

**Частное учреждение образования
«Минский институт управления»**

Физиология поведения

**Учебно-методический комплекс,
3-е издание, дополненное,
для студентов специальности
1-23.01.04 - ПСИХОЛОГИЯ**

**Минск
Изд-во МИУ
2008**

Автор-составитель М.Н. Мисюк

**Доцент кафедры юридической психологии МИУ,
кандидат медицинских наук, доцент психологии,
врач высшей категории**

Учебно - методический комплекс содержит курс лекций по всем темам дисциплины «Физиология поведения».

В учебно-методическом комплексе раскрыто содержание дисциплины, определены её цели и задачи, место в учебном процессе.

Представлены вопросы для самоподготовки и список литературы рекомендуемой для изучения в процессе самостоятельной работы.

Комплекс предназначен для студентов факультета правоведения дневной и заочной формы обучения.

ОГЛАВЛЕНИЕ:

Введение.....	5
Лекция 1. Общие вопросы физиологии поведения.....	7
Лекция 2. Роль физиологических систем организма в регуляции поведения человека.....	14
Лекция 3. Методы психофизиологических исследований.....	21
Лекция 4. Управляющие и рабочие системы организма.....	29
Лекция 5. Основы жизнедеятельности.....	38
Лекция 6. Терморегуляция.....	48
Лекция 7. Жидкие среды организма.....	58
Лекция 8. Железы внутренней секреции.....	68
Лекция 9. Гипоталамо-гипофизарная система. Эндокринная функция печени и почек.....	78
Лекция 10. Организация нервной системы.....	83
Лекция 11. Проведение возбуждения.....	94

Лекция 12. Синаптическая передача.....	101
Лекция 13. Строение позвоночника и спинного мозга.....	109
Лекция 14. Физиология вегетативной нервной системы.....	113
Лекция 15. Нервная регуляция функций внутренних органов.....	121
Лекция 16. Сенсорные системы. Общая модель сенсорной системы.....	127
Лекция 17. Общие свойства сенсорных систем. Анатомия и физиология органов вкуса и обоняния.....	134
Лекция 18. Анатомия и физиология кожи.....	142
Лекция 19. Нейрофизиология боли.....	147
Лекция 20. Анатомия и физиология зрительной системы.....	156
Лекция 21. Анатомия и физиология органов слуха и равновесия.....	163
Лекция 22. Управление движениями.....	171
Лекция 23. Сон.....	182
Лекция 24. Функциональные состояния.....	190
Лекция 25. Психофизиология внимания.....	200
Лекция 26. Эмоции.....	206
Лекция 27. Адаптационный синдром.....	215
Лекция 28. Мотивация.....	221
Лекция 29. Общие принципы организации поведения.....	235
Лекция 30. Психофизиология бессознательного.....	248
Лекция 31. Психофизиология сознания.....	261
Лекция 32. Психофизиология памяти.....	274
Лекция 33. Психофизиология научения.....	
Лекция 34. Системные механизмы поведения.....	
Лекция 35. Системная архитектура поведенческих актов.....	
Лекция 36. Психическая деятельность человека.....	
Литература.....	

Нейроны зрительной коры отвечают за извлечение информации о форме зрительного образа. Большая часть этих нейронов возбуждается при воздействии на отдельный маленький участок сетчатки (рецептивное поле) световыми раздражителями в виде линии или полосы. Каждый нейрон реагирует лишь на очень ограниченное число зрительных раздражителей. В зависимости от того, насколько сложным должно быть изображение на сетчатке, чтобы вызвать возбуждение зрительного нейрона, эти нейроны были разделены на три типа.

Простые клетки реагируют на темные полосы на светлом фоне или светлые полосы на темном фоне. Каждый такой нейрон возбуждается лишь при определенном положении полосы в поле зрения. Согласно последним данным, каждому возможному расположению и ориентации полосы в поле зрения соответствует, по меньшей мере, один простой нейрон.

Сложные клетки также лучше воспринимают определенным образом ориентированные полосы (вертикальные или горизонтальные). Сложные клетки способны реагировать на полосы, проецирующиеся в самые различные области сетчатки.

Сверхсложные клетки сходны со сложными, однако в отличие от них эти клетки реагируют не только на ориентацию и расположение полосы в рецептивном поле, но и на ее длину. Если полоска слишком коротка или длинна, то сверхсложная клетка не подвергается возбуждению.

