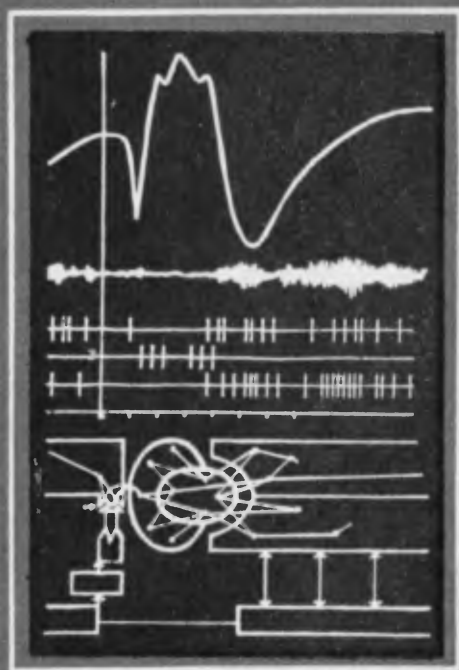


В. Б. ШВЫРКОВ

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ  
ИЗУЧЕНИЕ  
СИСТЕМНЫХ МЕХАНИЗМОВ  
ПОВЕДЕНИЯ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ ПСИХОЛОГИИ

В. Б. ШВЫРКОВ

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ  
ИЗУЧЕНИЕ  
СИСТЕМНЫХ МЕХАНИЗМОВ  
ПОВЕДЕНИЯ

*Ростов на Дону  
9-V-1979  
Швырков*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА 1978

Исследование посвящено анализу механизмов поведения с позиций теории функциональной системы, созданной П. К. Анохиным, обосновывается необходимость системного подхода к их изучению. Элементарный поведенческий акт с позиций теории П. К. Анохина рассматривается как цикл «обмена информацией» между средой и организмом. Исследуются механизмы вовлечения отдельного нейрона в систему поведенческого акта. Рассматриваются соотношения психических, системных, нейрофизиологических процессов в поведении.

Ответственный редактор  
член-корреспондент АМН СССР  
К. В. СУДАКОВ

$\frac{10508-280}{042(02)-78}$  216-78

© Издательство «Наука», 1978 г.

## ВВЕДЕНИЕ

Поведение живых организмов является предметом исследования многих наук, в каждой из которых изучаются особые аспекты поведения. Это обстоятельство, как отмечает в предисловии к своей книге Р. Хайнд (1975), не позволяет однозначно определить понятие «поведение». Однако для многих областей исследования, в том числе для нейрофизиологии и психологии, поведение в самом общем плане можно определить как отношения организма и среды. Поэтому изучение поведения должно включать анализ и среды, и процессов внутри организма, и взаимодействия организма со средой. Понятие «поведение» должно охватывать все виды взаимоотношений организма и среды, в том числе и такие, которые находят отражение в психике организма.

В настоящее время едва ли кто-нибудь будет отрицать роль психики в поведении. Вместе с тем очевидно, что в основе поведения лежат физиологические процессы функционирования определенных морфологических структур организма. Соотношение психических и физиологических процессов составляет так называемую психофизиологическую проблему.

Материалистический тезис о единстве поведения и психики исключает возможность полного познания механизмов поведения вне решения вопроса о роли в поведении психических процессов. Любая теория поведения, «выбрасывающая» или не включающая и психические процессы, представляется нам не соответствующей реальной действительности, поскольку именно через психические процессы, через информационные соотношения внешняя среда обуславливает поведение, что нашло отражение в положениях об отражающей и регулирующей роли психики в поведении. Вместе с тем единство поведения и психики предполагает невозможность возникновения психических процессов, оторванных от поведения, т. е. и от определенных физиологических процессов. Таким образом, то или иное решение проблемы механизмов поведения с необходимостью ведет к тому или иному решению и психофизиологической проблемы.

Решение психофизиологической проблемы не может быть достигнуто только на физиологической или только на психологи-

ческой основе, и, следовательно, ни физиология, ни психология не могут дать полного описания поведения. Последнее не может быть достигнуто и путем прямого соотнесения психических и физиологических процессов. Как справедливо отмечает А. Н. Леонтьев (1975, с. 7), «дело в том, что никакое прямое соотнесение между собой психических и мозговых физиологических процессов проблемы еще не решает. Теоретические альтернативы, которые возникают при таком прямом сближении, хорошо известны: либо это гипотеза параллелизма, роковым образом приводящая к пониманию психики как эпифеномена, либо это позиция свайного физиологического детерминизма с вытекающим из него сведением психологии к физиологии, либо, наконец, это дуалистическая гипотеза психофизиологического взаимодействия, которая допускает действие нематериальной психики на материальные процессы, протекающие в мозге. Для метафизического мышления никакого иного решения попросту не существует, меняются лишь термины, прикрывающие все те же альтернативы».

В настоящее время становится очевидным, что синтез психологии и физиологии в описании поведения возможен только на каком-то более высоком и общем для обеих наук основании. Таким основанием является системный подход, который развивается сейчас во многих областях знания (Анохин, 1973а; Кедров, 1974; Кузьмин, 1976; Ломов, 1975; и др.). Среди большого числа вариантов системного подхода теория функциональной системы, развитая академиком П. К. Анохиным (1935—1974), представляется нам наиболее адекватной проблемам физиологии и психологии и задаче их синтеза в описании поведения. В объяснении поведения эта теория прямо исходит из наиболее общей биологической теории — теории эволюции.

В самом деле, в отличие от многих вариантов системного подхода в биологии, предлагающих изучать свойства систем на формальных моделях (Месарович, 1970), теория функциональной системы целиком основана на биологических фактах и уже в основу способа выделения системы кладет понятие выживания, или полезного приспособительного результата. Как все фундаментальные исходные понятия (Кедров, 1962), понятия системы и результата определяются в теории функциональной системы через их отношение. Результат — это состояние среды, способствующее выживанию системы. Система — совокупность элементов, организованных таким образом, чтобы достичь этого результата. Основным результатом, который в конечном счете достигают биологические системы, — это выживание. Отсюда поведение биологических систем является целенаправленным, причем любое поведение осуществляется для достижения того или иного полезного приспособительного результата, способствующего, в конечном счете, выживанию.

Виды взаимодействий организма и среды, конечно, весьма разнообразны; поведение можно определить как такое взаимодей-

ствие, в котором и организм, и среда выступают как целые. Тогда поведение предстанет как двусторонний обмен организацией или информацией между средой и организмом, который может осуществляться только информационными или специфически системными процессами, не сводимыми к отдельным физиологическим процессам или к отдельным воздействиям среды.

Системные процессы описывают состояние как организма, так и среды, поэтому нейрофизиологическое или психологическое описание поведения является частным описанием одних и тех же системных процессов соотношения целостного организма со средой.

С этой точки зрения описание соотношения организма и среды в терминах системных процессов должно составить специальный предмет «системологии». Соотношения между системными и элементарными нейрофизиологическими процессами выступают как отношения между информацией и ее материальным носителем, поскольку системные процессы — своеобразные информационные процессы (Ферстер, 1964; Горский, 1974). Соотношения же между психическими и системными процессами оказываются отношениями между внутренней и внешней информацией. При этом внешняя информация есть атрибут организации элементов среды, а внутренняя — организации элементов организма. Таким образом, сопоставление нейрофизиологических и психических процессов возможно только через качественно своеобразные системные процессы, которые внутри организма существуют как процессы организации различных элементов в одно целое — функциональную систему.

Поскольку системные процессы, одним из аспектов рассмотрения которых является психика, внутри организма представляют собой процессы именно организации физиологических функций, то такая точка зрения избегает отождествления психических и физиологических процессов. Она избегает и психофизиологического параллелизма, так как системные процессы — это процессы организации именно физиологических функций и психика оказывается продуктом мозга. Так как внутренняя организация определяется организацией среды, т. е. ее предметной структурой, то психика не может быть исключена из анализа механизмов поведения. И, наконец, так как системные процессы «состоят» исключительно из физиологических процессов и новое качество достигается исключительно за счет их организации, то физиологическая и психологическая детерминации поведения оказываются в неразрывном единстве и не существуют друг без друга, что исключает какие-либо психофизиологические взаимодействия.

Очевидно, что эта точка зрения согласуется с представлениями о соотношении между психикой и мозгом как информацией и ее носителем, развиваемыми с философских позиций (Пономарев, 1967; Дубровский, 1971, 1976). Таким образом, теория функциональной системы служит той основой, на которой может

быть достигнуто экспериментальное решение как проблемы механизмов поведения, так и психофизиологической проблемы. С позиций этой теории нейрофизиологию поведения и психики можно рассматривать как изучение нейрофизиологическими методами системных процессов обмена организацией между целостным организмом и предметной средой.

В изучении поведения проблема элементарного явления всегда рассматривалась как ключевая, определяющая все дальнейшие теоретические построения и направление поисков. Со времен Декарта за элементарное проявление поведения всегда принималась ответная реакция организма на тот или иной агент внешней среды. Между «стимулом» и следующей за ним «реакцией» проходит определенный интервал, который в различных аспектах именуется как «задержка», «время реакции», «время рефлекса» и т. д.

Полемика по вопросу о процессах, протекающих в этом интервале, собрала в себе, как в фокусе, все противоречия психологии, физиологии и других наук, изучающих мозг и поведение. Проблема детерминации поведения, психофизиологическая проблема, проблема локализации функций, кибернетические проблемы кодирования информации и регулирования отношения организма со средой и все другие общебиологические проблемы поведения и психики так или иначе связаны с выяснением механизмов элементарного поведенческого акта.

С давних времен этот интервал заполняют и психическими процессами, такими, как восприятие, сличение, запоминание и т. д. Измерение этого интервала в тех или иных модификациях экспериментов широко используется для характеристики самых разных психических процессов и состояний; причем принимается даже, что «метод измерения времени реакции является лучшим методом для изучения высших функций и имеет большое будущее» (Шошоль, 1966, с. 316).

Несмотря на сложность и многообразие процессов, которые связывают с элементарным поведенческим актом, нейрофизиологическая трактовка процессов, протекающих между «стимулом» и «реакцией», долгое время сводилась к проведению возбуждения от рецепторов к эффекторам, как это диктовалось рефлекторной теорией.

Представление о поведенческом акте как рефлексе было основано не на прямом изучении нейрональных механизмов поведения, не на физиологических фактах и даже не на анатомических представлениях, а исключительно на идеях механистического детерминизма. В «Ответе физиолога психологам» И. П. Павлов писал: «Общепринято, что идея рефлекса идет от Декарта, а что же было известно о детальной конструкции центральной нервной системы да еще в связи с ее деятельностью во время Декарта? Ведь физиолого-анатомическое отделение чувствительных нервов от двигательных произошло лишь в начале XIX сто-

летия. Ясно, что именно идея детерминизма составляла для Декарта сущность понятия рефлекса, и отсюда вытекало представление Декарта о животном организме как о машине. Так понимали рефлекс и все последующие физиологи, привязывая отдельные деятельности организма к отдельным раздражителям, выделяя при этом постепенно элементы нервных конструкций в виде разных афферентных и эфферентных нервов и в виде специальных путей и пунктов (центров) центральной нервной системы и собирая, наконец, вместе с тем характерные черты динамики этой последней системы» (1949, с. 495).

Уже в момент своего возникновения идея рефлекса «пробила первую брешь в крепкой стене мистических и религиозных представлений, отделявшей исследователя от реальных фактов» (Анохин, 1945, с. 6). Принцип детерминизма, заложенный в идее рефлекса, не только использовался для борьбы с объяснением поведения с телеологических позиций идеалистического толка, но и служил естественной методологической основой для экспериментальных исследований нервной системы. Современные достижения нейрофизиологии стали возможны лишь на основе аналитического подхода, позволившего нейрофизиологам, работающим с локальными процессами или субстратами, использовать тот же подход, который применялся и блестяще оправдал себя в механике.

В настоящее время принцип «механистического детерминизма» (он же «линейный», он же «наивный физиологический») в применении к объяснению биологических процессов и поведения критикуется с самых различных позиций, в том числе с философской (Дубровский, 1971; Сержантов, 1974), кибернетической (Меницкий, 1975; Свицкий, 1976), психологической (Ломов, 1975), биологической (Опарин, 1964), нейрофизиологической (Бернс, 1969; Беленков, 1975, 1976; Джон, 1973; Судаков, 1976 и др.).

Хотя неудовлетворительность рефлекторного объяснения элементарного поведенческого акта для многих очевидна довольно давно, однако разработка более конструктивных решений этой проблемы долгое время сдерживалась тем обстоятельством, что для отказа от многовековых рефлекторных традиций в физиологии необходима весьма значительная перестройка всей системы сложившихся представлений. Как замечает Б. Бернс по поводу одного из ранних и наиболее ярких критиков рефлекса, «аргументация Лешли была слаба... по той причине... что Лешли подверг рефлекторную, или телефонную, теорию поведения количественной проверке и обнаружил ее несостоятельность, но не предложил другой какой-либо перспективной системы понятий» (1969, с. 19).

Такую систему понятий дает созданная П. К. Анохиным теория функциональной системы. Как считает В. Ф. Сержантов, «принятие этой концепции влечет определенные следствия для



всей теоретической системы биологии и психологии: принцип функциональной системы позволяет дать более глубокую интерпретацию биологических и психологических понятий, сформулированных в науке до сих пор, отсюда вытекает необходимость перестройки всей концептуальной структуры этих областей науки» (1974, с. 74).

Применение понятийного аппарата теории функциональной системы к проблемам элементарного поведенческого акта коренным образом изменяет саму методологию исследования. Поэтому анализ нейрофизиологических механизмов элементарного поведенческого акта с позиций теории функциональной системы требует предварительного рассмотрения поведения в понятиях этой теории.

Мы проведем такое рассмотрение в сопоставлении с известными и привычными рефлекторными представлениями, однако основной нашей целью будет не сравнение двух подходов, а определение предмета исследования и постановка конкретных задач, подлежащих экспериментальному нейрофизиологическому решению.

## СИСТЕМНОЕ ОПИСАНИЕ ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА

### *Качественное отличие поведения от элементарных физиологических процессов*

Психологическое описание отношений организма и среды включает такие понятия, как память, мотивация, восприятие, действие, эмоция и т. д., т. е. понятия, характеризующие организм как целое, как субъект. Среда также описывается в психологии как «предметная», и соотношение целостного организма и предметной среды выступает как соотношение субъекта и объекта. Как справедливо отмечает Л. М. Веккер, «конечные, итоговые характеристики любого психического процесса в общем случае могут быть описаны только в терминах свойств и отношений внешних объектов. Так, восприятие или представление... нельзя описать иначе, чем в терминах формы, величины, твердости и т. д. воспринимаемого или представляемого объекта. Мысль может быть описана лишь в терминах признаков тех объектов, отношения между которыми она раскрывает, эмоция — в терминах отношения к тем событиям, предметам или лицам, которые ее вызывают, а произвольные решения или волевой акт не могут быть выражены иначе, чем в терминах тех событий, по отношению к которым соответствующие действия или поступки совершаются» (1974, с. 11).

Таким образом, психология описывает соотношения организма и среды в терминах свойств и отношений именно элементов среды. Это чрезвычайно важный аспект поведения, однако психологические понятия совершенно не характеризуют внутренние процессы, т. е. процессы, протекающие внутри организма, так как «явления субъективной реальности представляют собой информацию, данную личности как бы в «чистом виде» (Дубровский, 1976, с. 54).

Внутренние процессы всегда относились к области физиологии, располагавшей собственным понятийным аппаратом. Физиология с самого начала складывалась как экспериментальная и аналитическая наука. Нейрофизиологические понятия, такие, как раздражение, возбуждение или торможение, афферентация или эфферентация и т. д., создавались для характеристики процессов,

протекающих в отдельных, морфологически выделяемых органах или нервах. По многим причинам экспериментирование долгое время было возможно только на препаратах животных, у которых, естественно, отсутствует поведение.

Приступая к созданию физиологии поведения, И. П. Павлов ввел в практику физиологического эксперимента работу с целостным организмом. Именно И. П. Павлову мы обязаны формулировкой задачи физиологического исследования поведения, которая и сейчас не утратила своего значения. Уже в 1903 г. он отмечал: «Грандиозная сложность высших, как и низших, организмов остается существовать как целое только до тех пор, пока все ее составляющее тонко и точно связано, уравновешено между собой и с окружающими условиями. Анализ этого уравновешивания системы и составляет первейшую задачу и цель физиологического исследования как чисто объективного исследования» (1949, с. 337).

Однако, поставив задачу исследования целостного поведения, павловская школа тем не менее на первом этапе сосредоточила экспериментальные усилия на изучении не механизмов целостного поведения, а фактически функции одной слюнной железы, что имело определяющее значение для разработки всего понятийного аппарата учения о высшей нервной деятельности. Сосредоточив основные усилия именно на анализе деятельности мозга, учение о высшей нервной деятельности положило в основу представлений о механизмах целостного поведенческого акта уже существовавшее в физиологии аналитическое понятие «рефлекс», разработанное для описания процессов, обнаруженных у препаратов, т. е. именно вне целостного поведения. Поэтому описания поведения целостного организма и процессов, протекающих у препаратов, оказались идентичными.

Рассматривая приспособительное поведение, И. П. Павлов писал: «... в основании приспособлений лежит простой рефлекторный акт, начинающийся известными внешними условиями, действующими только на известный сорт окончаний центростремительных нервов, откуда раздражение идет по определенному нервному пути в центр, а оттуда в железу, также по определенному пути, обуславливая в ней вследствие этого определенную работу» (1949, с. 334). Применение аналитического понятия «рефлекс» к анализу механизмов целостного поведения привело к тому, что качественная специфика именно целостного поведения осталась в стороне от основной линии физиологических исследований.

Смешение понятий, характеризующих деятельность разобщенных физиологических механизмов и целостного организма, долгое время не позволяло видеть саму проблему целостности, так как «возбуждение нейронов» в сумме давало «возбуждение центра» и даже «возбуждение мозга», а «торможение рефлекса» объяснялось «торможением нейронов» соответствующих центров. Это

«энергетическое» описание протекающих в организме и обеспечивающих поведение процессов требовало и «энергетического» описания среды как совокупности отдельных «раздражителей» или «стимулов». Соотношение организма и среды в поведении фактически сводилось к соответствию между элементами раздражения и элементами реакции.

Применение аналитического понятия «рефлекс» к описанию целостного поведения как будто открывало возможность характеризовать внутренние процессы в поведении в традиционных физиологических понятиях, описывающих состояние отдельных органов и тканей. Однако одновременно этот подход полностью закрывал возможность соотнесения с процессами внутри организма «свойств и отношений внешних объектов». В самом деле, если, как предполагает рефлекторная теория, отношения между организмом и средой состоят в поэлементном соответствии между раздражителями и реакциями, то совершенно излишни какие-либо специальные понятия для описания «свойств и отношений внешних объектов» и описания процессов соотношения именно целостного организма и предметной среды. Это обстоятельство, как известно, имело драматические последствия для контакта между физиологией и психологией и делало невозможной разработку концептуального аппарата, общего для этих двух наук, описывающих поведение.

Развитие идей И. П. Павлова о системности высшей нервной деятельности привело к созданию теории функциональной системы (Анохин, 1935—1974), отразившей качественное своеобразие механизмов целостного поведения по сравнению с рефлекторными механизмами спинальных препаратов и наркотизированных животных. Как отмечает В. Ф. Сержантов, «теория функциональной системы выросла из рефлекторной теории в павловском ее понимании, является продолжением последней, но вместе с тем в известном смысле и ее отрицанием. Однако отрицание это является диалектическим» (1974, с. 70).

Теория функциональной системы была создана П. К. Анохиным на основе физиологических фактов, вскрывших качественную специфичность процессов интеграции различных физиологических процессов в одно целое — функциональную систему целостного поведения. Тем самым был открыт совершенно новый вид процессов в целостном организме — вид системных процессов, или «процессов организации физиологических процессов».

Открытие системных процессов внутри организма автоматически ведет к определенной трактовке как среды, так и соотношения организма и среды. Согласно теории функциональной системы, в отличие от материально-энергетических отношений между локальным воздействием и локальной рефлекторной реакцией, имеющих место у наркотизированных или спинальных препаратов, поведение представляет собой средство двустороннего информационного соотношения организма и среды.

Высокоорганизованные организмы существуют в организованной среде; в процессе эволюции им приходилось приспосабливаться к таким факторам среды, как поведение объекта охоты или хищника, наличие материала для постройки гнезда, поведение полового партнера и т. п. Все эти приспособления требовали интегральной оценки отдельных материально-энергетических воздействий и отношения к определенной их организации как к целому, т. е. к предмету.

Среда воздействует на отдельные рецепторы организма в форме различных отдельных энергий; предмет, т. е. организованная совокупность элементов среды, может находить даже и пассивное отражение только в организации активности многих рецепторов, когда организм выступает как целое. В поведении отражение внешней среды не только предметно, но и активно; организм постоянно ищет и добывает нужную ему информацию, в отличие от препарата, который действительно «подвергается действию стимула».

Процессы внутри организма в поведении также не сводятся к энергетическим процессам «возбуждения и торможения». Сама по себе любая совокупность возбужденных элементов не создает феномена поведения. Именно процессы согласования определенных элементов и организация их в единое целое, в котором все «тонко и точно связано, уравновешено между собой и с окружающими условиями», именно эти процессы организации составляют сущность внутренних механизмов поведения целостного организма, а вовсе не «возбуждение клеток рабочего органа» само по себе.

Системный подход заставляет рассматривать поведение как соотношение *организации* среды и *организации* процессов внутри организма. И детерминация поведения внешней средой выступает как детерминация организации процессов внутри организма именно организацией внешней среды.

Как «жизнь характеризуется не какими-либо определенными свойствами, а особенной, специфической комбинацией этих свойств» (Опарин, 1924, с. 36), так и поведение представляет собой не какие-то особые процессы, а специфическую организацию процессов физиологического уровня. Процессы организации качественно специфичны и двусторонни: организация среды обуславливает организацию процессов внутри организма, что в свою очередь приводит к организованным воздействиям организма на среду и к новой организации среды и т. д. Весь этот постоянный циклический процесс в системной терминологии и обозначается общим термином «поведение».

Биологическое существование организма обеспечивается, как известно, за счет поглощения организованности, или «негэнтропии», химических связей (Шредингер, 1947). Этот принцип является общим для всего живого вне зависимости от сложности организма. Поведение многоклеточных, и особенно высокоорга-

низованных организмов, можно рассматривать как развитие этой способности и использование организмом для поддержания своей целостности и организованности не только организации химических связей, но и других, более высоких форм упорядоченности внешней среды. В связи с этим «приспособление к ней организмов приобретает качественно новую форму, связанную с отражением свойств объективно-предметной действительности» (Леонтьев, 1972, с. 49).

Таким образом, в основе поведения как качественно специфической формы приспособления целостного организма к предметной среде лежат системные механизмы организации отдельных физиологических процессов в единое целое — функциональную систему.

Теория функциональной системы создает основу для описания поведения в терминах собственно системных процессов, т. е. процессов соотношения внешней и внутренней организации. Обмен организованностью между организмом и средой может быть описан только системными категориями, которые характеризуют внешнюю среду и процессы внутри организма с точки зрения их соотношения. Внешняя среда должна характеризоваться не только определенной организацией ее элементов во времени и пространстве, но и наличием у изучаемого организма возможности так или иначе использовать эту организацию элементов среды в поведении. Процессы в организме в свою очередь должны характеризовать не только определенную организацию элементов организма, но и связь этой организации с определенными внешними событиями. Поэтому понятия теории функциональной системы, такие, как «цель» или «результат», «память» или «мотивация», одновременно обозначают как определенную организацию среды, так и определенную организацию элементов внутри организма.

В настоящее время фактически создан только «остов» системного понятийного аппарата, и отдельные понятия будут постоянно уточняться, однако это уточнение должно осуществляться на основе конкретного фактического материала. Описание этих процессов в терминах «свойств и отношений объективно-предметной действительности» — предмет психологии; их описание в терминах активности внутренних элементов организма — предмет нейрофизиологии поведения.

Как отмечал К. Лешли, рефлексорная теория «имеет преимущество простоты, чем и объясняется ее популярность как лозунга» (1933, с. 188). Системные категории лишены этого преимущества. Они не относятся к числу традиционных или интуитивно ясных, тем не менее по изложенным выше методологическим соображениям задачи нейрофизиологического изучения механизмов поведения должны вытекать именно из системного описания поведения как обмена организованностью между организмом и средой.

## *Целенаправленность поведенческого акта*

Целенаправленность поведения живых организмов в действительности никогда полностью не отрицалась, так как даже механицизм, считавший «реакцию» непосредственным следствием «стимула», тоже вынужден был признать хотя бы «кажущуюся» целенаправленность поведения. Это признание вытекало из приспособительного характера поведения, направленного на выживание организма. Отвергая понятие «цель» при объяснении того или иного конкретного поведенческого акта, ни один биолог не мог отрицать, что «вся жизнь есть осуществление одной цели, а именно сохранение самой жизни» (Павлов, 1951, с. 33).

Заимствованное из механики убеждение, что единственно научное объяснение — объяснение в терминах линейно связанных «причин» и «следствий», и в то же время очевидная направленность поведения организмов на достижение цели «выжить» порождали многочисленные попытки объяснить целесообразность поведения без использования понятия «цель». Эту ситуацию остроумно характеризовали выражением: «Телеология — это леги, без которой ни один биолог не может жить, но стыдится показываться с ней на людях» (цит. по: Месарович, 1970).

Закон эффекта Торндайка, постулирующий ретроактивное влияние результата действия на связь «стимула» и «реакции», представления павловской школы о «копировании» безусловной (уже приспособительной) реакции по условному сигналу, а также врожденный разрешающий механизм этологов — все это попытки объяснить целенаправленное поведение причинно-следственными отношениями между «стимулом» и «реакцией». Это стремление обусловлено исключительно общими философскими соображениями, так как любое поведение представляет собой континуум поведенческих актов и в действительности классификация естественного поведения значительно удобнее не по «стимулам» и «реакциям», а по «действиям» и «результатам», как это принято у зоологов (Шовен, 1972). Независимость рефлекторной постановки проблемы поведения от самого предмета исследования очень демонстративно выступает на примере книги Р. Хайнда (1975).

Указывая на значительные преимущества описания поведения по достигаемым результатам и отмечая, что «описание по последствиям часто совершенно необходимо для полного описания поведения» (с. 21), Р. Хайнд тем не менее видит проблему поведения «в установлении связи между изучаемыми явлениями и теми событиями и условиями, которые непосредственно предшествовали им. Обычно такого рода анализ называется «причинным анализом» (с. 12).

И естественные формы поведения, такие, как «пищедобывательное», «гнездостроительное», «половое», и «инструментальное» поведение, наблюдаемое в экспериментах, и такие факты.

как зависимость химического состава слюны от состава будущей пищи, выявившиеся в классических опытах И. П. Павлова, — все эти наблюдения прямо свидетельствовали о том, что и целостный поведенческий акт, и любая реакция в поведении непосредственно направляются будущими, а не предшествующими событиями.

Очевидная связь того или иного поведения с будущими событиями, с результатами не становилась теоретической основой анализа поведения также исключительно по общим, философским соображениям, так как требовала совершенно иного методологического подхода.

Критические замечания в адрес рефлексорной теории и «причинного анализа» поведения, ставшие особенно многочисленными в последнее десятилетие, сделали совершенно очевидной неспособность механистического детерминизма (он же линейный, наивно физиологический и т. п.) объяснить поведение живых организмов. Однако, как отмечает П. К. Анохин (1962б), отказ от механистического детерминизма приводил к телеологическим концепциям, которые оказывались идеалистическими, поскольку в истории науки, как правило, признание целесообразности в живой природе противопоставлялось материалистическому детерминизму.

Концепции целенаправленного поведения попадали в русло философских систем, распространявших понятие «цель» на природу в целом, что вело к «витализму», «финализму», признанию «энтелехии» и т. д.

Критику этих представлений можно найти в философских работах последнего времени (Волкова и др., 1974; Украинцев, 1973; 1976; и др.). Показывая неприемлемость философской телеологии, авторы приходят к выводу, что целевой подход к анализу биологических явлений оправдан и совершенно необходим.

