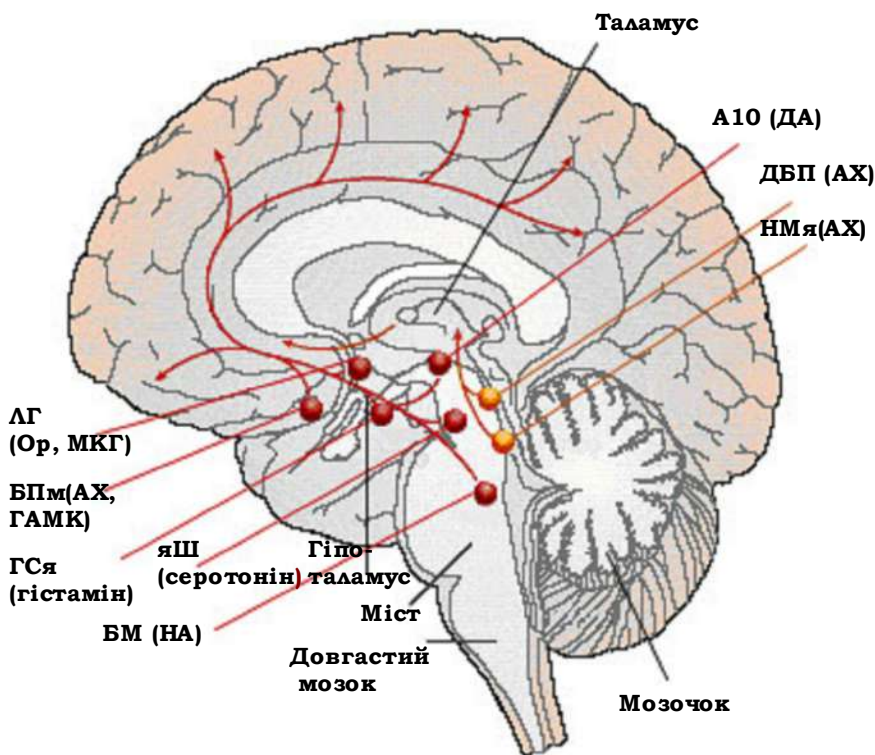


Рис. 11.8. Схема основних компонентів висхідної активаційної системи:

А10 – клітинна група; АХ – ацетилхолін; БМ – блакитне місце; БПм – базальний передній мозок; ДА – дофамін; ДБП – дорсальне бічне покривне ядро; ГАМК – гамма-аміномасляна кислота; ГСя – горбовососочкове ядро (туберомамільярне); ЛГ – латеральний гіпоталамус; МКГ – меланін-концентруючий гормон; НА – норадреналін; НМя – ніжково-мостове ядро; Ор – орексин; яШ – ядра шва

дорсальне і медіальне ядра шва (яШ), які містять серотонін, і блакитне місце (БМ), яке містить норадреналін (НА). Цей шлях також отримує входи від пептидергійних нейронів латерального гіпоталамуса (ЛГ), які містять орексин (Ор) чи меланін-концентруючий гормон (МКГ), а також від нейронів базального переднього мозку (БПм), які містять ГАМК чи АХ. Усі ці висхідні шляхи проходять через ділянку сполучення стовбура і переднього мозку, ушкодження якої, як помітив К.фон Економо, спричиняють глибоке спання.

У вентральному гіпоталамусі є передньобічне передзорове ядро (ПБПЗ) (вентро-латеральне преоптичне). Протягом неспання моноамінергійні ядра гальмують передньобічне передзорове ядро, тоді як протягом сну розряди нейронів ПБПЗ, навпаки, гальмують моноамінергійні клітинні групи.

Цікаво, що нейрони ПБПЗ лежать у межах ділянки, що її окреслив К.фон Економо в межах переднього гіпоталамічного ушкодження, яке спричиняє неспання (рис.11.9). Отже, ці дві групи ядер (моноамінергійні і передньобічне передзорове ядро) формують так звану фліп-флоп модель, яка дозволяє швидко переключатись від сну до неспання.

Проте така система досить нестабільна, тобто переключення можуть відбуватись швидко і часто, а це не вигідно для організму в плані виживання (наприклад, треба тікати від небезпеки, а мозок переключився на сон). Отже, має бути "тумблер", який стабілізує систему. На роль такого стабілізатора претендують виявлені в латеральному гіпоталамусі пептидергійні нейрони, які містять орексин (рис.11.10). Протягом неспання (А) моноамінергійні ядра гальмують передньобічне передзорове ядро (ПБПЗ), розгальмовуючи, таким чином, моноамінергійні клітини, орексинові нейрони (Орн), холінергійні ніжково-мостове (НМя) і дорсальне бічне покривне (ДБП) ядра.

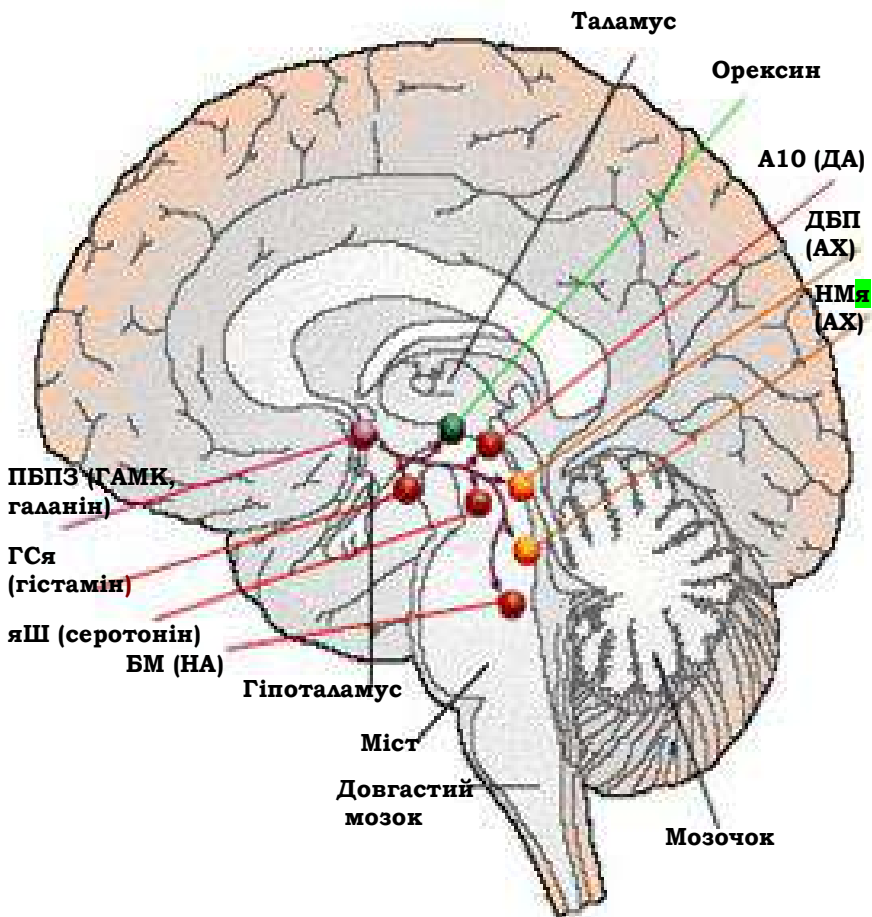


Рис. 11.9. Схема головних проєкцій передньобічного передзорового ядра ПБПЗ) до основних компонентів висхідної активаційної системи.

A10 – клітинна група; AX – ацетилхолін; БМ – блакитне місце; ДА – допамін; ДБП – дорсальне бічне покривне ядро; ГАМК – гамма-аміномасляна кислота; ГСя – горбовосочкове ядро (туберомамільярне); НА – норадреналін; НМя – ніжково-мостове ядро; яШ – ядра шва

Оскільки нейрони ПБПЗ не мають орексинових рецепторів, то орексинові нейрони слугують переважно для посилення моноамінергійного тону, а не для прямого гальмування ПБПЗ. Протягом сну (Б) розряди нейронів ПБПЗ гальмують моноамінергійні клітинні групи, зменшуючи, таким чином, власне гальмування. Гальмуються також орексинові нейрони, запобігаючи моноамінергійній активації, яка може перервати сон.

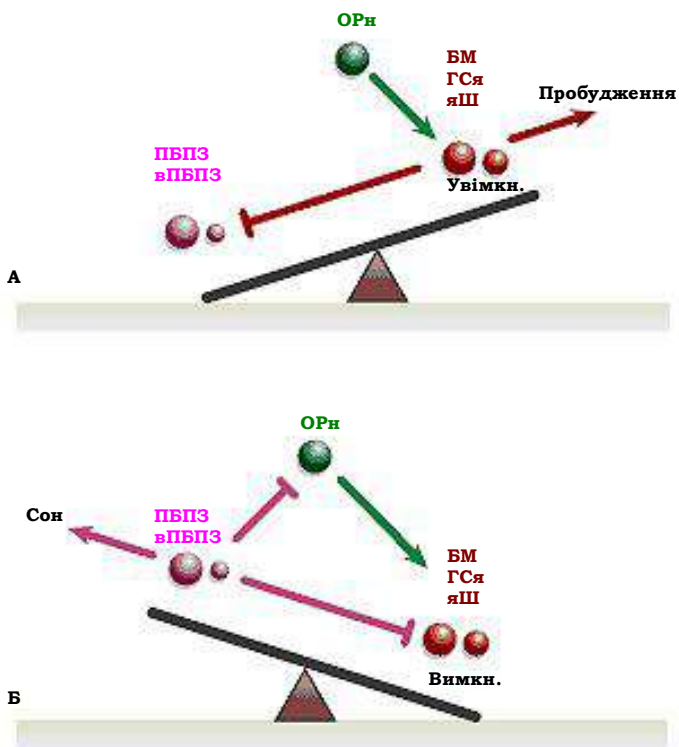


Рис. 11.10. Схематична діаграма фліп-флоп моделі переключення:

А – неспаня; Б – сон; БМ – блакитне місце; вПБПЗ – віддалена частина вентролатерального передзорового ядра; ГСя – горбовосочкове ядро; ОРн – орексинові нейрони; ПБПЗ – передньобічне передзорове ядро; яШ – ядра шва

Пряме взаємне гальмування між ПБПЗ і моноамінергійними клітинними групами утворює класичне фліп-флоп переключення, яке дозволяє різко змінювати стан, але така система відносно нестабільна. Додавання орексинових нейронів стабілізує переключення.

Отже, нейрони моноамінергіїних систем мають орексинові рецептори, тоді як нейрони ПБПЗ їх не мають. Орексинові нейрони збуджують моноамінергіїні системи, посилюючи їхній тонус (настає неспання, оскільки моноамінергіїні системи гальмують ПБПЗ), а самі гальмуються нейронами ПБПЗ (як і моноамінергіїні нейрони), одночасно зменшуючи тонус моноамінергіїних систем (настає сон). Після загибелі орексинових нейронів (відомо, наприклад, що їхня кількість зменшується в людей похилого віку) система стає менш стабільною, відбуваються часті раптові засинання і прокидання, людина почуває себе "розбитою", оскільки мозок повноцінно не відпочиває.

Всі ці дані дозволили прийти до висновку, що сон – це активний процес, який запускається активацією спеціальних *сомногенних систем* або *центрів сну*, хоча повільний і швидкий сон запускаються і підтримується через різні нейрофізіологічні механізми, що підтвердили дані з реєстрацією нейронної активності в різні фази сну.

Мікроелектродні дослідження повільного сну показали, що однією з основних особливостей нейронної активності сплячого мозку є виникнення у таламусі на стадії повільного сну своєрідної імпульсації типу *пачка — пауза*, коли проекційні нейрони таламусу ритмічно розряджаються у вигляді серій потенціалів дії, а потім настає пауза і цикл знову повторюється. Саме ця синхронна ритмічна активація проекційних ядер таламусу виявляється в ЕЕГ повільного сну як сонні веретена та дельта ритм.

З'ясовано, що ритмічне чергування пачкової активності і гальмування проекційних нейронів таламусу задається активністю ГАМК-ергіїних гальмівних нейронів ретикулярних ядер таламусу. Вважається, що перехід збудливості від стану

активного збудження до повного гальмування проєкційних нейронів таламуса та коркових нейронів перешкоджає нормальному надходженню інформації з довколишнього середовища і її «блокуванню» на рівні таламуса. Тим самим створюється певна «сенсорна ізоляція» кори мозку, що й приводить до виникнення стану сну.

Нейронна активність у деяких нейронах ядер таламуса значно відрізняється під час сну і неспання. Під час неспання таламо-кіркові нейрони тонічно деполяризовані холінергічними, норадренергічними і гістамінергічними входами від стовбура мозку і гіпоталамуса, які блокують гіперполяризуючу калієву провідність. При цьому виникає спайковий спосіб відповіді таламо-кіркових клітин, що дозволяє передавати інформацію від таламуса до кори з *коефіцієнтом передавання* на вході-виході таламічних нейронів, який приблизно дорівнює 1. Цей показник означає, що таламічні нейрони ефективно передають інформацію до кори. Зниження деполяризуючих впливів під час фази повільного сну викликає інший, патерновий спосіб розрядів таламічних клітин, пов'язаний із низьким порогом кальцієвої провідності. При цьому коефіцієнт передавання знижується до 0,3-0,4, що означає блокаду проведення великої частини інформації від таламуса до кори. Цей тригерний механізм викликає резонанс в ансамблях таламічних нейронів, які, у свою чергу, викликають дуже великі ВП у корі, організовані у вигляді веретен, які виявляються у другій стадії повільного сну людини і називаються К-комплексами. Окрім К-комплексів, подібні синхронні реакції активації в ссавців виявляються лише в деяких анатомічних структурах і лише за певних умов, а саме у філогенетично старих ділянках кори (веретена в нюхових цибулинах чи тета-активація в морському конику) та в паталогічних станах, наприклад, у разі атрофії кори. На відміну від ссавців, у рептилій, кора і таламо-кіркові зв'язки яких розвинені набагато гірше, коефіцієнт передавання інформації між таламусом і корою низький, а амплітуда ВП дуже велика. Проте рептилії ефективно передають і опрацьовують інформацію іншими ділянками мозку.

Реєстрація нейронної активності впродовж швидкого сну показала, що загалом активність нейронів різних ділянок схожа на їхню активність за умов стану бадьорості. Більше того, нейрони в ділянці мосту, бокових колінчатих тілах та зоровій корі під час фази швидкого сну генерують спайкову активність, яка за своєю потужністю значно перевищує таку в цих ділянках в стані бадьорості. На ЕЕГ швидкого сну така синхронна пачкова активність виявляється у вигляді так званих *понтотенікуло-окципітальних спайків* (ПГО). Така назва цієї активності зумовлена тим, що виникають ці спайки в ретикулярній формації моста (pons) потім через бокові колінчасті тіла (geniculate) проєктуються до зорової потиличної кори (lobus occipitalis). Подібні спайки реєструються у людини і в стані неочікуваної дії стимулів, які викликають старт рефлекс, що дозволяє зробити припущення, що спонтанні понтотенікуло-окципітальні спайки швидкого сну генеруються через внутрішню стимуляцію нервових ланцюгів старт-рефлексу. Генерація спайків співпадає з періодами швидких рухів очей парадоксального сну.

Отже, під час сну відбувається передусім *реорганізація функцій мозку*, а не загальне зниження нейронної активності, як стверджував І.П.Павлов. Звідси виходить, що під час сну здійснюється перебудова нейронної активності, перехід нейронів на інші (порівняно зі станом неспання) режими роботи, причому принципово різні в стадіях швидкого і повільного сну.

У тонкій взаємодії систем стану бадьорості та стану сну вирішальну роль грають нейрохімічні системи мозку.

Зокрема встановлено, що в регуляції циклу *сон — неспання* велику роль відіграють моноамінергійні медіатори — *серотонін і норадреналін*. В експериментах на тваринах було показано, що якщо в нейронах ядер шва довгастого мозку, які є основним джерелом серотоніну, знижується його утворення, то у тварин виникає важке безсоння, за якого зменшується тривалість обох стадій сну. Аналогічний ефект викликає руйнування цих ядер. Доказом причетності серотоніну до забезпечення нормального перебігу сну у людини є наслідки вживання наркотичних

засобів, що містять амфетамін, найвідомішим серед яких є екстазі. Ці речовини швидко «спустошують» серотонінові депо і призводять до важкого безсоння у таких наркозалежних осіб.

У нейронах блакитної плями, розміщеної у ділянці ретикулярної формації моста, міститься значна кількість норадреналіну. Двобічне руйнування цієї структури у тварин, не впливаючи на повільний сон, спричинює зникнення фази швидкого сну. Вичерпання резервів серотоніну і норадреналіну під впливом резерпіну призводить до зникнення обох фаз сну, проте після введення 5-окситриптамін (попередника серотоніну, який проникає крізь гематоенцефалічний бар'єр) відновлюється лише повільний сон.

Отже, *серотонін* має особливе значення для настання фази повільного, а *норадреналін* — швидкого сну, причому в нормі повільний сон має виникати раніше, ніж швидкий.

Узагальнюючи все викладене вище, загалом можна констатувати, що сон — це не пасивне явище, яке виникає внаслідок припинення стану неспанья, а активний процес, результат діяльності певних мозкових структур, що ієрархічно пов'язані між собою і утворюють системи, з яких одні відповідають за сон, а інші — за стан неспанья.

11.4. Гіпотези походження фаз сну

Наявність повільного і швидкого сну у ссавців і птахів свідчить про те, що ці дві групи тварин мають спільні нейроанатомічні і нейрофізіологічні риси, незважаючи на далекі еволюційні зв'язки. Останні успіхи порівняльної нейроанатомії прояснили зв'язки між теленцефальними структурами ссавців, птахів і рептилій. Історично більша частина теленцефалона рептилій і птахів вважалась гомологом стріатуму ссавців. За новою номенклатурою, більша частина теленцефалона птахів і рептилій є гомологом не стріатуму, а неокортексу ссавців. Дослідження еволюційної експресії генів показують, що більша частина теленцефалону птахів (і рептилій) походить від плаща (*pallium*) нервової трубки, того самого ембріонального

нейронного поля, із якого розвивається плащ ссавців, включаючи неокортекс.

Одна із існуючих гіпотез пояснює, чому лише у ссавців і птахів існують високоамплітудні повільні хвилі (1-4 Гц) у ЕЕГ протягом повільного сну. Припускається, що еволюція повільного сну пов'язана із незалежною еволюцією широких внутріпаліарних зв'язків у ссавців і птахів.

Обидві фази сну виявлені у всіх досліджених видів птахів, тому припускається, що повільний і швидкий сон мали хижі динозаври (тероподи), від яких походять птахи. Серед ссавців повільний і швидкий сон був зареєстрований у всіх досліджених сумчастих і плацентарних (справжні звірі), включаючи китоподібних, у яких повільний сон однопівкульний, а швидкий сон значно зменшений чи виявляється у модифікованому вигляді. Відсутність швидкого сну у єдиного вивченого однопрохідного (ехидна) і наявність швидкого сну у птахів і справжніх звірів веде до попереднього висновку, що швидкий сон розвивався незалежно у птахів і справжніх звірів. Незалежно до еволюції швидкого сну, присутність виявленого у корі повільного сну у всіх досліджених ссавців і птахів вказує на те, що або повільний сон був присутній у стовбурових амніот (спільних попередників всіх ссавців, птахів і рептилій), або повільний сон розвинувся незалежно у попередників ссавців і птахів.