Все нейроны зрительной коры сгруппированы в колонки, каждая из которых играет роль интегративной единицы. Каждая колонка состоит из нейронов, воспринимающих полосы определенной ориентации, проецирующиеся на небольшие участки сетчатки. Каждой возможной ориентации полосы соответствует отдельная колонка, и для любого рецептивного поля на сетчатке существует группа колонок.

В зрительной коре обычно различают первичную, вторичную и третичную области. Вторичная и третичная области представляют собой ассоциативные зоны зрительной коры. Сигналы к ним поступают от латерального колленчатого тела и от первичной зрительной области. В ассоциативных зонах, отвечающих за более сложное абстрактное зрительное восприятие, содержатся почти все сверхсложные нейроны.

Литература:

«Основы физиологии». Под редакцией П. Стерки. Перевод с англ. М., 1984.

Лекция 21

Анатомия и физиология органов слуха и равновесия

1. Слуховая система.
2. Звук.
3. Наружное и среднее ухо.
4. Внутреннее ухо.
5. Кортиев орган.
6. Возбуждение рецепторов.
7. Различение высоты звука.
8. Центральные слуховые пути.
9. Вестибулярная система.
10. Маточка и мешочек.
11. Полукружные каналы.
12. Центральные вестибулярные пути.

Слуховая система

Орган слуха состоит из трех отделов — наружного, среднего и внутреннего уха. Наружное и среднее ухо — это вспомогательные сенсорные структуры обеспечивающие проведение звука к слуховым рецепторам в улитке (внутреннее ухо). Во внутреннем ухе содержатся два типа рецепторов — слуховые (в улитке) и вестибулярные (в структурах вестибулярного аппарата).

Звук

Ощущение звука возникает, когда волны сжатия, вызванные колебаниями молекул воздуха в продольном направлении, попадают на слуховые органы. Волны из чередующихся участков сжатия (высокой плотности) и разрежения (низкой плотности) молекул воздуха распространяются от источника звука (например, камертона или струны) напоподобие ряби на поверхности воды. Звук характеризуется двумя основными параметрами — силой и высотой.

Высота звука определяется его частотой, или числом волн за одну секунду. Частота измеряется в герцах (Гц). 1 Гц соответствует одному полному колебанию в секунду. Чем больше частота звука, тем выше этот звук. Человеческое ухо различает звуки в пределах от 20 до 20000 Гц. Наибольшая чувствительность уха приходится на диапазон 1000 — 4000 Гц.

Сила звука пропорциональна амплитуде колебаний звуковой волны и измеряется в логарифмических единицах — децибелах. Один децибел равен $10 \lg I/I_s$, где I_s — пороговая сила звука. За стандартную пороговую силу принимается $0,0002 \text{ дин/см}^2$ — величина, весьма близкая к пределу слышимости у человека.

Наружное и среднее ухо

Ушная раковина служит как бы рупором, направляющим звук в слуховой канал. Для того чтобы попасть на барабанную перепонку, отделяющую наружное ухо от среднего, звуковые волны должны пройти через этот канал

Колебания барабанной перепонки передаются через заполненную воздухом полость среднего уха по цепи из трех маленьких слуховых косточек — молоточка, наковальни и стремечка. Молоточек соединяется с барабанной перепонкой, а стремечко — с перепонкой овального окна улитки внутреннего уха. Таким образом, колебания барабанной перепонки передаются через среднее ухо на овальное окно по цепи из молоточка, наковальни и стремечка.

Среднее ухо играет роль согласующего устройства, обеспечивающего передачу звука от среды низкой плотности (воздух) к более плотной (жидкость внутреннего уха). Энергия, требующаяся для сообщения какой-либо перепонкой колебательных движений, зависит от плотности окружающей среду перепонкой среды. Колебания в жидкости внутреннего уха требуют в 130 раз больше затрат энергии, чем в воздухе.

При передаче звуковых волн от барабанной перепонки к овальному окну по цепи слуховых косточек звуковое давление увеличивается в 30 раз. Это связано, прежде всего, с большой разницей в площади барабанной перепонки ($0,55 \text{ см}^2$) и овального окна ($0,032 \text{ см}^2$). Звук от большой барабанной перепонки передается по слуховым косточкам маленькому овальному окну. В результате звуковое давление на единицу площади овального окна по сравнению с барабанной перепонкой возрастает.