Бихевиористические теории типа «знак — обозначаемое» (Tolman, 1951), а также представления об «экстраполяционных рефлексах» (Крушинский, 1967), о поведении, направляемом образами» (Веритов, 1961), построения типа «ТОТЕ-блока» (Миллер, Галантер, Прибрам, 1965), кибернетические теории поведения (Эшби, 1962; Джордж, 1963) сделали значительный вклад в понимание детерминации поведения будущими событиями, но все эти концепции признавали целенаправленность поведения наряду с рефлексом, который казался удовлетворительным объяснительным принципом, во всяком случае хотя бы на уровне отдельных физиологических механизмов.

«Незыблемость» рефлекса в физиологии вступала в противоречие с целенаправленностью поведения в целом, что одних приводило к утверждению «преждевременности физиологизирования» в объяснении поведения (Tolman, 1951), других — к рефлексологии даже в объяснении поведения человека.

Сейчас, по-видимому, уже мало кто будет оспаривать целенаправленность поведения человека, хотя были и философские, и



физиологические попытки понимания поведения человека с последовательно рефлекторных позиций, сводку и критику которых можно найти в книге Е. А. Будиловой (1972).

В настоящее время в объяснении поведения человека категория цели совершенно необходима (Леонтьев, 1975; Гальперин, 1976; Бехтерева, 1974). Однако при распространении вывода о целенаправленности поведения на животных для некоторых авторов возникает препятствие, состоящее в сознательности деятельности человека, в «гуманитарном характере» понятия «цель» или в «антропоморфизме» такого распространения. Эти препятствия кажутся искусственными, так как понятие «цель» в применении к анализу поведения животных можно употреблять без прилагательного «сознательная», обозначая этим термином будущее, для которого осуществляется поведение. В таком понимании понятие «цель» может употребляться, по-видимому, с одинаковым значением для описания как поведения человека, идущего в магазин за покупками, так и дождевого червя, вылезающего из норки на поверхность земли за листьями и травой.

Системная категория «цель» обозначает событие, для наступления которого осуществляется поведение. Как и все системные категории, «цель» характеризует отношения между целостным организмом и организованной средой, поэтому эта категория одновременно обозначает и определенную организацию среды, и определенную организацию элементов организма.

Теория функциональной системы распространила принцип целенаправленности на все уровни анализа поведения и все физиологические механизмы, лежащие в основе поведения. Последовательное проведение принципа целенаправленности позволяет решить целый ряд «парадоксов» и создать единую и стройную систему понятий для объяснения как целостной деятельности организма в поведении, так и элементарных нейрофизиологических процессов, включенных в поведение.

Целенаправленность всех биологических процессов связана с самой историей возникновения жизни на Земле. Отмечая, что «проводимая механицистами аналогия между организмами и машинами ни в какой мере не может объяснить собой именно того, что она призвана объяснить — «целесообразности» организации живых существ», А. И. Опарин подчеркивает, что обособление целостных многомолекулярных систем из первичного бульона могло происходить только в силу того, что объединение нескольких молекул позволяло этому образованию взаимодействовать со средой как целому и для сохранения целостности. «В силу самого своего обособления возникновение таких систем не представляет собою чего-либо особенного: первоначально это были просто изолировавшиеся участки первичного бульона». При этом «любые, даже разрозненные химические процессы, совершавшиеся в капле, а тем более то или иное их сочетание не были безразличны для ее дальнейшей судьбы» (1964, с. 27). Одни из них

способствовали, а другие препятствовали сохранению целостности многомолекулярных систем. «Таким путем уже в начальной стадии эволюции коацерватов возник известный отбор исходных систем по признаку соответствия их организации задаче сохранения данной капли в условиях ее непрерывного взаимодействия с внешней средой. Именно на основе этой новой, возникшей в самом процессе становления жизни закономерности и происходило формирование характерного для всего живого обмена веществ — такого сочетания отдельных реакций, которое в своей совокупности является «целенаправленным», к постоянному само-сохранению и самовоспроизведению живых систем в данных условиях внешней среды» (1964, с. 28).

Составляющая обмен веществ целенаправленная организация отдельных химических процессов в эволюции обогащалась все новыми целенаправленными же добавлениями. Вот как, например, описывают усложнение метаболизма в эволюции Д. Кенyon и Г. Стейнман: «В свое время должен был наступить момент, когда наиболее легко усваиваемые питательные вещества (А) оказались полностью израсходованными; тогда те эвобионты (примитивные прототипы живых клеток), которые были способны производить А из других доступных соединений (Б), получили преимущество. Когда снизилось, в свою очередь, количество вторичных питательных веществ (Б), возникла необходимость в образовании А и Б из С и так далее. Приобретение соответствующих катализаторов, ускоряющих эти реакции, определяло степень усложнения этого процесса» (1972, с. 269).

Вся дальнейшая эволюция и все, даже качественные, усложнения организации биологических и производных от них систем направлялись тем же «системообразующим фактором» (П. К. Анохин) — результатом, повышающим их шансы на выживание. Это «сквозное» значение результата в определении целенаправленного поведения систем различного уровня организации постоянно подчеркивалось П. К. Анохиным: «Само появление устойчивых систем с чертами саморегуляции стало возможно только потому, что возник первый результат этой саморегуляции в виде самой устойчивости, способной к сопротивлению против внешних воздействий. Следовательно, регуляторная роль результата системы была первым движущим фактором развития систем, который сопровождал все этапы предбиологического, биологического и социального развития материи» (1975, с. 339).

В любом конкретном исследовании мы застаем современные организмы на определенной фазе эволюционного развития, когда их строение отражает всю историю их выживания. Поскольку в процессе эволюции отбирались и структурно фиксировались только целенаправленные формы активности организмов, постольку в генетической памяти организмов могут содержаться только потенциально целенаправленные поведенческие акты, которые при каких-либо условиях вели в конечном итоге к выживанию ор-

ганизма. И индивидуально приобретенные поведенческие акты надстраивались над врожденными в соответствии с тем же эволюционным принципом выживания.

Совокупность всех врожденных и приобретенных актов составляет общий фонд приспособительного поведения животного, различный у разных видов и отдельных особей. Этот фонд является жизненным опытом, или памятью, организма. Системная категория «память» обозначает совокупность специфических организации элементов организма, соответствовавших в прошлом каким-либо поведенческим актам.

Вне процессов обучения приспособительное поведение может черпаться только из фонда памяти. В силу этого поведенческие акты принципиально не могут быть нецеленаправленными. Согласно теории функциональной системы, выбор из всего материала памяти какой-либо цели и соответствующего этой цели одного поведенческого акта осуществляется под воздействием нескольких факторов, обозначаемых как «мотивация», «обстановка» и «пусковой стимул». Взаимодействие этих факторов обозначается как «афферентный синтез».

На уровне высокоорганизованных животных основная цель жизни — выжить через потребности тканевого обмена и гомеостатические механизмы проявляется в форме мотиваций поведения. Приспособительное поведение не может быть немотивированным. Теория функциональной системы в полной мере использует мысль, высказанную еще И. М. Сеченовым: «Жизненные потребности рождают хотения, и уж эти ведут за собой действия; хотение будет тогда мотивом или целью, а движение — действием или средством достижения цели. Без хотения как мотива или импульса движение было бы вообще бессмысленно» (1952, с. 516).

Мотивация как системная категория представляет собой конкретизацию цели выжить. «Мотивация выбирает все (поведенческие) акты из памяти, которые когда-то были связаны с удовлетворением этой мотивации» (Анохин, 1974б, с. 23). Поскольку удовлетворение одной и той же мотивации (например, мотивации голода) может быть осуществлено через достижение различных, еще более конкретных целей в виде, например, определенного вида пищи, то дальнейшее сокращение потенциально достижимых целей и потенциально возможных поведенческих актов осуществляется под влиянием обстановки, делающей возможными только те поведенческие акты, цели которых достижимы только в данной ситуации. Это состояние перед действием пускового стимула получило название предпусковой интеграции. Эти представления иллюстрирует рис. 1.

У высокоорганизованных животных достижение основной цели выжить опосредствовано большим числом иерархически организованных промежуточных целей. Этими целями служат отдельные связанные между собой события, последовательное наступление

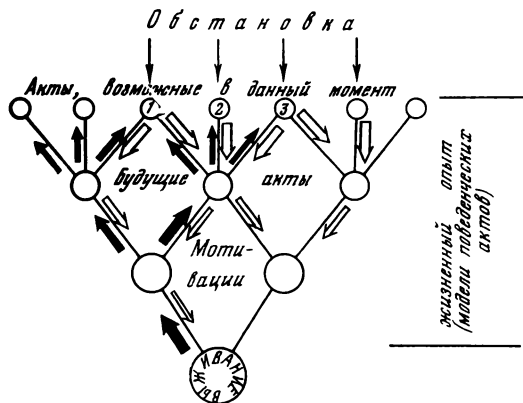


Рис. 1. Соотношение мотивации и обстановки в предпусковой интеграции

Кружками обозначены поведенческие акты, составляющие жизненный опыт организма. Связи между ними отражают их положение в иерархии целей. Стрелки указывают направление влияний мотивации и обстановки, определяющих приоритет (цифры в кружках) поведенческих актов в состоянии предпусковой интеграции. Кружки без цифр — «сокращенные степени свободы».

которых может привести животное к удовлетворению мотивации. Эти события образуют «дерево целей» определенной мотивации во всей логической сети жизненного опыта. В различных ситуациях одна и та же цель может быть достигнута различными действиями, вместе с тем при разных условиях одно и то же действие используется для достижения различных целей. Окончательный выбор одной цели и одного поведенческого акта из всех возможных в данной обстановке осуществляется в тот момент, когда во внешней среде появляется событие, дающее перевес одной из целей, уже выбранных мотивацией и обстановкой. Такое событие называется пусковым стимулом.

Только те события, которые включены в иерархию целей и активно «добываются» или «ожидаются» организмом, могут ориентировать животное в выборе одной конкретной цели из всех, которые могли бы быть достигнуты при данной мотивации в данной обстановке и привести к выживанию. Пусковые стимулы в действительности появляются только как результаты предыдущих поведенческих актов в континууме поведения. Любые неожиданные события немедленно прерывают целенаправленное поведение и вызывают ориентировочно-исследовательскую реакцию. Процесс отбора одной цели и одного действия из всего материала памяти под влиянием всех компонентов афферентного синтеза обозначается как «принятие решения». Разделение афферентного синтеза и принятия решения означает только выделение, с одной стороны, детерминант, а с другой — выходных функций единого процесса, который переводит упорядоченность среды в упорядо-

ченность физиологических элементарных процессов в функциональной системе поведения.

Одна цель, выбранная в процессе афферентного синтеза и принятия решения, обозначается как «акцептор результатов действия». Модель этой цели, существующая как извлеченная из памяти определенная организация элементов, в свою очередь определяет организацию исполнительных механизмов поведенческого акта, т. е. организацию физических воздействий организма на среду. Эта организация исполнительных механизмов обозначается термином «программа действия», а сами организованные воздействия на среду — термином «действие».

Действие представляет собой средство изменения соотношения организма со средой, средство «перевода» ожидаемого события — «цели» в реальное событие — «результат»; поэтому действие полностью детерминировано моделью будущего события, а не пусковым стимулом, который непосредственно предшествует поведенческому акту. Детерминация действия целью, т. е. «опережающим отражением действительности» (П. К. Анохин), позволяет снять так называемый временной парадокс, возникавший при рефлекторной трактовке поведенческого акта, при которой направленность действия на достижение будущих событий действительно выглядит парадоксально, так как причиной действия считается непосредственно предшествующий ему стимул.

Представления о целенаправленности поведения становятся в настоящее время общепринятыми. Даже такой яркий сторонник рефлекторной теории, как Э. А. Асратян, посвятил часть своего доклада на XXI Международном психологическом конгрессе обсуждению «нейрофизиологических механизмов целенаправленного характера мотивационных двигательных актов» (1976, с. 18). Обсуждение некоторых концепций целенаправленности (Е. С. Рассела, В. Торпа, Дж. А. Дейча и др.) можно найти в специальной главе книги Р. Хайнда (1975), в которой собраны также возражения против этих концепций.

Р. Хайнд считает, что «поведенческая активность, направленная к определенной цели, будет ослабевать по мере приближения к целевой ситуации», и видит возражение этому положению в том, что «крысы бегут быстрее всего при приближении к цели» (с. 669). В действительности это соображение неверно уже в первой посылке. Поскольку «приближение к целевой ситуации» возможно только как последовательное достижение более важных в иерархии целей, то любое «ослабление» поведенческой активности на полпути к достижению конечной цели ничем не оправдано.

Другое возражение обусловлено тем, что Р. Хайнд связывает целенаправленность поведения с его детерминацией «сигналом ошибки», т. е. рассогласованием между реальной и «целевой» ситуациями, и заключает: «...нет окончательных доказательств, что, например, реакция осы на повреждение гнезда является

реакцией на разницу между поврежденным и целым гнездом, а не реакцией на края дыры» (с. 669—670). Однако, согласно теории функциональной системы, рассогласование между реальной и целевой ситуациями вовсе не служит причиной, вызывающей целенаправленное поведение. Рассогласование между целью и реальным событием может вызвать только универсальную ориентировочно-исследовательскую реакцию. Целенаправленное же поведение обусловлено самими целями, т. е. извлекаемыми из памяти моделями будущих ситуаций; эти модели предшествуют действиям и детерминируют их.

Сличение конкретной модели с результатом происходит только после действия, т. е. сливаются информационно однозначные реальная ситуация и модель этой же (а не будущей) ситуации. Поэтому с точки зрения теории функциональной системы в разбираемом Р. Хайндом примере целью, включенной в иерархию и способствующей в конечном итоге выживанию, является целое гнездо, и поведение направляется именно этой целью, а не «разницей между поврежденным и целым гнездом».

При таком понимании механизмов целенаправленного поведения вообще не возникает указанного Р. Хайндом противоречия, так как устранение дыры служит более конкретной целью промежуточного поведенческого акта в последовательности актов гнездостроительного поведения.

Таким образом, общий вывод Р. Хайнда о том, что целевой подход «должен быть ограничен случаями, в которых в поведение включены реакции на несоответствие существующей и целевой ситуаций» (с. 675), нельзя признать обоснованным. Несоответствие существующей и целевой ситуаций выявляется только как недостаточный результат и вызывает «ориентировочную» деятельность, которая нарушает текущее целенаправленное поведение. Целевой подход обязателен для всех случаев поведения, так как в прошлом опыте животного просто нет нецеленаправленных актов.

Другие возражения основаны, вероятно, на чистых недоразумениях. Например, Р. Хайнд пишет: «Здесь важно подчеркнуть, что поведение может быть на одном уровне интеграции целенаправленным, а на другом — нет. На ранних стадиях гнездостроительного поведения характерные движения ткачика ориентированы и скоординированы так, чтобы получить законченный «стежок», но эти стежки не направляются таким образом, чтобы это привело к сооружению гнезда. Низшие уровни, вероятно, целенаправлены, но направленности поведения к завершению строительства гнезда при этом нет» (с. 672—673). Р. Хайнд не объясняет, за счет каких механизмов возникают отдельные цели — «стежки» и каким образом в целостном гнездостроительном поведении создается именно гнездо, а не что-нибудь иное.

С точки зрения теории функциональной системы любая конкретная цель может образоваться исключительно как конкретиза-

ция более общей цели и в конечном итоге — главной цели выжить, которая является неотъемлемым свойством всего живого.

В качестве часто приводимого возражения против целенаправленности поведения следует упомянуть еще случаи явно бесполезного и «бессмысленного» поведения животных в неадекватных условиях внешней среды. Такого типа поведение свойственно даже млекопитающим. Например, лиса или лайка «закапывает» недоеденную пищу, скребя лапами деревянный пол и, естественно, не достигая результата (В. Фишель, 1973). С нашей точки зрения, эти наблюдения противоречат не целенаправленности, а целесообразности и успешности поведения и обусловлены, по-видимому, тем, что и цели, и действия для их достижения могут быть извлечены только из памяти, а фонд памяти не может быть адекватно использован в неадекватной обстановке. Если же в таких случаях включается обучение, расширяющее фонд прошлого опыта, то поведение может коренным образом измениться и стать вполне целесообразным.

Обычно примеры нецелесообразности поведения животных приводятся для иллюстрации его отличия от поведения человека. Однако все элементы поведения человека также извлекаются из фонда памяти, и поведение человека в психологических экспериментах, демонстрирующих консерватизм мышления, имеет много общего с поведением лисы, помещенной в клетку. Поразительную демонстрацию этого дают, например, эксперименты Лачинса (см.: Липер, 1963, с. 301—302).

Приведенное изложение положения теории функциональной системы о целенаправленности поведения является только схемой и не претендует ни на полноту аргументов в пользу целенаправленности поведения, ни тем более на полноту рассмотрения механизмов целенаправленного поведения. Оно необходимо только чтобы показать, что признание целенаправленности поведения не противоречит принципу причинности в объяснении поведения, а развивает его. В самом деле, теория функциональной системы в качестве непосредственной причины действия считает цель — извлеченную из памяти информационную модель будущего события. Хотя цель служит моделью будущего, в виде определенной нервной активности она существует уже до действия и, следовательно, обладает основным свойством причины: предшествует своему следствию — действию. Она обладает и другим свойством причины: закономерно вызывает свои следствия — действия, которые в прошлом были связаны с ее достижением.

Вместе с тем теория функциональной системы вскрывает причины и механизмы самого целеобразования. Цель выступает как закономерное следствие процессов выбора и формирования из всех элементов фонда памяти модели только одного, нужного для выживания события, причем этот выбор совершается под влиянием как внутренних (мотивация), так и внешних (обстановка) факторов. При этом пусковой стимул рассматривается как

результат предыдущего поведения и один из внешних факторов, определяющих выбор цели. Именно поэтому связь между стимулом и следующим за ним действием оказывается стохастической и возникновение одного и того же действия вслед за одним и тем же стимулом является лишь частным случаем.

Теория функциональной системы, таким образом, устраняет казавшееся неразрешимым противоречие между принципами причинности и целенаправленности в объяснении поведения.

Появление результата, т. е. нового события во внешней среде, приводит к ситуации соответствия между результатом действия и «акцептором результата действия», обозначая тем самым окончание одного цикла обмена организованностью между организмом и средой и начало следующего.

### *Выделение поведенческого акта в континууме поведения*

Для того чтобы изучать нейрофизиологические механизмы системных процессов поведенческого акта, совершенно необходимо иметь возможность выделять поведенческий акт в континууме поведения.

При рефлексорной трактовке поведения предполагается, что любое поведение складывается из отдельных рефлексов. Единицей поведения является одиночная реакция на одиночный стимул. Р. Шовен называет такой подход «атомистическим и замечает, что реакции «никогда не бывают изолированными: их вычленение приводит к невозможности какой-бы то ни было интерпретации как самих этих реакций, так и поведения в целом. Для этологов понятие рефлекса в узком смысле — не побоимся сказать это — лишено смысла» (1972, с. 11). Последовательное поведение при рефлексорной трактовке рассматривается как «цепной рефлекс», т. е. как последовательный ряд реакций на соответствующие стимулы, появляющиеся в результате предыдущих действий. П. Милнер отмечает, что «при многих реакциях одно и то же движение выполняется несколько раз, но в каждом случае за ним следует разное движение; тогда возникает проблема — каким образом два разных движения могут вызываться по механизму условного рефлекса одним и тем же сигналом обратной связи. Конечно, можно несколькими путями обойти эту трудность, но простая исходная теория не выдерживает груза необходимых дополнений и изменений» (1973, с. 121).

Методическое удобство нанесения стимулов и регистрации реакций обусловило то обстоятельство, что обычная искусственная последовательность событий в физиологическом эксперименте (раздражение, задержка, изменение наблюдаемого параметра) была принята за естественный ход событий. Такую последовательность действительно можно обнаружить у препаратов (у животных под наркозом, с перерезками головного и спинного мозга



или с применением кураре), т. е. в тех случаях, когда есть «машинобразность» и нет приспособительного поведения.

У бодрствующего животного понятия «стимул» и «реакция» не позволяют однозначно выделить поведенческий акт. Наличие поведенческих актов без очевидных внешних стимулов («ложные старты», «мотивационные рефлексy», «межсигнальные реакции», «реакции на время» и т. п.) показывает, что процессы, определяющие действие, возникают задолго до стимула, что в значительной степени осложняет определение действительного момента начала процессов, относящихся к данному поведенческому акту. Что касается «реакции», то это не столько обозначение какой-либо определенной, качественной реальности в поведении, сколько синоним философской категории «следствие», не имеющий смысла вне отношения к стимулу. В одних исследованиях поведения за реакцию принимается электромиографическая активность или какие-либо вегетативные показатели, в других — передвижение какой-либо части тела, в третьих — такое событие, как замыкание контактов с помощью телеграфного ключа и т. д.

Таким образом, понятия «стимул» и «реакция» являются философскими и могут включать любые изменения во внешней среде (стимулы) и любые изменения в организме, следующие за стимулом (реакции). Эта расплывчатость понятий стимула и реакции не позволяет выделить именно отдельный поведенческий акт. Действительно, для описания элементов поведения приходится прибегать к таким терминам, как, например, «реакция глотания», «реакция побегки» и т. п. В них, с одной стороны, отражается методологический принцип механистического детерминизма, согласно которому поведенческий акт — «реакция», а с другой — выделение поведенческого акта осуществляется фактически при игнорировании этого принципа.

В самом деле, «побежка» характеризует отрезок поведения только с феноменологической стороны, причем вне зависимости от того, есть ли какой-либо стимул. Введение стимула все равно не приводит к однозначности выделения пары «стимул-реакция», так как реакцией, например, на пищевой условный сигнал можно считать и поворот головы животного в сторону кормушки, и побегку, и захват корма, и слюноотделение, и изменение дыхания, и изменение сердечной деятельности, и т. д. И в то же время побегку можно рассматривать как реакцию на поворот головы, а захват пищи — как реакцию на побегку и т. д. Только предполагаемая «нервная связь» между определенными анатомическими структурами (например, между «глазом и слюнной железой») позволила бы выделить тот или иной рефлекс, но тогда образуется порочный логический круг: нельзя же изучать механизмы феномена, выделенного только по предполагаемым механизмам.

Таким образом, рефлексорный подход, дробя поведение на рефлексy, вызываемые отдельными стимулами, встречает возра-

жения не только при сопоставлении с континуумом поведения: необходимое для изучения нейрофизиологических механизмов поведения выделение отдельного поведенческого акта не может быть однозначно осуществлено при рассмотрении его как реакции на тот или иной стимул, так как в континууме поведения ни стимул, ни реакции не могут быть однозначно определены.

С точки зрения теории функциональной системы отдельный поведенческий акт направлен на достижение определенного результата и может быть выделен именно по результату, т. е. по тому событию, которое он вызывает во внешней среде и для достижения которого он осуществляется. Результат имеет вполне определенные свойства и значение в функциональной системе, выделяемые по разным критериям (Анохин, 1968; Сержантов, 1974). Здесь мы рассмотрим только те его признаки, по которым он может быть определен при внешнем наблюдении поведения.

Поскольку мы рассматриваем поведение, которое в самом широком смысле может быть определено как «уравновешивание организма со средой» (И. П. Павлов), то первое свойство результата именно поведенческого акта состоит в том, что результат — это определенное соотношение организма и внешней среды, т. е. событие. Любой поведенческий акт вызывает многочисленные изменения во внешней среде, которые могут быть безразличными, а иногда даже вредными для организма. В соответствии с терминологией теории функциональной системы результатом поведенческого акта станем называть именно события, т. е. организованные совокупности элементов среды, которые могут быть использованы в поведении. Все побочные изменения внешней среды назовем следствиями; в настоящей работе мы их рассматривать не будем. То обстоятельство, что «события» характеризуют именно соотношения внешней среды и организма, а также включенность любой конкретной частной цели в иерархию целей, а следовательно, и в структуру памяти или жизненного опыта организма, автоматически делают понятие «результат» применимым только к «знакомым» организованным совокупностям элементов внешней среды. Результатом могут быть все так называемые значимые стимулы: врожденные «релизеры» или приобретенные условные сигналы.

Поскольку, согласно теории функциональной системы, поведение целенаправленно и все действия детерминированы целью, которая «переводится» действием в результат, то второе определяющее свойство результата состоит также в том, что результат — это событие, которое прекращает действия, направленные на его достижение.

Так как цели в структуре опыта организованы иерархически и любые внешние факторы становятся целью только в том случае, если приближают организм к достижению цели выжить, то в континууме поведения получение какого-либо результата позволяет животному перейти к достижению следующей цели. По-

этому третье существенное свойство результата состоит в том, что он обуславливает начало следующего поведенческого акта, детерминированного следующей целью в иерархии целей, ведущих к удовлетворению конкретной мотивации и достижению цели выжить. Именно поэтому стимул, т. е. результат предшествующего поведения, является только триггером последующего поведения, в то время как специфика последнего определяется моделью будущего события, т. е. целью.

Эти три свойства результата позволяют достаточно однозначно определять некоторые результаты поведения и, следовательно, выделять отдельные акты в континууме поведения. На наш взгляд, эту мысль очень хорошо выразил В. Ф. Сержантов: «Осуществленный функциональный акт, заканчивающийся определенным результатом, обуславливает переход организма к другим подобным актам. Таким образом, каждый отдельный акт качественно отграничен во времени как от предшествующих, так и от последующих явлений жизнедеятельности. В движении жизни от одного результата к другому находит своеобразное выражение ритмика ее на уровне организма» (1974, с. 73).

Таким образом, согласно теории функциональной системы, поведенческий акт может быть выделен как отрезок поведенческого континуума от одного результата до другого.

Последовательно осуществляясь во времени, эти акты образуют не «цепь», а иерархию, так как цели организованы иерархически в соответствии с общей целью «выжить» и любой результат оказывается составленным из более конкретных результатов и сам входит в состав более общего результата. В рассмотренном выше примере поведения, возникающего после применения пищевого условного сигнала, порция пищи служит достаточно крупным результатом, на достижение которого направлено все рассмотренное поведение. Он достигается в свою очередь через последовательное получение более частных результатов, которыми являются и изменения обстановки при повороте головы, и изменения положения животного в пространстве при осуществлении побежки.

Вместе с тем порция пищи служит только частным результатом в поведении, направленном на удовлетворение мотивации голода. Описание действительной иерархии целей потребовало бы знания всего субъективного жизненного опыта животного, однако в качестве примера можно ограничиться перечислением только некоторых явных событий, которые входят в иерархию целей и результатов: «быть сытым» — «съесть порцию пищи» — «быть около кормушки» — «увидеть кормушку» — «получить условный сигнал». Цель «съесть порцию пищи» включает в себя все предшествующие цели и сама включена как элемент в систему с более общей целью «быть сытым».

В соответствии с этой произвольной гипотетической иерархией результат (например, «быть около кормушки») достигается

всем предшествующим поведением, в том числе и поворотом головы, приводящим к собственному частному результату — «увидеть кормушку».

Таким образом, вводя представление об иерархической организации целей в структуре опыта организма, теория функциональной системы позволяет выделить отдельный поведенческий акт любой степени дробности в соответствии с получаемым им результатом, не вырывая его из континуума поведения и не дробя поведение на отдельные «атомы».

Вместе с тем теория функциональной системы позволяет сохранить все методические удобства нанесения стимулов и регистрации реакций. В самом деле, в условиях целостного поведения стимул с точки зрения теории функциональной системы служит результатом предшествующего поведения, так как обладает даже всеми его внешними признаками: является знакомым, прекращает предшествующую ему деятельность и обуславливает начало действия, детерминированного следующей в структуре опыта целью на пути к удовлетворению мотивации.

Со стимулом, модель которого заранее существует как цель в виде определенного «опережающего отражения» (Анохин, 1962), информационно связано не последующее, а предшествующее поведение, приведшее к появлению этого стимула. Всем, работавшим с животными по методу условных рефлексов, известно, что собаки буквально требуют условного сигнала, смотря в сторону экспериментатора и лая. Обучение приводит к перестройке этого поведения, поскольку «стимул — результат» оказывается достигим с помощью «пассивного ожидания», которое экспериментатор специально вырабатывает, подкрепляя условным сигналом «спокойный фон».

Как мы уже говорили, для последующего поведения стимул служит только одним из ориентиров, позволяющим за счет положения его модели в структуре опыта выбрать одну цель из всех, допускаемых мотивацией и обстановкой. Поскольку в зависимости от остальных условий, например от исходной позы, эта цель может быть достигнута различными способами, то понятно, что за одним и тем же «стимулом» могут следовать различные действия.