Відсутність повільного сну у рептилій зазвичай пояснюють цитоархитектонічними відмінностями між рептиліями і ссавцями. Зокрема, оскільки рептилії мають відносно тонку тришарову дорзальну кору у порівнянні із товстим шестишаровим неокортексом ссавців, припускається, що у рептилій відсутній субстрат, необхідний для виникнення повільних хвиль, які характеризують повільний сон ссавців і птахів. Ця гіпотеза базується на тому, що неокортекс необхідний для виникнення повільних хвиль у ссавців; так, у декортикованих котів, попри збереження здатності спати, не виявляються більше повільні хвилі протягом сну. Поряд з цим, спайки на ЕЕГ, які виникають під час сну рептилій, мають певну

схожість із підкорковими спайками, які походять із вентрального гіпокампу під час повільного сну ссавців. Крім схожої морфології і амплітуди, обидва типи спайків зростають після депривації сну і відповідають схожим чином на фармакологічні маніпуляції. Схожість між гіпокампульними спайками у рептилій, які сплять, і спайками, які спостерігаються у ссавців під час повільного сну, вказує на те, що у деяких ділянках мозку рептилій сон виникає гомологічно до повільного сну ссавців. Проте, локалізація спайків ЕЕГ у інших ділянках, ніж дорзальна кора, надає подальшу підтримку ідеї про те, що дорзальна кора не вносить суттєвого вкладу у поведінкові залежні від стану зміни ЕЕГ-активності у рептилій.

Базуючись на нещодавніх успіхах у розумінні походження повільного сну у ссавців та на еволюції теленцефалона у амніот, припускається, що незалежна еволюція повільного сну пов'язана із незалежною еволюцією нейронних сіток, залучених до паліопаліальних зв'язків у ссавців і птахів.

Нещодавні нейрофізіологічні результати показують, що кортико-кортикальні нейронні мережі відіграють критичну роль у опосередкуванні патернів ЕЕГ, які характеризують повільний сон ссавців. На основі внутрішньоклітинних записів показано, що кортикальні нейрони демонструють внутрішні повільні коливання (<1 Гц) мембранних потенціалів протягом повільного сну; в фазу гіперполяризації кортикальні нейрони мовчать, тоді як у фазу деполяризації виявляють високу частоту розрядів, співвимірну із станом бадьорості. Повільні коливання реєструються *in vitro* від кортикальних зрізів і *in vivo* від кортикальних шарів анестезованих тварин і протягом спонтанного повільного сну. Кортикальне походження повільних коливань також підтверджується їх збереженням після таламоектомії і відсутністю у таламусі декортикованих тварин. Повільні коливання кортикальних нейронів взаємодіють із таламічними нейронами через нейронні кортикальні петлі, об'єднуючись із іншими ритмами сну, такими, як сонні веретена і дельта хвилі (1-4 Гц), які походять від таламічних нейронів. Особливо важливим для запропонованої гіпотези про незалежну

еволюцію повільних хвиль є виявлення того, що кортико-кортикальні зв'язки у шарах 2 і 3 є необхідними для синхронізації повільних коливань великих ділянок неокортексу. У інтактному людському мозку синхронізовані повільні коливання великої кількості кортикальних нейронів розповсюджуються як хвилі ЕЕГ вздовж неокортексу у передньо-задньому напрямку, ймовірно, через такі кортико-кортикальні зв'язки.

Синхронізовані повільні коливання також передаються через кортикоталамічні проєкції до таламічних нейронів, що є критичним кроком у генерації повільних хвиль ЕЕГ. Ці кортикальні входи синхронізують інакше асинхронні дельта-коливання (1-4 Гц) таламічних нейронів, які посилають свої проєкції назад до кори, в результаті чого виникають повільні хвилі, які виявляються в ЕЕГ.

Інша гіпотеза вказує на схожість повільного сну ссавців і бадьорого стану рептилій. Послідовність стадій диференціації мозку хребетних створили, щонайменше, два різних типи бадьорості. Найстарішою є денна активність, прив'язана до світлої фази циркадіанного циклу. У пойкилотермних тварин бадьорий стан контролюється усім стовбуром, в якому розміщені основні сенсомоторні ділянки. Ссавці, після набуття гомотермії і нічного способу життя, розвинули таламокортикальну лінію, перемістивши бадьорий стан до кори. З метою запобігання конкуренції між дублюючими системами, ранній тип бадьорості, який контролюється стовбуром, був пригнічений і обернений на інактивацію, ймовірно, на повільний сон. З іншого боку, результатом нічного відпочинку пойкилотермних, найімовірніше, є швидкий сон. Розділення між повільним і швидким сном могло відбутись для збереження постійної температури тіла, що є неможливим у випадку підтримання лише одного довгого періоду швидкого сну. Це узгоджується із високою кореляцією між розмірами тіла і тривалістю циклу у ссавців: цикл нагрівання-охолодження і має бути коротшим у менших тварин. Складну будову сну ссавців слід розглядати з т.з. еволюції. Протоссавці розвинули

кортикальний бадьорий стан у нічний час і два типи сну протягом денного часу: стару інактивіацію, яка обернулась на швидкий сон, і нову, залишок бадьорого стану рептилій, яка обернулась на повільний сон. Справжнім надбанням ссавців, ймовірно, є не сон, а саме кортикальний бадьорий стан.

Для бадьорого стану ссавців десинхронізація є ознакою змішаного стану активації-пригнічення, необхідного корі для аналізу середовища і реакції на нього. Ссавці, яким здійснили декортикацію чи перерізання мозку на нижчому рівні, можуть продовжувати демонструвати періоди сну і неспанья в ділянках нижче місця перерізання, але без кори, яка активується чи гальмується, це не має ніякого значення.

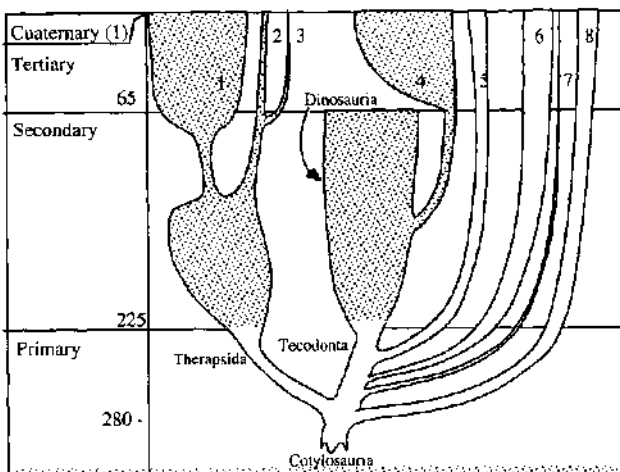


Рис. 11.11. Філогенетичні відношення у хребетних. Від примітивного дерева рептилій походить багато вимерлих груп, а також птахи (4), рептилії, включаючи черепах (8), лускаті (змії та ящірки) (6), крокодили (5), ринхоцефали (крюкоголові) (7), та ссавці, які поділяються на яйцекладних (однопрохідних) (3), сумчастих (2) та плацентарних (1). Затемнені ділянки представляють гомеотермічні групи. Ссавці та птахи мають схожий сон із двома типовими фазами. На протигагу до цього, у рептилій відсутні недвозначні ознаки поліграфічного сну. Приблизний час представлений з лівого боку у мільйонах років

Навпаки, у рептилій, які мають недорозвинену кору, стан активації розповсюджується вздовж стовбура мозку, в місця, де знаходяться первинні сенсорні ділянки інтеграції і кінцеві загальні шляхи. Отже, протилежні риси бадьорого стану рептилій і ссавців можуть бути результатом простого переключення від стовбурової до неокортикальної активації. Кортикальна активація може бути прирівняна до бадьорого стану ссавців, без будь-яких аналогів у рептилій, тоді як активація стовбура є унікальним і важливим субстратом бадьорого стану рептилій. Отже, схожість між повільним сном ссавців і бадьорим станом у рептилій більша, ніж здавалось, мала б бути між бадьорими станами обох.

Навпаки, для досягнення тієї самої мети, тобто, підтримання поведінкової активності, бадьорі стани не схожі ні в анатомічному, ні в нейрофізіологічному сенсі. Це наводить на думку про гомологію (спільне філогенетичне походження при незалежності функцій) між повільним сном ссавців і бадьорим станом рептилій. На рис. 11.12 представлена адаптована схема, на якій основні частини мозку ссавців представлені відповідно до ієрархічного відношення до трьох основних функціональних станів організму – стану бадьорості, повільного сну і швидкого сну. Кора перебуває на ієрархічній вершині протягом бадьорого стану. Вона здійснює найважливішу частину сенсорної обробки і поведінкових команд, тоді як нижчі центри лише забезпечують підтримку необхідних супровідних функцій, таких, як допоміжні рухи, гомеостатичні реакції, і т.д. Ситуація змінюється протягом повільного сну, оскільки кора залишається інактивованою протягом цього стану внаслідок діенцефального гальмування. Отже, мозковий стовбур (в даному випадку туди включений проміжний, середній і ромбоподібний мозок) знаходиться на верхньому ієрархічному рівні, тоді як кора – на самому низу (в цьому стані у людини – найглибше занурення у підсвідоме), але, оскільки стовбур перебуває на ієрархічній вершині, рівень гомеостатичної регуляції організму залишається високим. І, накінець, є окремі ієрархічні зміни протягом швидкого сну: тепер на вершині знаходиться найнижчий відділ

стовбура – ромбоподібний мозок. Протягом швидкого сну кора перебуває у повній активності, але залишається відділеною в сенсорному і моторному сенсі внаслідок ромбенефальних інгібуючих впливів. Як наслідок, вона розміщується другою в ієрархічному контролі. Стовбур лежить на найнижчому ієрархічному рівні під час цього стану, що узгоджується із низькими гомеостатичними можливостями організму під час швидкого сну. Недаремно людина в стані сомнамбулізму, який можливий під час цієї фази сну, виглядає повністю відстороненою, її ходження уві сні нагадує «сліпе бачення», а поведінку можна назвати «рептилієподібною». Стрілками вказані напрямки змін рівнів відповідно до переходів між трьома станами.

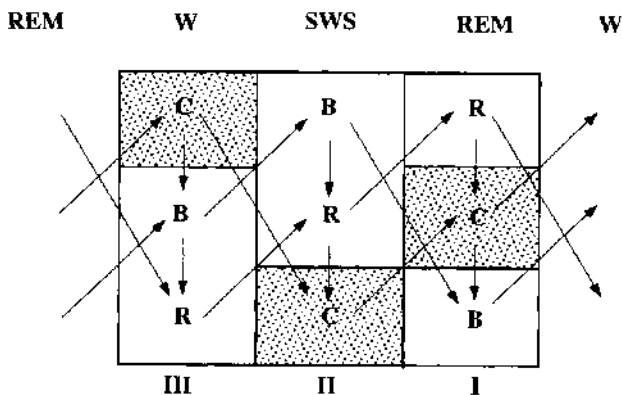


Рис. 11.12 Ієрархічні відносини між станами активності і ділянками мозку у ссавців. Пояснення в тексті. Примітки: W(III) – стан бадьорості; SWS(II) – повільний сон; REM(I) – швидкий сон; C – кора; B – стовбур; R – ромбоподібний мозок

На додачу до представлених переходів, є також один від швидкого сну до повільного, або від повільного до бадьорості, але немає прямого переходу від бадьорості до швидкого сну.

Щоб представити ті ж самі взаємозв'язки для рептилій, потрібно видалити заштриховані частини (кору). Очевидно, що колонки III і II є тепер ідентичними і вони містять без змін

зв'язки, описані для повільного сну ссавців. У рептилій не може бути бадьорого стану такого ж типу, як у ссавців (кортикальної активації). Це не означає, що вони не можуть бути активними, але їх активність досягається використанням тих же анатомічних утворів, які використовуються ссавцями для спання протягом повільного сну. Видалення кори із колонки I не спричиняє ніяких функціональних змін, ромбенефальне гальмування розповсюджується, спричиняючи інактивацію і у ссавців, і у нижчих хребетних. Отже, швидкий сон і інактивація пойкилотермних є і гомологами, і аналогами. Порядок нумерації колонок показує напрямок еволюційних змін від простих організмів лише із спинним мозком і зачатком ромбоподібного мозку, яким притаманні лише активність і відпочинок (колонка I), і до найскладніших із теленефальним нагромадженням, відповідальним за кортикальну бадьорість (колонка III).

11.5. Сон і консолідація пам'яті

Протягом останніх 30 років поле досліджень сну і пам'яті експоненціально розширюється, кількість публікацій за рік, які цитуються у Medline, подвоюється кожні 9-10 років, тобто швидше, ніж ріст кількості публікацій про сон і пам'ять окремо.

Оскільки пам'ять не можна вважати монолітною, не може бути і одного-єдиного механізму, який її створює або розвиває. Є декілька стадій консолідації пам'яті, які використовують відмінні мозкові процеси для здійснення окремих функцій, є різні види пам'яті. Якщо поєднати це із двома фазами сну, то отримаємо велику кількість можливих шляхів, за допомогою яких можна впливати на консолідацію пам'яті.

Дехто із дослідників вважає, що швидкий сон відіграє активну роль у консолідації пам'яті, і що післятренувальне підвищення тривалості швидкого сну відображає гомеостатичну відповідь на підвищену потребу у REM-залежній консолідації. Роль сну у консолідації декларативної пам'яті не є абсолютною, вона залежить від більш тонких аспектів інформації, яка консолідується. Наприклад, такі фактори, як важкість завдання, емоційність можуть значно впливати на ступінь залежності від

сну. Епізодична і семантична форми декларативної пам'яті можуть також по-різному залежати від повільного і ШРО-сну. Так, нещодавні дослідження демонструють, що ШРО-сон забезпечує мозковий стан, у якому доступ до слабких асоціацій селективно посилюється, так само як і гнучка, креативна обробка отриманої інформації. Також продемонстровано, що нічний сон може переключити внутрішній погляд на приховане правило і, таким чином, покращити стратегію знайдення рішення наступного ранку. Відомі насьогодні дослідження в цілому вказують на важливу і багатофакторну роль сну в обробленні декларативної пам'яті людини. Тоді як для оброблення простої неемоційної декларативної пам'яті, такої, як вивчення непов'язаних пар слів, відомості про роль сну суперечливі, отримана велика кількість даних про те, що і повільний, і швидкий сон вносять вклад у консолідацію комплексної емоційно-значущої декларативної пам'яті, вмонтованої у мережу попередньо-існуючої асоціативної пам'яті.

На відміну від декларативної пам'яті, упевненість у залежності процедурної пам'яті від сну є твердою і узгоджується із широким спектром функціональних систем, включаючи зорову, слухову і моторну. У багатьох дослідженнях переконливо продемонстровано, що зорове, слухове, моторне процедурне навчання є залежним від сну (як нічного, так і денного, повільного і швидкого). З дитинства всі пам'ятають, що віршик, який ввечері ніяк не запам'ятовувався, вранці наче «сам вискакував із голови». При цьому необхідно зважати на унікальний вклад різних станів мозку на різні форми та стадії консолідації пам'яті.

Поведінкові дослідження у людини і інших видів не залишають сумнівів, що сон грає критичну роль у післятренувальній консолідації пам'яті. Всі стадії сну, включаючи і його початок (стадію 1), залучені до одного чи декількох аспектів консолідації. Швидка і повільна фази сну містять численні унікальні електрофізіологічні риси. Багато із цих електричних феноменів залучені до процесів пластичності

шляхом потенціації чи депресії синаптичних зв'язків. Наприклад, припускається, що сонні веретена, які зазвичай проявляються у 2-й стадії повільного сну, продукують короткі пачки деполяризуючих входів до мішеней у неокортексі, які схожі на пачки розрядів, які використовуються експериментально для викликання довготривалої синаптичної потенціації (ДТП). Тета-хвилі, які реєструються у гіпокампі під час швидкого сну, значно посилюють індукцію гіпокампальної ДТП і вважаються посередником консолідації пам'яті.

Фазні події протягом швидкого сну, і особливо ПГО-хвилі (*понтно-генікуло-оципітальні спайки*), також асоціюються із навчанням. Протягом швидкого сну ПГО-хвилі виявляються фазно-замкнутими із активністю тета-хвиль. Це дозволяє припустити, що така активність, в залежності від фази зв'язку ПГО і тета-хвиль, може приводити або до посилення, або до послаблення синаптичних зв'язків, що є необхідним для ефективної пластичності. Для тварин широкого філогенетичного спектру показано, що залежні від сну патерни активності нейронних сіток стійко проявляються після навчання протягом бадьорого стану. Цей повтор подій гіпотетично переключає відмінні, але доповнюючі процеси в реактивованих нейрональних ансамблях. Припускають, що повільний сон відновлює представлення пам'яті через реверберацію в нейронній сітці, тоді як наступний швидкий сон посилює пам'ять для подальшого після сну пригадування через опосередковану генами синаптичну пластичність. Отже, гіпотетично повільний сон стабілізує, а наступний швидкий – посилює пам'ять.

Описано близько 100 генів, які специфічно експресуються протягом сну; майже така ж кількість експресується протягом бадьорого стану. Більше того, експресія цих генів протягом сну спостерігається лише у мозковій тканині. Така обширна експресія генів протягом сну особливо вражає, оскільки вона спостерігається за відсутності будь-яких специфічних завдань на навчання, які б здійснювались перед сном. Хоча, за деякими дослідженнями, експресія певних генів спостерігається під час

швидкого сну після попереднього навчання протягом бадьорого стану.

Механізми, за якими відбувається консолідація пам'яті під час сну, включають:

- синхронну активність мозку, таку, як ПГО-хвилі, сонні веретена, тета-ритм;
- зміни в регіонарній активації мозку і міжрегіонарній взаємодії;
- переключення в глобальній концентрації нейромодуляторів, включаючи ацетилхолін, норадреналін, серотонін, кортизол, гормон росту.

11.6. Сновидіння

Сновидіння є невід'ємною складовою сну. Впродовж нормального нічного сну, що триває близько восьми годин, кожна людина «бачить» декілька снів. При цьому переважна більшість снів не запам'ятовується і не згадується після прокидання, тому деякі люди помилково вважають, що їхній сон дуже рідко супроводжується сновидіннями. Разом з тим, більшість людей бачить сни, які добре запам'ятовуються і відтворюються. Сюжети таких снів дуже різноманітні, але майже завжди містять в собі елементи, які важко зрозуміти і пояснити. Відсутність однозначного контексту сновидінь є загадкою, а як всяка загадка, сновидіння досить часто породжували і породжують віру в їхнє особливе надприродне пророче значення, яке треба вміти тлумачити.

Однак, надприродність сновидінь ставилася під сумнів ще Арістотелем, який у своєму трактаті “Про сновидіння та їхнє тлумачення” розглядав сновидіння як залишкові плотські враження і пояснював їх незвичайні властивості пониженням рівня «розсудливості» під час сну і їх неконтрольними «переміщеннями» і «зіткненнями». Приблизно такої ж думки дотримувався і Цицерон, який вважав, що сновидіння — це «фантоми і видіння». Він стверджував, що не слід надавати їм більшого значення, ніж відчуттям, присутнім в стані сп'яніння або божевілля. На думку Цицерона, наприклад, для того, щоб

перевірити, чи буде плавання вдалим, краще не покладатися на сни, а проконсультуватися із знавцем своєї справи, наприклад, з мореплавцем.