Колебания слуховых косточек уменьшаются (гасятся) при сокращении двух мышц среднего уха — мышцы, напрягающей барабанную перепонку, и мышцы стремечка. Эти мышцы присоединяются соответственно к молоточку и стремечку. Их сокращение приводит к увеличению ригидности в цепи слуховых косточек и к уменьшению способности этих косточек проводить звуковые колебания в улитке. Громкий звук вызывает рефлекторно сокращение мышц среднего уха. Благодаря этому рефлексу слуховые рецепторы улитки предохраняются от повреждающего воздействия громких звуков.

Внутреннее ухо

Улитка образована тремя спиральными каналами, заполненными жидкостью, — вестибулярная лестница (лестница преддверия), средняя лестница и барабанная лестница. Вестибулярная и барабанная лестницы соединяются в области дистального конца улитки посредством отверстия — геликотремы, а средняя лестница расположена между ними. Средняя лестница отделена от вестибулярной лестницы тонкой рейснеровой мембраной, а от барабанной — основной (базиллярной) мембраной.

Улитка заполнена двумя видами жидкости: в барабанной и вестибулярно-лестницах содержится перилимфа, в средней лестнице — эндолимфа. Состав этих жидкостей различен: в перилимфе много натрия, но мало калия,

эндолимфе мало натрия, но много калия. Из-за этих различий в ионном составе между эндолимфой средней лестницы и перилимфой барабанной вестибулярной лестниц возникает эндокохлеарный потенциал величиной около +80 мВ. Поскольку потенциал покоя волосковых клеток равен примерно -80 мВ, между эндолимфой и рецепторными клетками создается разность потенциалов в 160 мВ, что имеет большое значение для поддержания возбудимости волосковых клеток.

В области проксимального конца вестибулярной лестницы расположен овальное окно. При низкочастотных колебаниях перепонки овального окна перилимфе вестибулярной лестницы возникают волны давления. Колебания жидкости, порожденные этими волнами, передаются вдоль вестибулярной лестницы и затем через геликотрему в барабанную лестницу, на проксимальном конце которой находится круглое окно. В результате распространения волн давления в барабанную лестницу колебания перилимфы передаются на круглое окно. При движениях круглого окна, играющего роль демпфирующего устройства, энергия волн давления поглощается.

Кортиев орган

Слуховыми рецепторами являются волосковые клетки. Эти клетки связаны с основной мембраной; в улитке человека их около 20 тысяч. С базальной поверхностью каждой волосковой клетки образуют синапсы окончания кохлеарного нерва, образуя вестибулокохлеарный нерв (VIII п.). Слуховой нерв образован волокнами кохлеарного нерва. Волосковые клетки окончания кохлеарного нерва, покровная и основная мембраны образуют кортиев орган.

Возбуждение рецепторов

При распространении звуковых волн в улитке покровная мембрана смещается и ее колебания приводят к возбуждению волосковых клеток. Это сопровождается изменением ионной проницаемости и деполяризацией. Возникающий при этом рецепторный потенциал возбуждает окончания кохлеарного нерва.

Различение высоты звука

Колебания основной мембраны зависят от высоты (частоты) звука. Эластичность этой мембраны постепенно возрастает по мере удаления от овального окна. У проксимального конца улитки (в области овального окна) основная мембрана уже (0,04 мм) и жестче, а ближе к геликотреме — шире и более эластична. Поэтому колебательные свойства основной мембраны постепенно изменяются по длине улитки: проксимальные участки более восприимчивы к звукам высокой частоты, а дистальные реагируют лишь на низкие звуки.

Согласно пространственной теории различения высоты звука, основная мембрана действует как анализатор частоты звуковых колебаний. От высоты звука зависит, какой участок основной мембраны будет отвечать на этот звук колебаниями наибольшей амплитуды. Чем звук ниже, тем больше и расстояние от овального окна до участка с максимальной амплитудой колебаний. Вследствие этого та частота, к которой наиболее чувствительна какая-либо волосковая клетка, определяется ее расположением клетки, реагирующей преимущественно на высокие тона, локализуется на узкой, туго натянутой основной мембране близ овального окна; рецепторы же, воспринимающие низкие звуки, расположены на более широких и менее туго натянутых дистальных участках основной мембраны.