Поскольку в силу сложности организации опыта одна и та же цель может быть выбрана при различных условиях внешней среды, понятно, что действие может осуществляться в отсутствие данного стимула, когда другие условия делают достижение данной цели возможным (оценка этой возможности животным может быть и ошибочной). Четкое появление одного и того же действия вслед за одним и тем же стимулом является частным случаем целенаправленного поведения, когда в определенной ситуации постоянная цель может быть достигнута одним и тем же способом и только при наличии одного и того же предшествующего «результата — стимула».

Эта ситуация оказывается наиболее удобной для изучения нейрофизиологических механизмов системных процессов, так как в случае постоянного стимула — результата предшествующего действия и стимула — результата последующего действия легко может быть выделен интервал между двумя результатами, в котором вся активность направлена на достижение только одной цели, т. е. может быть выделен отдельный поведенческий акт.

### *Организация физиологических функций в поведенческом акте*

В соответствии с представлениями о детерминации поведения целью теория функциональной системы изменяет и представления об организации отдельных физиологических функций в поведении.

В физиологии понятие «функция» долгое время связывалось с определенной структурой. Отражением этого подхода являются такие понятия, как «спинальные функции», «корковые функции», «функции печени» или «слюнной железы». Ограниченность такого подхода для анализа целостной деятельности организма в настоящее время очевидна (Анохин, 1940; Лурья, 1962; Меницкий, 1975; и др.).

Представления о рефлекторных механизмах поведения были тесно связаны с представлениями о рефлекторных механизмах отдельных физиологических функций до функций отдельного нейрона включительно. Синтез «маленьких» рефлексов и не мог дать ничего иного, кроме «большого» рефлекса: «... в тот или другой рецепторный нервный прибор ударяет тот или другой агент внешнего мира или внутреннего мира организма. Этот удар трансформируется в нервный процесс, в явление нервного возбуждения. Возбуждение по нервным волокнам, как по проводам, бежит в центральную нервную систему, и оттуда благодаря установленным связям по другим проводам приносится к рабочему органу, трансформируясь, в свою очередь, в специфический процесс клеток этого органа. Таким образом, тот или другой агент закономерно связывается с той или другой деятельностью организма, как причина со следствием» (Павлов, 1949, с. 553).

Хотя это представление о рефлексе иногда называют упрощенным, или «карикатурным», однако никакими принципиальными изменениями за последние 70 лет оно не обогатилось. Как справедливо отмечает Д. Н. Меницкий, «несмотря на огромные успехи естественных наук и современной техники, а также психологии и нейрофизиологии, основные положения условнорефлекторной теории оставались до последних лет без существенных изменений... Категориальная структура, т. е. совокупность проблем, принципов, понятий классического направления физиологии высшей нервной деятельности, осталась прежней» (1975, с. 71).

Эти представления и не могут измениться, оставаясь при этом рефлекторными, так как приведенное высказывание И. П. Пав-

лова служит прекрасным определением физиологического понятия «рефлекс», отражающего реальные физиологические процессы в спинальных препаратах и наркотизированных животных. Нам представляется, что авторы, возражающие против такого определения рефлекса, в действительности не стоят на последовательно рефлекторных позициях в объяснении целостного поведения и вкладывают в четкое физиологическое понятие «рефлекс» какое-то иное содержание.

Представления о рефлекторных механизмах физиологических функций были основаны на фактических данных, которые продолжают поступать и в настоящее время. При использовании современных методов исследования они кажутся абсолютно достоверными. Например, дуги спинальных рефлексов могут быть в настоящее время описаны с исчерпывающей точностью и полнотой (Экклс, 1959; Костюк, 1971). Однако все эти данные получены исключительно на препаратах (спинальных, претригемпальных, наркоз, миорелаксанты и т. д.), т. е. именно в состояниях, исключающих целенаправленное поведение.

Это обстоятельство — выявление рефлексов при отсутствии целостного поведения — было отмечено И. П. Павловым еще в 1904 г. при самом зарождении учения об условных рефлексах: ...удивительным образом после перерезки всех чувствительных нервов языка большинство веществ, попавших в рот при еде или при насильственном введении, ведет к совершенно такому же истечению слюны, как и до перерезки. Нужно прибегать к более радикальным мерам — к отравлению животного, к удалению высших отделов центральной нервной системы, чтобы убедиться в том, что между веществами, раздражающими полость рта, и слюнными железами существует не только психическая, но и чисто физиологическая связь» (1949, с. 348). Такая связь выявляется и в клинически важных рефлексах.

В состояниях, исключающих целенаправленное поведение, эффекты раздражения возникают действительно «машинообразно», так как обусловлены хотя и целесообразной, но стабильной и по существу «мертвой» морфологией, которую экспериментатор приводит в действие своим раздражением. В этих условиях раздражение действительно служит причиной всех процессов, протекающих в препарате. Предположение, что определенные морфологические элементы используются животным в поведении так же, как они используются экспериментатором у препарата, было принято без доказательств, так как долгое время просто не существовало методической возможности непосредственно изучать активность нервной системы в поведении.

В условиях целостного поведения при наличии собственной «спонтанной» активности нервной системы даже первичность афферентных процессов по отношению к эфферентным оказывается связанной с трактовкой поведенческого акта как реакции на стимул. Постоянные потоки импульсов в обоих направлениях позво-

ляют принять любое направление за начальное (Бернштейн, 1966) или делают такой выбор вообще невозможным, так как нельзя выделить момент, когда была бы только афферентная или только эфферентная активность. То обстоятельство, что поведение представляет собой континуум постоянных циклических соотношений организма со средой, относит вопрос о первичности афферентации или эфферентации к проблемам типа «яйцо — курица».

Столь же неоправданным выглядит и представление о действии как об эфферентной активности и специфических процессах клеток «рабочих органов». Как многократно подчеркивал П. К. Анохин, «представление о том, что любой внешний раздражитель может дать «рефлекс на мышцу», «рефлекс на железу» или «рефлекс на сердце», является скорее выражением техники учета реакций, чем наших знаний о механизмах реакций» (1975, с. 148). Поведенческий акт даже как феномен существует тогда и только тогда, когда имеет место организация различных процессов в единое целое. П. К. Анохин отмечал, что только сугубая предвзятость позволяла видеть в поведенческом акте рефлексы. «Посмотрите на котенка,— писал он,— который проделывает ритмические чесательные движения, устраняя какой-то раздражающий агент в области уха. Это не только тривиальный «чесательный рефлекс», это в подлинном смысле слова консолидация всех частей системы на результат. Действительно, в этом случае не только лапа тянется к голове, т. е. к пункту раздражения, но и голова тянется к лапе. Шейная мускулатура на стороне чесания избирательно напряжена, в результате вся голова наклонена к лапе. Туловище также изогнуто таким образом, что облегчаются свободные манипуляции лапы. И даже три не занятые прямо чесанием конечности расположены таким образом, чтобы с точки зрения позы тела и центра тяжести обеспечить успех чесания. Как можно видеть, весь организм «устремлен» к фокусу результата, следовательно, ни одна мышца тела не остается безучастной в получении полезного результата. Мы имеем в подлинном смысле слова систему отношений, полностью подчиненную получению полезного организму в данный момент результата» (1975, с. 325).

Эта интеграция активностей различных в анатомическом отношении структур и подчиненность любого входящего в поведенческий акт физиологического процесса общему результату исключает возможность осуществления какой-нибудь физиологической функции, включенной в поведение, как самостоятельной «реакции» на какое-либо отдельное воздействие, что можно наблюдать на препаратах. Только организация в целом определяет форму активности каждой структуры, причем «компоненты той или иной анатомической принадлежности мобилизуются и вовлекаются в систему только в меру их содействия получению запрограммированного результата» (Анохин, 1973а, с. 35).

Теория функциональной системы позволяет распространить понятие целенаправленности на все уровни организации физиологических функций, что приводит к пересмотру содержания самого понятия функции. Согласно теории функциональной системы, целенаправленное поведение целостного организма организуется из целенаправленных же активностей его элементов, в результате всего целостного поведения получается через достижение более элементарных частных результатов. Следовательно, какое-либо дробление активности целостного организма на части, т. е. на отдельные функции, возможно только в соответствии с иерархией результатов. Достижение какого-либо результата в организме и есть функция, т. е. часть общей работы, а организованная совокупность активностей, приводящая к достижению этого результата, и есть функциональная система. «Под функциональной системой мы понимаем такое сочетание процессов и механизмов, которое, формируясь динамически в зависимости от данной ситуации, непременно приводит к конечному приспособительному эффекту, полезному для организма как раз именно в этой ситуации» (Анохин, 1962в, с. 77).

С этой системной позиции не только любая функция оказывается полиструктурной, но и любая структура — полифункциональной, так как в особенностях структуры фиксируется не одна функция, а все, в осуществлении которых может быть использована данная структура. Например, такой результат, как смачивание пищи в полости рта, получается целой функциональной системой, включающей активность многих нервных, мышечных, сосудистых, железистых и иных морфологических элементов.

Вместе с тем один и тот же процесс слюноотделения и активность одной и той же структуры — слюнной железы (например, собаки) — могут использоваться для достижения различных результатов: не только для смачивания и первичной ферментативной обработки пищи, но и для терморегуляции, зализывания раны и т. д.

Для обозначения всех этих функций может быть применен термин «функция структуры», так как в особенностях структуры слюнной железы зафиксирована вся совокупность функций, в которых вообще может быть использована слюнная железа, но в каждой отдельной функциональной системе используется только часть этих возможностей.

Таким образом, согласно теории функциональной системы, все функции, включаемые в функциональную систему целостного поведенческого акта, в свою очередь организованы как функциональные системы низшего порядка сложности.

В школе П. К. Анохина были подробно проанализированы функциональные системы различных иерархических уровней. Так, например, много работ было посвящено функциональным системам регуляции дыхания (Голубева, 1971; Полянцев, 1969; Юматов, 1976), позы (Шумилина, 1949; Агаян, 1970), артериаль-



ного давления (Анохин, 1947; Шумилина, 1961), вегетативных компонентов поведения (Шидловский, 1969), целостного пищедобывательного поведения (Судаков, 1971; Шулейкина, 1971; Хакотин и Дмитриева, 1976) и многим другим, о чем можно судить хотя бы по библиографии, составленной Д. Г. Шевченко (1972).

Функциональные системы низшего уровня сложности входят как функциональные элементы в более сложные функциональные системы. Поведенческий акт осуществляется как грандиозная иерархия функциональных систем различных уровней сложности: «Соотношение актина и актомиозина, конечно, составляет по своей операциональной архитектонике вполне очерченную функциональную систему, заканчивающуюся положительным результатом, который можно было бы сформулировать как сокращение мышечной фибриллы. Но такая функциональная система является лишь промежуточной системой между еще более тонкими молекулярными соотношениями протоплазмы мышечной клетки и между движением, например, охотника по лесу в поисках дичи, поскольку это движение осуществляется в конце концов также с помощью актина и актомиозина. Но как обширен диапазон, в который включено множество функциональных систем, составляющих эту грандиозную иерархию систем!» (Анохин, 1973а, с. 37).

В этой иерархии возможно огромное число различных способов организации элементов. Однако оно не включает всех вообще возможных комбинаций, а ограничено только врожденными и приобретенными интеграциями, так как само образование той или иной организации в филогенезе или в обучении возможно только при системообразующем влиянии результата и уже в «целесообразности» морфологического строения организма отражено ограничение «степеней свободы» различных комбинаций. И все-таки даже тех вариантов организации, которые в принципе когда-либо приводили к достижению приспособительного результата на том или ином уровне сложности и потому зафиксированы во врожденном или приобретенном опыте организма, оказывается достаточно много, чтобы для достижения отдельного результата сделать необходимым отбор и организацию элементов на каждом уровне иерархии.

Таким образом, с позиций теории функциональной системы выполнение любой функции связано с организацией определенных активностей, а не с активностью или субстратом самими по себе. Эта связь была обусловлена уже в процессе возникновения жизни. Поскольку основная цель биологических систем — выжить — фактически есть цель сохранить целостность и организацию метаболических процессов, то и вся иерархия целей высокоорганизованных животных оказывается иерархией организаций физиологических процессов, приводящих в конечном счете к сохранению целостности и организации метаболизма в объеме всего организма. При этом в ту или иную большую функциональную систему вовлекаются только те более элементарные функцио-

нальные системы, результаты которых образуют результат большей системы. За счет этого взаимоотношения элементов в системе оказываются подчиненными результату всей системы. «Системой можно назвать только такой комплекс избирательно вовлеченных компонентов, у которых взаимодействия и взаимоотношения приобретают характер взаимодействия компонентов на получение фокусированного полезного результата» (Анохин, 1975, с. 37).

Следовательно, нейрофизиологическое изучение системных процессов поведенческого акта — это изучение процессов организации в поведении активностей отдельных структур мозга и отдельных нейронов.

*Операциональная архитектоника  
функциональной системы  
элементарного поведенческого акта*

Для упорядочения отношений между элементами в функциональной системе отдельного поведенческого акта используется упорядоченность среды, как наличная, так и прошлая, составляющая память организма. Соотношение этой упорядоченности элементов среды с процессами организации элементов организма осуществляется через операциональную архитектонику функциональной системы поведенческого акта. Согласно теории П. К. Анохина, структура, или операциональная архитектоника, функциональной системы любой степени сложности включает в себя системные механизмы, или стадии, афферентного синтеза и принятия решения, а затем акцептора результатов или целей действия и программы действия; выполнение действия; получение результатов и сличение обратной афферентации от параметров результатов с акцептором результатов действия (рис. 2).

В элементарном поведенческом акте эти системные процессы, т. е. процессы взаимосвязи текущей и прошлой информации с организацией системы, непосредственно накладываются на временную структуру поведенческого акта и могут быть точно определены во времени. Поведенческий акт, выделяемый как отрезок поведенческого континуума от одного результата до другого, в различных фазах своего развития занят различными системными процессами: между результатом предыдущего акта и началом исполнительных механизмов последующего включаются афферентный синтез и принятие решения; начало исполнительных механизмов поведенческого акта совпадает уже с реализацией программы действия и акцептора результатов действия, а достижение результата отмечает момент возникновения обратной афферентации и сличение ее с акцептором результатов действия (Анохин, 1973б).

Все эти процессы, или стадии, организации элементов в систему существуют в функциональных системах любого уровня слож-

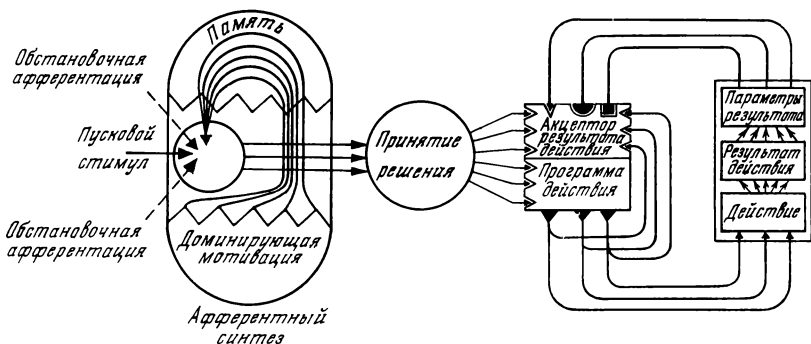


Рис. 2. Операциональная архитектура функциональной системы по П. К. Анохину (1973а)

ности. Однако в целостном поведенческом акте они имеют ряд особенностей, связанных с тем, что поведение «уравновешивает» именно весь организм с предметной внешней средой.

Уже первые живые системы были открытыми (Анохин, 1975, с. 333), включавшими взаимодействие со средой. Результат в этом смысле представляет собой часть системы, вынесенную во внешнюю среду, или часть среды, включенную в систему. Организация системы может поддерживаться только за счет организации среды (Ферстер, 1964), и самые первые живые существа должны были потреблять из среды «негэнтропию» (Шредингер, 1947). Результатами на уровне биохимических систем являлись поэтому определенные химические вещества, организация связей которых использовалась для поддержания метаболизма. На уровне высокоорганизованных организмов событие во внешней среде, ставшее результатом, также могло представлять собой только определенную организацию среды. Эта организация внешней среды, или информация, текущая и уже зафиксированная в памяти, в конечном счете и определяет отбор и организацию элементов и физиологических процессов всех уровней сложности в функциональной системе целостного поведенческого акта.

Чтобы образовать иерархию, «операциональная архитектура» системных процессов должна быть принципиально инвариантной на всех уровнях иерархии систем (Анохин, 1973а). Функциональная система целостного поведенческого акта образована субсистемами физиологического уровня, каждая из которых проходит стадию афферентного синтеза и принятия решения и включает собственный акцептор результатов действия и программу действия. Все эти процессы на уровне физиологических субсистем занимают, естественно, меньшее время, чем процессы организации всей системы поведенческого акта. Это связано как с меньшим объемом элементов в физиологических системах, так и с

частичной морфологической фиксированностью некоторых «отработанных» в филогенезе или онтогенезе организаций.

Вместе с тем отдельный поведенческий акт всегда является лишь одной из субсистем поведенческого уровня в функциональной системе, имеющей целью удовлетворение мотивации, в которой каждый системный процесс может включать многие элементарные поведенческие акты. Таким образом, функциональная система целостного (и в то же время элементарного) поведенческого акта должна иметь своим результатом событие, т. е. соотношение со средой целого организма, и состоять из субсистем только физиологического уровня, результатами которых являются определенные изменения вне и внутри организма, составляющие части событий, но не соотносящие среду и организм как целое.

Мы уже отмечали, что, согласно теории функциональной системы, выбор одной цели и одного поведенческого акта из всего фонда памяти происходит при участии мотивации и обстановки. Он фактически означает выбор огромного количества субсистем на всех уровнях иерархии и организацию из них определенной интеграции или даже целой иерархии интеграций физиологических процессов. Целенаправленное согласование функций отдельных элементов в целостную систему осуществляется за счет устранения у элементов «излишних» степеней свободы (Анохин, 1973а, 1974а), связанных с возможностью использования одного и того же элемента в различных системах.

В силу того что обмен организованностью между организмом и средой происходит постоянно, мотивация и обстановка в любой момент делают возможными для реализации только небольшое число (вероятно, около семи) поведенческих актов (Чуприкова, 1978). Мотивация и обстановка осуществляют сокращение степеней свободы всех субсистем, используемых в поведении, так что при наличии одной мотивации и в определенной ситуации объединиться в функциональную систему поведенческого акта могут только ограниченные совокупности элементов. Эта предварительная избирательная организация элементов и составляет «предпусковую интеграцию» (Анохин, 1968). Последнее понятие относится к будущему акту, и в континууме поведения предпусковые интеграции будущих поведенческих актов складываются и изменяются во время текущего поведения, которое является реализацией одной из предшествующих предпусковых интеграций.

Процесс перевода предпусковой интеграции в реализуемый поведенческий акт, т. е. окончательное устранение всех излишних степеней свободы всех субсистем физиологического уровня и организация их в единую целенаправленную функциональную систему целостного поведенческого акта, происходит при появлении во внешней среде того или иного результата предыдущего поведения, от чего зависит выбор той или иной конкретной цели и того или иного способа ее достижения.

Поскольку во внешней среде не содержится сведений о том, какая именно организация субсистем приведет к удовлетворению мотивации, в то время как память организма состоит целиком из таких сведений, то внешняя информация в процессе афферентного синтеза и принятия решения используется именно для отбора из памяти определенной информации, из которой и составляется конкретная цель (акцептор результатов действия), достижимая в отдельном акте и адекватная мотивации и обстановке. Эти процессы организации элементов в систему и занимают интервал между результатом предыдущего поведенческого акта (стимул) и началом целенаправленного действия (реакция).

Акцептор результатов действия, возникающий после принятия решения, принципиально может быть связан только с теми программами действий, которые в прошлом приводили к достижению именно этого результата, чем и обуславливается целенаправленность любого действия. Поскольку исполнительные механизмы поведенческого акта детерминированы акцептором результатов действия и извлекаются из памяти, где они заранее согласованы то программа действия сразу после принятия решения возникает как «эфферентный интеграл» (Анохин, 1968).

Обратный перевод организации элементов системы в новую упорядоченность элементов среды производится уже с помощью системного процесса действия, когда осуществляется организованная работа исполнительных физиологических субсистем и достигаются реальные результаты целостного поведения. Действие проявляется как уже согласованное функционирование избранных субсистем и вплоть до достижения результата согласование осуществляется только на уровне субсистем, в то время как соотношение целостного организма с организацией среды оказываются predeterminedными вплоть до получения следующего результата. По совершении действия и получении результатов информация о параметрах реальных результатов сличается с информацией акцептора результатов действия, что в случае их совпадения позволяет организму перейти к следующему целенаправленному поведенческому акту на пути к удовлетворению мотивации, а в случае несовпадения вызывает универсальный ориентировочно-исследовательский поведенческий акт.

Таким образом, элементарный целостный поведенческий акт является элементарным циклом соотнесения организации целостного организма и предметной среды. Рассмотрение этого цикла можно начинать, например, с действия: действие приводит к результату, т. е. к определенной организации элементов среды, которая наряду с мотивацией и обстановкой используется для организации элементов организма в процессах афферентного синтеза и принятия решения; складывающаяся после принятия решения организация соответствует акцептору результатов действия и связанной с ним программе действия. «...Принятие решения является переходным моментом, после которого все комбинации

возбуждений приобретают исполнительный эфферентный характер... немедленно после принятия решения формируется интеграл эфферентных возбуждений, который должен обеспечить сначала периферическое действие, а затем и получение результатов действия. Между всеми этими этапами формирования самого акта имеется точная, т. е. эквивалентная, информационная связь... Если рассматривать результаты действия как следствия организованных центробежных потоков возбуждений, то эти детерминистические отношения можно продолжить и дальше, в сторону информации о полученных результатах» (Анохин, 1963, с. 233).

Рассмотрев этот элементарный цикл в терминах системных процессов, мы можем теперь приступить к нейрофизиологическому изучению системных процессов элементарного поведенческого акта.

Наша задача должна состоять в том, чтобы попытаться вскрыть нейрофизиологическое содержание таких системных процессов, как эфферентный синтез и принятие решения, акцептор результатов действия и программа действия. Все эти понятия связаны с понятиями «организация» и «информация», которые в настоящее время не могут быть однозначно определены (см., например: Абрамова, 1976; Кремянский, 1976).

Возможно, что по мере накопления соответствующего нейрофизиологического материала эти понятия удастся уточнить и в философском, и в кибернетическом планах. Однако для этого необходимо, чтобы при нейрофизиологическом изучении поведения руководящим был именно системный принцип. При его игнорировании в нейрофизиологии складывается ситуация, весьма ярко описанная Дж. Сомьеном: «...когда дело доходит до центральной нервной системы, мы богаты фактами, но бедны теорией. Данные накапливаются с невероятной быстротой, но при этом образуют не организованную структуру, а аморфную массу. Там, где при изобилии фактов не хватает руководящих принципов, движение вперед неизбежно задерживается и путь становится запутанным» (1975, с. 235).

Нам хотелось бы закончить эту главу и вместе с тем предвратить следующие словами К. Лешли: «Изложенная здесь точка зрения на нервную деятельность, очевидно, не дает нам простых и ясных разъяснений, возможных при допущении гипотезы о рефлексах. Но эта ясность достигалась ценой извращения истины, и мы предпочитаем признать наше невежество и быть обвиненными в расплывчатости, чем ослеплять самих себя перед лицом важнейших проблем» (1933, с. 196).

## ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯТЫ СИСТЕМНЫХ ПРОЦЕССОВ В ЭЛЕМЕНТАРНОМ ПОВЕДЕНЧЕСКОМ АКТЕ

### *Электрическая активность мозга в поведении*

Электрическая активность различных структур мозга и отдельных нейронов служит наиболее доступным и широко используемым показателем процессов, протекающих в центральной нервной системе при осуществлении поведения. Поскольку функциональная система целенаправленного поведенческого акта образована согласованной активностью многих структур и нейронов, то для нейрофизиологического изучения системных процессов одинаково важным представляется как выяснение временных характеристик нейрофизиологических процессов в каждой отдельной структуре или нейроне, так и соотношение этих процессов между собой.

Системное значение пространственно-временных характеристик электрической активности различных образований мозга может быть вскрыто, естественно, при сопоставлении их с временными интервалами поведенческого акта и протекающими в этих интервалах системными процессами.

Как мы уже отмечали, в элементарном поведенческом акте в интервале между стимулом и началом действия должны иметь место общесистемные процессы афферентного синтеза и принятия решения, т. е. процессы согласования активностей многих элементов в масштабе всего организма, а от момента начала действия до достижения результата — также общесистемные процессы реализации акцептора результатов и программы действия, когда активность организма в целом уже согласована и целенаправленна, а процессы согласования протекают только на уровне физиологических subsystemов целостного поведенческого акта.

Системные процессы могут быть определены только во времени и не могут быть локализованы в какой-либо структуре, так как системные процессы — это процессы взаимодействия многих постоянно функционирующих афферентных и эфферентных центральных и периферических структур, согласуемых определенным образом для достижения конкретного приспособительного результата.

Вместе с тем очевидно, что локальные процессы, протекающие в отдельных структурах, выполняющих различные функции, должны быть связаны именно с этими специфическими функциями. С определенными специфическими функциями обычно и сопоставляются электрофизиологические феномены, поскольку они всегда регистрируются в каких-либо конкретных локальных структурах. Например, при отведении от зрительной коры все электрофизиологические показатели сопоставляются со свойствами зрительных стимулов и оцениваются как корреляты процессов обработки зрительной информации, а при отведении потенциалов от моторных структур их сопоставляют с движением и рассматривают как коррелят специфических двигательных функций.

При анализе значения электрофизиологических феноменов с позиций теории функциональной системы возникает вопрос, как соотносятся частные и системные процессы и в какой мере они отражаются в электрофизиологических феноменах? С этим вопросом тесно связана и проблема происхождения электрофизиологических феноменов. Отражают ли они процессы, специфичные для морфологического строения и связей определенной структуры, или процессы согласования активностей элементов, расположенных в разных структурах?

Если электрофизиологические показатели являются коррелятами процессов, связанных со специфическим строением и физиологическими функциями определенных структур мозга, то они должны быть своеобразными для каждой структуры. Если же электрофизиологические показатели связаны с системными процессами и отражают согласование активностей элементов «различной анатомической принадлежности», то эти показатели должны быть сходными для разных структур, но специфичными для определенного поведения.

По современным данным, активность, регистрируемая макроэлектродом в какой-либо точке мозга, представляет собой сумму многих процессов, протекающих в близлежащей ткани. В суммарной электрической активности находят отражение как синаптические потенциалы (Jasper, Stesanis, 1965; Frost, Gol, 1966), так и дендритные (Пурпура, 1963; Klee e. a., 1965) и, возможно, глиальные (Ройтбак, 1965), а также циркуляторные и тканевые метаболические процессы (Аладжалова, 1962), причем активные элементы не остаются постоянными и суммарные эффекты обязаны своим возникновением разным нейронам в различные отрезки времени (Elul, 1972).

Сложность электрогенеза суммарной активности, увеличивающаяся еще анизотропией ткани мозга и наличием дипольных отпошений в ориентированных структурах, не позволяет связывать характеристики суммарной активности с деятельностью каких-либо определенных структурных элементов мозговой ткани. Однако суммарная электрическая активность определенных структур моз-



га может служить показателем состояния этих структур и динамики процессов, протекающих в макроструктурах.

С этой целью и осуществляется обычно регистрация суммарной электрической активности различных образований мозга в поведении. В настоящее время имеется огромное число работ, посвященных анализу ЭЭГ активности в поведении. Как отмечает В. И. Гусельников, на первом этапе «большое желание видеть в динамике суммарной ЭЭГ отражение классических представлений об основных закономерностях работы головного мозга привело в лучшем случае к повторению общих схем, предложенных для них еще И. П. Павловым» (1976, с. 8).

Однако уже визуальная оценка суммарной активности только по показателю изменения частоты и амплитуды колебаний позволила выяснить, что при осуществлении поведенческих актов в ответ на условный сигнал активация наблюдается в большом числе структур головного мозга (Гасто, Роже, 1962), причем имеет место избирательное вовлечение в активацию различных структур при разных формах поведения (Шумилина, 1959, 1961б). Эти факты уже позволили говорить о системной организации процессов в головном мозге при осуществлении поведенческих актов (Шумилина, 1965; Наумова, 1968).

С появлением возможности более точно оценивать частотные и временные характеристики суммарной активности обнаружилось, что при осуществлении поведенческих актов в различных структурах колебания потенциалов становятся синхронными (Ливанов, 1962, 1972). Синхронность также наблюдается не во всех, а в избирательно связанных структурах (Анохин и др., 1973), набор которых изменяется при изменении формы поведения (Июшии и др., 1969).