Все ж дотепер в науці не існує єдиної точки зору щодо функціонального значення сновидінь. Дослідження останніх років показали, що сновидіння, ймовірно, виконують не одну якусь, а декілька функцій. Розширення і поглиблення дослідження сну у людини заперечили, здавалося б, твердо встановлений факт про те, що сновидіння виникають лише в фазу швидкого сну. Натепер переконливо доведено, що сновидіння характерні і для фази повільного сну. Зокрема, у деяких обстежуваних сновидіння у повільно хвильову фазу сну реєструються більш, ніж в 70% пробуджень. Правда, сни повільно хвильової фази більш короткотривалі, менш яскраві, менш емоційні, але більш зв'язні, ніж сни швидкої фази.

Наявність сновидінь в повільну фазу, таким чином, заперечує і те, що швидкий сон є фізіологічною основою для виникнення сновидінь. Доказом цього є і те, що у багатьох людей сновидіння можуть виникати вже на самому початку засинання або навіть тоді, коли людина просто розслаблено лежить із закритими очима в затемненій кімнаті. У дітей до 7-9 років, у яких в загальній картині сну частка швидкого сну є непропорційно високою, майже немає повідомлень про організовані складні сновидіння, а поява таких сновидінь чітко корелює з дозріванням у них зорово-просторових вмій. Сновидіння відсутні і при ряді неврологічних травм, за яких зберігається фаза швидкого сну.

Що ж до джерел, які визначають характер сновидінь, то до цього часу вони точно не встановлені. Думка Зигмунда Фрейда про те, що в сновидіннях виявляють себе сильні, неприйнятні, підсвідомі бажання і потреби, розглядається натепер як можлива, але як така, яку вкрай важко перевірити експериментально. Те, що джерелом сюжетів сновидінь можуть бути якісь внутрішні механізми самого мозку, впливає із багатьох експериментальних досліджень, в яких показано, що зміст сновидінь дуже мало залежить від зовнішніх подразників,

які діють під час самого сну. Якщо ж іноді зовнішні подразники і включаються в тканину сну, то, власне, вони лише влітаються в сюжет сновидіння. Виявилось, що сновидіння мало залежать і від стану внутрішніх органів, наприклад, від того, голодні ми чи хочемо пити. Так, відмова обстежуваними від прийому рідини впродовж 24-х годин перед сном не приводила до якихось яскравих сновидінь швидкої фази, пов'язаних із спрагою. Лише у третини обстежуваних були сновидіння, які певним чином можна було пов'язати з питтям. Встановлено, що у 80-95% періодів швидкого сну у чоловіків спостерігається повна чи часткова ерекція, однак лише 12% сновидінь чоловіків мають сексуальне забарвлення. З іншого боку, у пацієнтів з розривом спинного мозку, коли повністю перериваються відчуття від статевих органів, спостерігаються сновидіння, які містять в собі переживання оргазму. Мало впливає на характер сновидінь і та діяльність, якою ми займалися перед сном. Наприклад, перегляд перед сном фільмів жахів не призводить до появи страхів у сновидіннях. Звичайно, перегляд таких фільмів абсолютно не рекомендований перед сном тому, що збудження, яке викликає такий фільм, іноді просто не дозволяє мозкові заснути, а не те що бачити сни.

Тривалість певного сновидіння займає приблизно такий же проміжок часу, який був би потрібен, якби ця подія відбувалася реально. Такі спостереження спростовують існуючу раніше думку про те, що сновидіння може розгортатися миттєво.

Окремі сновидіння впродовж всього нічного сну можуть бути певним чином пов'язані, але вони абсолютно не є схожими на послідовні розділи якоїсь книги, скоріше за все, вони нагадують окремі короткі історії.

Більшість снів впродовж ночі практично не відрізняються від наших звичайних думок і переживань в стані бадьорості. Однак загалом сновидіння користуються незаслуженою славою дуже дивних і емоційних тому, що спонтанно згадувані нами є сновидіння, які ми бачимо перед вранішнім прокиданням. Справді, саме ці сновидіння є найбільш тривалими і найбільш яскравими. Загалом же думки, страхи, фантазії і емоції снів

конкретної людини цілком співпадають з її характером, її індивідуальністю та залежать від її діяльності в стані бадьорості.

Більшість сновидінь кольорові. Загадкою є те, що приблизно 20-30% сновидінь чорно-білі.

Частота сновидінь зростає під час захворювань, складних життєвих ситуацій. Відомо, що у 38% літніх людей після діагностики порушень швидкого сну виникає паркінсонізм, причиною якого вважають дегенерацію допамінергійних нейронів чорної речовини. Отже, порушення швидкого сну у літньому віці може розглядатись як маркер майбутнього паркінсонізму.

Припускають, що у теплокровних тварин також бувають сновидіння, про що свідчать спостереження за їхньою поведінкою під час сну, а також деякі експериментальні дані із застосуванням ЕЕГ і методу умовних рефлексів.

11.7. Патологічні форми сну

Найвідомішою патологічною формою сну є *гіперсомнія*, тривалість якої у людини коливається до кількох тижнів (звичайно кілька діб) і яка не залежить від навколишньої обстановки.

Однією з форм гіперсомнії є *летаргія* (від грец. *letha* — річка забуття в давньогрецькій міфології і грец. *argia* — бездіяльність), під час якої на фоні повної м'язової нерухомості зберігаються до певної міри психічна активність, зір, слух. Зовні хворі мають вигляд людей, які нормально сплять. Очі у них заплющені, зіниці звужені, температура тіла, дихання і частота скорочень серця знижені.

Істерична гіперсомнія звичайно продовжується 5—6 діб, хоча може тривати роками. Найчастіше вона розвивається у людей з підвищеною здатністю до навіювання, яскравим емоційним життям або виникає в небезпечних чи критичних ситуаціях, унаслідок сильного емоційного збудження. В Україні у 1954 р. Н. А. Лебедина у віці 34 років заснула внаслідок чергового нервового напруження і проспала 16 років.

Цікаво, що ЕЕГ під час істеричної гіперсомнії не відрізняється від ЕЕГ у стані неспання. При зовнішній стимуляції виникає десинхронізація електричної активності і депресія альфа-ритму. Отже, напади істеричної гіперсомнії не можна вважати справжнім фізіологічним сном.

Ще однією патологічною формою сну є *сноходіння* (лунатизм), коли людина прокидається вночі і починає ходити по кімнаті, блукати по вулицях. Сноходіння виникає внаслідок порушення системи висхідної неспецифічної активізації мозку. Говоріння під час сну є нешкідливим явищем, що трапляється протягом життя практично у кожної здорової людини.

В більшості випадків незначним порушенням сну вважається хропіння під час сну, яке може виникати від багатьох і досить різноманітних причин, таких, наприклад, як запальні процеси в дихальних шляхах, зниження м'язового тонузу глотки, ожиріння, паління тощо. Однак хропіння може супроводжуватися таким серйозним захворюванням, як *синдром обструктивного апное* (раптова зупинка дихання уві сні, яка у важкій своїй формі може доходити до 1,5—2 хвилин). На фоні гіпертонії, ішемічної хвороби серця, стенокардії, схильності до інсульту або інфаркту таке переривання дихання може призвести до фатального результату.

11.8. Гіпноз

Хоча гіпнотичний (від грец. *hypnos* — сон, *hypnoo* — присипляти) стан живих істот відомий людству з найдавніших часів, проте загальноприйнятої теорії гіпнозу немає донині. “Тваринний гіпноз”, або *імобілізаційний рефлекс*, спостерігається у всіх тварин під час їх раптового насильницького знерухомлення. Характерною властивістю цього стану є ригідність м'язів, брак рухових реакцій і нечутливість до зовнішніх подразників. Такий стан звичайно може тривати від кількох секунд до кількох годин.

Розрізняють кілька стадій гіпнозу: *сонливість* (перша стадія), *легкий сон* (друга стадія) і *сомнамбулізм* (від лат. *somnus* — сон + *ambulo* — бродити) — сноходіння, лунатизм (третя стадія).

Майже всі люди легше або важче піддаються гіпнозу, але справжній, повний гіпнотичний стан — стадія сомнамбулізму, під час якої людина повністю підкоряється наказам гіпнотизера і не пам'ятає потім, що з нею відбувалося під час сеансу, можливий у 20—25 % людей.

Гіпнабельність людини залежить від багатьох чинників: віку, типологічних особливостей, функціональної асиметрії мозку. У гіпнотичному бездіяльному стані посилюється активність правої і послаблюється — лівої півкулі, але в разі встановлення мовного контакту з гіпнотизером (“рапорт”) різко зростає активність лівої півкулі, де знаходиться руховий центр мови Брока.

Психічні функції під час гіпнозу можуть бути значно змінені. За допомогою словесного навіювання можна викликати у людини досить значні відхилення у сприйманні нею довколишнього світу і самої себе: можна змінити якість відчуттів, викликати галюцинації, деякі зміни особистості. Проте примусити людину виконати якісь дії, що суперечать її морально-етичним нормам, неможливо. Під час гіпнозу власна особистість людини ніколи цілком не зникає, не змінюється і не поступається місцем “новій” особистості.

Навіювання під гіпнозом відбувається на підсвідомому рівні і значною мірою залежить від авторитету того, хто навіює. Слід зазначити, що навіювання обов'язково міститься у будь-якому спілкуванні людей. Навчання — це теж навіювання ідей та уявлень про зовнішній світ і його закони.

Нейрофізіологічні дослідження показали, що ЕЕГ людини під час гіпнозу практично не відрізняється від її ЕЕГ у стані притомності. Головна особливість гіпнотичного стану полягає в одночасній появі на стадії сомнамбулізму у двох-трьох ділянках головного мозку надповільних електричних потенціалів хвилинного діапазону: декасекундних коливань з частотою 3—5 за 1 хв і секундних періодів підвищеної частоти — 10—16 коливань за 1 хв, які накладаються на декасекундний ритм.

РОЗДІЛ 12

ПСИХОФІЗІОЛОГІЯ УВАГИ

Інтерес до проблеми уваги та її психофізіологічних механізмів відродився в середині 60-х років ХХ ст. Характерна для початку цього сторіччя втрата інтересу до процесів уваги пов'язана з сильним впливом на психологію біхевіоризму, який заперечував роль психіки в поведінці і діяльності людини. Біхевіористи відкидали роль активності суб'єкта в поведінці і тому виключали можливість використання таких понять, як „увага” та „свідомість”.

Інша причина ігнорування проблеми уваги пов'язана з сильним впливом гештальтпсихології на формування наукового мислення. Формування гештальта підкоряється своїм власним законам, таким, як групування частин в напрямку максимальної простоти, близькості, рівноваги, тенденція будь-якого психологічного феномена приймати більш певну, чітку, завершену форму, яка не потребує процесів уваги.

Поява нового напрямку в прикладній психології – дослідження діяльності людини-оператора, яка слідує за цифрами, шкалами, пультом керування в період ІІ світової війни та по її закінченні – стимулювала інтерес до уваги.

В подальшому проблема уваги стала центральною при вивченні психологічних механізмів пізнавальних процесів – сприйняття, пам'яті, мислення, прийняття рішень. Увага інтенсивно вивчається у зв'язку з виявленням факторів, які впливають на ефективність діяльності людини, включаючи її навчання. Увага включена в контекст вивчення механізмів регуляції рівня бадьорого стану, функцій модулюючих систем мозку, а також свідомості.

Багато в чому уявлення про увагу і її функції інтуїтивно були описані більше 100 років тому Уільямом Джеймсом, який дав їй таку характеристику: "Увага – це оволодіння розумом в чіткій і яскравій формі одним з декількох наявних об'єктів. Суть цього

процесу – фокусування, концентрування свідомості. Увага приводить до відволікання від деяких речей для того, щоб можна було ефективно зайнятись іншими. Стан уваги протилежний розсіяній, затемненій свідомості”.

Сьогодні увагу визначають як зосередженість діяльності суб'єкта в даний момент часу на якомусь реальному чи ідеальному об'єкті (предметі, події, образі, судженні і т.п.). По суті мало чим відрізняється від опису, зробленого Джеймсом.

Увага – самостійний психічний процес, основними функціями якого є реагування на значущі (релевантні) для організму подразники (відмінність уваги від свідомості – див. розділ «Свідомість»). Роль уваги – відбирання із величезного потоку інформації, яка поступає до організму, тієї невеликої її частини, яка має основне значення на даний момент, і нехтування іншою. Інформація має певним чином фільтруватись. Фільтр може бути або автоматичним, у випадку мимовільної уваги, або довільним, у випадку довільної уваги. Моделі довільної уваги, які розвиваються в рамках когнітивної психології, визнають існування центрального керуючого чи організуючого механізму, який відбирає те, на що має звертатись увага. Проблема в тому, що і дотепер про цей процесор мало що можна сказати крім того, що він існує. Суперечки точаться як на гностичному рівні (проблема гомункулюса, про яку більше йдеться в розділі «Свідомість»), так і на нейрофізіологічному (які структури виступають в ролі фільтра, чи є система розподіленою, а чи це якась одна структура мозку здійснює наглядові функції). Особлива роль уваги підкреслюється в конвекціоністських теоріях, в яких основним є уявлення про паралельно-розподілену систему обробки інформації, яка складається із багатьох нейронних спеціалізованих модулів. В такій системі переробка інформації відбувається паралельно і може бути розподілена відразу по багатьох компонентах, розсіяних по різних відділах і рівнях ЦНС. Пам'ять вмонтована у цю систему у вигляді стійких чи тимчасових сполучень модулів. При цьому функція уваги полягає у вибірковій організації взаємодії окремих модулів

паралельно-розподіленої системи, що забезпечує узгоджену (когерентну) і гармонійну поведінку.

12.1. Характеристики і види уваги

До основних характеристик уваги відносять:

- *Селективність* (вибірковість) уваги – визначає її спрямованість на певний аспект, на його фізичну чи лінгвістичну характеристику.
- *Об'єм уваги* вимірюється кількістю одночасно чітко усвідомлюваних об'єктів і характеризує ресурси уваги людини. Об'єм уваги близький до об'єму короткотривалої пам'яті і складає 7-9 стимулів, або елементів. Ефективність виконання другого завдання часто використовують в якості міри запасів ресурсів уваги, які не задіяні першим, основним завданням.
- *Розподіл уваги* – розподіл її обмежених ресурсів для одночасного виконання двох чи більше завдань. Часто використовують в дослідженнях з дихотичним прослуховуванням.
- *Стійкість* – визначається за тривалістю виконання завдання, яке потребує неперервної уваги, наприклад, оператор при виявленні ним рідких та слабких сигналів на екрані монітора.
- *Переключення уваги* – можливість більш чи менш легкого переходу від одного виду діяльності до іншого.

Психологи виділяють три види уваги:

Довільна чи активна увага – характеризується спрямованістю суб'єкта на свідомо обрану ціль.

Мимовільна, пасивна увага – виражається в переключенні уваги на несподівані зміни фізичних, часових, просторових параметрів стимулів чи на появу значимих сигналів.

Постдовільна увага – проявляється в процесі опанування діяльністю і захопленні виконуваною роботою. Не потребує зусиль волі, так як підтримується зацікавленістю до неї. Цей

вид уваги оперує лише в теперішньому часі, тоді як довільна увага може бути спрямована як в минуле, так і в майбутнє.

В перших дослідженнях уваги основні відмінності проводили між *ранньою* і *пізньою* увагою. Увага моделювалась як селективний фільтр, і основне питання було в тому, чи цей фільтр спрацьовує перед когнітивним обробленням інформації, чи після. Цілісну теорію уваги першим розробив Бродбент (1958). Іншу модель розробили Дойч і Норман.

Фільтр Бродбента Фільтр Дойча-Нормана

Стимул → виявлення → | розпізнавання → | повторення і вибір реакції → реакція-відповідь

В обох моделях визнається обмежена здатність до оброблення інформації. В моделі Бродбента фільтр розміщений набагато раніше. За моделлю Дойча-Нормана перш, ніж відбудеться вибір інформації, всі сигнали знаходять собі відповідність у пам'яті, де відбувається деякий мінімальний аналіз їх значення, після чого запускається механізм вибіркової уваги. Подальші дослідження, за якими виявилось, що навіть неусвідомлювані стимули можуть оброблятися до високого ступеня, створили певні проблеми для теорій фільтрів.

Інший підхід пропонує дещо проблематичний поділ на *висхідну* (bottom-up) і *низхідну* (top-down) системи уваги. Ці дві системи мають різні назви в літературі, що дещо ускладнює розуміння (табл. 12.1).

Висхідна система спрацьовує внаслідок дії зовнішніх стимулів, таких, наприклад, як спалах світла, несподіваний шум, або будь-який подразник, який має вроджену або вироблену важливість, наприклад, вигляд хижака або звук вашого імені. Такі стимули викликають сильніші нейронні відповіді, ніж менш “промовисті” стимули, незалежно від завдання, оточення або тренування. Цікаво, що стимулу недостатньо бути прямо перед вашими очима, щоб ви звернули на нього увагу, і про це свідчать дослідження “сліпоти внаслідок неуважності

(“inattentional blindness”) та “мінливої сліпоти” (“change blindness”).

Низхідна увага, як вважається, виникає від внутрішніх стимулів, таких, як пам'ять і думки.

Таблиця 12.1

Різні назви низхідної та висхідної уваги, що зустрічаються в літературі

Висхідна увага	Низхідна увага
автоматична	контрольована
та, яка спонукається стимулом	спрямована ціллю
пасивна	активна
екзогенна	ендогенна
bottom-up	top-down

На жаль, обидві назви - “висхідна” і “низхідна” - мають і буквальне, і метафоричне значення, і можуть означати як напрямок обробки, так і рівень автоматичності. Справа в тім, що виявлені як автоматичні низхідні, так і контрольовані висхідні ефекти уваги. Інша важкість класифікації полягає в тому, що ефекти уваги можуть рухатись у зворотному напрямку, по зворотних петлях. Все це потрібно враховувати, знайомлячись із загальноприйнятою класифікацією уваги.

Фокусування уваги на певному сигналі приводить до модуляції активності нейронних систем, які беруть участь у його сприйнятті. Виявлене зростання амплітуди компонентів ВП з латентністю більше 60 мс на релевантні сигнали порівняно з нерелевантними. Також виявлена залежність від локалізації відведення. Більшість змін при посиленні уваги спостерігається у вторинних сенсорних ділянках, що свідчить про певну обмеженість обробки інформації низького рівня (low-level), яка знаходиться поза увагою, що частково пояснює явище „інтерференції” релевантних і не релевантних ознак сигналу. Можливо, зміна активності сенсорних асоціативних ділянок відображає низхідний (top-down) характер модулюючих ефектів вибіркової уваги. Хоча отримані відомості і відносно зміни

функціонального стану первинних сенсорних кіркових зон при вибірковій увазі. Ці факти свідчать на користь того, що обробка зовнішньої інформації в проекційних зонах підкоряється не так задачі повного і вичерпного описання оточуючого середовища, як потребі адаптивної поведінки і, отже, більшою мірою визначається значимістю цієї інформації для організму. Явище вибіркової модуляції кіркової активності за уваги і дані про її низхідний (top-down) характер ставлять питання про джерела і механізми таких локальних впливів.