Информация о высоте низких звуков кодируется также параметрами разрядов в волокнах кохлеарного нерва; согласно «аллометрической теории», частота нервных импульсов соответствует частоте звуковых колебаний. Частота потенциалов действия в волокнах кохлеарного нерва, реагирующих на звуки ниже 2000 Гц, близка к частоте этих звуков; так, в волокне, возбуждающемся при действии тона в 200 Гц, возникает 200 импульсов в 1 с.

Центральные слуховые пути

Волокна кохлеарного нерва идут в составе вестибуло-кохлеарного нерва продолговатому мозгу и заканчиваются в его кохлеарном ядре. От этого ядра импульсы передаются в слуховую кору по цепи вставочных нейронов слуховой системы, расположенных в продолговатом мозгу (кохлеарные ядра и ядра верхних олив), в среднем мозгу (нижнее двухолмие) и таламусе (медиально колленчатое тело). «Конечный пункт назначения» слуховых каналов — это дорсолатеральный край височной доли, где расположена первичная слуховая область. Эту область в виде полосы окружает ассоциативная слуховая зона.

Слуховая кора отвечает за распознавание сложных звуков. Здесь соотносятся их частота и сила. В ассоциативной слуховой области интерпретируется смысл услышанных звуков. Нейроны нижележащих отделов — средней части оливы, нижнего двухолмия и медиального колленчатого тела осуществляют извлечение и переработку информации о высоте и локализации звука.

Вестибулярная система

Лабиринт внутреннего уха, содержащий слуховые рецепторы и рецепторы равновесия, расположен в пределах височной кости и образован системой наполненных жидкостью перепончатых каналов. В состав лабиринта входят вестибулярный аппарат и улитка. Вестибулярный аппарат подразделяется на два функциональных отдела:

1) маточка и мешочек, которые воспринимают положение в пространстве и линейное ускорение;

2) три полукружных канала, реагирующие на угловое ускорение. В улитке расположены слуховые рецепторы. Вестибулярный и слуховой отделы лабиринта сообщаются посредством канала, соединяющего среднюю лестницу с мешочком. Благодаря этому каналу средняя лестница и вестибулярный аппарат заполнены общей эндолимфой.

Вестибулярными и слуховыми рецепторами являются волосковые клетки. Эти клетки расположены на стенке лабиринта; их покрытые ресничкам поверхности погружены в эндолимфу. По всей видимости, главный состав эндолимфы обеспечивает поддержание возбудимости волосковых клеток.

Маточка и мешочек

Часть лабиринта, содержащая полукружные каналы и улитку расширяется и образует две полости — маточку и мешочек. На внутренней поверхности каждой из них расположено так называемое пятно — скопление рецепторов. В каждом пятне содержится несколько тысяч волосковых клеток, реснички которых погружены в плотную студенистую массу. В этой массе расположены мелкие кристаллы углекислого кальция (отолиты или отоконии). Волосковые клетки воспринимают отклонение ресничек под действием веса покрывающей их студенистой массы.

Волосковые клетки реагируют на перемещение в определенном направлении. Это обусловлено наличием двух видов ресничек. На каждой клетке расположена одна крупная ресничка (киноцилия), окруженная многочисленными мелкими (стереоцилиями). В зависимости от того, в каком направлении действует сгибающая реснички сила, в волосковой клетке возникает возбуждение или торможение. Если стереоцилии сгибаются по направлению к киноцилии, возникает возбуждение; если же они отклоняются от киноцилии — торможение. В каждом пятне насчитывается несколько тысяч волосковых клеток, ориентированных во всех возможных направлениях. Благодаря этому общая картина возбуждений и торможений в области пятна отражает направление действующей силы.

Маточка и мешочек воспринимают положение головы в пространстве и линейное ускорение. При изменении положения головы студенистая масса, содержащая отолиты, смещается под действие собственного веса; при этом возбуждается новая группа волосковых клеток. Эти отделы вестибулярного аппарата крайне чувствительны: они реагируют на изменение положения даже на $0,5^\circ$.