Специальные эксперименты, проведенные в лаборатории М. Н. Ливанова (1972), показали, что синхронная активация различных структур тесно связана с поведением. С одной стороны, была установлена зависимость вероятности движения кролика в ответ на вспышку от уровня пространственной синхронизации корковой ЭЭГ (Лучкова, 1971), с другой — связь спонтанных движений с уровнем синхронизации ЭЭГ (Труш, Королюкова, 1974). Была установлена также зависимость времени реакции человека от уровня пространственной синхронизации корковой активности (Васильев, Труш, 1975).

Таким образом, изучение суммарной электрической активности показало, что при осуществлении поведения активируется целая система структур, состав которой зависит от формы поведения; электрические процессы во многих структурах протекают синхронно; синхронизация процессов касается определенного набора структур и необходима для осуществления поведения.

Все эти данные уже показывают, что в поведении мозговых процессы имеют системную, а не линейную организацию. Однако ЭЭГ характеризует процессы, протекающие в той или иной

структуре, лишь в самых общих чертах: кроме того, оценка изменений суммарной ЭЭГ требует достаточно больших временных отрезков и изменения суммарной ЭЭГ могут относиться к большим отрезкам поведенческого континуума.

Для сопоставления с системными механизмами элементарного поведенческого акта более подходят отдельные колебания суммарной электрической активности, которые по соотношению с внешними событиями или движениями обозначаются как «вызванные потенциалы» (ВП), «генерируемые потенциалы», «предвигательные потенциалы», «двигательные потенциалы», а также «волна ожидания» или «условная негативность».

Так же как и суммарная активность, ВП представляют собой сложный феномен, отражающий состояние многих различных элементов в пункте отведения. Конфигурация ВП, регистрируемых в том или ином пункте, зависит, вероятно, и от синаптических (Пурпура, 1963), и от дендритных (Кулланда, 1964), а возможно, и от глиальных потенциалов (Ройтбак, 1965), причем расположение макроэлектрода по отношению к ориентации диполей также играет роль в полярности и амплитуде компонентов (Гусельников, 1976). В поведенческих экспериментах и клинических исследованиях ВП используются как показатель динамики достаточно быстрых процессов в локальных пунктах отведения.

### *Синхронность и сходство конфигурации ВП разных структур в поведении*

В течение долгого времени ВП изучались на животных, наркотизированных барбитуратами. В этих условиях колебания потенциала в ответ на афферентную стимуляцию регистрировались в относительно локальных «фокусах максимальной активности» и были стабильны по амплитуде и конфигурации (Chang, 1959). Это обстоятельство обусловило широкое использование феномена ВП для изучения морфологии связей в центральной нервной системе и появление многочисленных исследований, посвященных поискам путей и структур, через которые «проводятся» те или иные колебания. Рефлекторные или «коммутаторные» представления о механизмах поведения обусловили тот же подход к изучению ВП и в целостном поведении. Однако уже применение хлоралозы (Buser e. a., 1959) и миорелаксантов (Buser, Borenstein, 1959) показало, что ВП на один и тот же стимул могут регистрироваться во многих структурах мозга, а в одной и той же структуре можно регистрировать ответы на разные стимулы.

У бодрствующих животных и человека ВП оказались широко генерализованными (Коган, 1965; Шульга, 1965) и непостоянными ни по локализации, ни по конфигурации, что обусловило необходимость процедуры усреднения. Разрушение различных образований мозга у бодрствующих животных не устраняет ВП в других образованиях (Chow e. a., 1966; Cohn, 1969), а наблюдаемые

при этом изменения ВП кратковременны и не поддаются однозначному объяснению (Черкес, Луханина, 1972). Тем не менее дискуссии о связи тех или иных компонентов ВП с проведением афферентного возбуждения по тем или иным «проекционным» и «неспецифическим» путям продолжаются.

Уже в ранних работах при регистрации ВП на стимулы, требующие поведенческого ответа, был отмечен факт очень раннего колебания потенциалов в корковых областях, не относящихся к стимулируемому анализатору (Артемьев, 1956, 1959). Все исследователи, работавшие с выработкой условных рефлексов отмечают фазу генерализации, когда ВП регистрируются почти во всех отведениях (Шумилина, 1965; Наумова, 1968). Е. Р. Джон и его сотрудники в целой серии экспериментов сравнивали временные параметры и конфигурацию ВП в большом числе различных мозговых структур и во многих из них обнаружили синхронные и однотипные по конфигурации ВП на стимул, вызывающий поведение (John, 1969; John, 1972). В этих работах сравнивались конфигурации ВП, усредненных по многим предъявлениям раздражителя, что позволило элиминировать обычное для бодрствующего животного непостоянство ВП в любой структуре. Анализ активности «ансамблей» нейронов, регистрируемой теми же «квазимикроэлектродами», которыми отводились ВП, показал, что и импульсная активность нейронов многих анатомически и функционально различных структур при статистической оценке оказывается сходно организованной во времени (John, Morgades, 1969). Эти данные послужили одним из оснований «теории статистической конфигурации» (Джон, 1973).

Синхронность и сходство конфигураций ВП в ответ на стимул, вызывающий поведение, не распространяются на все структуры мозга. Помимо того, что ВП по конфигурации и распространению индивидуальны для различных поведенческих актов (например, для пищедобывательного и оборонительного поведений), они вариабельны и индивидуальны также для каждого животного (Мышкин и др., 1968). Вопрос об индивидуальности ВП лучше исследован для человека. Показано, например, что при прочих равных условиях ВП у близнецов отличается выраженным сходством (Dustman, Beck, 1965); определенные индивидуальные характеристики ВП начинают использоваться в дифференциальной психофизиологии (Рутман, 1974; Русалов, 1974, 1975).

Все эти особенности ВП не позволяют ввести однозначную для всех условий номенклатуру компонентов ВП (Рутман, 1974) или очертить характерную топографию их отведения. В некоторых условиях выраженные ВП могут регистрироваться даже с «экстракраниальных» структур (Prichard e. a., 1965), в других — они подавляются и не регистрируются вообще (Coquery e. a., 1972).

В нашей лаборатории мы также наблюдали синхронность ВП в различных структурах мозга в ответ на вспышку света в условиях, когда вспышка запускала побегу кролика к кормушке.

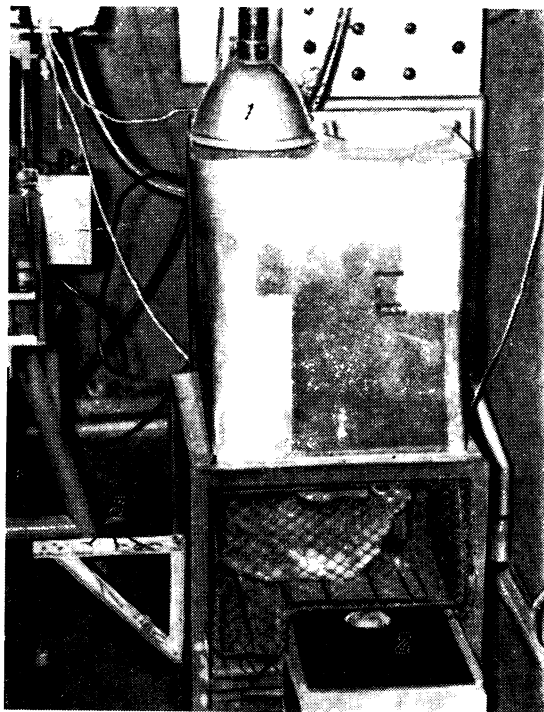


Рис. 3. Общий вид экспериментальной камеры

1 — импульсная лампа; 2 — кормушка с автоматической подачей 10—20 г капусты; 3 — контакты

Эксперименты (совместно с С. С. Трофимовым) проведены на пяти кроликах в специальной камере (рис. 3). Вспышка света импульсной лампы стимулятора «Сонеклат» (0,3 Дж 50 мкс) подавалась с потолка камеры (70 см над полом). Интервал между вспышкой и автоматической подачей кормушки с 10—30 г капусты или моркови составлял 1 с.

ЭЭГ правой и левой зрительной, правой и левой сенсомоторной, правой слуховой коры, гиппокампа, гипоталамуса и ретикулярной формации среднего мозга отводились монополярно с помощью вживленных электродов. Индифферентный электрод помещался над лобной пазухой. Запись ЭЭГ, а также ЭМГ шейных мышц и служебные отметки регистрировались на «Полиграф XVII» с параллельной записью на «Магнетор XIV». Полоса пропускания для ЭЭГ-каналов составляла 0,3—200 Гц. Усреднение ВП проводилось при воспроизведении магнитной записи по 25 реализациям на анализаторе «NTA — 512B» (ширина канала 2 мс, эпоха анализа 512 мс или 1024 мс).

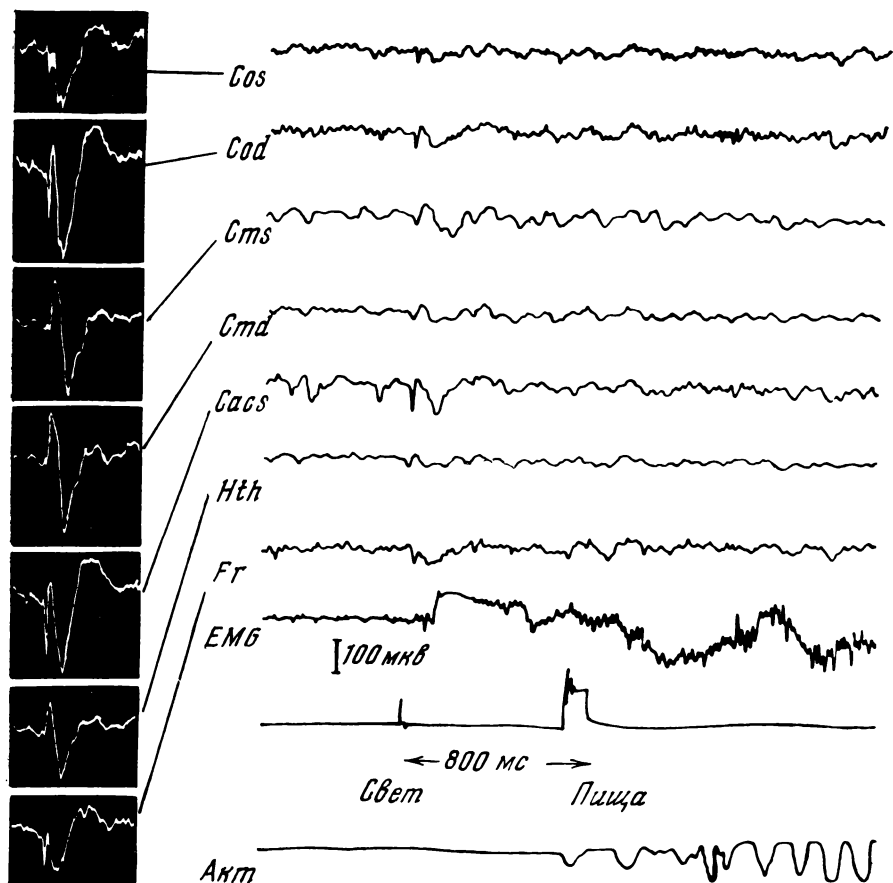
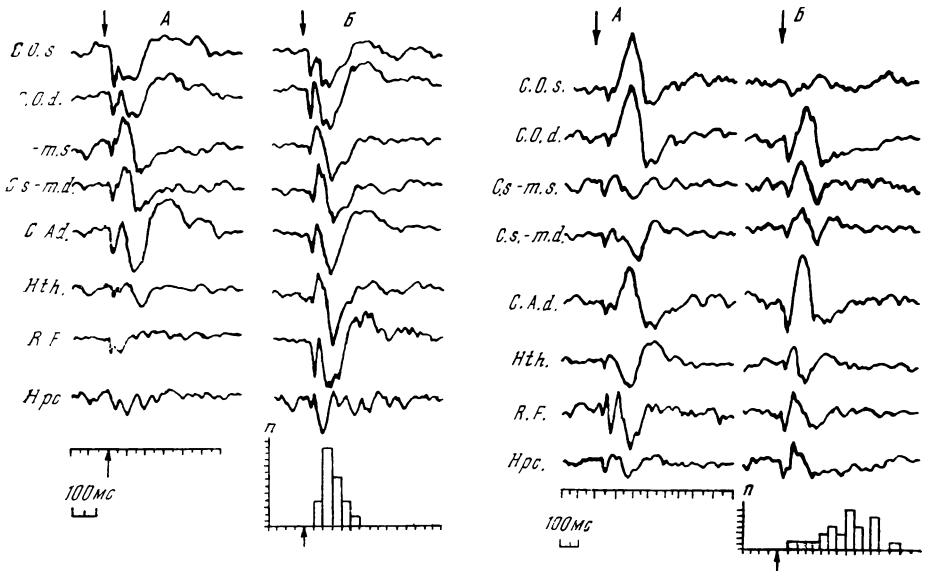


Рис. 4. ЭЭГ кролика при осуществлении элементарного поведенческого акта  
 В ответ на вспышку света кролик направляется к кормушке, в которой через 800 мс появляется морковь. Сверху вниз отведения: левая и правая зрительные области коры, левая и правая моторные, левая слуховая кора, гипоталамус, ретикулярная формация среднего мозга, электромиограмма шейных мышц, отметки раздражений, актограмма (отмечает приближение кролика к кормушке)

На рис. 4 представлена запись суммарной электрической активности различных областей мозга в одиночном поведенческом акте. Показано, что ЭМГ-активность, отмечающая начало функционирования исполнительных механизмов, появляется на заднем фронте негативного компонента ВП. Слева показаны усредненные вызванные потенциалы (УВП) в различных структурах мозга, соответствующие 25 таким актам.

На рис. 5 и 6 представлены УВП различных областей мозга в ответ на свет, запускающий в одной ситуации ориентировочно-



**Рис. 5.** Усредненные вызванные потенциалы в ответ на вспышку света, запускающую ориентировочное поведение (А) и побегу к кормушке (Б) у кролика № 2

Момент вспышки света отмечен стрелкой. Области отведения сверху вниз: левая и правая зрительные области коры, левая и правая сенсомоторная кора, правая слуховая кора, гипоталамус, ретикулярная формация среднего мозга, гиппокамп. На Б внизу — гистограмма распределения латентных периодов ЭМГ шейных мышц в 25 усредненных сочетаниях

**Рис. 6.** Усредненные вызванные потенциалы у кролика № 4

Обозначения те же, что на рис. 5

исследовательское поведение (А), в другой — целенаправленное движение к кормушке (Б) у двух различных кроликов (на рис. 5 записи, полученные у кролика № 2, на рис. 6 — у кролика № 4). На этих же рисунках представлены гистограммы латентных периодов ЭМГ-активаций в соответствующих актах.

Анализ этих записей показал, что когда вспышка света запускает пищедобывательное поведение, то в ряде структур мозга УВП оказываются синхронными и сходными по конфигурации: например, на рис. 5, Б очень сходны УВП в сенсомоторных и слуховой областях коры, а на рис. 6, Б — в правой зрительной и сенсомоторных областях коры, а также в ретикулярной формации и гиппокампе. Если сходство оценивать только по временной организации процессов и не учитывать амплитуду отдельных компонентов и исходный уровень постоянного потенциала, то сходными можно считать УВП во всех отведениях, кроме гиппокампального,

у кролика № 2 (рис. 5, Б) и во всех отведениях, кроме гипоталамического и левого зрительного коркового,— у кролика № 4 (рис. 6, Б). Разницу в амплитуде отдельных компонентов УВП можно связать с расположением электродов относительно активных элементов ткани и различными условиями отведения электрической активности для различно локализованных электродов.

В некоторых структурах УВП имеют противоположную полярность всех или некоторых компонентов. Это делает УВП в таких структурах, как гиппокамп у кролика № 2 и гипоталамус у кролика № 4, несходными с УВП в других отведениях, но если по конфигурации УВП судить только о динамике процессов и учитывать, что амплитуда и знак компонента в каждой данной структуре зависят от расположения электродов относительно активных элементов мозговой ткани, то можно сделать заключение, что и в этих структурах динамика процессов имеет сходную временную организацию.

Таким образом, при осуществлении поведенческого акта процессы в некоторых функционально и морфологически различных структурах мозга синхронны и имеют сходную временную организацию.

Несколько забега вперёд, отметим, что такие же результаты были получены нами и в экспериментах с оборонительным поведением, и при регистрации активности отдельных нейронов различных областей мозга в поведении.

Нам представляется, что одинаковая временная организация процессов в функционально и морфологически различных структурах, таких, например, как зрительная и сенсомоторная области коры, исключает трактовку УВП как коррелятов специфической функции какой-либо одной структуры или коррелятов кодирования какой-либо специфической, в данном случае зрительной, информации. Поскольку в поведении физиологические функции отдельных структур, очевидно, остаются различными, необходимо принять, что общие черты организации активности создаются общими же для многих структур процессами, которые имеют место только в поведении и отсутствуют под наркозом, когда ВП регистрируется в ограниченных пунктах. Синхронность и однотипность организации процессов в различных структурах исключают также возможность «проведения колебаний» из одной структуры в другую, характеристика процессов, коррелятами которых являются ВП, в терминах «проводящих путей» вообще оказывается неадекватной.

Если составить общую номенклатуру всех компонентов ВП, регистрируемых хотя бы в одном отведении, и «синтезировать» из них искусственный «общий» ВП, обозначив только временные интервалы, занятые определенными компонентами, вне зависимости от их знака и амплитуды, то можно получить представление о временной организации процессов во всех отведениях. Сравнение ВП в каждом конкретном отведении с «общим» ВП покажет фор-

му вовлечения конкретной структуры в общие процессы. При этом выясняется, что некоторые структуры имеют полный набор компонентов: первичное положительное колебание, следующая за ним большая негативность, затем позитивность и медленное негативное отклонение. В других структурах нет полного набора компонентов, но имеющиеся колебания синхронны с теми или иными компонентами «общего» ВП. Это показывает, что ВП в отдельной структуре, даже будучи несходными по общей конфигурации с ВП в других отведениях, могут отражать вовлечение этой структуры в некоторые фазы общего процесса.

Сравнение ВП в двух различных поведенческих ситуациях — в ориентировочном и пищедобывательном поведении (рис. 5, А, В; 6, А, В) — показывает, что, хотя конфигурация ВП в одних и тех же структурах сильно отличается, «общий» ВП состоит из тех же самых основных компонентов, каждый из которых в разных поведенческих актах имеет различное распространение по структурам и осложнен различными субкомпонентами.

Тот же феномен обнаружился и при сопоставлении ВП у разных кроликов в одном и том же поведении (рис. 5 и 6): распределение, конфигурация и даже полярность отдельных компонентов могут быть совершенно различными, однако четырехкомпонентная структура «общего» ВП является, вероятно, обязательной. Эту четырехкомпонентную структуру ВП мы наблюдали практически во всех наших экспериментах, и в дальнейшем мы будем придерживаться этой номенклатуры компонентов: первичный, негативность и поздняя позитивность, за которой в определенных условиях может следовать медленное негативное отклонение.

### *Связь ВП с временем поведенческого акта*

В этих же экспериментах мы измеряли латентные периоды электрической активации мышц шеи и строили гистограммы распределения этих латентных периодов. Наиболее ранние ЭМГ-реакции появлялись с латентным периодом около 50 мс, среднее латентное время для различных кроликов варьировало от 100 до 400 мс. Сопоставление гистограмм распределения этих латентных периодов с временем развития ВП показало, что в латентном периоде ЭМГ-реакции разворачиваются только первичные и негативные компоненты ВП, в то время как поздняя позитивность соответствовала уже началу сокращения мышц и, следовательно, началу функционирования исполнительных механизмов поведенческого акта (рис. 5 и 6).

Изменения ВП в связи с различным временем реакции изучались в большом числе работ (Donchin, Lindsley, 1966; Bostock, Jarvin, 1970; и др.). Однако исследователи обращали внимание главным образом на зависимость от времени реакции амплитуд различных компонентов ВП. Вопрос о соотношении временных



характеристик ВП с временем поведенческого акта не ставился, вероятно, в связи с господствующим представлением о связи ВП с «афферентными процессами». Все же R. Eason e. a. (1967) выявили связь времени реакции с латентностью различных компонентов ВП.

Если сопоставить литературные данные, согласно которым время реакции человека на различные стимулы составляет 100—300 мс (Шошоль, 1966), а ВП на такие же стимулы занимает 300—400 мс (Рутман, 1974), легко видеть, что ВП соответствуют всем процессам поведенческого акта, а не только «анализу стимула».

В последнее время появляются и прямые данные о том, что начало двигательной активности совпадает по времени с задним фронтом негативности или с передним фронтом позитивного компонента (Пеймер, 1971; Ikeda, 1973). При этом обнаруживается корреляция: во всех случаях увеличения времени реакции вне зависимости от причины этого увеличения удлиняется и даже удваивается негативный компонент (Пеймер, 1971; Ikeda, 1973; Ritter e. a., 1972).

Факт соответствия ВП процессам всего поведенческого акта делает неоправданной классификацию потенциалов как сенсорных и моторных, поскольку они отличаются только способом их выделения из общей суммарной ЭЭГ. В самом деле, усредняя электрическую активность какой-либо структуры от стимула, мы получаем сенсорный ВП, а усредняя ту же активность «обратным усреднением» от начала ЭМГ — моторный потенциал. Конфигурация моторных потенциалов в связи с вариабельностью латентного периода ЭМГ-реакции может несколько отличаться от конфигурации вызванного потенциала, однако общий компонентный состав остается одним и тем же.

Записи моторного потенциала, связанного с произвольным движением стопы, представленные, например, в работе L. Gilden e. a. (1966), полностью соответствуют поздним компонентам, которые наблюдаются в поведенческом акте, запускаемом каким-либо стимулом: сначала небольшой позитивный компонент, затем негативность, достигающая максимума приблизительно через 100 мс после ее начала, и затем большая позитивность. ЭМГ-активность начинается вместе с задним фронтом негативности.

L. Decke e. a. (1969) описали совершенно сходную последовательность компонентов, сопровождавшую движение пальцев: на фоне «потенциала готовности» за 86 мс до начала ЭМГ или за 117 мс до отклонения на механограмме регистрировалась «премоторная позитивность», переходящая за 56 мс до начала ЭМГ-активности в «негативный моторный потенциал», задний фронт которого соответствовал началу ЭМГ-активности. Максимум этой активности совпадал со следующим позитивным компонентом. Такая же последовательность процессов описана и при других формах движения и при движении глаз (Becker e. a., 1972).

Все эти факты убеждают, как нам кажется, в том, что во всех случаях суммарные потенциалы, сопровождающие поведенческий акт, соответствуют всем процессам организации этого акта.

Тем не менее ВП, регистрируемые в ответ на сенсорный стимул, анализируются обычно как корреляты только сенсорных процессов, а те же потенциалы, выделенные «обратным усреднением», — как корреляты только моторных процессов. Если принять, что для осуществления поведенческого акта в любом случае необходим как анализ внешней среды, так и организация исполнительных механизмов, и принять, как мы пытались показать это в предыдущем разделе, что процессы в сенсорных и двигательных структурах имеют единую временную организацию, то становится ясным, что ВП отражают совершенно своеобразные и качественно специфические процессы, протекающие при осуществлении целостного поведения. Применение анатомо-физиологических категорий «афферентного — эфферентного» или «сенсорного — моторного» не адекватно для оценки процессов, коррелятами которых являются ВП.

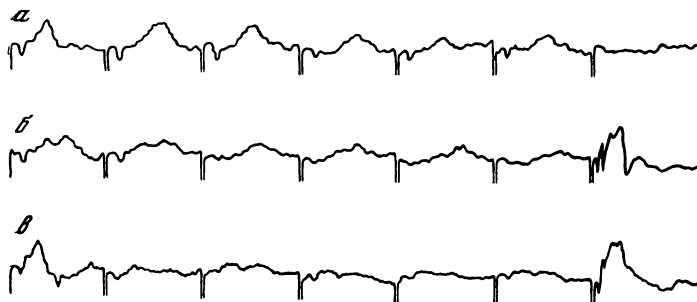
#### *«Эндогенность» ВП в поведении*

Вызванные потенциалы использовались в огромном числе работ для изучения самых разных проблем.

Эти работы позволили накопить очень важный фактический материал, касающийся зависимости различных характеристик ВП, таких, как конфигурация, латентные периоды, амплитуда и полярность компонентов, от самых разных условий эксперимента. Особенно много работ было посвящено выяснению зависимости ВП от интенсивности стимуляции. При этом некоторые авторы отмечали связь с интенсивностью стимула первичного компонента ВП (Schmidt, 1968), однако большинство работ выявило зависимость от нее более поздних компонентов (Beck, Rosner, 1968; Wicke e. a. 1964). ВП оказались зависимыми и от содержания стимулов, таких, как слайды или слова (Lifshitz., 1966; John e. a., 1967), и от информации, содержащейся в стимуле (Satton e. a., 1967; Buchsbaum, P. Fedio, 1969), и от значения стимула для субъекта (Костандов, 1977; Jennes, 1972).

Много исследований было посвящено зависимости ВП от уровня внимания (Garsia-Austt e. a., 1964; Mackworth, 1969). При этом было обнаружено, что релевантные, или значимые, стимулы, которые испытуемый должен был считать или на которые должен был отвечать, всегда вызывали более выраженный ВП, чем иррелевантные. Здесь связь ВП со всем поведенческим актом выступает особенно отчетливо. В крайних случаях отвлечения внимания ВП не регистрируются вообще, как это было показано еще R. Hernandez-Réon (1960, 1961).

В наших экспериментах при предъявлении ритмических вспышек света в качестве условного сигнала, подкрепляемого электро-



*Рис. 7. Вызванные потенциалы на ритмические вспышки света в соматосенсорной коре кролика при выработке условного рефлекса*

*а — до выработки; б — сочетания с 1-го по 20-е, через 500 мс после 6-й вспышки подается электрокожное раздражение; в — сочетания 21—40-е*

кожным раздражением (ЭКР) полноценный ВП развивался только на первую в серии вспышку, после которой уже начиналось оборонительное поведение и следующие вспышки оказывались «незначимыми» (рис. 7) (Швырков, Величкина, 1970). Сходные данные были получены нами и в пищевом поведении (Швырков, Гринченко, 1972), а также описаны многими другими авторами. Показана также зависимость ВП от характера будущего двигательного ответа (Spinelli, Pribram, 1970), от временной и вероятностной структуры предъявления стимулов (Jenness, 1972а, в; Bodd, 1973; Roop e. a., 1976) и т. д., другими словами — от всех факторов, определяющих целостное поведение.

Вместе с тем обнаружены корреляции ВП с физиологическими показателями: конфигурация ВП изменялась при нанесении стимулов в разные фазы дыхания или сердечного цикла (Callaway, M. Buchsbaum, 1965), при изменении состояния щитовидной железы (Шагас, 1975), при введении фармацевтических препаратов и т. д.

Трактовки этих фактов не менее разнообразны, чем сами данные, однако их можно разделить на три группы. Одни авторы предпочитают объяснять те или иные изменения ВП в психологических терминах, таких, как «восприятие», «внимание», «опознавание» и т. д. Вторая группа объяснений состоит из физиологических рассуждений об источниках и путях проведения того или иного компонента. Третья группа использует терминологию информационных процессов: «оценка сигналов», «обработка информации» и т. д. и т. п.

Все эти трактовки так или иначе используют представление о связи ВП с параметрами того стимула, который их вызывает, а изменения конфигурации ВП — с модулирующими влияниями либо внимания, эмоций и т. п., либо неспецифических структур, либо информационной значимости. А. М. Иваницкий считает,

что «возражением против представлений об исключительно модулирующем действии неспецифических влияний на поздние волны ответа является возможность записи ответа при отсутствии раздражителя» (1976, с. 73), и приводит обширный фактический материал, подтверждающий такую возможность. Однако А. М. Ивановичский считает это возражение единственным.

Нам представляется, что в список возражений необходимо занести еще данные экспериментов с регистрацией «двигательных» потенциалов, а также данные об отсутствии ВП при наличии стимулов, описанные в предыдущем разделе. Решающие же возражения, заставляющие, как нам кажется, отказаться от этих представлений, были получены в систематических экспериментах лаборатории Е. Р. Джона, в которых была показана «эндогенность» всех компонентов ВП после 40 мс (John, 1972) или даже 25 мс (John, Morgades, 1969). Основной эксперимент Е. Р. Джона состоит в том, что кошкам, обученным нажимать на один рычаг в ответ на вспышки частотой 2 Гц и на другой рычаг — в ответ на 4 Гц, предъявлялись вспышки частотой 3 Гц. При этом происходила «генерализация» и кошки иногда шли к одному рычагу, а иногда — к другому. Конфигурация ВП в ответ на такой «генерализующий» сигнал соответствовала именно тому свету, который был «сигнальным» для того рычага, к которому направлялась кошка.