12.2. Автоматичні і контрольовані процеси обробки інформації

Більшість процесів в мозку, пов'язаних з обробкою інформації, протікають автоматично і не потребують від суб'єкта спеціальної уваги.

Н.Попер і К.Снайдер (1975) виділили 3 основних критерії відмінності автоматичних процесів від контрольованих:

- автоматичні процеси характеризуються мимовільністю і протікають без зусиль суб'єкта, не потребують звернення до ресурсів організму, можливості якого обмежені;
- не досягають рівня свідомості;
- не взаємодіють (не інтерферують) з будь-якою поточною психічною (інтелектуальною діяльністю, тобто не порушують її).

Автори стверджують, що більшість складних, але звичних мислительних процесів можуть протікати автоматично. В якості прикладу – ефект Струпа: суб'єкт не може уникнути обробки тих властивостей, які він і хотів би проігнорувати. Цей ефект показує, що обробка сенсорної і семантичної інформації може протікати паралельно і автоматично. Обстежуваному пред'являють слова – назви кольорів, написані чорнилами різного кольору. Його завдання назвати колір чорнил. Якщо семантичні компоненти співпадають з сенсорними – реакція прискорюється, якщо ні – сповільнюється. Таким чином, семантична інформація обробляється незалежно від установки суб'єкта, паралельно аналізу перцептивних властивостей стимулу. Інтерференція виникає не між процесами обробки

сенсорної і семантичної інформації, а на етапі запуску виконавчої реакції, між мовною реакцією, якої потребує завдання, та імпульсом, який стимулює мимовільне мовне відтворення прочитаного слова – назви кольору.

Автоматична обробка семантичної інформації описана і для дихотичного прослуховування. Ефекти іррадіації збудження з першої сенсорної системи в другу і назад також є процесами, які протікають автоматично.

Обробка сенсорної інформації нейронними детекторними системами, які створюють базу сенсорних даних для формування відповідних образів і їх слідів у пам'яті, теж протікає автоматично. Р.Наатанен пов'язує ці процеси з досвідомим етапом обробки інформації – передумавою. В складі ВП вона представлена негативністю неузгодження. Передумавга виявлена не лише в стані притомності, але й уві сні. Ще один приклад автоматичних процесів – перехід сенсорної інформації в сенсорну пам'ять (іконічну). Відомо, що цифри, які поширюють через ігнорований канал, можуть бути відтворені не пізніше, ніж через 5 с – час, протягом якого слід від стимулу зберігається в сенсорній пам'яті.

Поділ когнітивних процесів на автоматичні і контрольовані у багатьох випадках (але не завжди) узгоджується з розподіленням уваги на мимовільну та довільну. Передумавгу одні дослідники протиставляють довільній увазі, інші розглядають як автоматичний процес, який передуює появі мимовільної уваги.

Обидва види уваги – мимовільна і довільна – пов'язані між собою і є компонентами однієї, більш складної системи, спрямованої на пристосування організму до виживання. Функції зовнішньої, мимовільної уваги – реагування на стимули, оцінка їхнього біологічного значення, ступеню загрози чи корисності. І якщо таке їх значення виявлене, вони передаються вже до системи спрямованої уваги для організації подальшої адаптивної поведінки.

12.3. Мимовільна увага

Мимовільну увагу відносять до феномену переключення уваги на стимул, який раніше уваги не привертав. Протікає цей процес автоматично і не потребує спеціальних зусиль. Основу мимовільної уваги складає *орієнтувальний рефлекс* (ОР). Особливістю його є те, що він виникає як безумовний (вроджений) під час появи будь-яких нових, незвичних або надто сильних подразників, а протікає як умовний: зокрема, загашується під час повторного застосування нейтральних подразників, тобто таких, які на даний момент не є значущими для організму.

Спочатку виникає *генералізований ОР*, пов'язаний із збудженням РФ стовбура мозку. Характеризується ЕЕГ-активацією, яка охоплює всю кору досить довгий час (тонічна форма ОР). Генералізований ОР швидко згасає, приблизно за 10-15 застосувань індиферентного стимулу.

Локальний ОР більш стійкий до згасання, потребує 30 і більше застосувань стимулу. Його виникнення пов'язують із активацією неспецифічного таламуса. При локальному ОР ЕЕГ реакція активації зберігається в сенсорній корі, яка відповідає модальності повторюваного подразника. Тривалість реакції зменшується, вона стає фазичною, з'являється лише на вмикання і вимикання стимулу. ОР може згасати і відновлюватись.

Нейрони В і Т в полі САЗ гіпокампа відповідають на новий стимул протилежними реакціями. Нейрони В (новизни) збуджуються, нейрони Т (тотожності) – гальмуються. Реакції цих нейронів протилежно впливають на активуючі та інактивуючі системи мозку. Сукупна дія обох груп нейронів збільшує відношення стимулу до шуму, підвищуючи тим самим надійність системи, яка детектує новизну. Звичний стимул перестає збуджувати активуючу і гальмувати інактивуючу систему мозку. Виникнення ОР на зміну звичної стимуляції пояснюється тим, що вона активує нові, ще не підкорені пластичним змінам синапси нейронів новизни і тотожності в гіпокампі.

Безумовні ОР – кінцева ланка серії операцій, які представляють автоматичну обробку інформації.

12.4 Довільна увага. Керуючі структури. Роль фронтоталамічної системи

Мозкові системи, які беруть участь в процесах уваги, поділяють на структури-адресати і джерела керування.

Роль керуючих структур полягає в формуванні функціональних систем, які об'єднують кіркові і підкіркові утвори. В якості основної керуючої структури розглядається *лобна кора*. Її функціям приписують увагу, вирішення конфліктів, корекцію помилок, гальмівний контроль і емоційну регуляцію. Умовою активації лобних відділів кори є необхідність вибіркового довільного реагування на певну ознаку об'єкта.

Під впливом уваги до стимулу кровоток посилюється не лише в сенсорних зонах кори, але і у фронтальних ділянках мозку, де виділяють 2 зони: фронтальну і префронтальну кору. У фронтальній корі місце, де збільшується кровоток, залежить від модальності стимулу, який привертає увагу. Для зорової, слухової та соматосенсорної модальності в цій зоні були отримані різні патерни посилення локального мозкового кровотоку. У префронтальній корі посилення локального мозкового кровотоку пов'язано з увагою і не залежить від модальності.

В результаті застосування ПЕТ М.Познером виділені дві системи уваги. *Задня зорово-просторова і передня системи уваги*. Дослідники вважають, що задня парієтальна кора не активується при зоровому пред'явленні слів. Але вже прості завдання, які потребують від обстежуваного контролю за стимулами, які поступають через зоровий вхід, чи їх уявлення подумки, посилюють мозковий кровоток в задній тим'яній ділянці кори – задня система уваги.

Передня система уваги знаходиться в передній пояській звивині медіальної частини лобної кори. Відповідальна за формування „уваги до дії” і бере участь в семантичних

операціях, які приводять до вибору потрібної реакції. В досліджах Carter C.S., Stuss D.T. та ін. за даними фМРТ виявили, що за когнітивний контроль активності відповідають зона дорзолатеральної префронтальної кори (поле 9 за Бродманом) – на зовнішній поверхні лобної частки, і передня поясна звивина (поле 24 і 32) – на внутрішній поверхні лобної частки. Ці ділянки активуються, коли обстежувані утримують в оперативній пам'яті послідовності одиниць інформації, які поступово зростають, або коли два завдання вирішуються одночасно.

Передня поясна звивина більше активується, коли завдання потребують розподіленої уваги і коли вирішується завдання на дивергентне мислення. Більш виражена активація передньої поясної кори (ППК) корелювала з кількістю помилок, а переважання активації дорзо-латеральної пре фронтальної кори (ДЛПФК) спостерігалось при зменшенні кількості помилок.

Картер з колегами роблять припущення, що ДЛПФК може бути залучена у виникнення і підтримання рівня уваги до предмету, тоді як ППК може бути залучена в оціночні процеси, такі, як відслідковування помилок чи наявність інформаційного конфлікту під час відповіді. *Роль ППК полягає у виявленні конфлікту, а ДЛПФК забезпечує його вирішення.* Можливо, ця особливість префронтальної кори пов'язана з іншою її функцією – участю у процесах оперативної пам'яті, що створює умови для збереження інформації про релевантний сигнал під час реалізації вибіркової уваги. Збереження в робочій пам'яті інформації про релевантний сигнал робить можливим успішне ігнорування нерелевантних ознак.

М.Познер із співав. запропонували нейрофізіологічну модель, за якою процеси уваги мають свою власну анатомічну базу, яка знаходиться у взаємодії із аналізаторними і руховими системами. *Мимовільна (екзогенна) і довільна (ендогенна) увага забезпечується відповідно задньою і передньою морфо функціональними системами:*

Мимовільна система уваги (задня) включає в себе тім'яну кору, подушку таламуса і верхні горби 4-горбикового тіла.

Ключовими структурами ендогенної (передньої) системи уваги є ППК і ДЛПФК, які тісно пов'язані з базальними гангліями, лімбічними і таламічними ядрами.

Обидві системи взаємодіють через внутрікіркові і підкіркові структури. На думку Познера, основним джерелом низхідних впливів на системи специфічної обробки сигналів і рухові процеси є ППК правої півкулі. На думку інших авторів, основну роль у забезпеченні цілеспрямованого контролю і програмуванню процесів обробки значимої інформації відводиться префронтальній корі.

Функції префронтальної кори як основної структури – джерела довільної уваги - забезпечуються завдяки тісній взаємодії з мотиваційними, аналізаторними і руховими системами. Ця взаємодія значною мірою обумовлена зв'язками із підкірковими, перш за все таламічними утворами.

12.4.1. Підсистеми активації

Виділяють три системи, які беруть участь в регуляції рівня бадьорого стану й активації (Рис. 12.1).

Стовбури-таламо-кортикальна. В 1955 р. Джаспер запропонував теорію про дифузно-проекційну таламічну систему, згідно якої неспецифічні ядра таламуса через лінії своїх проєкцій на кору викликають на ЕЕГ реакцію десинхронізації.

Нейрони кори під час реакції десинхронізації виявляють наступні ознаки активації:

- зниження порогу збудливості на адекватний подразник;
- посилення полімодальності – під впливом неспецифічної активації нейрон починає відповідати на стимули тих модальностей, які він до того ігнорував;
- збільшення лабільності нейронів, що виявляється у вигляді вкорочення циклів відновлення ВП;

ЕЕГ прояви активації:

- пригнічення, блокада альфа-ритму;
- збільшення низькоамплітудної активності;
- посилення гамма-коливань – високочастотна синхронізація нейронної активності.

Таламічна неспецифічна система викликає появу в корі локальних форм активації й інактивації. Показано таламічне походження сонних і барбітурових веретен кори, визначені розміри ділянок кори і таламуса, що утворюють лінії проекції, за якими з таламуса розповсюджуються на кору синхронізуючі і десинхронізуючі впливи. Вирахували і припустили, що в специфічному таламусі існує близько 25-30 тис. локальних пейсмерів повільнохвильової активності, що співпадає з кількістю колонок у корі однієї півкулі kota. Згідно цієї теорії локальних пейсмерів специфічного таламуса, кожен із таких пейсмерів контролює одну з коркових колонок через ті ж нейрони, які передають у кору специфічну інформацію. В залежності від режиму роботи локального пейсмерера в кору локально приходять збуджуючі або гальмівні впливи.

Генералізована активація охоплює обширні зони кори. Її походження пов'язують із функцією РФ стовбура. Генералізована активація більш тривала і швидше згасає порівняно з локальною активацією таламічного походження. Вважають, що функція стовбурової неспецифічної системи полягає в підтриманні в мозку певного функціонального стану, тоді як неспецифічна система в неспецифічних і специфічних ядрах таламуса пов'язана із селективною увагою.

Кора отримує обширні проекції від 4-х медіаторних систем: дофамінергійної, норадренергійної, серотонінергійної та ацетилхолінергійної, але лише останню пов'язують з активацією кори. Атропін, вибірково блокуючи мускаринові холінорецептори, блокує збуджувальний ефект ацетилхоліну при локальному накладанні на кору. Однак дотепер лишається незрозумілим, через які шляхи РФ середнього мозку поширюється активація на кору. Найімовірніше, через базальну холінергійну систему переднього мозку, яка моносинаптично проектується на кору.

Базальна холінергійна система. Головна структура – *ядро Мейнерта (n.basalis) та SI (substancia innominata)*. Приймає участь у регуляції циклу сон-бадьорість та у кортикальній активації. До складу входять активуючі і гальмівні структури.

Активуючі структури (NB та ін.) підтримують бадьорий стан – „нейрони, пов’язані з бадьорістю”. Рівень активності таких нейронів змінюється паралельно циклу бадьорість-сон, зростаючи найбільше під час бадьорості та парадоксального сну.

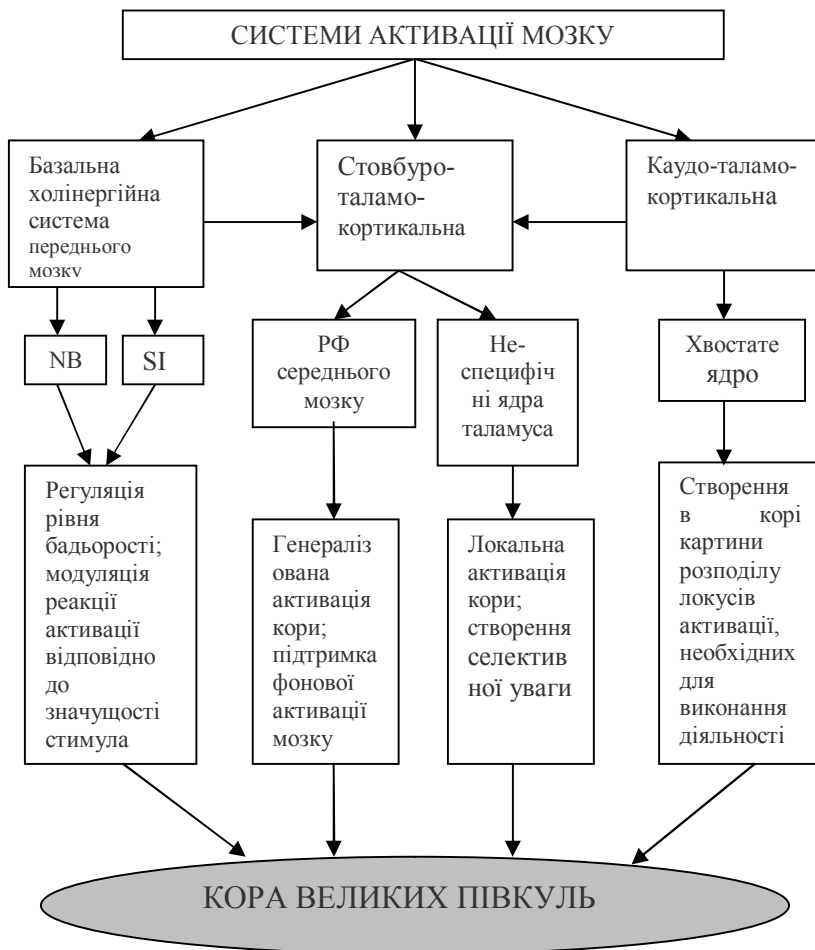


Рис. 12.1. Мозкові системи активації, які причетні до регуляції рівня притомності та рівня активованості.

NB - ядро Мейнерта (*n.basalis*); SI - *substantia innominata*

„Нейрони, пов'язані з бадьорістю” контролюються неспецифічною системою середнього мозку та мосту (через глутаматові рецептори), та заднього гіпоталамуса, який також має власну проекцію на кору і бере участь у регуляції поведінкової активації. Інактивацію цих нейронів викликають серотонінергійні волокна ядер шва і клітини блакитного місця.

Гальмівні структури базальної холінергійної системи представлені *магноцелюлярним преоптичним ядром та ядром діагонального пучка*, вони знаходяться в реципрокних відносинах з активуючими структурами. Крім того, в контролі сну бере участь зовнішня гіпногенна система: медіальна преоптична область та передній гіпоталамус, що закінчуються на активаційних холінергійних структурах переднього мозку гальмівними синапсами.

Більша частина нейронів переднього мозку реагує на умовні сигнали, що пов'язані з винагородою, і не відповідає на умовні стимули покарання. Передбачають, що в базальній холінергійній системі представлений *механізм вибіркової уваги до значимих стимулів*, який забезпечує їх обробку у відповідних ділянках кори.

Холінергійна активуюча система знаходиться під впливом кори, хоча кількість проекцій від сенсорних і моторних зон і невелика. Найбільш значні кортикофугальні шляхи до переднього мозку утворені волокнами від *очнолобової, острівцевої та особливо від префронтальної кори*.

Створюючи локальну активацію в корі, холінергійні нейрони переднього мозку взаємодіють із таламо-кортикальною неспецифічною системою, що доводиться наявністю проекцій та додаткових виходів на кору через таламус. Припускають, що впливаючи на кору прямо та через таламус, вони можуть модулювати її реакції активації відповідно до значущості стимулу.

Каудо-таламо-кортикальна система. Базальні ганглії, що утворюють стріопалідарну систему, представлені комплексом ядер, що розташовані в білій речовині півкуль головного мозку. Їх основні функції пов'язані з керуванням рухами, реалізацією

вродженої поведінки та набутих навичок. Окрім цього, стріопалідарна система бере участь в у формуванні вибіркової активації неокортексу, забезпечуючи готовність аферентних, асоціативних та еферентних ланок до виконання конкретного завдання. Саме вона розподіляє активаційні ресурси довільної уваги відповідно до вимог, що висувуються завданням, чи поведінкою, яка має бути реалізована. Стріопалідарна система знаходиться під контролем лімбічної системи та неокортекса. Прилегле та хвостате ядра фільтрують сигнали від лімбічної системи (емоційний мозок) та від церебральної кори (когнітивний мозок) через механізм активації ДА-нейронів. Стріатум бере участь в розподілі висхідної неспецифічної активації через таламус – систему, що визначає локальну активацію. Під впливом стріатума картина розподілення активації в таламусі починає відповідати мотиваційному збудженню та кортикофугальним сигналам, що поступають на стріатум. На рівні кори ця картина трансформується у *патерн активації, який відповідає вимогам, що поставлені завданням, чи реалізації цілеспрямованої поведінки.*

Всі три системи активації, здійснюючи свої специфічні функції, разом з тим мають спільні входи і виходи. Створюючи свої локальні ефекти активації, всі системи мають вихід на кору через таламус:

- Стовбурово-таламо-кортикальна система використовує таламус для локальної активації як компонента орієнтовного рефлексу.

- Базальна холінергічна система переднього мозку через таламус здійснює коркову активацію на значимі стимули.

- Каудо-таламо-кортикальна система також використовує таламус для створення в корі картини розподілу локусів активації, необхідних для виконання тієї чи іншої діяльності.