Маточка и мешочек воспринимают также линейное ускорение, вызванное внезапным изменением скорости движения вперед или назад. При внезапном

смещении головы возникает ускорение, под действием которого изменяется сила давления отолитов на волосковые клетки. Информация о линейном ускорении кодируется характером (паттерн) импульсации волосковых клеток, которая возникает в ответ на это ускорение.

Полукружные каналы

От маточки под прямыми углами друг к другу отходят три полукружных канала. Расположения их таково, что каждый из них реагирует на угловое ускорение головы, т.е. ее внезапный поворот в одной из трех плоскостей — фронтальной, сагиттальной и горизонтальной.

В каждом канале имеется расширенный участок с чувствительным волосковыми клетками — ампула. Реснички этих клеток покрыты студенистым колпачком — купула. Купула выступает в просвет канала и легко смещается при движениях эндолимфы, заполняющей канал. Смещение купулы приводит к возбуждению погруженных в эндолимфу волосковых клеток. На каждой такой клетке расположена одна крупная киноцилия и множество мелких — стереоцилий. Ориентация всех волосковых клеток, в пределах каждой ампулы одинакова. Поэтому, при смещении купулы в одном направлении, возникает возбуждение клеток, а в противоположном направлении — торможение.

Восковые клетки реагируют на угловое ускорение, возникающее при внезапных поворотах головы. При движении полукружного канала перемещение заполняющей его эндолимфы в силу инерции запаздывает. В время вращения головы, а значит, полукружных каналов и купулы, эндолимфа стремится сохранить прежнее положение в пространстве, и вследствие этого она давит на купулу, смещая ее. В результате этого смещения стереоцилии сгибаются по направлению к киноцилии, и волосковые клетки подвергаются возбуждению. При внезапном прекращении вращения головы полукружные каналы испытывают отрицательное угловое ускорение. В течение короткого времени после остановки головы, полукружных каналов и связанных с ним купул эндолимфа продолжает двигаться и вновь смещает купулу. Так как при этом стереоцилии отклоняются от киноцилий, волосковые клетки в ответ на отрицательное угловое ускорение подвергаются торможению.

От полукружных каналов поступает информация о плоскости, в которой происходит угловое ускорение (положительное или отрицательное) и его величине.

Информация о плоскости вращения коферируется в виде сигналов о какого-либо определенного канала (верхнего, заднего или горизонтального), так как каждый канал реагирует на угловое ускорение только в одной из плоскостей. Степень смещения купулы и, следовательно, частота импульсации

в вестибулярном нерве, иннервирующем волосковые клетки, зависит от величины ускорения.

Центральные вестибулярные пути

Волосковые клетки вестибулярного аппарата иннервируются волокнами вестибулярного нерва. Эти волокна идут в составе вестибулокохлеарного нерва к продолговатому мозгу, где и заканчиваются в вестибулярных ядрах. Отростки нейронов этих ядер идут к мозжечку, ретикулярной формации и спинному мозгу — двигательным центрам, управляющим положением тела при движениях благодаря информации от вестибулярного аппарата, проприорецепторов шеи и органов зрения.

Поступление вестибулярных сигналов к зрительным центрам имеет первостепенное значение для важного глазодвигательного рефлекса — нистагма. Благодаря нистагму взор при движениях головы фиксируется на неподвижном предмете. Во время вращения головы глаза медленно поворачиваются в обратную сторону, и поэтому взор фиксирован на определенной точке. Если угол вращения головы больше, чем тот, на который могут повернуться глаза, то они быстро перемещаются в направлении вращения и взор фиксируется на новой точке. Это быстрое движение и есть нистагм. При повороте головы глаза попеременно совершают медленные движения в направлении поворота и быстрые в противоположном настроении.

Литература:

1. «Основы физиологии». Под редакцией П. Стерки. Перевод с англ. М., 1984. Стр. 124—141.

Лекция 22

Управление движениями

1. Общие сведения о нервно-мышечной системе.
2. Проприорецепция.
3. Центральные аппараты управления движениями.
4. Двигательные программы.
5. Координация движений.
6. Типы движений.
7. Выработка двигательных навыков.
8. Схема тела и система внутреннего представления.

Движения (включая речь и письмо) — главное средство взаимодействия организма человека с окружающей средой. В этом взаимодействии возникают рефлекторные ответы, побуждаемые стимулами внешней среды, и активности иницируемая «изнутри». Мозг не просто отвечает на стимулы, поступающие