Условия этих экспериментов всячески изменялись. «Генерализующий» свет заменялся звуком или электрическим раздражением структур мозга; нажатия на рычаг подкреплялись либо пищей, либо устранением возможного болевого воздействия. Кроме ВП, регистрировалась также активность нейронных «ансамблей», и с помощью вычислительной машины определялась конфигурация ВП и «популяционной активности», соответствующая определенным поведенческим актам.

Все эти модификации показали, что в ответ на любой стимул воспроизводится конфигурация ВП, соответствующая определенному поведению и не связанная с параметрами стимула. Чтобы подчеркнуть независимость конфигурации ВП от параметров внешней стимуляции, Е. Р. Джон назвал компоненты после 25 мс или 40 мс «эндогенными», т. е. отражающими внутреннюю активность мозга, считываемую из памяти (Джон, 1973).

Основанием для того, чтобы считать начальные компоненты (до 25 или 40 мс) «экзогенными», связанными с поступлением в мозг «внешней информации», послужило то обстоятельство, что эти ранние компоненты имеются при любой форме поведения.

Тот факт, что ВП отражает «память ранее полученного опыта» (Джон, 1973, с. 209), т. е. активность, извлеченную из памяти организма, позволяет объяснить зависимость ВП от всех факторов внешней и внутренней среды. Согласно теории функциональной системы, извлечение того или иного поведенческого акта

из памяти зависит как от внутренних факторов (мотивации), так и от внешних (обстановка). Этот факт показывает, что стимул является исключительно толчком, или триггерным моментом, не определяющим, а только запускающим внутренние мозговые процессы.

Это подтверждается также экспериментами, в которых внешний звуковой стимул заменялся электрическим раздражением слуховой коры (Miller e. a., 1969) или световой стимул — раздражением наружного колеччатого тела или зрительной коры (M. I. Glickstein, 1972). Латентный период двигательного ответа сокращается при электрических стимуляциях ровно на величину инертности, занятого первичным компонентом. Эти совершенно искусственные электрические раздражения, по-видимому, полностью заменяют внешний триггерный сигнал, хотя, конечно, едва ли несут «информацию о физических свойствах стимула».

Поскольку, согласно нашей гипотезе, ВП отражают процессы согласования элементов различных структур в единую систему, то «эндогенность» ВП означает, что пусковой стимул воспроизводит процессы согласования тех элементов, которые в прошлом образовывали функциональную систему соответствующего поведенческого акта.

### *Связь ВП с будущими событиями*

Согласно теории функциональной системы, активность различных структур мозга в поведенческом акте не только «эндогенна», т. е. извлекается из памяти, но и целенаправленна. Другими словами, выбор определенной активности из памяти определяется иерархически организованными целями или предвидимыми будущими событиями.

Связь конфигурации ВП на какой-либо пусковой стимул с будущими событиями можно видеть уже в том, что ВП на условный стимул, за которым последует подкрепление, значительно отличается от ВП на «индифферентный» стимул, что показано огромным числом работ.

В экспериментах А. И. Шумиловой (1965) было показано, что конфигурация ВП на условный стимул зависит от качества подкрепления. ВП на одну и ту же по физическим параметрам вспышку света имеют различные конфигурации в случаях, когда вспышка света служит условным сигналом будущего пищевого или оборонительного подкрепления. Приведенные выше данные лаборатории Е. Р. Джона можно трактовать как подтверждение зависимости ВП от будущих событий еще с одной стороны. Если в экспериментах А. И. Шумиловой один и тот же стимул сигнализировал о различных будущих событиях, то в экспериментах Е. Р. Джона разные стимулы, запускавшие один и тот же поведенческий акт, сигнализировали об одном и том же будущем событии.

В экспериментах S. Fox, A. Ruddel (1970) и J. Rosenfeld, R. Owen (1972) прямо показана возможность целенаправленной трансформации ВП в условиях, когда определенная конфигурация ВП ведет к получению подкрепления.

Все эти данные позволяют предполагать, что конфигурация ВП отражает ту организацию процессов, которая приводит к определенному будущему событию. Событие не является, конечно, чисто физиологическим понятием. Мы уже говорили, что, как организованная совокупность элементов внешней среды, оно может быть сопоставлено только с определенной организацией физиологических процессов. Поэтому связь конфигурации ВП в ответ на какой-либо пусковой стимул с будущим событием можно выявить только сопоставляя конфигурации ВП, соответствующих двум закономерно последовательным событиям.

Уже при регистрации ВП на свет и ЭКР в соматосенсорной коре в оборонительном условном рефлексe мы обнаружили, что эти ВП становятся поразительно сходными (Швырков, Величина, 1970). Тогда этот феномен был расценен нами как коррелят «опережающего отражения» и проявления модели будущего ЭКР по условному сигналу именно в соматосенсорной коре. Однако это заключение было сделано без учета того, что ВП отражают общемозговые системные процессы, а не частные функции соматосенсорной коры.

Задача следующей серии экспериментов состояла в том, чтобы сравнить конфигурации ВП на условные и безусловные раздражения в нескольких структурах мозга, выполняющих различные частные функции. Принято считать, что при осуществлении оборонительного условного рефлексa на свет, подкрепляемый электрокормным болевым раздражением, зрительная и соматосенсорная области коры выполняют различные функции: в первой происходит анализ условного стимула, во второй — безусловного\*.

Предполагалось, что сравнение конфигураций ВП на свет и ЭКР может дать сведения о степени зависимости конфигурации

---

\* Употребляя термины «условный рефлекс», «условный раздражитель», и т. п., мы лишь следуем физиологической традиции обозначать ими определенные экспериментальные процедуры, но ни в коем случае не вкладываем в эти термины исходный концептуальный смысл. В этой книге мы не будем специально разбирать проблему формирования новых поведенческих актов; укажем только, что при системном подходе к анализу механизмов обучения изменяется сама постановка проблемы: если условные и безусловные поведенческие акты организуются не как «дуги» соответствующих рефлексов, а как функциональные системы, то вопрос о замыкании связи между ними не имеет физиологического смысла. Организм действительно улавливает связь между двумя событиями и организует условный поведенческий акт с учетом будущего подкрепления, как это было установлено И. П. Павловым. Однако условный поведенческий акт представляет собой не копию безусловного рефлексa, а новую интеграцию, новую функциональную систему, организованную для получения определенного результата, который выполняет роль системообразующего фактора.

ВП на свет от конфигурации ВП на ЭЖР и тем самым об отражении в конфигурации ВП на свет будущего события — электрокожного раздражения. Сравнение конфигурации ВП в зрительной и соматосенсорной областях позволит дифференцировать компоненты, связанные с общемозговыми системными процессами, от компонентов, связанных только с частными функциями одной структуры.

Хотя постоянные сочетания света и электрокожного раздражения не имеют аналога в естественных условиях, эта экспериментальная модель методически очень удобна для изучения элементарного поведения. Целью в этом поведении условно можно считать уменьшение повреждающего действия электрокожного раздражения (Лаптев, 1949; Иванова, 1970).

Наши эксперименты были проведены на девяти взрослых кроликах, фиксированных в станке за лапы. Оборонительный условный рефлекс и дифференцировка вырабатывались в один сеанс, в котором кролик получал около 300 сочетанных и изолированных раздражений. Условным раздражителем были три вспышки света, синхронизированные со звуковыми щелчками, подаваемыми с интервалами 700 мс; через 700 мс после последней вспышки наносилось подкрепляющее электрокожное раздражение — прямоугольный импульс длительностью 1—500 мс, амплитудой 40—120 Вт, межсигнальные интервалы составляли 30—90 с.

Дифференцируемым сигналом служили вспышки света, ослабленные желтым светофильтром, также синхронизированные со звуковыми щелчками. Поскольку сечатка кролика содержит исключительно палочки, дифференцировка, очевидно, осуществлялась по яркости. Условные (подкрепляемые) и дифференцировочные раздражения подавались сериями по 25 применений, что диктовалось удобствами последующей обработки вызванных потенциалов.

О выработке условного рефлекса судили по электрической активности, отводимой от мышц передней лапы. Электрическая активность зрительной и соматосенсорной областей коры отводилась игольчатыми электродами, вколотыми в черепную кость и фиксированными зубным цементом. После усиления с помощью универсальной установки «Биофаз» вызванные потенциалы и ЭМГ параллельно с регистрацией на чернильном самописце записывались на магнитную ленту многоканального магнетора с использованием частотной модуляции, а затем усреднялись на накопительной установке «Мнемограф». Полоса пропускания всей аппаратуры составляла 1,2—500 Гц. Время анализа вызванных потенциалов исчислялось в 400 или 800 мс, усреднение производилось по 25 реализациям. Анализировались ответы на ток и первую в серии вспышку света, так как в предыдущих экспериментах мы убедились, что в описываемых условиях ЭМГ-реакция появляется уже после первой вспышки условного сигнала и ответы именно на первую вспышку претерпевают основные из-

менения в связи с выработкой условного рефлекса; ответы на остальные вспышки света подавляются и содержат только первичный комплекс, как это показано на рисунке 7.

Задача настоящей работы требовала анализа именно конфигурации, т. е. временных параметров и компонентного состава вызванного потенциала, а не их амплитуды.

До сочетания с ЭКР ответы на свет в зрительной коре у разных животных были весьма различны и содержали неодинаковое число компонентов (ср. рис. 8 и 11). Ответы на белый (будущий условный) и желтый (будущий дифференцировочный) свет имели одинаковую конфигурацию, но латентный период ответа на желтый свет был обычно на несколько миллисекунд больше. Зависимость латентного периода ВП от яркости вспышки хорошо известна (Шевелев, 1971).

В соматосенсорных областях свет также вызывал тот или иной ответ, и только у трех кроликов эти ответы почти отсутствовали (рис. 8). У других трех кроликов вызванные потенциалы содержали даже ранние негативные компоненты, описанные впервые К. М. Кулландой (1964), с латентным периодом 15—20 мс (рис. 11).

Как видно из рис. 8 и 11, до выработки условного рефлекса ответы на свет могли быть разными не только в зрительной и соматосенсорной областях, но даже в левой и правой зрительных (рис. 8), что мы уже наблюдали на кроликах в свободном поведении.

Ответы на электрокожное раздражение также были индивидуальны. В соматосенсорных и зрительных областях они различались только в первых сочетаниях. Уже после 25 сочетаний ранние компоненты ответов на ток в соматосенсорных и зрительных областях коры были одинаковы и имели латентный период 10—20 мс (рис. 11). Ответы начинались обычно первичной позитивностью, но основным характерным компонентом ответа на ток во всех областях была негативность с латентным периодом 20—40 мс. Длительность ее была крайне индивидуальна и колебалась в пределах от 40 до 200 мс у разных животных. За негативностью следовал поздний позитивный компонент.

Динамика ответов на электрокожное раздражение при выработке условных рефлексов состояла в упрощении конфигурации и была однотипной во всех исследованных областях коры (рис. 8).

Ответы на свет, ставший условным сигналом, полностью трансформировались и в зрительной, и в соматосенсорной областях уже через 25—50 сочетаний; в это же время появлялась стабильная условная ЭМГ-реакция. Сравнение конфигураций вызванных потенциалов на условный свет в зрительной и соматосенсорной областях коры показало их выраженное сходство (рис. 8, 9 и 11): совпадали латентные периоды и длительности фаз, особенно негативной, а часто и субкомпоненты.



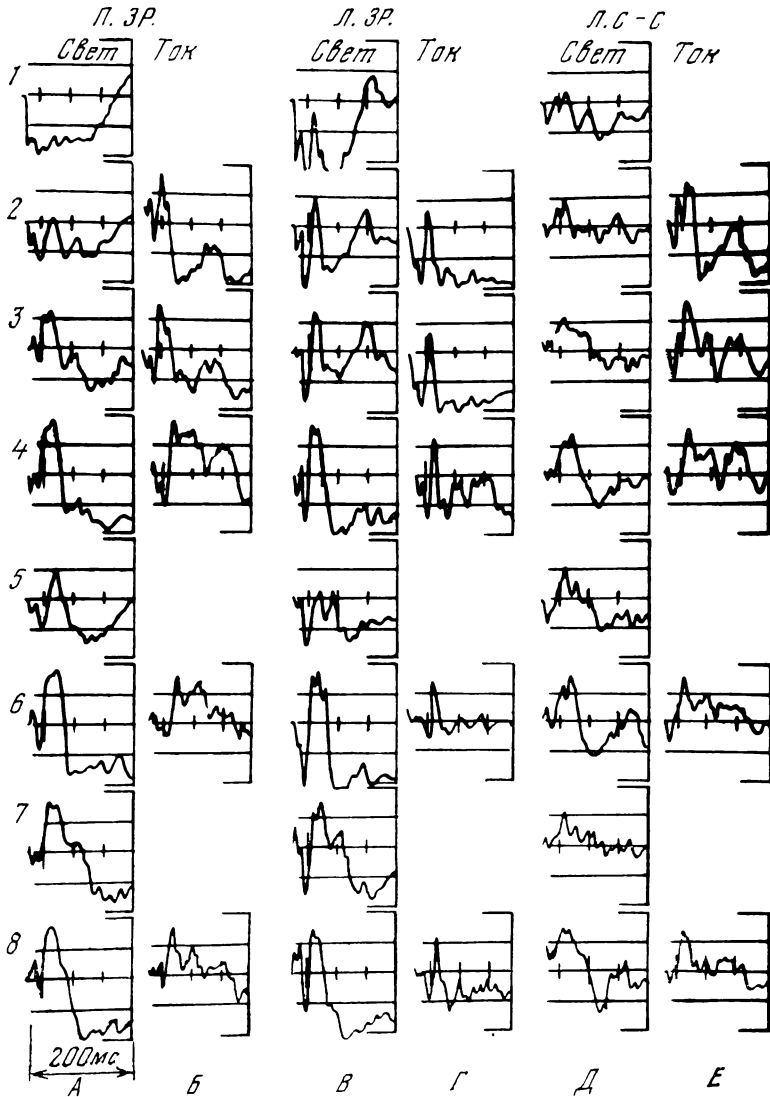


Рис. 8. Вызванные потенциалы на свет и электрокожное раздражение в правой и левой зрительных и левой соматосенсорной областях коры в процессе выработки условного рефлекса

Усреднение по 25 реализациям: 1 — до сочетаний; 2 — 1—25-е сочетания; 3 — 26—50-е сочетания; 4 — 51—75-е сочетания; 5 — 1—25-е предъявления дифференцируемого желтого света; 6 — продолжение выработки, 76—100-е сочетания; 7 — 51—75-е предъявления дифференцируемого света; 8 — бывший дифференцировочный желтый свет подкрепляется током, 1—25-е сочетания

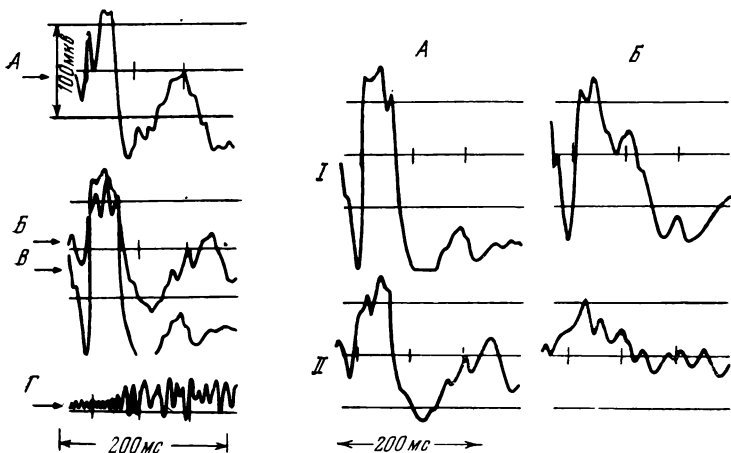


Рис. 9. Сопоставление вызванных потенциалов между собой и с усредненной ЭМГ-реакцией

Тот же опыт, что на рис. 8. А — ответ на ток в соматосенсорной коре после выработки (кадр E=2 на рис. 8); Б — ответ на свет в соматосенсорной коре после выработки (кадр D=6); В — ответ на свет в левой зрительной коре (кадр B=6); Г — усредненная условная ЭМГ-реакция, 76 — 100-е сочетания

Рис. 10. Сравнение ответов на условный (А) и дифференцируемый (Б) свет в зрительной (I) (кадры B-6 и B-7 на рис. 8) и соматосенсорной (II) (кадры D-6 и D-7) областях коры

Тот же опыт, что на рис. 8

Другими словами, в оборонительном поведении, вызываемом условным или безусловным стимулом, вызванные потенциалы в различных областях коры так же синхронны и сходны по конфигурации, как и в рассмотренном ранее пищевом поведении. Очень важно отметить, что в наших экспериментах ответы на условный свет в соматосенсорной коре обязательно содержали короткий ранний компонент, обычно позитивный (рис. 8, 10). В двух опытах и до выработки условного рефлекса свет вызывал в соматосенсорной коре ранний негативный компонент, который сохранялся и после его выработки (рис. 11). Ранние компоненты имели латентный период 15—20 мс — такой же, как латентный период ответов в зрительной коре (рис. 9, 11). Появление столь ранних колебаний потенциала в ответ на условный сигнал в «пункте подкрепления» уже отмечалось в литературе (Артемьев, 1959). За ранним компонентом следовала негативность, занимавшая у разных кроликов от 40 до 200 мс и осложненная различным числом субкомпонентов, и позднее позитивное колебание.

Сравнение ответов на условный свет и ток в соматосенсорных областях подтвердило наши прежние данные (Швырков, Величкина, 1970) о сходстве их конфигураций. В зрительной коре от-

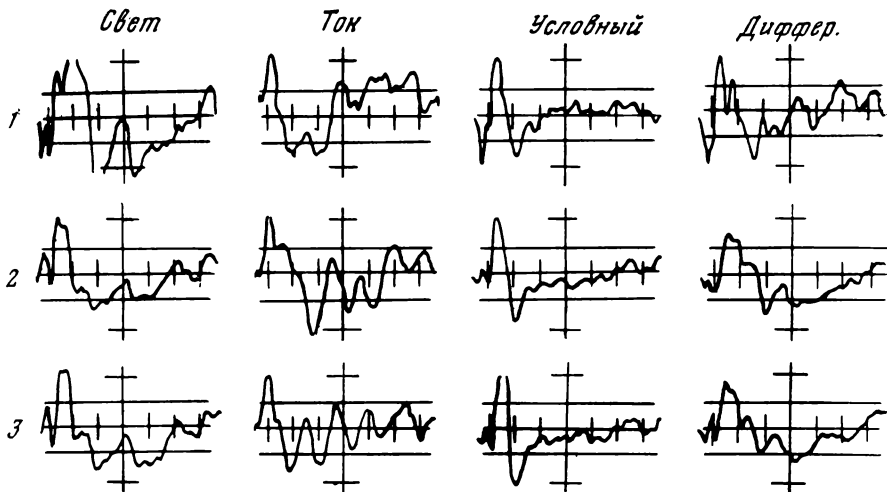


Рис. 11. Сравнение ответов в левой зрительной (1) и в соматосенсорных левой (2) и правой (3) областях коры на свет до выработки, на электрокожное раздражение, условный свет (25—50-е сочетания) и на дифференцируемый желтый свет (25—50-е предьявления)

Усреднения по 25 реализациям, кадр 400 мс

веты на свет и ток после выработки также были сходными (рис. 11). Если ответ на ток изменялся, то сходство наблюдалось с тем ответом, который был у данного кролика до выработки, а не с тем, который был трансформирован в результате выработки (рис. 8 и 9). Эту трансформацию ВП на ЭКР мы изучали в отдельных экспериментах (Швырков, 1969) и не будем рассматривать здесь специально. Сходство конфигураций ответов на условный свет и ЭКР наглядно обнаруживалось при любой индивидуальной конфигурации вызванных потенциалов (рис. 10 и 11).

Ответы на дифференцируемый свет в зрительной коре в большинстве опытов отличались от условного вызванного потенциала наличием дополнительного негативного колебания и отсутствием или сдвигом во времени поздней позитивности (рис. 10 и 11). В соматосенсорной коре ответы на дифференцировочный свет всегда были выражены хуже, чем до сочетаний, не имели сходства с ответом на ток или условный сигнал и, что важно отметить, не содержали ранних компонентов (рис. 8, 10 и 11). При подкреплении дифференцировочного света ответы сразу приобретали все свойства условного как в зрительной, так и в соматосенсорной областях (рис. 8).

Условная ЭМГ-реакция появлялась после 25—50 сочетаний и имела относительно стабильный латентный период у каждого кролика — от 50 до 300 мс. ЭМГ-реакция начиналась в момент

заднего фронта негативности и позднего позитивного колебания (рис. 9). Дифференцировка по показателю ЭМГ-реакции достигала 70—80% уровня после 25—75 изолированных предъявлений дифференцируемого света.

Представленные данные показывают, что феномен, сопровождающий выработку условного рефлекса, состоит не просто в генерализации или трансформации вызванного потенциала на свет, а в том, что ответы на условный сигнал в зрительной и соматосенсорной областях коры становятся синхронными и одинаковыми по конфигурации, причем такими же, какими до сочетаний были ответы на подкрепляющее электрокожное раздражение. Эта закономерность проявляется у всех животных при любой индивидуальной конфигурации вызванных потенциалов.

Тот факт, что до и после выработки условного рефлекса один и тот же раздражитель может вызывать ответы совершенно различной конфигурации, а разные стимулы — свет и ток — после выработки могут вызывать одинаковые ответы (причем в различных областях), еще раз показывает, что механизмы, обуславливающие конфигурацию ВП в поведении, качественно отличны от механизмов, обуславливающих конфигурацию ВП у наркотизированных животных, где имеет место четкая связь конфигураций и распространения ВП с анатомическими проекциями рецепторных поверхностей. Этот факт служит еще одним подтверждением «эндогенности» процессов, коррелятом которых является ВП.

Наши данные показывают, что и первичный ответ, по крайней мере в соматосенсорной коре, — также «эндогенный», поскольку его наличие или отсутствие прямо связано с подкреплением, и, следовательно, как и более поздние компоненты, первичный ответ также соответствует ранее полученному опыту, хранящемуся в памяти.

Связь конфигурации ВП на свет с конфигурацией ВП на ток показывает также, что извлечение определенной организации физиологических процессов из памяти осуществляется в соответствии с будущим событием. Последовательность процессов при этом может быть следующей. Согласно теории функциональной системы, любой стимул, появившийся во внешней среде, застает готовую предпусковую интеграцию элементов, обусловленную тем будущим событием, появление которого предсказано мотивацией и обстановкой.

В нашем случае таким событием, создающим предпусковую интеграцию, было ЭКР. Достижение результата — уменьшение повреждающего действия ЭКР — осуществлялось с помощью функциональной системы, включающей определенные элементы в различных структурах, в том числе в зрительной и соматосенсорной областях коры. Согласование активности именно этих элементов отражалось в определенной конфигурации ВП на ЭКР. Поскольку мотивация (оборонительная) и обстановка (постоянная) не

предсказывают никакого будущего события, кроме ЭКР, то предпусковая интеграция в наших экспериментах соответствует главным образом одному будущему событию и одной цели: уменьшить повреждающее действие ЭКР. Сходство ВП на свет и ЭКР можно объяснить тем, что свет заставлял предпусковую интеграцию, созданную ЭКР, и после действия света происходило согласование активности главным образом тех же элементов, которые участвовали в функциональной системе безусловного поведенческого акта.

Это предположение мы проверяли в специальных экспериментах с регистрацией импульсной активности нейронов, которые будут рассмотрены в гл. IV. Сейчас же только отметим, что поскольку ВП на дифференцировочные вспышки света отличаются от ВП как на условные, так и на индифферентные вспышки, то необходимо предположить, что выработка дифференцировки представляет собой формирование отдельного поведенческого акта, функциональная система которого образована из иных элементов, чем функциональная система других исследованных актов.

Хотя в наших экспериментах предъявление сочетаний и дифференцировочных вспышек осуществлялось блоками по 25 предъявлений, что, конечно, приводило к смене предпусковых интеграций уже после первых вспышек очередного блока, все же можно предположить, что с момента введения дифференцировочного света в любых межсигнальных интервалах существуют обе предпусковые интеграции.

Запуск той или иной интеграции определяется параметрами предъявляемого света. Поскольку в наших экспериментах ВП на условный свет отличается от ВП на дифференцировочный уже наличием первичного ответа с латентным периодом 15—20 мс в соматосенсорной коре, следовало бы предположить, что не только «идентификация физических свойств», но и «установление сигнального значения» света происходит уже в течение латентного периода коркового ВП. Этот вывод кажется парадоксальным. Однако причину парадокса, вероятно, следует искать в представлениях об идентификации физических свойств и установлении сигнального значения стимула как о реальных процессах.

### *Компоненты ВП — корреляты системных процессов поведенческого акта*

Особенности ВП, выявляемые в поведенческих экспериментах, заставляют, как нам кажется, несколько изменить взгляд на ВП как на физиологический феномен. Синхронность и однородность конфигураций ВП в различных структурах не дают оснований для утверждения о существовании каких-либо односторонних «афферентных посылок» или «потоков возбуждения», распространяющихся из одной структуры в другую. Скорее можно пред-

ставить себе многосторонний обмен влияниями между элементами многих структур, осуществляющийся в каждую фазу вызванного потенциала.

Это предположение может быть распространено и на ВП, регистрируемые под наркозом, с тем отличием, что элементы, вовлекаемые в процессы взаимодействия под наркозом, ограничены постоянной «наркотической» предпусковой интеграцией, под которой можно понимать соотношение нарушенных и сохранных определенным наркотиком функциональных связей между структурами. Как известно, при использовании различных типов наркоза раздражение одного и того же нерва дает вызванный потенциал различной конфигурации и локализации (Набиль, 1969).

Таким образом, сама возможность регистрации ВП под наркозом вне целостного поведения не противоречит представлению о связи ВП с системными процессами организации целостного поведенческого акта: ВП является феноменом, отражающим процессы любого взаимодействия многих элементов. В поведении это взаимодействие обусловлено целью и целенаправленно организованной предпусковой интеграцией; под наркозом это взаимодействие обусловлено стабильным состоянием, созданным наркозом.

Выражением этих различий служат особенности ВП в целостном поведении: синхронность и однотипность в функционально различных структурах; зависимость конфигураций от будущих событий и относительная независимость от параметров, модальности и даже наличия пускового стимула; четкая связь с временными интервалами поведенческого акта.

В континууме поведения один поведенческий акт — одна организация активности элементов сменяет другой поведенческий акт — другую организацию. Переходные процессы, запускаемые стимулом — результатом предшествующего акта, и отражаются в ВП.

Согласно теории функциональной системы, в элементарном поведенческом акте между стимулом и началом действия должны произойти процессы афферентного синтеза и принятия решения: начало сокращения мышц указывает уже на реализацию акцептора результатов действия и программы действия.

Достаточно стабильное соотношение компонентов ВП в различных поведенческих актах с началом ЭМГ-реакции позволяет предположить, что первичный ответ и негативность ВП соответствуют процессам афферентного синтеза и принятия решения; поздняя позитивность совпадает уже с началом исполнительных механизмов поведенческого акта, интегрированных в процессах акцептора результатов действия и программы действия.

Для выяснения более точного значения отдельных компонентов ВП как коррелятов процессов функциональной системы поведенческого акта мы провели несколько серий экспериментов.