Кортикофугальні впливи, головним чином з префронтальної кори, досягають холінергічної активаційної системи через стріопалідарну систему. Генералізована реакція активації, що викликається сенсорними стимулами внаслідок активації РФ середнього мозку, опосередкована холінергічною системою

переднього мозку. Остання має пряме відношення до регуляції циклу сон-бадьорість, що зближує механізм генералізованого орієнтовного рефлексу з функціональним станом бадьорості.

Префронтальна кора і структури таламуса складають єдине функціональне ціле – фронто-таламічну регуляторну систему. Особливе місце у її структурі займає медіодорзальне ядро таламуса (МДЯТ). Саме це ядро є основним аферентом префронтальної кори. МДЯТ має аферентні зв'язки практично з усіма структурами лімбічної системи, включаючи поясну звивину, і таким чином виступає як головне джерело мотиваційних впливів на ПФК. В свою чергу, еферентні проєкції від ПФК до МДЯТ можуть служити морфологічною основою для регуляції мотиваційних процесів з боку лобної кори. Згідно концепції російського психофізіолога А.С. Батуєва, об'єднання в рамках таламо-фронтальної системи мотиваційних та інформаційних (короткочасна і довготривала пам'ять) процесів дозволяє здійснювати цілеспрямовані дії у відповідності із домінуючою мотивацією, минулим досвідом і наявною оточуючою ситуацією.

Хворі з порушеннями кровообігу в ділянці МДЯТ чи таламокортикального тракту демонструють порушення довільної уваги і пам'яті, дезорієнтації і втрату критичності.

Нейрофізіологічні механізми, що здійснюють вибіркочу модуляцію активності кіркових зон у відповідності до „інструкцій”, розроблених фронто-таламічною системою. Е.А.Костандов запропонував нейрофізіологічну модель довільної фокусованої уваги, найважливішим елементом якої є локальна активація кори, яка здійснюється системою кірково-таламо-кіркових зв'язків в залежності від значущості сигналу і переважаючої психічної діяльності.

Кірково-таламо-кіркові механізми фокусованої уваги створюють оптимальні умови для усвідомленого сприйняття значимого сигналу і здійснення адекватної довільної реакції. Ключовими структурами цієї системи є лобна кора, лімбічні утвори і неспецифічні ядра таламуса.

Дотепер найбільш розробленою теорією керованої локальної активації кори при довільній увазі залишається теорія Дж. Скіннера, Д.Ліндслі і Ч.Ітлінга. Роль „провідника” вибіркового впливів на кору в цій теорії відводиться ретикулярному ядру таламуса, нейрони якого справляють селективний гальмівний вплив на клітини релейних ядер таламуса, які беруть участь в передачі інформації про нерелевантні ознаки сигналу. В основі здійснення ретикулярним ядром таламуса (РЯТ) функції вибіркової регуляції сенсорних входів в кору лежать зв'язки цього ядра із специфічними релейними структурами таламуса. Ретикулярне ядро розглядають як місце конвергенції неспецифічних гальмівних (від РФ) і специфічних активаційних (від ПФК) впливів (Рис. 12.2). Поряд з пригніченням не релевантних входів можна спостерігати посилення релевантних, причому посилення може відбуватись в результаті нисхідних впливів від проекційної кори. Це свідчить про те, що проекційна кора залучається до обробки значимої інформації не лише через входи від релейних сенсорних ядер, але і незалежно від них.

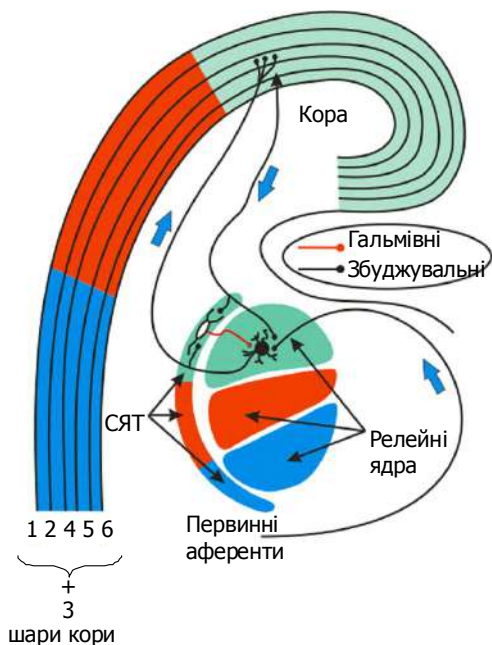


Рис. 12.2. Схематичне зображення основних компонентів, залучених до таламокіркової взаємодії. Показано три сенсорні ядра (релейні, або перемикальні ядра), три ділянки РЯТ і три ділянки кори великих півкуль, на які проектується сенсорні ядра. Пов'язані між собою ділянки сенсорних ядер, РЯТ і кори заштриховані однаково (за Sherman S.M., Guillery R.W., 1996)

Такі вибіркові активуючі впливи можуть бути від дорзального гіпокампу. реверберація сигналів у таламо-кортикальних неспецифічних проекціях служить одним із способів тривалої підтримки активності вибіркового модулюючих механізмів.

Ці модулюючі механізми, адресовані одночасно у різні структури мозку, можуть полегшувати конвергенцію різних вихідних аферентацій на відповідні групи кіркових нейронів. Можливо, що „ритмічні” проекції у кору ідуть від ретикулярного ядра опосередковано через ядра інтраламінариної групи. Пошук клітин, які специфічно реагують на все складніші ознаки зовнішнього середовища, завели в глухий кут. Необхідність дослідження питання, „як окремі ознаки об’єднуються в єдиний образ” (так звана проблема зв’язування – binding) примусила нейрофізіологів знову звернутися до ідей Д.Хебба, який припустив, що зоровий образ представлений у корі у вигляді ансамблю взаємозв’язаних нейронів.

На питання, „як одні і й ті ж нейронні ансамблі можуть одночасно брати участь у представленні різних об’єктів” є припущення, що *об’єднання нейронів у ансамблі здійснюється на основі синхронізації їх активності на певній частоті*. Можливо, гамма осциляції (30-170 Гц) кірково-кіркових взаємозв’язків є кінцевою ланкою в управлінні вибілковими реакціями активації, формуючи локальні нейронні сітки.

Таламічні ритмогенні структури забезпечують часове узгодження специфічних і неспецифічних входів на рівні кори, створюючи тим самим „єдиний когнітивний стан”, іншими словами здійснюючи взаємодію між увагою і операційними процесами (інтеграцію уваги і сприйняття).

Отже, за сучасними теоретичними концепціями і експериментальними даними, одним із механізмів, за яким довільна увага „будує” функціональні системи тієї чи іншої когнітивної діяльності, здійснюючи синхронну вибілкову модуляцію активності різних кіркових зон, є взаємодія ритмогенних таламо-кіркових структур на рівні ретикулярного ядра таламуса, в свою чергу визначається вибілковими

керуючими впливами з боку фронто-таламічної ретикулярної системи, „стрижнем” якої є ПФК, і тонічними з боку РФ середнього мозку. Мотиваційний контроль забезпечується зв'язками медіадорзального ядра, яке входить до складу фронто-таламічної системи, із структурами лімбічного кола, включаючи поясну кору.

РОЗДІЛ 13

ПСИХОФІЗІОЛОГІЯ СВІДОМОСТІ

Вищий рівень психічної активності людини, що забезпечує її цілеспрямовану поведінку, називають *свідомістю*. Це специфічна людська форма відображення дійсності. Основними ознаками свідомості є здатність до абстрактного мислення та членороздільної мови як способу мислення, до прогнозування у будь-яких видах поведінки, наявність ідеалів, моральних та естетичних цінностей тощо. Отже, свідомість — це безперервне усвідомлення себе в довколишньому світі, відчуття самого себе і зовнішнього світу з безперервною емоційною та інтелектуальною оцінкою самого себе і довкілля і, як наслідок цього, поява бажань і мотивації поведінки з позиції свободи волі. Крім того, наявність свідомості визначає адекватну поведінку, що виявляється різноманітною ефективною діяльністю (рухові реакції, мовлення тощо).

Отже, у свідомості є ніби дві форми виявлення: *ментальна* (від лат. *mentalis* — розумовий, духовний), яка має суб'єктивну й об'єктивну сторони, і *зовнішня*, що складається з ефекторних проявів. Таке розуміння свідомості передбачає цілий спектр рівнів свідомості: від елементарних її форм, що забезпечують виділення індивіда із середовища (*первинне самовідчуття*), до вищих, які дають можливість орієнтуватися не тільки у реальному оточенні, а й у абстрактних моделях світу.

Таке уявлення про свідомість зумовило виникнення поняття *змінених станів свідомості* (ЗСС), що, як правило, виникають у випадках ускладнення ситуації або умов існування людини.

Короткочасні ЗСС тривають звичайно кілька секунд, найчастіше виявляються втратою розуміння послідовності своїх дій, ясності думок у процесі роботи. ЗСС середньої тривалості, що продовжуються кілька хвилин, зумовлюються емоційним стресом, монотонністю праці; тривалі ЗСС, що спостерігаються протягом кількох десятків хвилин, — це виразна зміна характеру розумової діяльності, в якій головну роль відіграють особистісні риси конкретної людини. До ЗСС належать такі психічні стани, як стадія швидкого сну, гіпноз, медитація, натхнення, любовні переживання тощо.

13.1. Природа свідомості

Яким же є фізіологічний механізм свідомості? Чи слід її шукати в якихось ще невідомих властивостях нейронів, чи секрет полягає в особливій організації нервових процесів, ускладнення яких приводить до виникнення якісно нових феноменів? Априорі, без перевірки, не можна відкинути жодну з цих гіпотез.

І.П.Павлов уявляв свідомість як зону оптимальної збудливості, оточену зоною зниженої збудливості, як “світлу пляму” на темному загальному фоні кори великого мозку. Сучасні відомості багато в чому узгоджуються з цією думкою, оскільки фізіологічною основою свідомості вважають певний середній рівень активації головного мозку. Крім того, виникнення свідомості пов’язують з певною критичною масою головного мозку (понад 600 см³) і складною взаємодією різноманітних “кіркових модулів” (В. Маунткасл, Дж. Еделмен).

Свідомість як одна з функцій активного мозку людини виявляється через відчуття, сприймання, уявлення, мислення, увагу, пам’ять, але не є тотожною жодній з них. *Свідомість — це особливий стан, головна ознака існування людини, що відображає об’єктивний світ у суб’єктивних образах, ідеях.* Свідомість, як ідеальне явище, виникає щоразу знову як функція головного мозку окремої людини.

Формування свідомості в онтогенезі людини насамперед залежить від чинників зовнішнього середовища. Цей процес

пов'язаний з мовою, тому, можливо, свідомість з'являється не відразу після народження, а розвивається в міру того, як набувається життєвий досвід і зростає словниковий запас. Ми відчуваємо усвідомленими лише ті психічні процеси, які були перероблені мозком за допомогою слів.

Багато дослідників вбачають суттєву відмінність між людиною і тваринами в тому, що тварини (на відміну від людини) не мають свідомості, оскільки важко уявити собі свідомість без мови. Проте спостереження й експерименти показують, що тварини можуть здійснювати інструментальні реакції на підставі інформації про власну поведінку, тобто вони повинні знати про свої дії.

Первісною формою свідомості вважають *самовідчуття*, тобто знання пропорцій власного тіла, відокремлення власної тілесної оболонки від зовнішнього світу. Таке первинне самовідчуття властиве багатьом тваринам. Антропоїди за допомогою мови жестів можуть повідомляти про свій емоційний стан, пізнають своє зображення у дзеркалі або на фотографії. Тому деякі дослідники визначають свідомість як здатність головного мозку створювати психічні образи і використовувати їх для управління своєю поведінкою. Проте у тварин немає усупільненого, спільного знання ("*сознання*"), яке виявляється у мові, пам'ятках культури, взірцях технології тощо.

Вважають, що виникнення людини в еволюційному плані знаменувало собою і виникнення свідомості.

13.2. Самосвідомість

Вищою формою свідомості є *самосвідомість*, тобто здатність усвідомлювати свої відчуття й думки як власні, здатність виділяти себе з навколишнього середовища. Виникнення самосвідомості, тобто оцінка власного "Я" - це результат порівняння того, що кожний спостерігає у собі, з тим, що він бачить в інших людях, і з тим, що (як йому видається) інші люди бачать у ньому. Причому мається на увазі завжди певна група людей, думка яких для індивіда дуже важлива, - так звана "*референтна група*".

На думку О.М.Іваницького (1990), самосвідомість виникає в мозку як результат актуалізації довготривалої пам'яті при порівнянні двох чи кількох інформаційних потоків. Виникнення *відчуття власного "Я"* — це зіставлення зовнішньої інформації і пам'ятного сліду, а *мислення* - це зіставлення оперативної і довготривалої пам'яті.

13.3. Усвідомлені і неусвідомлені психічні процеси

Інформація про зовнішнє подразнення через специфічні провідні шляхи надходить до відповідних проєкційних зон кори великого мозку, де переробляється незалежно від того, усвідомлює людина подразник чи ні. Про це свідчать експерименти, коли на звукові чи соматосенсорні стимули реєструються ВП з ранніми і пізніми компонентами у певних ділянках мозку осіб, що перебувають під неглибоким наркозом, під час істеричної чи нав'язної під гіпнозом анестезії, тобто, у непритомному стані.

Отже, для усвідомлення сигналу не достатньо перероблення інформації у певних проєкційних і навіть асоціативних зонах кори великого мозку. Вважають, що для процесу усвідомлення зовнішнього подразнення необхідна певна тривалість (мінімум кілька сот мілісекунд) нейронної активності в корі великого мозку. Відмінність між усвідомленими і неусвідомленими реакціями полягає також у рівні активації мозку, який визначається кількістю збуджених мозкових структур. Отже, якщо "працює" невелика кількість нейронів кори й підкіркових структур, то такі реакції здійснюються як *підсвідомі*, а якщо реакції відбуваються за "глобальною" активацією, тобто участі значної частини мозку, то вони *усвідомлюються*. Підсвідомість є своєрідним фільтром для всієї інформації, що надходить до мозку.

Проблема психофізіологічного вивчення значної частини неусвідомлюваних психічних явищ фактично зводиться до встановлення порогової різниці між двома індикаторами. Один із них розглядається як показник усвідомлення стимулу, інший — як індикатор підпорогового по відношенню до усвідомлення

поведінкового, біоелектричного чи вегетативного ефекту стимулу. Різниця в пороговій величині цих двох індикаторів і складає підпорогову зону, або область неусвідомлюваного, в межах якої зовнішній стимул, який не усвідомлюється людиною, може впливати на ті чи інші її функції (Костандов Е.А., 2004).

Показано, що після дії неприємних стимулів у багатьох людей підвищуються пороги сприйняття, але при цьому починають реєструватись вегетативні і біоелектричні реакції на неусвідомлювані стимули, які до цього ніяких реакцій не виникали (Костандов Е.А., 1977). Дисоціація порогів усвідомлення (виявлення) зовнішнього сигналу і фізіологічних реакцій на нього при емоційному збудженні відбувається в основному через підвищення порогу усвідомлення стимулу. З іншого боку, пред'явлення негативних стимулів може знижувати пороги їх сприйняття, але значно подовжує час приймання рішення.

Неусвідомлювані словесні стимули чинять вплив тільки за певних умов:

- вони мають бути емоційно значущими в даний період часу для суб'єкта;
- має бути досить високий рівень мотивації або емоційної напруженості людини.

Найбільший підпороговий ефект спостерігається при поєднання цих двох факторів. Це значною мірою відноситься до так званої проблеми 25-го кадру. 25-й кадр - зображення або ж текстове повідомлення, що подається з метою досягти цілі через залучення підсвідомості. Ідея полягає в тому, що зір людини начебто здатен розрізняти не більше, ніж 24 кадри за секунду, тому саме з такою частотою подаються кадри при демонстрації кінофільмів. Тому додатковий кадр, вмонтований між іншими, і який показують менше, ніж 40 мс, начебто, оминаючи свідомість, діє відразу на підсвідомість, на мотивацію, емоційний стан і поведінку людини. Більш ретельно проведені дослідження не підтвердили, що слова, які не доходять до свідомості, здатні істотно змінювати поведінку людини, а сам

автор *Джеймс Вайкері* (James Vicary, 1915 — 1977) — публічно зізнався в підробці результатів. Пізніше було показано, що вплив неусвідомлюваних слів на поведінкові реакції все-таки існує, однак цей ефект настільки нестійкий, що не може використовуватись в рекламі чи з іншою практичною метою. Незважаючи на це, використання такої реклами заборонене низкою країн.

Зорове маскування погіршує розпізнавання ознак предмету актуального сприйняття при пред'явленні другого стимулу, який може діяти одночасно із основним (*симультанне зорове маскування*), передувати йому (*пряме маскування*) або йти за ним (*зворотне маскування*).

Зворотне маскування використовують для виявлення порогу усвідомлення сигналу (тестового) під впливом другого (маски), який пред'являється через певний проміжок часу після закінчення експозиції першого, тестового сигналу. Однак ефект зворотного маскування залежить не від величини паузи між стимулами, а від проміжку часу між початком дії першого стимулу і початком дії другого. Саме цей інтервал і складає величину, яку з великою мірою умовності можна назвати «часом сприйняття». Величина ця для окремих букв і геометричних фігур складає 100 мс, хоча вона коливається в залежності від низки умов — наприклад, від співвідношення сили тестового сигналу і маски. Гіпотеза про механізм взаємодії нервових процесів при зворотному маскуванні полягає в тому, що для будь-якого акту сприйняття центральній нервовій системі необхідний певний час, тому процес сприйняття може бути перерваний іншим стимулом, який діє протягом даного відрізка часу. Величина «часу сприйняття», яка визначається методом зворотного маскування, відображає швидкість оброблення інформації в основному на сенсорному, докогнітивному рівні. Для виникнення усвідомлення необхідне активування певної мінімальної кількості нейронів, що може бути своєрідним фільтром, який не допускає до усвідомлення слабких сигналів.

З використанням «часу сприйняття» вдалось показати, що сенсорна інформація в корі великих півкуль на перших етапах

суттєво швидше обробляється в правій півкулі у порівнянні з лівою, що має важливе функціональне значення в організації цілісного процесу усвідомлення стимулу (Костандов, 1983).

Існує модель сприйняття, відповідно до якої у вищих центрах лобової кори вже на самих ранніх етапах процесу сприйняття відбувається попередній аналіз інформації, яка поступає, її інтерпретація на тлі минулого досвіду суб'єкту і швидке передавання результатів цього оброблення до нижчих центрів, які беруть участь у розпізнаванні даного стимулу (М.Познер, Ч.Снайдер, 1975). Ці низхідні впливи можуть як полегшити, так і ускладнити сприйняття, беручи участь, наприклад, у механізмах перцептивного захисту.

Припускається, що швидке передсвідоме активування в ЦНС збуджує не лише сліди пам'яті певного подразника, наприклад, слова, а також споріднені сліди, які поділяють деякі його риси, тобто, асоціативні зв'язки. Але цей ефект не справляє жодного впливу на неспоріднені подразники. Обробка даного стимулу може впливати на обробку наступного. Наприклад, обробка даного слова (прайму) може справляти ефект праймінгу (прискорювати) упізнавання наступного, семантично пов'язаного з ним слова-мішені. Якщо мішень слідує за праймом в межах 250 мс чи менше, обстежуваний не має часу для усвідомленої обробки інформації. Розповсюджене активування має прискорювати упізнавання слів-мішеней, семантично пов'язаних із праймом, тоді як час розпізнавання для слів, не пов'язаних із праймом, залишається без впливу. Якщо інтервал між праймом і мішенню зростає понад 250 мс, починає здійснюватись також і усвідомлювана обробка, обстежуваний має час на очікування майбутнього слова-мішені. За таких умов прискорюється розпізнавання очікуваних слів-мішеней, але сповільнюється розпізнавання неочікуваних слів. Таким чином, ефекти лексичного праймінгу залежать від:

1. Семантичного зв'язку між праймом і словом-мішенню.
2. Інтервалом між праймом і словом-мішенню.
3. Чи очікує обстежуваний, досягнувши прайм, слово-мішень.

Базуючись на методах маскування, І.В. Смирновим з колегами (Смирнов, 1995) були розроблені нові психотехнології – психозондування і психокорекція, які дозволяють не медикаментозним шляхом діагностувати і корегувати психічне і фізичне здоров'я людини шляхом прямого доступу в семантичну пам'ять (підсвідоме). Завчасно приготовані слова, фрази чи символи (в залежності від того, хто і з якою метою обстежується) достатньо швидко виводяться на монітор таким чином, що обстежуваний бачить цифри, які програма накладає зверху над основним словом-стимулом. Той, хто проходить тест, не усвідомлює, що він відповідає на якісь питання, але мозок інформацію фіксує і реагує на неї незалежно від волі і бажання людини. Автори вважають, що їм вдається «обійти» свідомість і отримувати точні, нефальсифіковані відповіді. Все, що потрібно людині робити, сидячи перед екраном комп'ютера – це натискати на кнопку, при цьому в прямокутнику по центру екрана весь час змінюється набір цифр. При цьому фіксуються латентні періоди реакцій натискання на клавішу після пред'явлення замаскованого слова. А, як вже згадувалось, час реакції на емоційно значущі слова зростає, навіть якщо людина їх не усвідомлює. Спеціальний математичний апарат дозволяє перетворювати результати тестування в доступну для розуміння і інтерпретації форму-звіт. При цьому спочатку для конкретної людини шляхом такої ж процедури, але з нейтральними словами, отримується шкала (реперні точки), відносно яких і порівнюються емоційні відповіді. На думку авторів, вони успішніше і ефективніше за детектори брехні здатні виявляти, коли людина щось приховує або говорить неправду, а тому розроблені психотехнології мають широке практичне застосування. Адже відомо, що є люди, які здатні контролювати свої вегетативні реакції настільки, що поліграф їх не виявляє. Навряд чи їм би вдалось обманути методи візуалізації мозку (наприклад, фМРТ), які чітко показують ділянки збудження, коли людина говорить неправду, але застосування комп'ютерного тестування, безумовно, доступніше і зручніше.

За однією із нових гіпотез, неусвідомлюване орієнтування опосередковане підкірковим ретинотектальним шляхом. Припускається, що можливі нейронні мережі включають верхні горбки, подушку і мигдалеподібний комплекс. Ознаками систем зомбі у мозку є стереотипна, обмежена сенсо-моторна поведінка і безпосередні, швидкі дії. Чому природа не обмежилась набором цих неусвідомлюваних реакцій? Для чого «возитись» із свідомістю, яка забирає сотні мілісекунд? Це може бути тому, що свідомість дозволяє планувати майбутні дії, відкривати потенційно безмежний поведінковий набір і уможливити декларативну пам'ять. Гіпотетично припускається, що свідомість синхронізує розрядну активність нейронів на мілісекундному рівні, тоді як некорельовані розряди можуть впливати на поведінку без її генерування.

Усвідомленню стимулу, вважається, передують передсвідома інформаційна обробка. Фізичні ознаки добре вивчених вербальних стимулів, вважається, аналізуються передсвідомо в перші 250 мс. Схожі періоди отримані для передсвідомої обробки тактильних стимулів – щонайменше 200 мс для надпорогових стимулів, до 500 мс для порогових стимулів. Надпорогові стимули, прикладені до шкіри, маскуються електричною стимуляцією, прикладеною безпосередньо до соматосенсорної кори, до 200 мс після того, як стимули шкіри поступають до кортикальної поверхні (ситуація, яка не може виникнути, якщо шкірні стимули уже поступили до усвідомлення). Також вважається, що не всі стимули відбираються для подальшої “обробки у фокусі уваги”, а тільки ті, які поступають до усвідомлення.

Наявність підсвідомих процесів у психіці людини об'єктивно виявляється під час аналізу ВП мозку шляхом пред'явлення на дуже короткі проміжки часу нейтральних і емоційно забарвлених слів. Збільшення амплітуди пізніх компонентів ВП на емоційно значущі для індивіда подразнення свідчить про семантичний аналіз інформації, що надходить, на підсвідомому рівні.

У людини більшість екстероцептивних умовних рефлексів, імовірно, здійснюється на свідомому рівні, а регуляція функцій внутрішніх органів — на неусвідомленому. На неусвідомленому рівні утворюються “субсенсорні” умовні рефлекси, коли “нечутний” звук (на 3—6 дБ нижче порога слухового відчуття) поєднується з больовим або світловим подразненням. Після 25—30 поєднань таких подразнень на умовний сигнал (нечутний звук) виникає умовнорефлекторна відповідь у вигляді шкірно-гальванічного рефлексу або депресії альфа-риту ЕЕГ.

Основу процесів, що здійснюються на рівні підсвідомості, становить життєвий досвід, міцні навички, які забезпечують виникнення майже раптових реакцій, автоматизованих форм поведінки. Коли ж потрібне нестандартне рішення, тоді вмикаються свідомі механізми поведінкових реакцій. Свідомі й підсвідомі процеси перебувають у своєрідній динамічній рівновазі, яка може в досить широких межах зміщуватися в той чи інший бік у разі зміни функціонального стану мозку чи навколишнього середовища.

Окрему групу неусвідомлених форм діяльності мозку становлять механізми творчості, формування гіпотез, здогадок, припущень. Цю категорію неусвідомлених процесів К.С.Станіславський називав *понадсвідомістю*. Неусвідомленість певних етапів творчої діяльності мозку виникла в процесі еволюції як необхідність протистояння консерватизму свідомості, яка одразу, як правило, відкидає гіпотезу, що не узгоджується із загальноприйнятими фактами.

13.4. Нейронні механізми свідомості та неусвідомлюваного

“Мова така ж давня, як і свідомість, ...природа безконечна...” - це слова класика марксизму. Людство тисячоліттями б’ється над розгадкою феномену свідомості, і переймалася цим питанням в основному філософія, але останніми десятиліттями, із відкриттям нових методів дослідження роботи мозку ця проблема потрапила в “теплі обійми” нейрофізіологів та психофізіологів. Нейронні механізми свідомості не розкриті і

Таблиця 13.1

Об'єднання свідомого досвіду із іншими когнітивними функціями (за Lamme V. A.F., 2006)

Феномен	Короткий опис феномену, свідомо (С) проти неусвідомленої (Н) поведінка	Ушкодження та інші релевантні нейронні дані	Свідоме по відношенню до нейронних корелятивів свідомості (НКС)
1	2	3	4
Справжні маніпуляції чи погіршення свідомого досвіду			
Сліпе бачення	<p>Особи повідомляють про відсутність свідомих відчуттів для поля зору, контралатерально до ушкодження, але можуть здогадатись про властивості стимулу, його розташування, демонструють автономні та емоційні відповіді та ін.</p> <p>С: Детекція</p> <p>Н: Визначення, здогадування, звуження зіниці і праймінг</p>	<p>Ушкодження V1. У мавп, ділянки вентрального шляху припиняють відповідати на стимули, тоді як тім'яна кора (ділянка MT) продовжує відповідати. У людини вентральний шлях також відповідає на стимули.</p>	<p>НКС знаходяться у вентральному шляху, в самій V1, є результатом взаємодії між V1 і вищими зоровими ділянками</p>

Таблиця 13.1 (продовження)

1	2	3	4
Зорова агнозія	<p>Нездатність розпізнавати об'єкти або їхню форму, хоча продовжують розпізнавати основні риси. Хоча ці об'єкти можуть бути виявлені, підняті чи з ними проводяться маніпуляції у відповідності до їхньої форми.</p> <p>С: Розпізнавання об'єктів</p> <p>Н: Виявлення, тримання в руках і маніпуляції</p>	<p>Є результатом ушкодження екстрастріарної кори або/чи вентрального шляху.</p>	<p>Дорзальний шлях здійснює неусвідомлювані маніпуляції з об'єктами і не є частиною НКС. НКС розташовані у корі вентрального шляху.</p>
Зворотне маскування	<p>Пред'явлення стимулу, за яким через короткий проміжок часу подається наступний стимул, маска, що робить перший стимул менше помітним або непомітним. Існують інші варіації, які можуть мати різні ефекти. Замасковані стимули можуть спричинювати праймінг наступних виборів.</p> <p>С: Детекція</p> <p>Н: Праймінг і шкірно-гальванічна реакція (ШГР)</p>	<p>Невидимі стимули ($d' = 0$) продовжують активувати нейрони в мозку, такі, як в V1, IT, лобові зорові поля чи моторну кору, хоча і на короткий час (приблизно стільки, скільки діє стимул). Переривання затримує сигнали, ймовірно, відображаючи низхідний чи повторний/зворотний вхід</p>	<p>НКС ніде не розташовані (не локалізуються). НКС – це нейронна активність, яка має певний поріг. НКС – це процес повторного входу.</p>

Таблиця 13.1 (продовження)

1	2	3	4
Дихотичне маскування	<p>Пред'явлення стимулів із протилежними властивостями (напр., кольорами) до двох очей таким чином, що вони стають невидимими в злитому бінокулярному перцепті</p> <p>С: Детекція Н: Виявлення</p>	<p>Активує ті ж самі ділянки, що й видима версія, тільки слабше. Активуються навіть ділянки високого рівня, такі, як ділянка розпізнавання облич</p>	<p>НКС не локалізуються. Нейронна активність має перейти поріг, щоб стати НКС.</p>
Транс-краніальна магнітна стимуляція (ТМС)	<p>Короткий (мс) розпад нейронної активності під час імпульсу магнітного поля над скальпом. ТМС над потиличною корою приблизно через 100 мс після початку подавання стимулу припиняє зорове усвідомлення. Під час ТМС над V1 може продовжуватись неусвідомлювана поведінка (сліпе бачення).</p> <p>С: Виявлення, розрізнення і локалізація Н: Вимушене здогадування про ознаки стимулу</p>	<p>Показує, що активність приблизно через 100 мс в V1 (і сусідніх первинних зорових полях) необхідна для зорового усвідомлення. У вищих ділянках припинення завдяки ТМС ефективно за ранніх латентностей, означаючи, що ефект від ТМС здійснюється переважно внаслідок припинення зворотних сигналів до V1.</p>	<p>НКС є зворотним процесом або процесом повторного входу.</p>

Таблиця 13.1 (продовження)

1	2	3	4
Бінокулярне суперництво	<p>Пред'явлення різних стимулів до двох очей веде до пригнічення сприйняття одного чи іншого. Видимий стимул спонтанно змінюється, кожен домінуючий перцепт триває кілька секунд. Додаткові маніпуляції показали, що феномен, швидше, полягає у переключенні перцептів, ніж у вході до ока.</p> <p>С: Повідомлюване домінування одного чи іншого перцепту</p> <p>Н: Праймінг субдомінуючого перцепту</p>	<p>У мавп клітини полів низького рівня (напр., V1) відповідають на пригнічені стимули, тоді як клітини високого рівня (IT) відповідають лише на усвідомлюваний перцепт. За фМРТ дослідженнями у людини, виявлена потужна кореляція між нейронною активністю у V1 і домінуванням перцепту. Переключення супроводжуються активацією лобово-тім'яних мереж.</p>	<p>Не зрозуміло: спочатку вважали, що ділянки вентрального шляху високого рівня є НКС, але недавні фМРТ дослідження (і повторний аналіз отриманих раніше даних на мавпах) кидають сумніви на ці заключення</p>
Нездатність повідомити замість свідомого досвіду?			
Розщеплений мозок	<p>Нездатність до вербального звіту про об'єкти, які представлені контралатерально до немовної півкулі (зазвичай, зліва). Але ці об'єкти можуть бути намальовані, поєднані із іншими</p>	<p>Виникає внаслідок перерізки мозолистого тіла і комісур, які з'єднують дві півкулі. Як наслідок, неможливо словесно повідомляти про те, що</p>	<p>НКС знаходяться в лівій півкулі, права півкуля є несвідомою.</p>

	<p>об'єктами або словами, обрані із низки альтернативних варіантів, або з ними можливе когнітивне маніпулювання.</p> <p>С: Мова</p> <p>Н: Малювання, вибір, розпізнавання, вказування та інші прості когнітивні маніпуляції</p> <p>Маніпулювання із мовою замість свідомості?</p>	«відбувається» із правою півкулею.	
Ігнорування або згашення	<p>Нездатність повідомити або звернути увагу на контралатеральні об'єкти, коли вони представлені самі (ігнорування) або в комбінації із іпсилатеральними об'єктами (згашення). Проте об'єкти, на які не звертається увага, можуть продукувати різні форми праймінгу.</p> <p>С: Відбір, локалізація малювання, упізнавання, маніпулювання</p> <p>Н: Праймінг</p> <p>Маніпулювання увагою замість свідомості?</p>	Внаслідок ушкодження потилично- чи скронево-тім'яної кори (серединна ділянка мозкової артерії). Ділянки вентрального шляху продовжують обробляти зорову інформацію.	НКС знаходяться у лобово-тім'яних мережах, що є необхідним для уваги. V1 і вентральний шлях не є НКС.

Таблиця 13.1 (продовження)

1	2	3	4
Мінлива сліпота	<p>Під час двох поглядів на картинку, яка дещо змінюється, зміни не помічаються, навіть якщо вони аж такі драматичні, як зміна осіб чи цілих об'єктів.</p> <p>С: Розпізнавання змін</p> <p>Н: Є відчуття, що зміна відбулась</p> <p>Маніпулювання увагою замість свідомості?</p>	<p>Непомічені зміни викликають активність у вентральному шляху і ранніх зорових ділянках.</p> <p>Помічені зміни викликають активність у лобово-тім'яних мережах.</p>	<p>НКС знаходяться у лобово-тім'яних мережах.</p>
Сліпота поза фокусом уваги	<p>Людина не може потім повідомити про об'єкти, які були несподівано пред'явлені поза фокусом уваги.</p> <p>С: Виявлення, запам'ятовування і розпізнавання під час пригадування</p> <p>Н: Праймінг і ефект групування</p> <p>Маніпулювання пам'яттю замість свідомості?</p>	<p>Не запам'ятовані стимули активують вибіркові ділянки у вентральному шляху, і викликають процеси повторного входу у первинній зоровій корі.</p>	<p>НКС знаходяться у лобово-тім'яних мережах.</p>
Миготіння уваги	<p>Виявлення мішені із потоку стимулів перешкоджає виявленню наступної мішені приблизно на пів секунди (період «мигання»).</p> <p>С: Виявлення і ідентифікація</p> <p>Н: Праймінг</p> <p>Маніпулювання увагою замість свідомості?</p>	<p>Первинна зорова кора (V1) і ділянки вентрального шляху все-одно активовані не виявленими мішенями. Лобово-тім'яна активація відсутня.</p>	<p>НКС знаходяться у лобово-тім'яних мережах.</p>

дотепер (чекають на свого нобелівського лауреата), але накопичується все більше відомостей, із яких, як із клаптиків, можна скласти певне уявлення про функціонування систем мозку, пов'язаних із свідомістю. Представленню цих уявлень і присвячений даний розділ.

Чим більше накопичується нових даних, тим зрозумілішим стає, що свідомість має інші механізми і інші функції, ніж спрямована увага, із якою її часто не тільки пов'язують, але і ототожнюють. Важливим є також інше питання - чим свідомість відрізняється від підсвідомого?

Специфічними функціями свідомості є підсумовування всієї інформації, яка відноситься до поточного стану організму і його оточення і забезпечення того, щоб це компактне резюме було доступне для ділянок мозку, які забезпечують планування, а також виявляють ненормальності і помилки, приймають рішення, встановлюють довготермінові цілі, будують рекурсивні моделі і продукують раціональні думки. Функції свідомості полягають у встановленні і утриманні цілей, виборі серед багатьох можливих дій (зазвичай, для досягнення цілі); приймання рішення, уяви, планування, вирішення проблем, перевірки гіпотез, нових застосувань звичайних навичок.

У табл.13.1 представлені основні феномени, які пов'язують із нейронними корелятами свідомості (НКС) та іншими, близькими до них когнітивними функціями.

13.5 Свідомість і спрямована (фокальна) увага

Мозок складних організмів страждає від інформаційного перенавантаження. Єдиний шлях дати раду величезному потоку інформації - відібрати невелику її частку і обробляти цей зменшений потік у реальному часі, тоді як обробка інформації, яка залишається поза фокусом уваги, обробляється в зменшеному об'ємі. Отже, *спрямована увага* відбирає інформацію поточної для організму значущості, тоді як невідібрана інформація нехтується.

На основі досліджень зорового аналізатора запропонована класифікація підсвідомих та свідомих процесів в залежності від

того, чи потребують вони спрямованої уваги, чи ні (табл.13.2). У правому нижньому квадраті таблиці 13.2 перераховані процеси, які потребують спрямованої уваги і викликають усвідомлення. На іншому кінці спектру, у верхньому лівому квадраті, перераховані об'єкти та події, які, навпаки, не потребують спрямованої уваги і можуть не викликати усвідомлюваних відчуттів, хоча залишають сліди у нейронних сітках, які можуть бути виявлені чутливими поведінковими методами. Найбільш загадковими є два останні квадрати, у яких перераховані події та поведінка, які можуть викликати усвідомлення без спрямованої уваги, чи, навпаки, спрямовану увагу без усвідомлення.

Табл.13.2

Класифікація свідомих і неусвідомлюваних перцептів і поведінки (Крістоф Кох)

	Свідомість може не виникати	Свідомість виникає
Спрямована увага не потрібна	Виникнення післяобразів; короткий час сприйняття (< 120 мс); Поведінка зомбі (пригнічена свідомість, увага, воля)	“Вискакування” зображення під час пошуку; іконічна пам'ять; суть; виявлення тварин і статі у завданнях на подвійні зображення; часткова звітність
Спрямована увага потрібна	Праймінг (закарбовування); адаптація; візуальний пошук; думки	Оперативна пам'ять; виявлення і розпізнавання несподіваних і незнайомих стимулів; повна звітність

Довгий час вважалось, а деякі вчені вважають так і дотепер, що ці два процеси взаємопов'язані, якщо не ідентичні. Проте,

застосування певних технік показує, що це не так, а в деяких випадках свідомість і спрямована увага навіть протидіють одна одній.