В первой серии мы изучали поведенческий акт, включенный в континуум поведения, чтобы проследить динамику процессов,

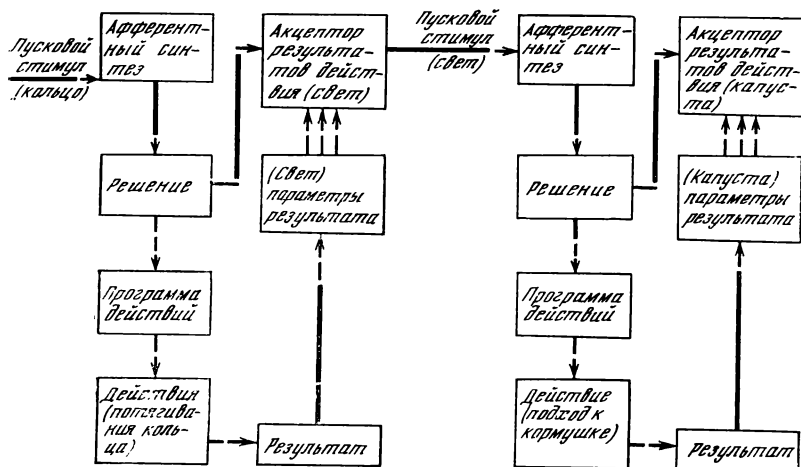


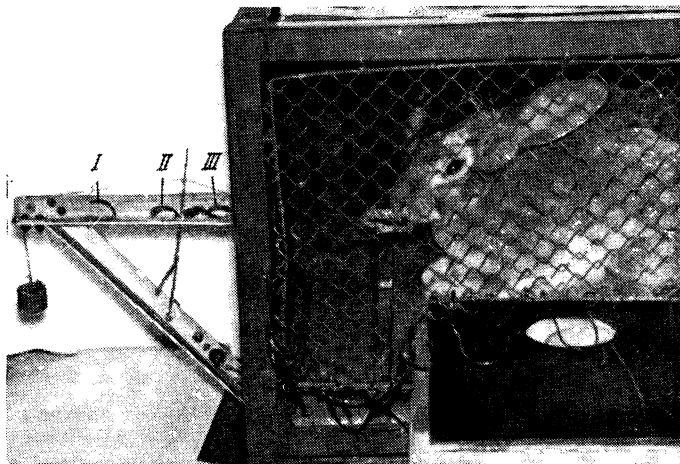
Рис. 12. Схематическое изображение отрезка поведенческого континуума

соответствующих моменту перехода от одного поведенческого акта к другому.

Согласно теории функциональной системы, мотивация и обстановка извлекают из памяти предпусковую интеграцию, соответствующую цели всего поведения. Эта цель организована иерархически, и предпусковая интеграция включает все элементы будущего поведения. Осуществление первого поведенческого акта и достижение первого результата из всей иерархии, ведущей к достижению конечной цели, должны сопровождаться следующими последовательными процессами: сличением параметров достигнутого результата с акцептором результатов действия этого акта, афферентным синтезом и принятием решения второго акта; затем формируются акцептор результатов действия и программа действия второго акта, которые определяют действие вплоть до достижения результата второго акта, и т. д.

Этот отрезок поведенческого континуума мы моделировали в инструментальном поведении, в котором кролики, вытягивая зубами колечко на определенную длину, включают вспышку света и направлялись к кормушке. Оба контролируемых экспериментатором поведенческих акта (потягивание кольца и подход к кормушке) входят в общую функциональную систему пищедобывательного поведения, но и каждый из них представляет собой функциональную систему с собственным этапным результатом. Этот отрезок поведенческого континуума может быть представлен схематически (рис. 12).

Первой задачей наших экспериментов было сделать именно вспышку света этапным результатом, т. е. целью потягиваний и пусковым стимулом для побежки к кормушке. Эксперименты бы-



*Рис. 13. Экспериментальная клетка*

Потягивая зубами за кольцо, кролик передвигает рычаг и замыкает контакты I, II, III, один из которых включает свет

ли проведены на 16 кроликах в специально оборудованной клетке. Вспышки света подавались сверху с расстояния 70 см над полом клетки (энергия вспышки 0,3 Дж, длительность 50 мкс) от импульсной лампы стимулятора «Сонеклат». В опытах на восьми кроликах была использована серия из шести вспышек с интервалами между ними 600 мс; в экспериментах на других восьми кроликах давали серии из трех вспышек с интервалами 700 мс.

Во всех опытах электрическая активность зрительной и сенсорной областей коры отводилась монополярно вживленными электродами. Индифферентный электрод располагался над лобными пазухами. Для отведения электрической активности шейных мышц применялись специальные булавки из нержавеющей стали, которые вкалывались в кожу с обеих сторон шеи; ЭЭГ и ЭМГ регистрировали на электроэнцефалографе «Полиграф XVII»; кроме того, в экспериментах на восьми кроликах, которым давались три вспышки света, применялась магнитная запись.

В этих опытах электрическую активность коры и ЭМГ после усиления на универсальной установке «Биофаз» записывали на магнитную ленту магнетора. При воспроизведении с магнитной записи электрическая активность усреднялась с помощью накопительной установки «Мнемограф».

В первых экспериментах у животных вырабатывали классический условный рефлекс: вспышки света подкрепляли автоматически подаваемой кормушкой с 10—20 г капусты. Управляющий



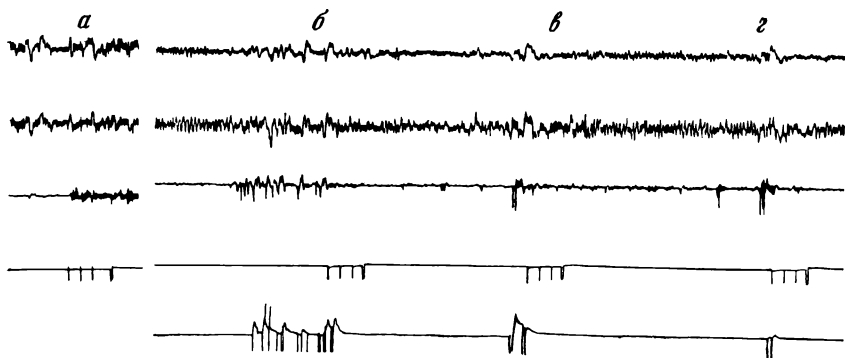


Рис. 14. Классический условный рефлекс (а) и инструментальное поведение (б, в, г) кролика

Записи сверху вниз: ЭЭГ сенсомоторной и зрительной областей коры; ЭМГ шейных мышц; отметки трех вспышек света и подачи кормушки; отметки замыкания контактов — на б, в, г. а — условная ЭМГ-активация, соответствующая повороту кролика к кормушке, начинается уже после первой вспышки

импульс для подачи кормушки был отставлен от последней вспышки на 500 мс. Таким образом, первая вспышка опережала подачу кормушки более чем на 2 с. Условная реакция регистрировалась как электрическая активность шейных мышц (рис. 14). Уже после 3—5 сочетаний кролики поворачивали голову и направлялись в сторону кормушки по условному сигналу. После 10—30 сочетаний побегка запускала вспышкой почти в 100% случаев. Во время второго — четвертого эксперимента, т. е. после 100—150 сочетаний, приступали к выработке инструментального поведения потягивания за кольцо, в которое сначала 3—5 раз вставляли капустный лист. Кольцо при помощи нити было соединено с тремя контактами, размещенными таким образом, что для замыкания первого из них требовалось вытянуть кольцо на 3 см, второго — на 8 см, третьего — на 14 см (рис. 13). Потягивая за кольцо, кролик мог последовательно замыкать все контакты, однако вспышку, а затем и кормушку он получал только после замыкания того контакта, который экспериментатор соединял со стимулятором.

Интересно отметить, что уже при первых пробах многие кролики, потянув за вставленный в кольцо капустный лист и непреднамеренно замкнув контакт, при появлении света бросали лист и направлялись к кормушке, в которой еще не было капусты.

Сначала эффективным делали первый контакт. Когда же кролики научились тянуть пустое кольцо, после упрочения этого навыка (обычно после 50—70 упражнений), эффективным делали попеременно каждый из трех контактов. Смену контактов мы старались производить в случайном порядке; процедура смены

контакта состояла в бесшумном повороте переключателя на пульте за 3 м от клетки. Таким образом, кролик не получал сигнала о факте смены контакта, а тем более о том, какой именно контакт будет эффективным при следующем потягивании за кольцо.

Тем не менее опыты показали, что все кролики весьма точно сообразовывали потягивание с появлением света: если они получали свет, вытянув кольцо на 3 см (рис. 14, а), то тут же отпускали кольцо и направлялись к пустой кормушке; если же экспериментатор делал эффективным третий контакт, то кролики вытягивали кольцо на максимальную длину. Это не всегда удавалось сделать с первого раза, однако кролики не оставляли попыток и не направлялись к кормушке, пока не получили света (рис. 14, б). При неудачах они часто становились «столбиком» и обнюхивали лампу. Одному из кроликов, который не мог вытянуть кольцо на 14 см движением одной только головы, приходилось сначала для этого оттягивать кольцо вниз лапами, а затем, захватив зубами идущую от контактов нитку, дополнительно вытягивать ее движением головы. Как только появлялся свет, кролик бросал нитку и кольцо и направлялся к кормушке.

Так как перед потягиванием не подавалось никакого сигнала о том, на какое расстояние нужно вытянуть кольцо, а кролики вытягивали его каждый раз на разную длину, необходимо признать, что в наших опытах объем и прекращение потягиваний определялись не условным сигналом, а достижением цели.

Сигналом, запускающим потягивание, можно считать саму клетку или колечко, однако эти факторы были постоянны, а кролики каждый раз вытягивали колечко на разную длину, для чего совершали различные действия, в том числе и такие, которым их специально не обучали. Так как объем движений был разнообразным и не мог определяться каким-либо стимулом до начала движений, то событие, прекращавшее потягивание, должно было появляться в результате движений. Очевидно, что таким событием не могла быть просто поза, так как кролики вытягивали колечко на разную длину, и кинестетическая афферентация, возникающая при вытягивании кольца на 3 см, в одних случаях сопровождалась окончанием действия, а в других — продолжением. Очевидно также, что результатом действия не могла быть и сама кормушка, поскольку кролики отпускали кольцо уже с появлением первой вспышки света.

Результатом, прекращавшим потягивания и необходимым для прекращения потягиваний при любом способе их выполнения, был именно свет. Меняя эффективные контакты, экспериментатор всегда мог предсказать, какое действие будет совершено и когда оно прекратится.

Таким образом, наши опыты еще раз показывают, что именно модель результата, а не какой бы то ни было условный сигнал определяет объем и способы действия, производимые для его достижения.

Любое потягивание приводит ко многим следствиям: появляется звук движения рычажка, изменяется положение колечка, поза кролика и т. д. Однако свойством прекращать потягивания обладает только свет. Отличие света от остальных следствий состоит именно в том, что он выступает как предвидимый и потребное событие, т. е. как цель потягивания.

Понятно, что это свойство свет приобрел за счет предварительно выработанной сигнальной связи с кормушкой, которая была более отдаленной целью всего пищедобывательного поведенческого цикла: подход к кольцу — потягивание — получение света — подход к кормушке — получение капусты. Свет, таким образом, вводился нами в состав общей иерархии результатов пищедобывательного поведения и, следовательно, служил лишь этапной, но непосредственной целью, которая достигалась при потягивании за кольцо и входила в иерархически организованную цель всего пищедобывательного поведения.

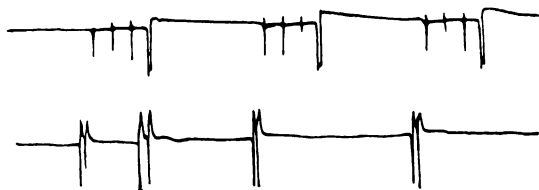
В некоторых опытах мы наблюдали весьма интересную форму поведения. Наевшийся к концу экспериментального сеанса кролик начинает часто и регулярно потягивать кольцо, сообразуя величину потягиваний с появлением света. Он не обращает внимания на автоматически подаваемые кормушки с капустой и может тянуть кольцо даже в момент подачи кормушки (рис. 15). Вытянув кольцо на нужную длину, он ждет окончания серии вспышек, затем снова тянет за кольцо.

Таким образом, свет, введенный в иерархию целей, приобретает самостоятельное подкрепляющее значение, хотя кормушка, сигналом которой он является, временно теряет это значение в связи с устранением мотивации голода.

Эти наблюдения, на наш взгляд, также подтверждают заключение, что непосредственной целью потягивания за кольцо служит вспышка света. Достижение этой цели вызывает, по-видимому, какое-то положительное эмоциональное состояние, сходное с состоянием удовлетворения, возникающим при достижении конечного биологически полезного эффекта. Можно предположить, что в рассматриваемом случае поведение направляется уже не голодом, а вновь приобретенной, вторичной (Миллер, 1960) мотивацией, обуславливающей игровое поведение.

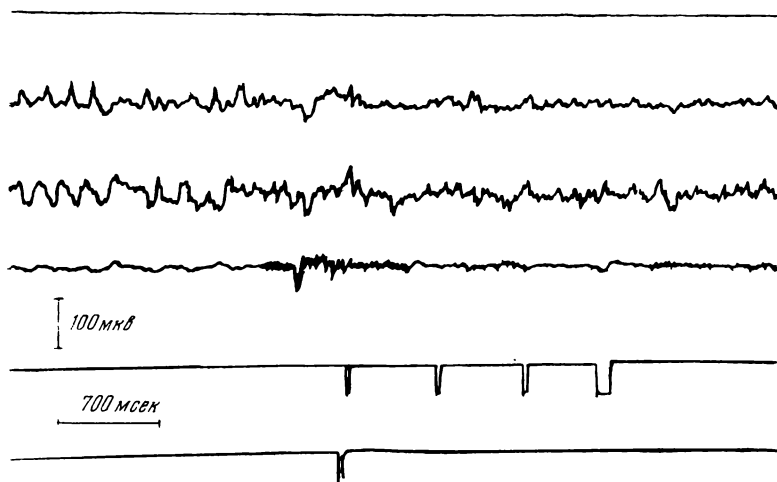
Полученные результаты позволяют говорить о положительном решении первой задачи данной серии экспериментов, о выработке методики, с помощью которой любой стимул можно сделать целью поведенческого акта, или методики «обогащения» акцептора результатов действия дополнительными событиями.

Предлагаемая модификация инструментального поведения не отличается принципиально от уже известных методик (Skinner, 1938; Беритов, 1961; Конорски, 1970; и др.). Однако введение приема «переменного действия, регулируемого результатом», позволило нам убедиться, что потягивания действительно производились для достижения именно света.



*Рис. 15. Сытый кролик регулярно потягивает кольцо и получает свет, но полностью игнорирует кормушку*

Записи сверху вниз: ЭЭГ сенсомоторной и зрительной областей коры, ЭЭГ шейных мышц; отметки трех вспышек света и подачи кормушки; отметки замыкания контактов



*Рис. 16. 158-е потягивание за кольцо*

Отсутствие ЭЭГ-колебаний в ритме потягивания, так и во время действия света. Сверху вниз: ЭЭГ соматосенсорной и зрительной областей коры; ЭЭГ шейных мышц; отметки вспышек и подачи кормушки; отметка замыкания контакта

В этих же экспериментах мы пытались выявить электрографические корреляты системных процессов и особенно формирования этапного акцептора результатов действия, т. е. прогнозирования света. С этой целью мы анализировали электрическую активность зрительной коры в момент, предшествующий потягиванию за кольцо и появлению света. Исходя из литературных данных о возможности воспроизведения ритмики «меченой» безусловной реакции по условному сигналу (Джон, 1966; Ruchkin, John, 1966), в этот период в зрительной коре можно было ожидать появления колебаний в ритме будущего света.

Кроме визуальной оценки чернильных записей (рис. 16), в сериях экспериментов на восьми кроликах, которые получали три вспышки света, производили обратное усреднение с помощью мнемографа. Этот прием состоит в том, что магнитная запись воспроизводится при движении пленки в направлении, обратном тому, которое было при записи. Усреднение производили по 25 реализациям; триггерным сигналом служила отметка первой вспышки, время анализа составляло 2 с. Проведенный анализ показал, что при потягивании за кольцо в зрительной коре кролика развивается негативное колебание, которое предшествует появлению первой вспышки света (рис. 17, А, 2, 3, 4). При первых потягиваниях оно начинается за 1100 мс (рис. 17, А, 2), а при упрочении инструментального поведения — за 850 мс до появления света (рис. 17, А, 4). Сопоставление этой негативности с началом потягивания за кольцо, к сожалению, оказалось невозможным, так как момент движения к кольцу в наших экспериментах не был фиксирован и само потягивание занимало каждый раз различное время. Однако очевидно, что это колебание имело место и во время потягивания, так как последнее прекращалось после вспышки.

Тот факт, что описываемое негативное колебание возрастает с упрочением навыка, сближает его с волной ожидания или условной негативностью (Г. Уолтер, 1965). Ожидаемым стимулом в наших экспериментах служил свет, поэтому можно предположить, что динамика негативного колебания отражает динамику формирования этапного акцептора действия. Возможно, что так называемые потенциалы готовности, предшествующие произвольным движениям у человека (Дееcke е. а., 1969) и сходные с описанной выше негативностью у кролика, также отражают формирование параметров результата произвольного движения. Схемы экспериментов оказываются очень сходными, так как в большинстве исследований испытуемые получали инструкцию добиваться «хорошего» движения, наблюдая собственную ЭМГ на экране осциллографа. Вместе с тем это медленное негативное колебание должно соответствовать и осуществлению программы действия, так как развивается во время потягиваний и обрывается вместе с их прекращением.

Необходимо отметить, что ни при усреднении, ни при анализе каждой отдельной записи в период, предшествующий потягива-

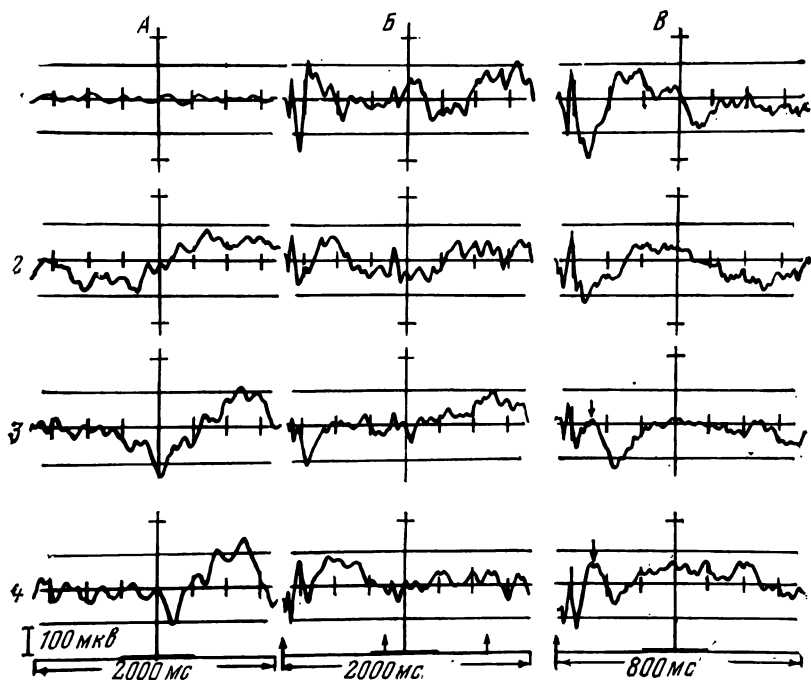


Рис. 17. Усредненная активность зрительной коры кролика при осуществлении классического условного рефлекса (1) и на разных стадиях инструментального поведения (2, 3, 4)

А — активность, предшествующая предъявлению света; Б — вызванные потенциалы на все три вспышки света. Моменты вспышек отмечены внизу стрелками; В — ответ на первую вспышку света в тех же сочетаниях, но в другом временном масштабе. В каждом случае усреднение по 25 реализациям. Строки: 1 — классический условный рефлекс; 2 — инструментальное поведение, потягивание за кольцо с 14-го по 39-е; 3 — потягивание с 76-го по 100-е; на В стрелкой помечена дополнительная негативность; 4 — потягивание со 151-го по 176-е; Дополнительная негативность также указана стрелкой

нию и во время его, мы не обнаружили в зрительной коре колебаний в ритме будущего света. Более того, в соответствии с ранее описанными результатами уже при образовании классического пищевого условного рефлекса мы обнаружили, что, как и в оборонительном поведении, вызванные потенциалы на первую и последующие вспышки условного света значительно отличаются по амплитуде и конфигурации. Условная ЭМГ-реакция начиналась в наших экспериментах после первой вспышки (см. рис. 14, а), и корковые ответы на первую вспышку всегда были наибольшими (рис. 17, в, 1), ответы же на последующие вспышки деформировались и исчезали. Структура ВП на первую вспышку до введения потягиваний не отличалась от описанной ранее.

В ситуации инструментального поведения кролики прекращали потягивание сразу после первой вспышки. Ответ на первую вспышку оставался наибольшим, хотя его конфигурация менялась (рис. 17, 2, 3, 4).

Изменения конфигурации состояли главным образом в появлении дополнительного позднего негативного колебания, с амплитудой около 100 мкв, которое возникало на месте прежнего позднего положительного пика. На рис. 17, 3, 4, где это негативное колебание отмечено стрелками, видно, что поздняя позитивность не исчезает, но отодвигается во времени приблизительно на 100 мс. У одного из кроликов появление дополнительной негативности практически не вызвало увеличения латентного периода позднего положительного колебания, так как эта негативность занимала всего 30 мс.

По мере упрочения навыка потягивания за кольцо дополнительное негативное колебание возрастало по амплитуде. На рис. 17 показано, что увеличение дополнительной негативности в вызванном потенциале идет параллельно с увеличением негативности, предшествующей свету. Сначала мы предположили, что дополнительное негативное колебание может быть как-то связано с процессами сличения (Швырков, Гринченко, 1972). Однако тот факт, что сходная дополнительная негативность появляется в ответ на дифференцировочный свет в оборонительном поведении, а также соображения, что процессы сличения имеют место и при предъявлении света без потягиваний, заставили отвергнуть это предположение.

Поскольку «свет—цель» отличается от «пускового света» не только приуроченностью первого к определенному моменту в поведении кролика, но и тем, что он прекращает активное потягивание, в то время как пусковой свет прекращает лишь пассивное ожидание, было высказано предположение, что дополнительная негативность связана с процессами прекращения активных потягиваний (Трофимов, Гринченко, 1975). Однако контрольные эксперименты показали, что и это предположение неверно.

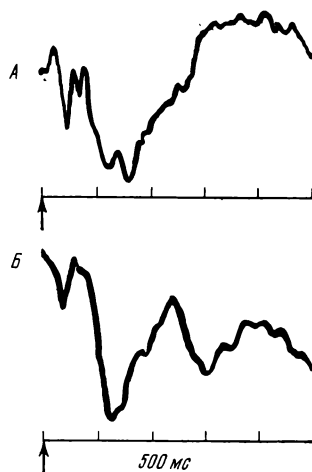
В контрольных экспериментах, проведенных на двух кроликах, подавалась только одна вспышка, причем между замыканием контактов и подачей вспышки была введена задержка в 200 мс. Это привело к изменению поведения кроликов: вытянув кольцо на ту или иную длину, кролик ждал света либо отпустив кольцо, либо держа его в зубах.

В этом случае при сравнении ВП на «пусковой» свет и «свет—цель» также отмечается дополнительная негативность (рис. 18). На основании этих экспериментов был сделан вывод, что появление дополнительной негативности связано не с предшествующим актом — потягиваниями, а с тем, для которого свет служит пусковым: с актом подхода к кормушке.

Подобное удвоение негативного колебания описано в экспериментах с человеком при увеличении числа альтернатив, из кото-

*Рис. 18. Удвоение негативного колебания и появление П-300 в вызванном потенциале на свет, отставленный от момента замыкания контакта на 200 мс*

А — потенциал на пусковую вспышку света;  
 Б — вызванный потенциал на вспышку света — результат потягивания;  
 стрелка — момент появления вспышки света;  
 $n=25$



рых испытуемый должен выбирать одну. Например, в экспериментах Я. А. Пеймера (1971) дополнительные колебания появились, когда испытуемый должен был определить одно из нескольких возможных положений стрелки кратковременно предъявляемой шкалы или в ответ на вспышку, которая была сигналом реакции выбора из четырех альтернатив. Возможность альтернатив означает, что в «предпусковую интеграцию» вовлекаются элементы с активностью, необходимой для осуществления всех возможных поведенческих актов; механизм принятия решения, включающийся после стимула, отбирает из них только один, т. е. сокращает излишние степени свободы.

Можно предположить, что в наших экспериментах в простом условном рефлекс «пусковой свет» заставлял только одну сформированную предпусковую интеграцию, соответствующую побежке к кормушке. Ее реализации и соответствует ВП с одной негативностью. При потягивании кольца «свет — цель» всегда заставлял как минимум две взаимоисключающие интеграции, соответствующие продолжению и повторению потягиваний, а также побежке к кормушке. Это затрудняло принятие решения, т. е. процессы реализации той одной интеграции, которая соответствовала побежке к кормушке. Отражением этого увеличения излишних степеней свободы и усложнения принятия решения и являлось, вероятно, удвоение негативности.

Это предположение, как нам кажется, можно распространить на другие случаи удвоения негативности ВП. В экспериментах выбором из нескольких альтернатив наличие предпусковых интеграций, соответствующих нескольким актам, по-видимому, не вызывает сомнения (Чуприкова, 1978). Введение дифференцированного раздражителя в наших экспериментах также должно было сопровождаться расширением предпусковой интеграции.



Таким образом, удвоение негативности можно рассматривать как отражение «двухтактного» сокращения излишних степеней свободы, т. е. как отражение дважды совершающихся процессов афферентного синтеза и принятия решения. Приняв, что негативность ВП в любом случае соответствует одновременным системным процессам афферентного синтеза и принятия решения, мы замечаем, что для процессов сличения параметров результата с акцептором результатов действия остаются только латентный период и первичный ответ.

Поскольку в предшествующих экспериментах мы обнаружили, что появление первичного ответа в соматосенсорной коре может вызываться условным сигналом и не вызываться дифференцированным, необходимо принять, что появление первичного компонента ВП в неспецифических областях обусловлено уже результатом сличения и совпадения параметров света с той или иной его моделью. Это снова приводит нас к предположению, что такое сличение осуществляется в латентном периоде корковых ВП.

Постоянство первичного компонента ВП в проекционных по отношению к модальности стимула областях в различных экспериментальных ситуациях привело многих авторов к заключению, что он связан с отражением «физических свойств стимула» (Иваницкий, 1976). Однако «эндогенность» первичного компонента в непроекционных областях позволяет предположить, что он уже отражает процессы реализации предпусковой интеграции, т. е. извлечение активности определенных элементов из памяти.

Первичный компонент, таким образом, можно трактовать как коррелят процессов сличения реального результата пускового стимула и его модели — акцептора результатов действия.

Итак, мы имеем определенные аргументы для идентификации «волны ожидания», латентного периода, первичного компонента и негативности ВП с определенными системными механизмами элементарного поведенческого акта.

Поздний позитивный компонент ВП, который мог иметь различный латентный период в различных условиях эксперимента и у различных кроликов, совпадает по времени с началом ЭМГ-активности и переходит в медленное негативное колебание, соотносимое нами с функционированием акцептора результатов действия и программы действия. Он заключен, следовательно, между процессами принятия решения и функционированием исполнительных механизмов поведенческого акта.

Соответствие этого потенциала началу ЭМГ-активности навело нас на мысль более подробно проанализировать эти соотношения. Как мы уже отмечали, согласно теории функциональной системы, поведенческий акт осуществляется как организация активностей многих элементов, и любая мышца может быть вовлечена в исполнительные механизмы только в меру своего содействия достижению результата. Согласованное включение мышц обеспечивается «программой действия», или «эффекторным интегралом»,

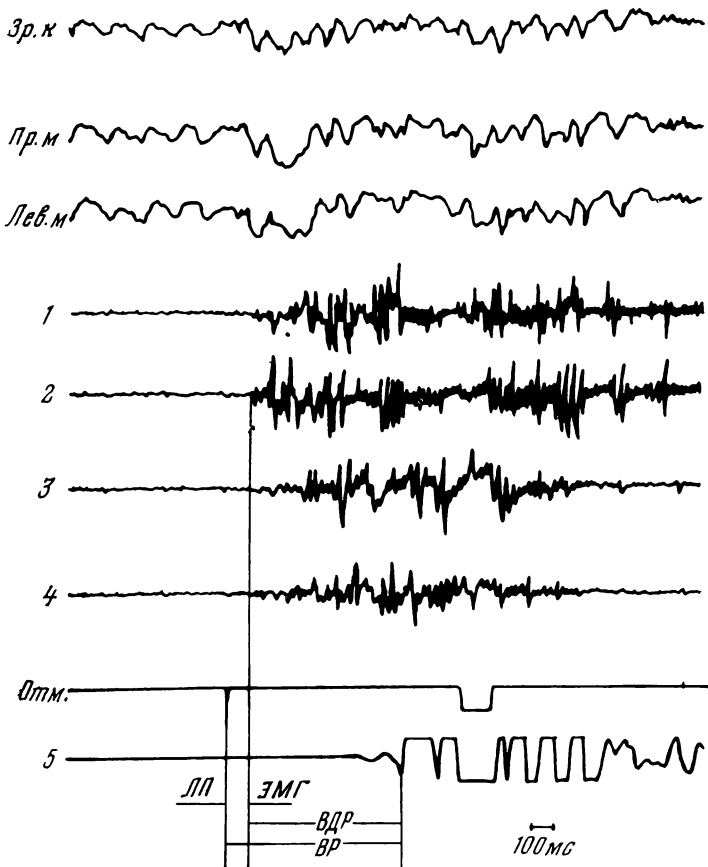


Рис. 19. Соотношение ЭЭГ-активности, латентных периодов ЭМГ-активаций различных групп мышц и времени достижения результата в отдельном поведенческом акте подхода к кормушке

Сверху вниз: ЭЭГ активность правой зрительной, правой и левой моторной областей коры соответственно; 1, 2, 3, 4 — ЭМГ-активации правой и левой групп шейных мышц и задних групп мышц плеча правой и левой передней лапы соответственно. Ниже — отметки подачи вспышки света и кормушки; 5 — актограмма

о котором можно судить по порядку включения в исполнительные механизмы различных групп мышц.