Увага без свідомості. Обстежуваний може звертати увагу на розташування предмету багато секунд і, проте, не помічати одну або і більше ознак предмету (нижній лівий квадрат в табл.13.2). За латерального маскування (візуальна тіснява (crowding)) орієнтація периферично представлених ґраток прихована від усвідомленого споглядання, але залишається достатньо потужною для викликання орієнтаційно-залежних післяефектів. Післяефект, викликаний невидимими примарними контурами, може вимагати фокальної уваги, навіть коли об'єкт в центрі уваги є невидимим. Більше того, праймінг може бути викликаний невидимими словами (пригніченими комбінацією прямого і зворотного маскування), але лише коли обстежуваний звертав увагу на невидиму пару прайм-мішень; без уваги те саме слово не викликало праймінгу. Голі чоловіки і жінки привертають увагу, коли вони є повністю невидимими внаслідок пригнічення тривалим спалахом. Цікаво, що для гетеросексуалів цей ефект є явним лише для оголених осіб протилежної статі. Без маскування ці стимули є цілком видимими. Також, пацієнт із сліпим баченням мав зазвичай переваги у часі реакції за умов виявлення мішеней у своєму сліпому полі зору, якщо він отримував ключі для спрямованої уваги, навіть якщо ключі розташовувались у його сліпому полі. І, на кінець, увага, заснована на ознаках, може поширюватись на невидимі стимули. Дійсно, коли шукати об'єкт в розгардіяші (наприклад, ключі у захараченій кімнаті), або гриби у лісі, то увага спрямовується на невидимий об'єкт і пов'язані із ним асоціативні риси. Як тільки об'єкт потрапляє у поле зору, він помічається і усвідомлено сприймається. А це означає, що фокальна увага на підсвідомому рівні була спрямована на його виявлення. Інший приклад: ми намагаємось щось пригадати, у нас це не виходить, ми припиняємо намагання, але через деякий час потрібна інформація сама спливає у нас в мозку. Отже, весь цей час спрямована увага працювала на пошук необхідної

інформації в пам'яті, і відбувалось це автоматично, без участі свідомості. Ці дослідження демонструють, що увага не обов'язково потребує свідомих відчуттів.

Свідомість за майже повної відсутності уваги. Навпаки, коли інтенсивно фокусуватись на події, світ не сприймається як тунель, із відкиданням усього, що знаходиться поза фокусом уваги (верхній правий квадрат в табл.13.2). Ми завжди усвідомлюємо певні аспекти світу, який нас оточує, його суть. Дійсно, суть стійка до сліпоти внаслідок неухважності: коли фотографія була на короткий час несподівано показана на екрані, обстежуваний міг точно повідомити зміст фотографії. Приблизно за 30 мс часу пред'явлення суть сцени була досягнута. Цей час недостатній для того, щоб низхідна увага змогла відіграти значну роль. Більше того, оскільки суть є властивістю, пов'язаною із повним зображенням, будь-який процес, який локально посилює ознаки, такий, як фокальна увага, може бути обмежено використаний. Загальне налаштування в багатьох експериментах залучає вивчення сприйняття поодинокого об'єкта (наприклад, смужки) на порожньому дисплеї. За цієї ситуації, яку функцію може здійснювати низхідна, селективна увага, якщо поряд немає конкуруючих об'єктів? Дійсно, найпопулярніша нейронна модель уваги, зміщене змагання, указує, що за відсутності змагання увага не залучається взагалі або залучається мінімально.

Увага і свідомість можуть протидіяти одна одній. Відвернення низхідної уваги від стимулу і маскування (приховування) його від свідомості може мати протилежний ефект. Коли обстежуваний намагається знайти серед потоку зображень, який швидко спалахує, дві вмонтовані мішені, він часто не в змозі побачити другу мішень, і це називається сліпотою уваги. Але було виявлено, що обстежуваний може бачити обидві, і першу, і другу мішені краще, якщо його увага відволікається одночасно пред'явленим подвійним слуховим завданням, чи коли його просять думати про не пов'язані із завданням події. Недавні роботи про післяобрази, стабілізацію бістабільних фігур і прийняття складних рішень вказують на

вважаючи дисоціацію між ефектами незалежного маніпулювання увагою і свідомістю. Такі результати важко зрозуміти в межах уявлень, за якими майже ототожнюють низхідну увагу із свідомістю.

Чи має це відношення до реального життя? Можна було б собі уявити, що свідомість без уваги і увага без свідомості – це лише лабораторні трюки, які мало відносяться до реального життя. Але уважний погляд на поведінку людини свідчить на користь того, як багато дій оминають свідоме сприйняття і інтроспекцію. Кожен, хто піднімався в гори, грав у футбол чи керував на автопілоті, знає, що ці сенсомоторні навички – «дубльована поведінка зомбі» – потребують швидкого і складного сомато-сенсорного оброблення. Тренери добре знають, що атлети виконують складні вправи краще, якщо їхня увага відвернена іншим, не пов'язаним із вправами завданням, ніж якщо вони сконцентровані на вправі.

13.6. Теорії свідомості

13.6.1. Нейробіологічні теорії

Переважає більшість нейробіологічних теорій свідомості бере до уваги два основні принципи, які з'явилися протягом останнього століття досліджень: (1) структури верхніх ділянок стовбуру мозку відіграють критичну роль в активації мозку; (2) переважна більшість проявів свідомості забезпечується таламічною і кортикальною активністю. Більшість із цих теорій виходить також із припущень, що нейронні кореляти свідомості (НКС) мають бути нейронними ансамблями певного типу. Хебб (1949) визначив клітинні ансамблі як “дифузні структури, які включають клітини кори та проміжного мозку, здатні діяти протягом короткого часу як система, забезпечуючи збудження інших таких систем”.

Деякі вчені наголошують на важливості комплексної інтеграції таламокортикальних підсистем, які є функціонально об'єднаними та надзвичайно інтерактивними (впливають одна на одну).

- свідомість виникає із швидкого об'єднання великої кількості інформації в межах динамічного ядра елементів, які тісно взаємодіють;

- ця швидка інтеграція опосередковується повторним входом через реципрокні взаємозв'язки між ділянками таламокортикальної системи;

- будова нашого перцептивного багатомодального світу залежить від об'єднання поточних сенсорних процесів із попередньо побудованою афективно-навантаженою (емоційно забарвленою) пам'яттю.

За розробками К.Кріка і Ф.Коха, у випадку зорового усвідомлення НКС мають бути “явною (точною) багаторівневою символічною інтерпретацією частини візуальної сцени”. “Під явністю (точністю) мається на увазі, що НКС мають якимось співвідносити ці особливості візуальної картини, яку ми наразі усвідомлюємо, наприклад, через синхронізоване зростання спайкової активності клітин, які представляють ці особливості; НКС для зорової системи мають бути багаторівневими в тому сенсі, що під час цього залучаються ієрархічні рівні оброблення зорової інформації; під символічністю - те, що є тісна кореляція між особливостями зорової картини і нейронною активністю, яка її представляє.” Дослідники вважають, що НКС в будь-який момент часу можуть залучати нещільну, але просторово-розкидану мережу нейронів, і що їх активність має зростати над фоновою активацією нейронів щонайменше на 100-200мс. Вони припускають, що нейрони, безпосередньо залучені до НКС, можуть мати “деяку унікальну комбінацію молекулярних, фармакологічних, біофізичних і анатомічних властивостей”.

На думку К.Кріка і Ф.Коха, мають бути такі форми нейронних корелятивів свідомості (необхідна хоча б одна):

- Активація достатньо великої кількості нейронів у корі. Наприклад, активація більше ніж декількох тисяч нейронів внаслідок сенсорної події може привести до усвідомлення цієї події;

- цією подією мають бути активовані «мішені», чи «мічені» нейрони, наприклад, кортикальні пірамідні клітини VI шару проєктуються до підкіркових мішеней;
- існують щонайменше дві відмінні форми нейронних розрядів, одна з яких корелює із свідомістю, а інша – ні. Десинхронізовані, невпорядковані розряди нейронів можуть спричинити розрядну активність їх постсинаптичних мішеней, що врешті решт приведе до деяких рухових відповідей, але без усвідомлення. Усвідомлення асоціюється із певним типом часово-просторових патернів розрядів. Припускають, що усвідомлення асоціюється із фазово-синхронізованими коливальними розрядами в діапазоні 35-65 Гц, хоча можлива і більш високочастотна розрядна активність.

Найбільшим відкриттям кортикальної електрофізіології є те, що, хоча існує близько 30-40 кортикальних ділянок (у кожній півкулі), які спеціалізуються на різних аспектах обробки зорової інформації, але не існує жодної ділянки, яка б відповідала за все, що ми бачимо. Отже, в певний даний проміжок часу об'єкт, який сприймається, має бути представлений розрядами набору нейронів по всій корі. Френсіс Крік писав: "наприклад, коли я дивлюсь на свою доньку, яка говорить зі мною, нейрони ділянки МТ кодують рухи її обличчя, нейрони зони V4 – колір її обличчя, нейрони первинної і асоціативної слухової кори – її голос, нейрони нижньої скроневої звивини - зорову матрицю чи образ, пов'язаний із візуальною концепцією моєї доньки. Яким чином ця розрядна активність високорозрізнених груп нейронів поєднується, створюючи унітарну суб'єктивну концепцію моєї доньки? І як ця нейронна активність і пов'язане із нею сприйняття відрізняються від активності нейронів, які відповідають за обличчя мого сина, котрий стоїть позаду? Ця проблема, з якою зіштовхується будь-яка ширококорозподілена сполучена система, відома як проблема зв'язування (binding problem)".

Розрізняють щонайменше три типи зв'язувань:

- Прості клітини зорової кори мають свою переважаючу орієнтацію, яка завжди перпендикулярна до переважаючого напрямку руху. Отже, орієнтація і напрямок руху поєднані. Видається ймовірним, що нейрони по всій корі поєднують ознаки таким же чином;
- другий тип зв'язування, ймовірно, набувається надлишковим навчанням. Так, важливі і часто бачені стимули, такі, як, наприклад, бабуся, чи букви або слова, можуть бути представлені розрядами малих груп нейронів.

Оскільки можливості обох типів зв'язування є обмеженими, потрібен третій, дуже швидкий і короточасний механізм зв'язування із практично безмежними можливостями. Вірогідно, що на роль такого типу зв'язування претендує спрямована увага.

Припускається, що таке зв'язування досягається всіма нейронами, які синхронно розряджаються під час сприйняття об'єкту. Отже, фазово-синхронізовані коливання є клітинним виявом уваги. Час установа цієї синхронізованої активності в принципі пояснює такі феномени, як ілюзорне зв'язування і добре відомі обмеження короточасної пам'яті. Більше того, ця теорія може також пояснити, чому певні процеси можуть здійснюватись паралельно, без потреби усвідомлення. Можна припустити, що повторна синхронна активність груп нейронів, які відповідають на певні стимули (наприклад, букви або обличчя), веде до того, що окремі нейрони чи малі групи нейронів прямо активуються у відповідь на стимуляцію на підставі правила Хебба. Такий механізм навчання дозволяє оминати механізм спрямованої уваги для сприймання часто вживаних стимулів.

Деякі вчені звертають увагу на невелику часову асинхронність у сприйнятті різних візуальних характеристик, наприклад, кольору і руху, що відноситься до розбіжностей між часом оброблення інформації у асоціативних зорових ділянках. На підставі цих даних було запропоновано існування “багатьох зорових мікросвідомостей”. Це припущення передбачає

наявність свідомостей певного типу із відносно локальної кортикальної активності. Отримані певні докази, за якими дорсальний потік візуальної інформації присвячений поточному контролю зорово-моторної поведінки, за відсутності візуального усвідомлення. Візуальне усвідомлення залежить від вентральної системи, яка сприймає, розпізнає предмети і створює наш візуальний світ. Це припущення передбачає спеціальну роль в усвідомленні, або відсутність такої ролі, для важливих частин кори.

На думку деяких дослідників, певні “види” або патерни розподіленої нейронної активності можуть бути вирішальними для свідомості; що, іншими словами, “усвідомлення має фізіологію, так само як і анатомію”. Найпопулярнішим фізіологічним кандидатом на ключову роль у свідомості є нейронна активність, синхронізована в гамма-діапазоні, 35-45 Гц. Ці міркування походять із теоретичних припущень, що селективна синхронізація нейронної активності може забезпечувати основу для візуального виділення фігура-фон. За недавніми дослідженнями, нейрони відповідають на поодинокий об’єкт, синхронізуючи свою активність і між, і всередині візуальних полів, і синхронність зростає, коли стимул потрапляє у фокус уваги. Синхронізація може відігравати вирішальну роль у всіх основних процесах, які сприяють візуальній свідомості: рівні збудження, сенсорному вирізненні, спрямованій увазі, оперативній пам’яті, і також в процесах “вищого рівня усвідомлення”: мотивації, плануванні дій, оперуванні символами.

І.П. Павлов вважав розуміння мозкових основ свідомості одним із головних завдань науки про мозок. Він припускав, що свідомість пов’язана із діяльністю “творчої” ділянки кори великих півкуль, яка перебуває в стані оптимальної збудливості, і в якій легко утворюються умовні рефлекси диференціювання. Інші ділянки, в яких відбувається переважно підтримання вже утворених рефлексів, пов’язані із неусвідомлюваною діяльністю. “Якби можна було бачити крізь черепну коробку і якби місце із оптимальною збудливістю світилося, то ми б

побачили у притомної людини, яка думає, як по її великих півкулях пересувається, постійно варіюючи за формою і величиною обрисів, які примхливо змінюються, світла пляма...”. Тому, згадуючи прозорливі слова великого вченого, теорії синхронізації ще називають теоріями “світлої плями”. Слова І.П. Павлова виявились пророчими, і, використовуючи сучасні методи візуалізації роботи мозку (ПЕТ, фМРТ), можна дійсно “заглянути під черепну коробку” без оперативного втручання і побачити фокуси найбільшої активності мозку, які на моніторах світяться яскравими кольорами. І, що дуже важливо, світлі плями можна спостерігати не лише в корі, але і в глибинних структурах мозку.

Крім теорій про вирішальну роль селективної синхронізації для виникнення свідомості, є й інший широкий підхід до розуміння свідомості. Які відмінності вносить свідомість в наше життя? Найбільш ретельні спроби відповісти на це питання - в межах теорії оброблення інформації і когнітивної психології.

13.6.2. Теорії обробки інформації

Якщо свідомість є взагалі біологічною функцією, то вона обов’язково має проявлятися в поведінці. Дуже багато з того, що ми робимо, може здійснюватись лише з малою часткою усвідомлення або без участі свідомості взагалі: їдучи на велосипеді чи керуючи автомобілем, за нормальних умов ми взагалі пред’являємо мало вимог до свідомості за умови, що ми вже досягли певного рівня майстерності. На противагу цьому, свідома увага залучається в тому випадку, коли виникають нові подразники або непередбачувані події. Ці несуперечливі погляди є наріжним каменем більшості функціональних теорій свідомості.

Ці теорії наслідують погляди Вільяма Джеймса, за якими свідомість пов’язується із вибірковою увагою і “первинною”, або оперативною пам’яттю. Так, запропонована модель, яка ідентифікує зміст свідомості із змістом “глобального оперативного простору”, який може бути широко представлений у нервовій системі, залучаючи до вирішення завдань діяльність

багатьох підсистем, які обробляють неусвідомлювану інформацію. Використання глобального оперативного простору потребує автоматичності, швидкості і високої здатності до паралельного оброблення модулів із неусвідомлюваним функціями для гнучкості відповіді під відносно повільним, довільним, з обмеженими можливостями, почерговим контролем.

Можна гіпотетично припустити, що дефіцит у пацієнтів із пошкодженнями “декларативних”, але збереженням “недекларативних” функцій є саме втрата здатності до поширення функцій через психологічний простір: як результат, здатність до замислу є недостатньою для використання під час мислення чи уяви. Такі теорії оперування інформацією гармонують із широко підтримуваною думкою, що свідомість пов’язана із появою гнучких патернів завченої поведінки із більш жорстких патернів інстинктивної поведінки, як синаптичний міст між відчуттям і дією, яка поступово подовжується в процесі еволюції.

Запропонована і альтернативна модель, яка також підкреслює роль свідомості в інтеграції активності психологічних підсистем. За нею, існує низка систем високого рівня, які швидше впливають на процеси нижчого рівня, ніж контролюють їх. Системи вищого рівня стосуються мови, декларативної пам’яті, вибору дій, визначених загальними поточними цілями організму і визначення мети. За цією теорією, свідомість виникає лише тоді, коли та сама інформація одночасно представлена в двох чи декількох із цих систем вищого рівня. Зміст свідомості відноситься до інформації, яка “плаває” між цими системами. Ця модель дозволяє припустити можливість того, що за певних обставин може бути важко, або й неможливо визначити недвозначно, є інформація свідомою, чи ні, якщо інтеграція контролюючих систем неповна або ушкоджена.

Такі теорії ідентифікують свідомість із модулями, станами чи аспектами оперування інформацією за припущення, що свідомість відіграє важливу, більше чи менше тривалу роль у спрямуванні нашої притомної поведінки. Ці припущення

екзаменувались на концептуальному та емпіричному рівнях. Концептуальний сумнів, який стосується рівною мірою всіх наукових теорій свідомості, полягає в тому, що жодна теорія задовільно не пояснює, що ж свідомість вносить до оброблення інформації. Емпіричні сумніви виникають із даних, що свідомість виникає надто пізно для здійснення функцій, описаних в цих теоріях, що дає деяким вченим підстави взагалі вважати свідомість епіфеноменом (річ в собі, побічний ефект інших функцій). Щоправда, більшість світової наукової спільноти повстає проти такої думки.

13.6.3. Повторний вхід збудження і інформаційний синтез

Коли нове зображення потрапляє на сітківку, воно обробляється послідовними рівнями зорового аналізатора через систему прямих зв'язків, яка працює з величезною швидкістю. Кожен рівень обробляє інформацію лише 10 мс, отже, приблизно через 100-150 мс весь мозок “знає” про нове зображення перед нашими очима, і потенціальні рухові відповіді готові. Із перших ПД нейрони демонструють складні властивості налаштування, такі, як вибірковість до руху, глибини, кольору чи форми, і навіть відповідають селективно на зображення облич. Отже, прямий потік інформації забезпечує швидке виділення із візуального зображення складних і багатозначних рис. Але чи усвідомлюємо ми ці риси, виділені висхідним потоком інформації? Видається, що ні. Багато досліджень як людини, так і експерименти на мавпах указують, що не має значення, якої ділянки в мозку досягли висхідні потоки інформації, це не викликає виникнення свідомих відчуттів. Необхідним є те, щоб нейрони у зорових, зокрема, ділянках, стали залученими до зворотних процесів, за яких взаємодіють ділянки високого і низького рівнів. Повторна обробка фундаментально відрізняється від прямої. За повторної обробки створюються умови, які задовольняють правило Хебба, за яким пре- і постсинаптичні нейрони активуються одночасно (“wire together – fire together” – “разом пов'язані – разом розряджаються”). Це активує процеси синаптичної

пластичності, які є нейронною основою навчання і пам'яті. Іншими словами, стимули, які викликають повторне оброблення, змінюють ваш мозок, тоді як стимули, які викликають лише прямий вхід, не мають подальшого впливу.