В экспериментах, проведенных совместно с А. Х. Пашиной на пяти кроликах в простом условном рефлекс, где свет запускал подход к кормушке, мы регистрировали активность мышц шеи справа и слева и активность задних мышечных групп передних лап также справа и слева. Эта активность сопоставлялась с параметрами позднего позитивного компонента ВП, регистрируемых в зрительной и сенсомоторной областях коры (рис. 19).

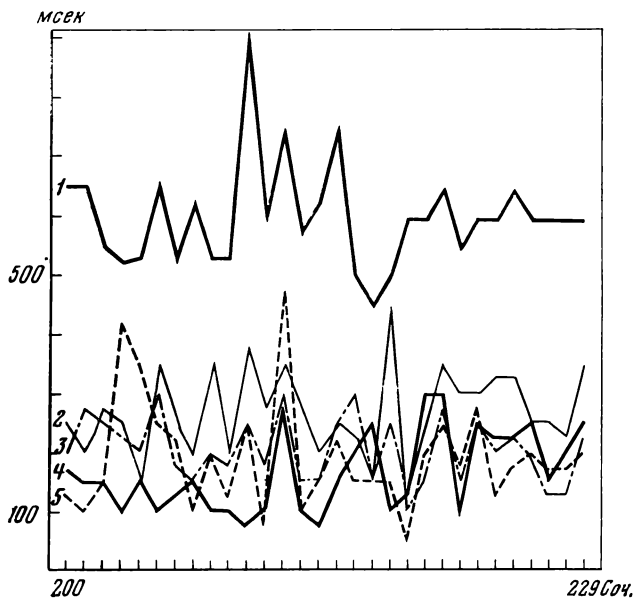


Рис. 20. Соотношение латентных периодов активаций различных групп мышц

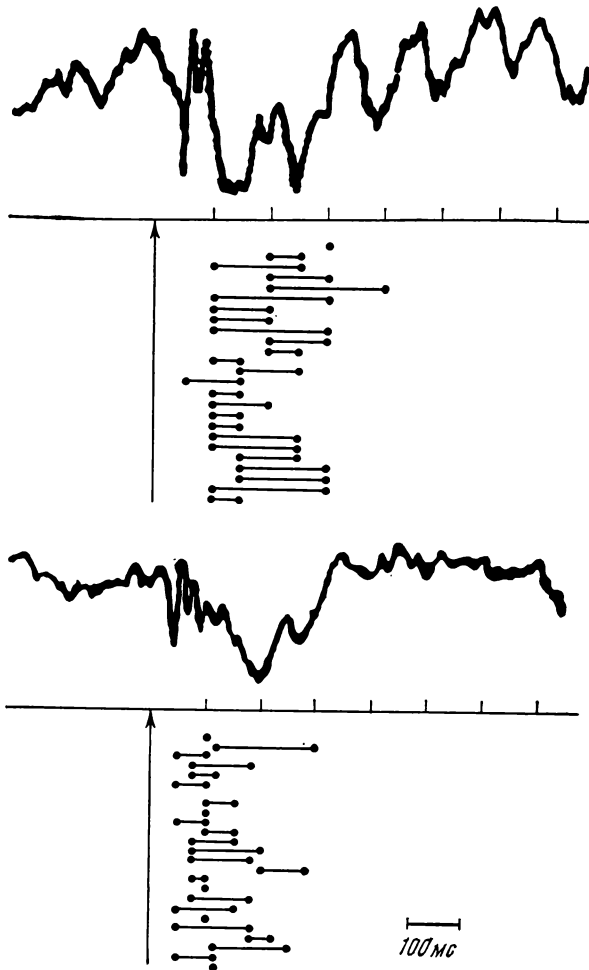
По оси абсцисс — порядковый номер поведенческого акта, по оси ординат — латентные периоды в мс, 1 — время достижения результата, 2 — латентный период активаций мышц правой передней лапы; 3 — левой передней, 4 — правых шейных и 5 — левых шейных мышц

Эксперименты показали, что порядок включения различных групп мышц остается непостоянным даже после 500 побегов кролика к кормушке. То одна, то другая группа мышц включалась первой (рис. 20), причем латентный период самой первой ЭМГ-реакции в среднем составлял около 100 мс (рис. 20).

Распределение латентных периодов включения отдельных групп мышц в общем совпадало. При сопоставлении ВП с гистограммами латентных периодов ЭМГ-реакций любой мышцы можно было только отметить, что наиболее ранние ЭМГ-реакции соответствуют заднему фронту негативности и переднему фронту поздней позитивности, как это выявляется и при регистрации активности одной мышцы.

При сопоставлении поздней позитивности с латентным периодом ЭМГ-активации всех регистрируемых мышц выяснилось, что все ЭМГ-активации начинаются в пределах позднего позитивного компонента.

На рис. 21 представлены УВП в зрительной коре в сопоставлении с временем включения в действие всех мышц в этих 25 актах. Сравнение верхней и нижней частей рисунка показывает, что форма позднего позитивного компонента УВП соответствует соста-



*Рис. 21. Соотношение поздней позитивности усредненного вызванного потенциала (в зрительной коре) с временем вовлечения всех регистрируемых мышц в исполнительные механизмы поведенческого акта*

Усредненные вызванные потенциалы в 26—50 актах (вверху) и в 101—125 актах (внизу). Под ними отрезки времени, в течение которого включились все мышцы. Начальная точка отрезка прямой соответствует времени включения первой из регистрируемых мышц, конечная — последней. Верхний отрезок прямой соответствует первой побежке, нижний — 25-й. Точкой указаны сочетания, где все мышцы включаются одновременно, стрелкой — момент предъявления света

ву отрезков времени между включением первой и последней мышцы в актах, попавших в «усреднение». Возможно, следовательно, что вариабельность конфигурации поздней позитивности в неусредненных ВП коррелирует с непостоянством времени вовлечения различных соматических и вегетативных компонентов в исполнительные механизмы отдельных поведенческих актов.

Измеряя время от момента включения первой ЭМГ-реакции до момента включения последней, мы получаем сведения о времени существования начального «эфферентного интеграла». В дальнейшем, по ходу выполнения действия, постоянно поступающая обратная афферентация, конечно, значительно корректирует и перестраивает исходную программу действия в рамках заранее согласованных подсистем физиологического уровня.

Согласно теории функциональной системы, программа действия формируется одновременно с акцептором результатов действия, который, собственно, и определяет весь возможный набор механизмов, включаемых в программу. Следовательно, поздний позитивный компонент правильнее рассматривать как коррелят процесса мобилизации исполнительных механизмов поведенческого акта, включающих как акцептор результатов действия, так и программу действия.

Латентный период поздней позитивности УВП в наших экспериментах мог составлять всего 100 мс (по максимуму), но мог и значительно увеличиваться, особенно в экспериментах с потягиванием кольца. Например, на рис. 17 эта поздняя позитивность имеет латентный период около 300 мс.

Как известно, поздняя позитивность с латентным периодом 300 мс — так называемая П-300 — привлекает особое внимание психологов, так как этот компонент появляется в ВП человека в ситуациях «устранения неопределенности» (Sutton e. a., 1965, 1967; Debecher, Desmedt, 1974; Ruchkin e. a., 1975).

Очевидно, что латентный период позднего позитивного компонента зависит от продолжительности предшествующих компонентов ВП. Как мы уже отмечали, количество предшествующих негативных колебаний связано с количеством «тактов» афферентного синтеза и принятия решения, которые, в свою очередь, определены количеством конкурирующих поведенческих актов, представленных в общей предпусковой интеграции.

Поздняя позитивность, таким образом, действительно появляется в тот момент, когда устранены излишние степени свободы, имевшиеся в предпусковой интеграции, но само это «устранение неопределенности» происходит, вероятно, раньше — в момент негативного компонента.

С развиваемой точки зрения П-300 не отличается по своему значению от позднего позитивного компонента, имеющего в простых ситуациях более короткий латентный период. В обоих случаях поздний позитивный компонент соответствует процессу мобилизации исполнительных механизмов поведенческого акта. На-

личие П-300 только в ответ на «релевантные» стимулы связано, вероятно, с тем, что только после этих стимулов вовлекаются соответствующие исполнительные механизмы. Связь П-300 со сложностью ситуации можно объяснить тем, что лишь в таких ситуациях возникают дополнительные негативные колебания, отодвигающие позднюю позитивность на более поздний интервал; в простых ситуациях исполнительные механизмы поведенческого акта включаются раньше и наблюдается не П-300, а более ранняя позитивность.

Таким образом, общая схема соответствия компонентов ВП системным механизмам поведенческого акта приобретает следующий вид: в латентном периоде и в момент первичного ответа происходит сличение параметров стимула с его моделью; негативный компонент соответствует одновременным процессам афферентного синтеза и принятия решения; поздняя позитивность является коррелятом одновременных процессов формирования акцептора результатов действия и программы действия; «условная негативность» — служит коррелятом осуществления исполнительных механизмов поведенческого акта — акцептора результатов действия и программы действия; «стимул — результат» данного поведенческого акта запускает новый цикл с процесса сличения и т. д. (рис. 80).

Все перечисленные системные процессы — процессы, соотносящие организм с внешними событиями, как существовавшими до действия, так и появляющимися в процессе действия и после него.

В терминах, характеризующих организацию элементов самого организма, удобно начать рассмотрение всего цикла с предшествующего поведенческого акта, когда организация реальной активности элементов связана именно с этим предшествующим поведенческим актом. В это время предпусковая интеграция, соответствующая возможным последующим поведенческим актам, не реализуясь, по мере выполнения предшествующего акта все более и более теряет «излишние степени свободы». При достижении результата предшествующего поведенческого акта «стимул — результат» запускает, как триггер, процессы реорганизации активности многих элементов; отражением этого переходного процесса и является ВП.

В латентном периоде первичного компонента еще, вероятно, не происходит перестройки организации, и в этом смысле он действительно «латентный». Первичный ответ соответствует процессам частичной реализации предпусковой интеграции, т. е. установлению взаимодействия только между теми элементами, «степени свободы» которых оказались согласованными к моменту появления «стимула — результата».

Негативность является коррелятом полной смены одной формы организации элементов на другую. В течение негативности интеграция, соответствующая предшествующему поведению, «рас-

сыпается», устраняются «излишние степени свободы» всех элементов, входивших в предпусковую интеграцию, и остается только одна форма организации элементов. Этот процесс в случае наличия конкурирующих организаций, соответствующих разным поведенческим актам в рамках одной предпусковой интеграции, может повторяться несколько раз.

Поздняя позитивность соответствует процессу вовлечения всех необходимых элементов, т. е. реализации сформированной во время негативности единственной интеграции, и началу «созревания» организации будущего поведенческого акта.

Наконец, медленная негативность, обозначаемая терминами: «условная негативность», «волна ожидания», «потенциал готовности» и т. д., — соответствует процессам реализации исполнительных механизмов текущего поведенческого акта и «созреванию» предпусковой интеграции для следующего, т. е. соответствует процессам организованного функционирования физиологических функциональных систем, входящих в иерархию функциональной системы данного целостного поведенческого акта.

Характеристика системных процессов с точки зрения физиологических механизмов — это характеристика процессов организации активности различных элементов в одно целое, поэтому ни один из компонентов ВП, согласно представленной точке зрения, не отражает только афферентных или только эфферентных процессов и не связан с возбуждением каких-либо отдельных морфологических выделенных путей или структур. ВП связан с реорганизацией активности элементов и связей в объеме всего мозга.

В силу сложности связи суммарной активности с деятельностью отдельных элементов изложенные выше представления о соотношении ВП и системных процессов оказываются, конечно, в значительной степени умозрительными. Для выяснения действительных механизмов процессов организации необходимо изучать деятельность элементов, т. е. импульсную активность отдельных нейронов.

## СИСТЕМНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕЙРОНАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ В ПОВЕДЕНИИ

### *Связь суммарной активности с импульсацией нейронов*

Импульсация отдельных нейронов, как и суммарная электрическая активность, изучалась долгое время в соответствии с рефлекторными представлениями и связанными с ними представлениями о локализации функций. Активность нейрона казалась совершенно очевидной реакцией на стимул, который приходил к регистрируемому нейрону по определенным путям. Согласно рефлекторной концепции, возбуждение, возникнув в рецепторах, активирует цепочки нейронов, расположенных в последовательно связанных структурах, выполняющих при этом свои частные функции вплоть до эффекторов.)

Эти представления казались настолько очевидными и незыблемыми, что при изучении импульсной активности нейронов вопрос о механизмах поведенческого акта просто не ставился. Все усилия были сосредоточены в двух различных и не связанных друг с другом направлениях: одно состояло в изучении импульсной активности нейронов отдельных структур для выяснения механизмов «зрения», «слуха», «движений» и т. д.; другое сосредоточилось на выяснении нейрональных механизмов обучения, рассматриваемого как образование нового «условного рефлекса», т. е. как «замыкание новой дуги» между рецепторами и иными, чем прежде, эффекторами.

С позиций теории функциональной системы основной вопрос, который должен быть поставлен при изучении импульсной активности нейронов в поведении,— это вопрос о механизмах организации активности отдельных нейронов в единое целое, в функциональную систему поведенческого акта. Поскольку в эксперименте исследователь обычно имеет дело с активностью только одного нейрона, то технически вопрос об организации активностей многих нейронов можно разделить на два: сначала выяснить организацию активности отдельных нейронов во времени, а затем, сопоставив временную организацию разрядов различных нейронов, получить сведения об организации нейрональных активностей разных структур в поведенческом акте. При этом значительную



помощь может оказать сопоставление импульсных разрядов отдельных нейронов с активностью, регистрируемой макроэлектродом, поскольку суммарная активность отражает процессы взаимодействия многих элементов.

Проблема соотношения импульсной активности отдельных нейронов с суммарными потенциалами имеет большую историю (см., напр.: В. И. Гусельников, 1975) и тесно связана с проблемой электрогенеза суммарной активности.

Связь между импульсными разрядами и «спонтанными» суммарными потенциалами оказалась весьма сложной (Frost, A. Gol, 1966; Ливанов, 1972; Лебедев, Луцкий, 1972; Elul, 1972). Вместе с тем было показано, что зарегистрированные внутриклеточно колебания мембранных потенциалов отдельных нейронов коррелируют с макроактивностью (Klee e. a., 1965; Jasper, Stefanis, 1965; Elul, 1964, 1972). Поскольку изменения мембранного потенциала связаны с поступлением к нейронам синаптических влияний, то макроактивность можно использовать для оценки общей организации синаптического притока в данную структуру во времени.

Реакции отдельных нейронов на тот или иной стимул в ранних работах оценивались только по частоте импульсов и характеризовались как возбуждение и торможение без учета организации импульсной активности во времени. Более подробный анализ показал, что реакции нейронов, как правило, состоят из чередующихся фаз активации и торможения, что заставляло искать новые критерии для классификации всей реакции нейрона, оставляя возбуждение и торможение только для оценки отдельных фаз.

Сопоставление импульсной активности с вызванными потенциалами открыло совершенно новые возможности для анализа пространственно-временной организации процессов в нервной системе. Оказалось, что фазы возбуждения и торможения нейронов часто совпадают с теми или иными фазами вызванных потенциалов (Полянский, 1965; Кондратьева, 1967). В настоящее время связь импульсных разрядов отдельных нейронов с теми или иными компонентами вызванного потенциала показана практически во всех областях мозга, например в сетчатке (Фокин, Фомин, 1969), зрительной (Creutzfeldt e. a., 1969), сенсомоторной (Василевский, Сороко, 1970; Сторожук, 1970) и других областях коры (Thompson e. a., 1969), в мозжечке (Братусь и др., 1971), гиппокампе (Дубровинская, 1971), в активирующих структурах (Шевченко, 1975а) и т. д.

Поскольку ВП, как мы стремились показать в предыдущем разделе, служит коррелятом общемозговых процессов организации активности различных элементов в функциональную систему поведенческого акта, то соотношение ВП с импульсной активностью различных нейронов представляет для нас специальный интерес. Поэтому мы подробно остановимся на сопоставлении ВП и разрядов нейронов.

При использовании наркотизированных препаратов разряды отдельных нейронов в проекционных по отношению к стимулу областях обнаруживались главным образом во время поверхностно позитивных колебаний ВП. Однако G. Fromm, G. Glass (1970) показали, что форма корреляции с теми или иными компонентами ВП может зависеть от постоянного потенциала коры, который изменяется при разных дозах наркоза.

В экспериментах на бодрствующих животных при применении индифферентных стимулов разряды нейронов также появлялись главным образом во время поверхностно позитивных компонентов ВП, что послужило основанием для предположения о торможении нейронов во время негативных волн ВП. Немногие клетки (2—3%), дававшие разряд во время негативности, интерпретировались как специальные тормозные нейроны. С. Н. Хаютин показал, что в условиях естественной повышенной пищевой мотивации и при раздражении «центра голода» гипоталамуса количество нейронов, дающих в ответ на индифферентные вспышки света разряд в негативность вызванного потенциала, возрастает до 22% (1971, 1973). Он подверг критике концепцию тормозной паузы и тормозящих нейронов и пришел к заключению о нефиксированности формы связи ответа нейронов с компонентами ВП (Хаютин, 1973; Лосева и др., 1970).

В ответ на стимулы, запускающие то или иное поведение, разряды нейронов наблюдаются во время всех фаз ВП (John, 1972; Швырков, 1974; и др.), причем количественные соотношения нейронов, разряжающихся во время различных компонентов ВП, различны в разных поведенческих актах и разных структурах (Александров, 1975; Шевченко 1975; Шевченко, Александров, 1978).

Мы рассмотрим формы соотношений импульсной активности и ВП на примере нейронов соматосенсорной коры при нанесении электрокожного раздражения (ЭКР), вызывающего целостное оборонительное поведение. В наших экспериментах на бодрствующих кроликах, фиксированных в стереотаксисе с применением только новокаина, исследовалась активность 182 нейронов соматосенсорной коры. Применялись стеклянные микроэлектроды с диаметром кончика около микрона, заполненные 3-молярным раствором КСl. ВП отводились с поверхности соматосенсорной коры серебряным электродом, погруженным в агар, которым заливалось трепанационное отверстие. ЭКР, представлявшее собой прямоугольный импульс различной длительности и интенсивности от стимулятора «Физиовар», наносилось с помощью игольчатых электродов, вкалываемых подкожно в предполагаемое рецептивное поле регистрируемого нейрона, которое предварительно определялось тестированием различных участков тела.

Импульсную активность и ВП регистрировали на магнитную ленту магнетора фирмы «Ампекс», а затем обрабатывали на анализаторе АИ4096.

В описанных условиях эксперимента мы наблюдали самые различные формы связи разрядов нейронов с компонентами ВП (рис. 22), при этом один и тот же нейрон мог давать разряды, совпадающие с несколькими или даже со всеми компонентами ВП. В других случаях разряд появлялся только во время переднего или заднего фронта одного из компонентов (рис. 22). Фазы активации отдельных нейронов могут быть более «дробны», чем компоненты ВП, но в общем паттерн активности отдельного нейрона может быть охарактеризован теми компонентами ВП, с которыми совпадают фазы его активации. Определенным компонентам ВП соответствуют разряды только некоторых нейронов. В наших экспериментах из 182 нейронов в соответствии с теми или иными фазами ВП разряжалось 84 (46,4%), причем первичный ответ

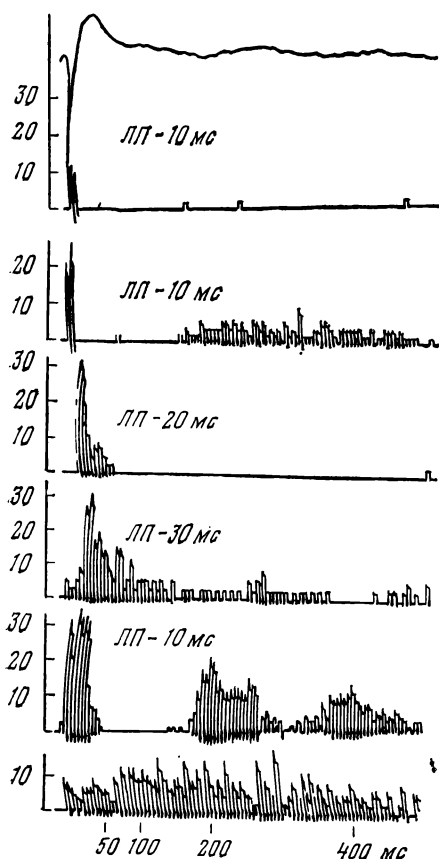


Рис. 22. Постстимульные гистограммы 6 нейронов соматосенсорной области коры в соотношении с усредненным вызванным потенциалом (вверху)

На этих и всех последующих гистограммах по оси абсцисс — время в мс, по оси ординат — число импульсов в канале.  $n=25$ , ширина канала 5 мс. Усреднение от момента нанесения электрокожного раздражения, ЛП — латентный период первой фазы активации

удалось наблюдать у 29 нейронов (16%), разряды в период негативности — у 45 клеток (24,8%) и поздние активации, начинающиеся во время позднего позитивного компонента ВП и позже, — у 31 клетки (17,2%).

В этих же экспериментах мы исследовали зависимость паттерна ответов нейронов от параметров ЭКР и нашли, что при различной интенсивности и локализации раздражения паттерн нейрона может полностью перестраиваться. Поэтому приведенные выше цифры характеризуют только количества нейронов, которые составили материал исследования, и не характеризуют организацию активностей нейронов соматосенсорной коры при каком-либо одном поведенческом акте или ЭКР определенных параметров.

*Синхронность и однотипность  
паттернов разрядов нейронов  
в различных структурах мозга*

Связь компонентов паттерна отдельного нейрона с компонентами ВП позволяет поставить вопрос о соотношении временной организации разрядов нейронов в различных структурах мозга. Этот вопрос является критическим для рефлекторных представлений о поведенческом акте. В самом деле, согласно рефлекторной теории, латентный период поведенческой реакции определяется как время проведения возбуждения по дуге соответствующего рефлекса. Это представление основано главным образом на идее локализации функций и на здравом смысле подкупающе понятной рефлекторной схемы стимул — реакция. Например, обработка зрительной информации рассматривается как функция зрительного анализатора «от рецепторов до коры», «выход» зрительного анализатора поступает затем к моторным структурам, посылающим «команду» к исполнительным органам.

Таким образом, при действии определенного условного или безусловного стимулов возбуждение проходит по определенному маршруту, заставляя те или иные структуры выполнять присущие им функции. В таком случае различные структуры должны разряжаться последовательно и временная структура нейрональных разрядов в каждой структуре должна быть связана со специфической функцией соответствующей структуры.

Согласно теории функциональной системы, в интервале между стимулом и действием протекают процессы согласования активностей отдельных элементов в единую систему. Процессы согласования должны быть, естественно, однотипны и одновременны в согласуемых структурах.

Уже довольно давно было показано, что нейроны одной и той же структуры могут отвечать на стимулы разных модальностей. Сначала это свойство считалось специфичным для нейронов ретикулярной формации и других активирующих структур, куда конвергируют коллатерали специфических или классических аффе-

рентных путей (Росси, Цанкетти, 1960; Мэгун, 1960). Вскоре, однако, «конвергентные свойства» были обнаружены и у нейронов проекционных корковых областей (Jung e. a., 1963; Бюзер, Эмбер, 1964; Murata e. a., 1965) и вообще всех структур мозга (Dubner, 1967; Баклаваджан и др., 1971; Казаков, Изместьев, 1972).

Эти данные показывают, что после стимула так или иначе активируются нейроны, расположенные во многих областях мозга. Уже простое сопоставление латентных периодов ответов нейронов, регистрируемых в различных структурах после афферентных воздействий, показывает, что нейроны различных структур могут возбуждаться одновременно. Так, например, щелчок в интервале до 30 мс вызывает ответы или изменяет активность не только слухового анализатора, но и нейронов других областей коры (Воронин, Эрохи, 1971), гипоталамуса (Баклаваджан и др., 1971), гиппокампа (Дубровинская, 1971; Lidsky e. a., 1974), мозжечка (Ханбабян, 1971),  $\alpha$ - и  $\gamma$ -мотонейронов спинного мозга (Buchwald e. a., 1961), первичных кожных афферентов (Banno e. a. 1972), волокон зрительного нерва (Spinelly, M. Weingarten, 1966) и т. д.

Прямые данные о времени появления активации нейронов различных структур в одном и том же поведенческом акте были получены J. Olds с сотрудниками (1972) при использовании множественных вживленных электродов. В этих экспериментах щелчок вызывал побегу крысы к кормушке. Были исследованы 64 различные структуры мозга. Опыты показали, что во многих областях мозга имеются нейроны, разряжающиеся в интервале 0—20 мс. Интервал в 20 мс составлял максимальную разрешающую возможность метода.

Продолжая эти работы J. Disterhoft, J. Olds (1972) показали, что нейроны, разряжающиеся с одним и тем же латентным периодом, в различных структурах имеются в различном процентном отношении. Во всех этих экспериментах использовались толстые микроэлектроды с диаметром кончика 62,5 мк, что позволяло характеризовать активность именно ансамблей нейронов, хотя с помощью компьютера можно было выделять и активность отдельных клеток.

Как мы уже упоминали, во всех структурах временная организация разрядов отдельных нейронов соответствует тем или иным компонентам ВП, отводимого из этой структуры. Поскольку в ответ на стимулы, запускающие то или иное поведение, ВП в различных структурах становятся синхронными, понятно, что и разряды нейронов с одинаковым латентным периодом обнаруживаются во многих областях мозга. Э. Р. Джон и сотрудники (1969, 1972, 1974) также использовали технику регистрации активности ансамблей нейронов и показали, что активность ансамблей синхронна и сходна в различных структурах.

Задачей наших исследований было сопоставление паттернов разрядов именно отдельных нейронов различных структур в од-

ном и том же поведенческом акте. Эксперименты были поставлены по одной и той же методике: у фиксированных в стереотаксисе с анестезией мест фиксации кроликов вырабатывался условный рефлекс на вспышку света, подкрепляемую через 600 мс электрокожным раздражением. Анализировались вызванные потенциалы и ответы нейронов в зрительной и соматосенсорной областях коры и в ретикулярной формации среднего мозга. В отличие от экспериментов J. Olds и E. John в наших опытах использовались стеклянные микроэлектроды, заполненные 3М КСl с диаметром кончика около 1 мк, позволявшие надежно выделять активность именно отдельного нейрона.

Поскольку наша задача состояла в том, чтобы выяснить именно возможные паттерны разрядов нейронов исследуемых структур, то ЭКР наносили в разные точки поверхности тела с тем, чтобы иметь возможность оценить паттерны разрядов при реализации различных предпусковых интеграций.

Импульсную активность, ВП и электрическую активность мышц шеи, служившую контролем выработки условного рефлекса, регистрировали на магнитную ленту магнетора и обрабатывали на анализаторах АИ-256 и NTA-512 В. Результаты — усредненные ВП и постстимульные гистограммы разрядов нейронов — выводили на двухкоординатный самописец или фотографировали с осциллоскопа анализатора.

В зрительной коре были зарегистрированы 35 нейронов; из них 7 оставались «ареактивными» на свет при любых параметрах ЭКР, один — всегда тормозился и 27 давали тот или иной паттерн в соответствии с ВП. Поскольку паттерн ответа на свет мог изменяться при различных параметрах ЭКР и разряды могли соответствовать нескольким различным компонентам ВП, мы будем классифицировать фазы активации нейронов вне зависимости от того, сколько было фаз у отдельного нейрона.