На думку G.Tononi, свідомість є здатністю системи до інтеграції інформації. Ця здатність критично залежить від здатності системи до формування “динамічного ядра”, чи комплексу, який характеризується як чіткою взаємодією між його елементами, так і їх складністю. Завдяки своїм зв'язкам кортико-таламічні мережі мають здатність формувати динамічне ядро високої складності, тоді як інші структури мозку, такі, як мозочок чи основні ядра, не мають. V.Lamme вважає, що, згідно із емпіричними та теоретичними аргументами, повторна обробка є ключем нейронних механізмів свідомості і навіть визначає свідомість як зворотне оброблення. Зворотні входи – свідомі, прямі – несвідомі.

Одна із гіпотез – уявлення про повернення збудження в місця первинних проєкцій і виникнення на цій основі співставлення і синтезу тієї інформації, яка була раніше, із тією, що поступила знову. Вперше ідея про інформаційний синтез як мозкову основу виникнення суб'єктивних переживань була висунута у 1976 р. російським вченим О.М.Іваніцким.

Психологам із 1920-х років відомо, що відчуття виникають досить пізно – після 100мс від моменту пред'явлення стимулу, тобто, значно пізніше від часу надходження сенсорних імпульсів до первинних сенсорних ділянок кори. Про те, що інформація вже поступила у первинну проєкційну ділянку того чи іншого аналізатора, можна судити за появою ранніх компонентів ВП. Ця латентність для різних сенсорних систем становить 25-30мс (інформація вже в корі, а людина ще нічого не відчуває!). Що відбувається за цей час в мозку і якій стадії мозкових процесів відповідає виникнення суб'єктивних відчуттів?

Реєстрували ВП і визначали кількісні показники сприйняття. Для їх отримання використовували методи теорії виявлення сигналу, яка описує процес сприйняття за допомогою двох незалежних змінних - показника сенсорної чутливості і критерію

прийняття рішення, який визначається мотиваційними факторами. Основні висновки побудовані на вирахуванні коефіцієнта кореляції між фізіологічними і психологічними показниками, а саме зв'язку амплітуди хвиль ВП із психофізичними індексами. Дослідження на сомато-сенсорному і зоровому аналізаторах показали принципово схожі результати.

В основі механізму інформаційного синтезу лежить кільцевий рух нервових імпульсів з «центральною станцією» в проекційній корі. Спочатку збудження надходить від проекційної до асоціативної кори. Потім нервові імпульси ідуть до структур лімбіко-гіпокампального комплексу підкіркових центрів емоцій та мотивацій. Далі збудження по системі дифузних проекцій вертається в кору, включаючи її первинні проекційні ділянки. Завдяки поверненню збудження нервові імпульси, які приходять із мотиваційних центрів, накладаються в нейронах проекційної кори на сліди сенсорного збудження (відбувається синтез інформації про наявні фізичні характеристики стимулу і вилучені із пам'яті відомості про його значення (корисний, шкідливий чи нейтральний, новий, чи організм вже з ним зустрічався).

Пікова латентність цих хвиль ВП точно співпадає з часом появи відчуттів, виміряних раніше в психологічних дослідженнях. Отже, можна припустити, що синтез двох видів інформації – наявної і тієї, яка вилучається із пам'яті – і складає той ключовий механізм, який лежить в основі відчуття як феномену вже не фізіологічного, а психологічного рівня.

Згідно запропонованої концепції, послідовне надходження інформації від рецепторів веде до повторного руху збудження по вказаному кільцю, забезпечуючи постійне зіставлення сигналів, які приходять із зовнішнього і внутрішнього середовища, що і складає психічний моніторинг тих змін, які відбуваються. Цей процес здійснюється із періодом квантування близько 100-180 мс (час, співвідносний до того, який вказаний в теорії «світлої плями, або прожектора»), що складає мінімальну тривалість відчуття. Схоже кільце пізніше було описане М.Мінекіним у мавп та низкою інших авторів.

Дж. Грей (1995) вважає, що в квантуванні процесів свідомості провідну роль грають процеси, пов'язані із тета-ритмом, що дає такий час $1000 \text{ мс} / 6 \text{ Гц} = 166 \text{ мс}$, що узгоджується із отриманим психологічних шляхом часом.

Дослідження Б.Лібста (1967) з реєстрацією ВП виявили, що у відповідь на слабкі, підпорогові електрошкірні подразнення в корі реєстрували лише ранні компоненти ВП з латентністю до 100мс. Після підсилення подразнення у ВП з'являлись і більш пізні компоненти з латентністю 150мс, що супроводжувалось появою суб'єктивних відчуттів.

Б.Баарс (1993) на основі аналізу психологічної літератури приходять до висновку, що образи виникають протягом перших 200 мс після дії стимулу, а пізніше (200-500 мс) відбувається їх категоризація.

Карл Бер наприкінці ХІХ ст. опублікував в Петербурзі роботу «Залежність нашої уяви про світ від довжини нашого моменту», в якій було вказано на те, що пізніше було сформовано як «фізіологічний момент», який у людини має тривалість близько 0,18 с. Цей «фізіологічний момент» є біологічним квантом часу, який визначає теперішнє, межу між «тепер» і «потім». Наведені дані стосуються одного із найпростіших психічних явищ – відчуття. Наскільки ці закономірності є універсальними і чи може бути принцип інформаційного синтезу перенесений на більш складні психічні явища, наприклад, на процес мислення?

13.7. Механізми мислення

Виходячи із фундаментальних уявлень Введенського-Ухтомського про те, що зв'язок між нервовими структурами виникає на основі зрівнювання ритмів їх діяльності (ці ритми відображаються на ЕЕГ), був створений метод картування внутрішньокіркової взаємодії (О.І. Іваніцький, 1990, 1997). Наявність в спектрах ЕЕГ різних кіркових ділянок частотних піків, які точно співпадають, свідчить про наявність груп нейронів, які працюють в одному ритмі, і, отже, функціонально пов'язані.

Обстежуваним пред'являли завдання на образне, просторове і абстрактно-вербальне мислення. Встановлено, що простий і досить симетричний рисунок зв'язків, притаманний стану спокою, під час розумового навантаження змінюється. Зв'язки починають зводитись до певних ділянок, утворюючи фокуси взаємодії. Зв'язки, які підходять до фокусу, встановлюються на різних частотах; власне, ця обставина лежить в основі утворення фокусу, оскільки зв'язки на одній частоті утворювали б однорідну сітку, яка не мала б центрів. Можна припустити, що кожен із зв'язків приносить до центру із певної ділянки кори чи підкіркового утвору свою інформацію. В фокусі ця інформація може бути співставлень чи перекомбінована певним чином. Основною функцією фокусу є інформаційний синтез. Відмінності від виникнення відчуттів полягають у тому, що замість сенсорного сигналу приходить інформація, яка зберігається в пам'яті, а провідна роль в синтезі належить не проєкційній, а асоціативній корі. Припускається, що на основі співставлення, яке відбувається в фокусі, досягається кінцева мета процесу мислення – знаходження рішення. Суб'єктивно це відчувається як процес думання і знаходження відповіді.

Топографія фокусів взаємодії виявилась специфічною для різних операцій мислення. Так, у разі образного мислення фокуси локалізувались переважно в тім'яно-скроневих ділянках, а в разі абстрактно-вербального – в лобових. Накладала свій вплив і спеціалізація півкуль, тобто, спостерігалась функціональна міжпівкульна асиметрія.

13.8. Свідомість, спілкування і мова

Симоновим П.В. (1981) була висунута концепція комунікативної природи свідомості. Згідно цієї концепції свідомість – це знання, яке в абстрактній формі може бути передане іншим людям. Знаковою формою спілкування є мова, яка формується в процесі спілкування. На основі спілкування виникає і свідомість як вища форма психічного, властива лише людині.

В механізмах свідомості показана особлива роль (у більшості людей) лівої, мовної півкулі. Але розподіл функцій між півкулями не слід сприймати спрощено. Так, у випадку тимчасової втрати мови, після її повернення люди могли пояснити, що з ними відбувалось.

Свідомість пов'язана не лише з мовою, а і з функціями префронтальної кори взагалі. Медіальні відділи кори мають особливе відношення до здатності вибудовувати і зберігати в пам'яті події як такі, що послідовно розгортаються в часі, що є характерною ознакою свідомості. На цій основі виникає і здатність до прогнозу і планування, що також є однією із властивостей свідомості.

Існують передня і задня системи уваги, причому передня грає провідну роль у свідомості і контролі когнітивних функцій інших відділів кори. Активація лобових відділів посилюється під час зростання важкості завдання чи наявності конфліктної інформації і зменшується по мірі засвоєння і автоматизації навички.

Людина відрізняється від тварин тим, що в неї є мислення і свідомість. Але за все, в тому числі і за свідомість, «потрібно платити». Тварини не задумуються над своїм майбутнім і не бояться смерті. Людина розуміє, що колись вона помре. Для того, щоб певною мірою нейтралізувати страх смерті, практично у всіх релігіях усіх народів світу є віра в безсмертя душі. Отже, разом із свідомістю виникає і релігія.

Філософія наголошує, що свідомість є явищем не лише біологічного та психологічного рівня, а і соціальним, і не існує поза суспільством, соціумом. Тому теорії, які намагаються пояснити свідомість без урахування цього фактору, заходять у глухий кут. Досліджуючи механізми свідомості, указують на існування в мозку своєрідного «гомункулюса», який знаходиться десь у лобових частках кори і керує нашими діями, думками. Але не зрозуміло, звідки він там береться, і, крім того, ним теж повинен керувати «гомункулос», який, в свою чергу, знаходиться в його мізках і т.д. Без розуміння соціального походження свідомості цю проблему вирішити неможливо.

Не даремно на різних мовах слово “свідомість” означає щось на зразок “спільні для різних людей відомості”, “со-відомість”, “со-знание”, “con-science”. Гомункулус вноситься в мозок людини поступово, починаючи з народження, за умов спілкування із дитиною інших людей, і формуючи не лише її свідомість, але і самосвідомість. Дитина, яка під час сенситивного періоду не потрапляє в людське суспільство (“мауглі”), назавжди втрачає здатність стати людиною із розвиненою свідомістю, хоча біологічні передумови для її розвитку генетично закладені. Дорослі від народження навчають дитину, закладаючи в її мозок ті команди, які поступово формують її внутрішній світ, внутрішнє “я”, і ці команди поступово стають її командами, вона сама їх собі посилає. Для того, щоб копіювати дії інших людей, є система дзеркальних нейронів, які формують основу емоційного інтелекту. Зростання розмірів і ускладнення структури передніх відділів мозку, формування потужної оперативної пам’яті, системи довільної уваги та ін.. – все це фактори, які створили передумови для розвитку свідомості людини, зачатки якої, безумовно, існують і у тварин.

13.9. Психофізіологічна проблема

Психофізіологічна проблема — це чи не головна проблема фізіології, *проблема співвідношення матеріального з ідеальним*, тобто як матеріальний субстрат, головний мозок, створює ідеальне — психіку, свідомість, думку.

Психіка людини. Найважливішою рисою людської психіки є те, що, як продукт мозку, вона відображає не його роботу безпосередньо, а зовнішній світ, об’єктивну реальність, тобто відчувається не діяльність нервових клітин, а кінцевий результат цієї діяльності, завдяки чому в свідомості відтворюється картина зовнішнього середовища.

Другою істотною особливістю психіки є те, що картина зовнішнього світу виявляється в свідомості як щось відокремлене від суб’єкта. Об’єктивне відображення довколишнього світу і водночас певна незалежність від нього

значною мірою розширюють пристосовні можливості людини до навколишнього середовища, зокрема до інших індивідів. Це є підставою для об'єднання окремих осіб у колектив з його суспільною свідомістю.

Природа психічної діяльності людини. Положення про зв'язок психічного відображення з діяльністю мозку ставить питання про механізми цього відображення, тобто, яким чином організовані ті мозкові процеси, продуктом яких є відчуття, думка, свідомість.

Вчення про вищу нервову діяльність і з'явилося як намагання І.П.Павлова та його наукової школи зрозуміти фізіологічні механізми психічних явищ. І.П.Павлов застосовував поняття *вища нервова і психічна діяльність* як ідентичні. Ідея об'єднання поведінки, психічної та вищої нервової діяльності проходить крізь усі праці І. Павлова, присвячені умовному рефлексу, причому цю тріаду він розглядає як зовнішню діяльність організму, спрямовану на зрівноваження впливу навколишнього середовища.

За І. П. Павловим, фізіологічну основу відображення реальної дійсності становить умовний рефлекс, явище фізіологічне і разом з тим психічне: *“...тимчасовий нервовий зв'язок є найуніверсальнішим фізіологічним явищем у тваринному світі і в нас самих. А разом з тим воно ж і психічне — те, що психологи називають асоціацією... Тут існує повне злиття, поглинання одного іншим, ототожнення...”* (І.П.Павлов “Двадцатилетний опыт...”, 1973, с. 489).

Звичайно, ні І.П.Павлов, ані численні його учні й послідовники не зводили психічне до елементарних умовних рефлексів. Діяльність головного мозку вони розглядали як системну, тобто окремі умовні рефлекси у виробленій системі переважно втрачають свої властивості, свою “індивідуальність”. Отже, процес утворення системи рефлексів є ніби переходом кількості в якість, від фізіологічного до психічного. Чимало фізіологів вважають, що психічне виникає лише за наявності загальносистемних процесів і пов'язане з діяльністю цілого мозку.

Проте фізіологічне пояснення є лише передумовою тлумачення психічних явищ, воно не може розкрити власне *ідеальної природи* психічних процесів і тому не є основною частиною пояснення психіки і свідомості. Розв'язання цього завдання перебуває в компетенції цілої групи наук — психофізіології, психології, соціології, нейрофізіології, психіатрії та ін.

СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

1. Александров Ю.И.(ред.) Психофизиология. - СПб.: Питер, 2003. - 496с.
2. Бехтерева Н.П. Магия мозга и лабиринты жизни. – М.: АСТ.: СПб.: Сова, 2007.- 383с.
3. Брагина Н. Н., Доброхотова Т. А. - Функциональные асимметрии человека. -М: Медицина, 1988. -240с.
4. Губко О.Т. Основы зоопсихології.- К.:Кондор, 2006.- 190с.
5. Данилова Н.Н. Психофизиология. - М.: Аспект Пресс, 2001.- 373 с.
6. Деглин В.Л. Лекции о функциональной асимметрии мозга человека. – Амстердам-Киев.: Изд-во АПУ, 1996. – 234с
7. Ємченко А.І. Фактори простору і часу в умовно-рефлекторній діяльності тварин.-К.: Видавництво Київського державного університету ім. Т.Г. Шевченка, 1953. – 216с.
8. Иваницкий А.М. Главная загадка природы: как на основе процессов мозга возникают субъективные переживания // Психологический журнал. 1999. - Т. 20. - №. 3. С. 93-104.
9. Иваницкий А.М. Мозговые механизмы оценки сигналов. — М.: Медицина, 1976. — 298 с.
10. Ильин Е.П. Дифференциальная психофизиология мужчины и женщины. - СПб.: «Питер», 2007. – 544 с.
11. Ильин Е.П. Психофизиология состояний человека. - СПб.: Питер, 2005. – 412 с.
12. Костандов Э. А. Психофизиология сознания и бессознательного. - СПб.: Питер, 2004. – 167 с.
13. Коцан І.Я., Мотузюк О.П., Кузнецов І.П. Проблеми сучасної психофізіології. - Луцьк: РВВ Волин. нац. ун-ту ім. Л. Українки, 2010. – 183 с.
14. Лизогуб В.С. Онтогенез психофізіологічних функцій людини. – Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук, Київ, 2001.- 317 с.
15. Макаренко М. В. Основи професійного відбору військових спеціалістів та методики вивчення індивідуальних психофізіологічних відмінностей між людьми. - К.: Ін-т

фізіології ім. О.О. Богомольця НАН України, Науково-дослідний центр гуманітарних проблем Збройних Сил України, 2006. – 395 с.

16. Макарчук Н.Е., Калуев А.В. Обоняние и поведение.- К.:КСФ, 2000.- 134 с.

17. Николаева Е.И. Психофизиология: Психологическая физиология с основами физиологической психологии. - СПб.: ПЕР СЕ, 2008г. - 624 с.

18. Палмер, Дж., Палмер, Л. Эволюционная психология. Секреты поведения Homo sapiens. – СПб: Прайм-ЕВРОЗНАК, 2003. – 384с.

19. Пинкер, С. Язык как инстинкт. – М.: Едиторал УРСС, 2004. -455с.

20. Резникова, Ж. И. Интеллект и язык животных и человека. Основы когнитивной этологии. – М.: ИКЦ "Академкнига", 2005.-518с.

21. Ротенберг В.С., Аршавский В.В. Межполушарная асимметрия мозга и проблема интеграции культур // Вопросы философии. - 1984. -№4.- С. 78-86.

22. Симонов П.В. Лекции о работе головного мозга. Потребностно-информационная теория высшей нервной деятельности. - М.: Наука, 2001.- 96с.

23. Смирнов И., Безносюк Е., Журавлёв А. Психотехнологии. Компьютерный психосемантический анализ и психокоррекция на неосознаваемом уровне. - М.: Издательская группа "Прогресс" - "Культура", 1995. - 416 с.

24. Спрингер С., Дейч Г. Левый мозг, правый мозг. Ассиметрия мозга. - М.: Мир, 1983. -256с.

25. Харченко П.Д. Запаздывающие условные рефлексy. – К.: Издательство Киевского университета, 1960.- 302 с.

26. Хомская Е.Д. Нейропсихология. - СПб.: Питер.-2005. – 496с.

27. Чайченко Г.М. Поведінка і психіка тварин. – К.: Видавничо-поліграфічний центр «Київський університет», 2000.- 200с.

28. Чайченко Г.М. Фізіологія вищої нервової діяльності. - К.:» Вища школа», 1993. – 176 с.
29. Baddeley A.D., Allen R.J., Hitch G.J. Binding in visual working memory: The role of the episodic buffer // *Neuropsychologia*. - 2011. - (in press).
30. Cosgrove K. P., Mazure C. M., Staley J. K. Evolving Knowledge of Sex Differences in Brain Structure, Function and Chemistry // *Biol Psychiatry*. -2007. - Vol.62(8). - P. 847–855.
31. Doty R. W. Unity from duality // *Acta Neurobiol. Exp.* – 2003. – Vol. 63. – P. 163 – 170.
32. Faw B. Pre-frontal executive committee for perception, working memory, attention, long-term memory, motor control, and thinking: A tutorial review // *Consciousness and Cognition*. – 2003. – Vol. 12, Issue 1. – P. 83 – 139.
33. Koch C., Crick F. On the zombie within // *Nature*. - 2001. – P. 411- 893.
34. Koch C., Crick F. Some thoughts on consciousness and neuroscience. // *The cognitive neurosciences*, 2-nd edition, Gazzaniga, M.S., editor. MIT Press: Cambridge, Massachusetts. - 2000. - P. 1285-1294.
35. Lamme V.A. Towards a true neural stance on consciousness. // *Trends Cogn Sci.* - . 2006, Vol.10. – P. 494 –501.
36. Rattenborg N.C. Do birds sleep in flight? // *Naturwissenschaften*. – 2006, Vol.93. – P.413–425.
37. Tononi G. Information integration: its relevance to brain function and consciousness // *Arch Ital Biol*. 2010, Vol.148 (3). – P.299-322.
38. Velmans, M. Is human information processing conscious? // *Behav. Brain Sciences*. – 1991, Vol.14. - P. 651-726.