Разряд во время первичного компонента ВП на свет удалось наблюдать при тех или иных параметрах ЭКР у 7 нейронов. В этой фазе содержалось обычно всего 1—3 импульса, появлявшихся с латентным периодом от 18 до 26 мс. Во время негативного компонента ВП у 5 нейронов наблюдалась активация с латентным периодом от 28 до 88 мс и у 26 нейронов — поздние активации с латентным периодом от 100 до 500 мс.

Поздние активации наблюдались как у нейронов, не отвечающих или тормозившихся во время предыдущих фаз (15 клеток), так и у нейронов, активирующихся в предыдущие фазы.

В ответ на ЭКР 3 нейрона из 35 дали первичный ответ, разряды в негативность наблюдались у 13 клеток, поздние активации — у 19 нейронов, как дававших разряды и в предшествующих фазах ВП (8 нейронов), так и тормозившихся или не отвечающих во время ранних фаз (11 нейронов).

Данные по соматосенсорной коре были получены в экспериментах, проведенных в тех же самых условиях также на 12 кро-

ликах. Проанализирована активность 83 нейронов. Из них на условный сигнал в соответствии с фазами ВП отвечали 33 клетки: у 10 нейронов удалось наблюдать первичный ответ с латентным периодом 21—30 мс, у 17 — разряды в негативность (латентные периоды 30—86 мс) и у 19 — поздние активации, причем у 6 из них не было ранних фаз.

В ответ на ЭКР фазную активность наблюдали у 49 нейронов из 83: у 12 — первичный ответ, у 29 — разряды в негативность и у 21 — поздние активации, причем у 8 из них не было разрядов в ранние фазы.

При анализе активности нейронов ретикулярной формации фазы их активации сопоставлялись с ВП, которые отводились с поверхности зрительной коры, а не из ретикулярной формации. Хотя в этих экспериментах регистрировали и ВП из ретикулярной формации, однако при продвижении микроэлектрода его расположение относительно различных элементов ткани ретикулярной формации изменялось, что вело к изменению конфигурации и даже к инверсии полярности отдельных компонентов ВП.

Исследования А. Ramos e. a. (1975, 1976) показали, что «фокальный ВП» и импульсная активность, отводимая одним и тем же микроэлектродом, могут изменяться независимо. Это связано, вероятно, с непостоянством геометрического расположения микроэлектродов внутри ткани. При регистрации ВП с поверхности коры макроэлектродом условия отведения остаются постоянными, что позволяет сопоставлять фазы активации различных нейронов, зарегистрированных даже во время разных проходов микроэлектрода, с одними и теми же компонентами.

Из 68 нейронов ретикулярной формации в ответ на условный стимул фазные реакции удалось наблюдать у 31 нейрона. Во время первичного ответа разряжалось 20 клеток, во время негативности ВП — 11, позднюю активацию давали 24 нейрона, причем 8 из них не имели ранних фаз активации. В ответ на ЭКР фазные реакции наблюдались у 41 нейрона; у 25 из них — первичный ответ, у 7 — разряды в негативность, у 26 — поздняя активация, причем 9 из этих 26 имели только позднюю активацию.

Сопоставление всех этих данных позволяет заключить, что во всех исследованных структурах временная организация разрядов нейронов однотипна и в каждой из них можно наблюдать нейроны, дающие совершенно одинаковые паттерны разрядов на условный сигнал или на ЭКР.

На рис. 23 представлены постстимульные гистограммы ответов нейронов различных структур на условный сигнал, содержащие главные компоненты паттерна.

Ответы на ЭКР также были однотипны и содержали компоненты, соответствовавшие фазам синхронных ВП в различных областях мозга. Для сравнения на рис. 24 представлена постстимульная гистограмма нейрона ретикулярной формации, а на рис. 25 — постстимульные гистограммы нейрона соматосенсорной

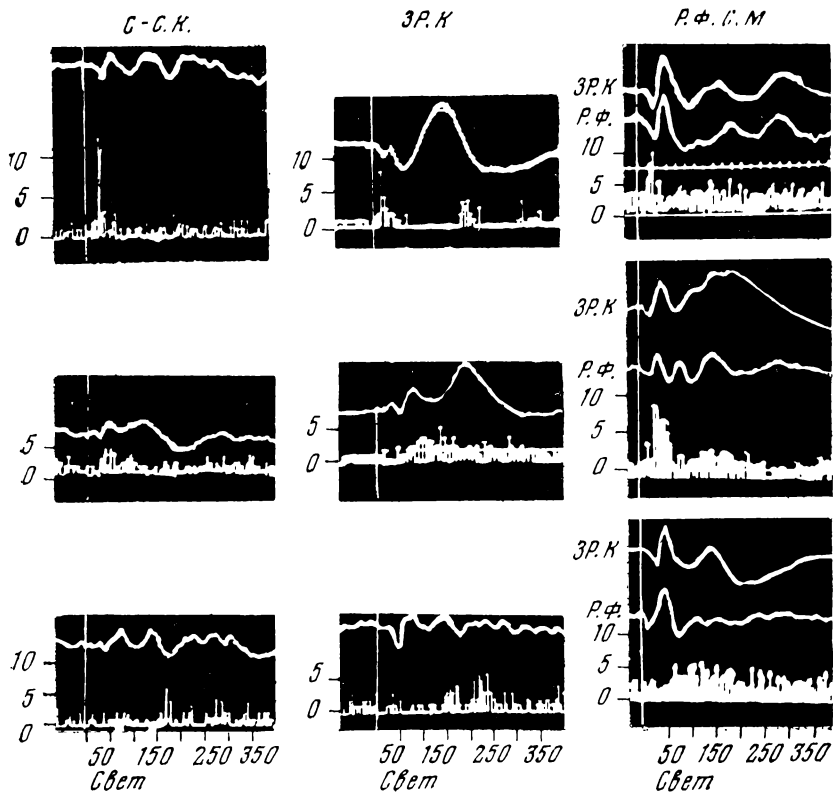


Рис. 23. Одинаковые типы ответов нейронов на условную вспышку света в соматосенсорной (с-с. к.) и зрительной (зр. к.) областях коры и в ретикулярной формации среднего мозга (р. ф. с. м.)

Фотографии с экрана *NTA-512B*.  $n=25$ , ширина канала 4 мс. Над гистограммами — усредненные потенциалы в соответствующих областях. Верхний ряд гистограмм — нейроны, разряжающиеся в момент первичного ответа ВП; средний ряд — в момент негативности; нижний ряд — поздние активации

коры, содержащие разряды во время негативного компонента ВП как в условном, так и в безусловном ответах.

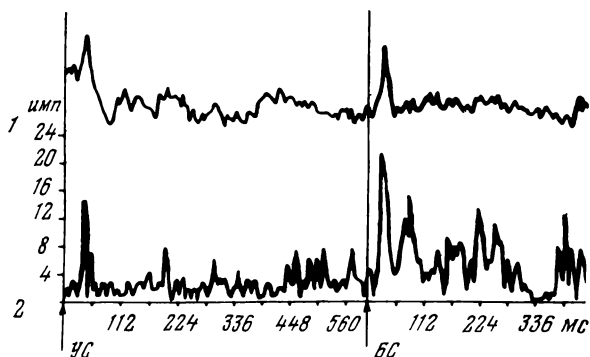
Для непосредственного сопоставления временных характеристик нейрональной активности в зрительной и соматосенсорной областях коры мы (совместно с Ю. И. Александровым) провели специальные эксперименты, в которых одновременно двумя микроэлектродами регистрировалась активность нейронов обеих областей. Остальные условия экспериментов были аналогичны предыдущим.

Зарегистрирована 61 пара нейронов: 48 нейронов зрительной коры и 53 — соматосенсорной. Эти соотношения обусловлены тем, что один нейрон в одной области иногда удавалось регистри-



*Рис. 24. Ответы нейрона ретикулярной формации среднего мозга на условный стимул (свет) и электрокожное раздражение (ток)*

Вверху — усредненные вызванные потенциалы зрительной коры и ретикулярной формации; внизу — постстимульная гистограмма ответов нейрона ретикулярной формации. Ширина канала 4 мс,  $n=25$  (с 51-го по 75-е сочетание). Между светом и током 650 мс.



*Рис. 25. Постстимульная гистограмма нейрона соматосенсорной коры, дающего разряды в негативность ВП*

Внизу гистограмма, ширина канала 4 мс,  $n=25$ ; фотография с X=У регистратора. Стрелки отмечают моменты раздражений

ровать «в паре» с последовательно регистрируемыми двумя или тремя нейронами другой области.

В некоторых случаях нам удалось непосредственно наблюдать синхронные и совпадающие с одними и теми же компонентами ВП разряды нейронов в обеих областях. На рис. 26 представлен яркий случай, когда нам удалось наблюдать разряды двух нейронов, совпадающие с первичными компонентами ВП как на условный сигнал, так и на ЭКР.

В этой серии мы попытались оценить последовательность вовлечения в активацию нейронов различных корковых областей

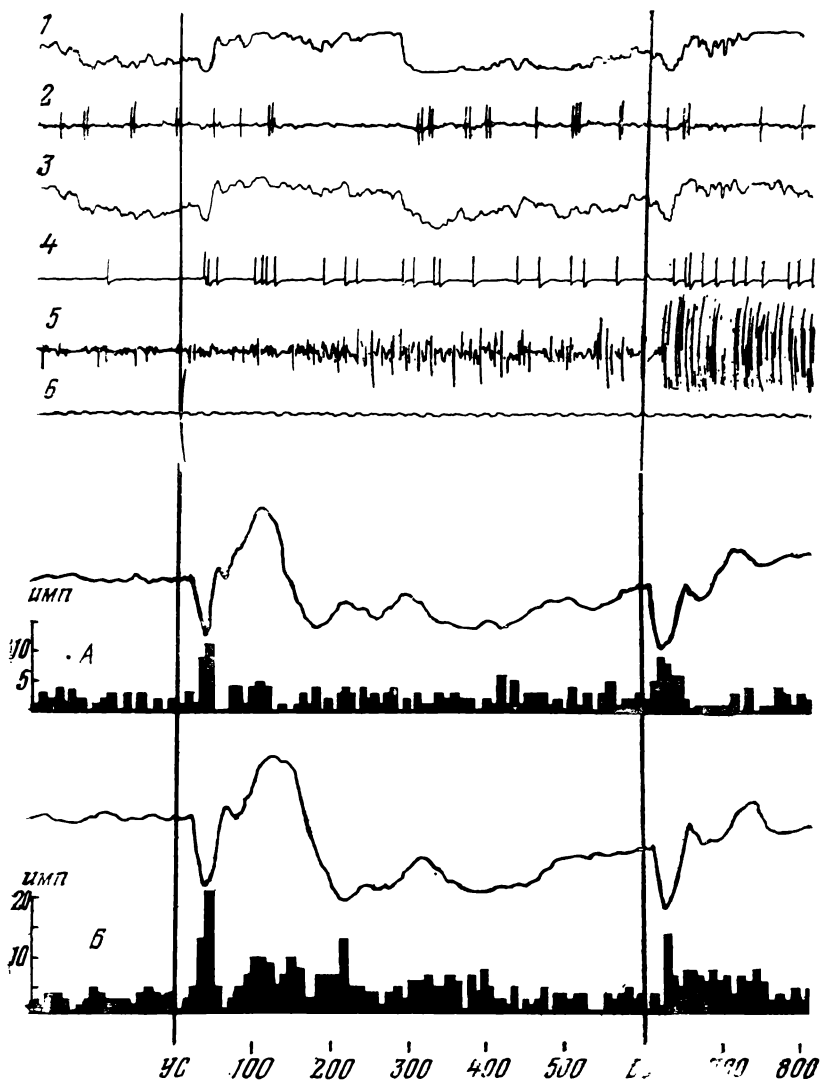


Рис. 26. Синхронность разрядов нейронов зрительной и соматосенсорной областей коры в ответ на условную вспышку света и электрокожное подкрепление

1, 3 — ЭЭГ зрительной и соматосенсорной областей коры соответственно; 4 — импульсная активность нейронов; 5 — ЭЭГ; 6 — отметки раздражений. Внизу — усредненные вызванные потенциалы и перистимульная гистограмма нейронов зрительной коры (А) и соматосенсорной коры (Б). Ширина канала — 8 мс,  $n=25$

после действия условного сигнала. Для этого постстимульные гистограммы строились при ширине канала 2 и 4 мс. Латентный период ответа нейрона определялся как время от стимула до первого максимума на гистограмме. Анализировались нейроны, имеющие максимумы в пределах 100 мс после стимула. Таких нейронов оказалось 24 в зрительной коре и 28 — в соматосенсорной.

На рис. 27 представлены гистограммы распределения нейронов зрительной и соматосенсорной коры по латентным периодам. В обеих областях нейроны вовлекаются в активность одновременно и максимумы вероятности их ответов располагаются в интервале от 20 до 40 мс. Эти вероятности составляют 0,58 для зрительной коры и 0,57 для соматосенсорной.

Для того чтобы сравнить динамику процессов в этих областях по показателю количества активируемых нейронов, вычислялись латентные периоды не только первой, но и всех фаз активации каждого нейрона. По этим данным были построены гистограммы распределения фаз активаций 34 зрительных нейронов и 40 клеток соматосенсорной области коры (остальные нейроны не имели фазных активаций). Эти «профили активности» представлены на рис. 28. Хотя они несколько отличаются друг от друга, что соответствует различному в разных областях числу нейронов, активных в том или ином интервале, очевидно, что о каком-либо последовательном включении этих областей в реакцию говорить не приходится.

Таким образом, после стимула, запускающего поведенческий акт, нейроны каждой области дают разряды в течение всех фаз ВП. В любой момент в различных структурах имеются нейроны, разряжающиеся синхронно.

Синхронными оказываются разряды не всегда одних и тех же нейронов, так как латентные периоды фаз активации одного и того же нейрона значительно варьируют. На рис. 29, например, представлена динамика латентных периодов активации двух одновременно регистрируемых нейронов в зрительной и соматосенсорной областях коры на условный сигнал. При перенесении раздражающих электродов с передней лапы на заднюю контралатеральную паттерны ответов этих нейронов на условный сигнал значительно перестраиваются, хотя по физическим свойствам условный сигнал остается постоянным. Эта перестройка паттернов находит отражение в изменении динамики латентных периодов ответов.

Поскольку во всех областях имеются нейроны, разряжающиеся во время любого компонента ВП, очевидно, что разряды одного и того же нейрона в какой-либо области коры оказываются синхронными с разрядами то одних, то других нейронов в других структурах мозга.

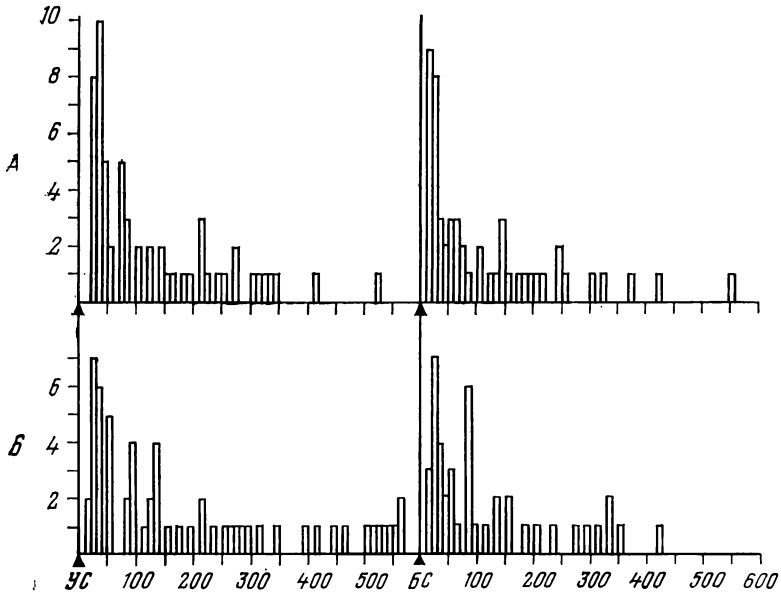
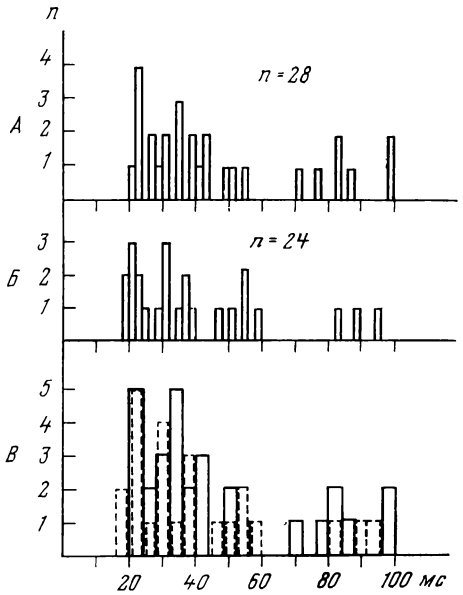
Из всех приведенных данных можно, как нам кажется, сделать заключение, что в поведенческом акте во всех структурах

**Рис. 27.** Гистограммы распределения нейронов по латентным периодам реакций на условный свет

А — в соматосенсорной,  
 Б — в зрительной,  
 В — в соматосенсорной (сплошная линия) и зрительной (пунктирная линия) областях коры.  
 По оси абсцисс — латентный период в мс, по оси ординат — количество нейронов

**Рис. 28.** Гистограммы распределения фаз активации нейронов соматосенсорной и зрительной областей коры по латентным периодам ответов на условную вспышку света и электрокожное раздражение

А — в соматосенсорной,  
 Б — в зрительной областях коры.  
 По оси абсцисс — латентный период в мс, по оси ординат — число фаз активаций, имеющих данный латентный период



имеются нейроны, функционирующие одновременно. Хотя во время различных фаз ВП в каждой структуре активируется различное количество нейронов, общая временная структура процессов в различных областях идентична и соответствует временной структуре «синхронного», или «общего», ВП.

Нам представляется, что синхронность и идентичность временной организации как ВП, так и разрядов нейронов в различных

структурах исключают последовательное выполнение каких-либо функций отдельными структурами и не могут быть согласованы с представлениями о «проведении возбуждения» по «дуге рефлекса». Нейроны в каждой структуре не включаются на определенное время при поступательном движении возбуждения от рецепторов к эффекторам, а участвуют во всех процессах, обеспечивающих формирование и осуществление поведенческого акта.

Очевидно также, что сходство конфигурации ВП и паттернов разрядов нейронов в различных структурах исключает рассмотрение конфигурации ВП и паттерна разрядов нейрона как выражение только какой-либо специфической функции структуры; снимается также вопрос о временном паттерне как способе кодирования именно специфической информации.

Все представленные факты свидетельствуют, по нашему мнению, о том, что при осуществлении поведенческого акта — и только при нем — процессы в различных структурах мозга приобретают общие черты организации.

Поскольку ВП и соответствующие фазам ВП паттерны разрядов нейронов регистрируются локально, они отражают локальные физиологические процессы; поскольку же они оказываются синхронными и общими для разных структур, необходимо принять, что во многих структурах развиваются одни и те же процессы. Так как и физиологические функции,

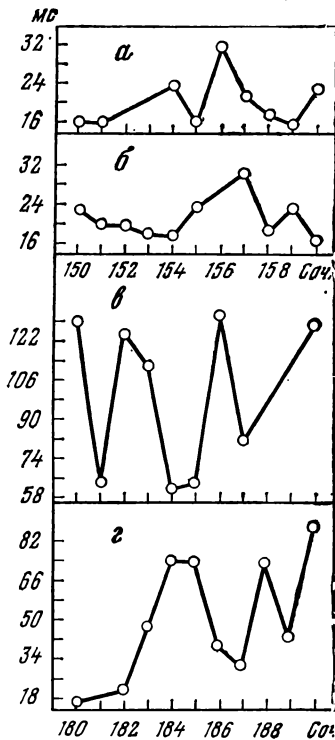


Рис. 29. Динамика латентных периодов реакций двух одновременно регистрируемых нейронов

а — латентные периоды ответов на вспышку света нейронов соматосенсорной, б, г — зрительной областей коры. Электрооковое подкрепляющее раздражение интенсивностью 45 В наносилось на переднюю (а, б) или заднюю (в, г) конечность. По оси абсцисс — номера последовательных сочетаний, по оси ординат — латентные периоды ответов на свет в мс

и связи различных структур различны, общую динамику могут иметь только процессы взаимодействия между элементами различных структур. Другими словами, при совершении поведенческого акта организация физиологических процессов во времени оказывается единой для различных структур мозга и определяется не функционированием специфических, например «зрительных», механизмов в зрительном анализаторе, а временной структурой единых для всего мозга и организма системных процессов поведенческого акта, специфических процессов организации целостной функциональной системы из частных физиологических механизмов.

Факты синхронности и сходства конфигураций паттернов ответов нейронов различных структур на один и тот же стимул, а также возможность получить сходные ответы одного и того же нейрона на разные стимулы трудно согласовать с полученными на препаратах аналитическими данными о детерминированности латентного периода того или иного разряда фиксированным числом синаптических задержек на пути от рецептора до регистрируемого нейрона.

В самом деле, определенная и постоянная анатомическая организация связей различных областей мозга не может объяснить сходные по конфигурации ответы на условный сигнал и ЭКР, например, в соматосенсорной коре, где этот факт описан многими авторами (Шульгина, 1967, 1969; Василевский и др., 1972), или сходные паттерны на один и тот же условный сигнал у нейронов зрительной и соматосенсорной областей коры. Очевидно, что морфологические связи остаются постоянными и обеспечивают все виды временной организации процессов во всех областях и при действии всех стимулов. Однако связь разряда какого-либо нейрона с поступлением возбуждения по каким-либо определенным путям может быть установлена только на наркотизированных препаратах, где невозможно поведение.

Даже самые ранние ответы нейрона с латентным периодом 10—20 мс могут быть связаны с поступлением к нему одновременных влияний из многих источников. Сама возможность таких влияний (например, на нейроны соматосенсорной коры) показана при раздражении различных структур мозга на наркотизированных препаратах (Сторожук, 1974). Некоторые из этих влияний могут быть в условиях наркоза подпороговыми для возникновения спайкового ответа, другие — настолько сильны, что вызывают ВПСИ и спайки.

Например, раздражение миндалевидного комплекса у кошек под нембуталом из 194 нейронов соматосенсорной коры вызвало ответ 11 клеток, причем у 5 из них импульс возникал с латентным периодом 1—2,2 мс, а у одного «скрытый период ответа на раздражение миндалевидного комплекса оказался даже короче, чем на раздражение ВПЛ: соответственно  $2,2 \pm 0,2$  и  $2,4 \pm 0,17$  мс, хотя в обоих случаях ответ состоял из одного импульса, а веро-

тность ответа одинакова  $p=1$ » (Сторожук, 1974, с. 149). На раздражение заднего гипоталамуса из 132 нейронов отвечали 15, причем 4 нейрона — с латентным периодом 1,9—3,9 мс (с. 150). При раздражении пирамидного тракта ортодромные спайки появлялись у 13 нейронов из 21 с латентным периодом от 2,6 до 7,5 мс.

Коллатеральные влияния от аксонов пирамидных клеток могут быть адресованы к различным нейронам. По мнению В. М. Сторожука, «в условиях естественной активности это может способствовать возникновению своеобразной цепной реакции распространения возбуждения в соматической коре» (с. 151).

Если учесть, что в соматосенсорную кору поступают волокна из самых различных областей мозга и эти структуры оказывают «тонические» влияния на нейроны соматосенсорной коры (Li, 1956; Togi e. a., 1965) даже если их раздражение не вызывает спайков соматосенсорных нейронов, то мы приходим к несколько тривиальному заключению, что нейроны соматосенсорной коры находятся под влиянием всех структур мозга.

Как мы уже упоминали, стимул в поведенческом акте вызывает коротколатентные ответы нейронов во многих структурах, и, в частности, ЭКР вызывает коротколатентные ответы элементов зрительного нерва (Spinelly, Weingarten, 1966), ретикулярной формации (Шевченко, 1975а), гипоталамуса (Баклаваджан и др., 1971), гиппокампа (Дубровинская, 1971) и т. д. Поэтому нет никаких оснований сомневаться в том, что даже при нанесении «специфического» для соматического анализатора ЭКР даже и ранние ответы проекционных нейронов соматосенсорной коры могут быть обусловлены синхронной конвергенцией многих влияний, а не только поступлением афферентации по лемнисковым путям.

Этот же вывод был сделан ранее А. С. Батуевым и соавторами относительно первичного ответа вызванного потенциала: «Эксперименты привели нас к убеждению, что первичный ответ имеет весьма сложную конструкцию и содержит компоненты, отличные не только по источнику своего происхождения в подкорковых структурах, но и по особенностям их реализации на корковом уровне... В главном дискуссионном вопросе, является ли первичный ответ результатом одного афферентного залпа в специфической таламокортикальной системе или же представляет собой продукт интеграции на корковых нейронах многих афферентных посылок из различных подкорковых структур, мы стали на вторую точку зрения» (1971, с. 29).

Еще более эти рассуждения справедливы по отношению к ранним ответам непроекционных областей и ко всем поздним активациям.

Наличие одновременно разряжающихся нейронов во многих структурах и беспорядочные связи между ними делают неправомерным вопрос о том, какая именно одна структура действовала

на другую. С развиваемой точки зрения все процессы во всех структурах отражают взаимодействие нейронов всех структур в соответствии с морфологическими связями между ними. Так, например, если из морфологических исследований известно, что соматосенсорная кора получает прямые связи из ВПЛ, неспецифических ядер таламуса, ретикулярной формации, из других областей коры и т. д., то очевидно, что разряды нейронов соматосенсорной коры обусловлены влияниями, поступающими по некоторому числу волокон из всех этих структур.

Вместе с тем вопрос о том, по каким именно волокнам поступают в соматосенсорную кору влияния, например, из ВПЛ или из зрительной коры, решается на уровне нейронов ВПЛ или нейронов зрительной коры, активность которых в свою очередь зависит от всех влияний, конвергирующих на нейронах ВПЛ или зрительной коры. В конечном итоге каждый спайк каждого нейрона оказывается обусловленным интегративной деятельностью всего мозга.

Таким образом, в применении к бодрствующему организму объяснение возникновения какой-либо фазы активации нейрона проведением возбуждения по каким-либо изолированным путям или цепям нейронов является неоправданным упрощением, так как в силу специфичности морфологических связей каждого нейрона эти цепи должны были бы быть специфичны и давать весьма различные фазы активации у разных нейронов. Только организация процессов во всей сети нейронов может определить сходные паттерны различных нейронов, имеющих разное место в этой сети. Следовательно, только организация всех процессов определяет появление каждого отдельного спайка.

Известно, что для того, чтобы возник хотя бы один спайк, на нейрон должно поступить одновременно достаточно много синаптических влияний (Костюк, 1971). Пространственно-временная организация гетерогенных влияний на конкретном нейроне в свою очередь должна быть функцией согласованности интегративных процессов, протекающих в массе нейронов. Возникновение фаз нейронных реакций можно объяснить, по-видимому, наличием статистических максимумов и минимумов в динамике количества избирательно связанных и взаимно согласованных элементов. Именно эта динамика процессов согласования активностей отдельных элементов оказывается, вероятно, единой и общей для различных областей мозга, вовлеченных в функциональную систему поведенческого акта.

Тот факт, что и разряды нейронов, и ВП, являющиеся отражением мембранных потенциалов многих нейронов, в различных структурах имеют одинаковую временную организацию, показывает, что в поведенческом акте отдельные структуры получают и посылают влияния одновременно. Если рассматривать синаптический приток, поступающий из различных источников в каждую отдельную структуру, то в силу синхронности разрядов в осталь-



ных структурах этот приток будет иметь такую же временную организацию, как и всюду, и определит разряды нейронов так же в соответствии с общей временной структурой процессов во всех остальных областях мозга. В этом смысле можно говорить о системной общемозговой временной организации синаптического притока к любому нейрону. Отражением этого общемозгового синаптического притока и являются сходные в различных структурах ВП.

Единство временной организации процессов в различных структурах показывает, что только специфичность афферентных и эфферентных связей определяет разное значение спайков, появляющихся одновременно у двух различных нейронов в двух различных областях мозга. Согласно теории функциональной системы, любое внешнее воздействие заставляет готовую предпусковую интеграцию, т. е. заранее подготовленную динамическую систему взаимосвязей элементов, которая и определяет «пространственный» состав синаптического притока к каждому элементу.

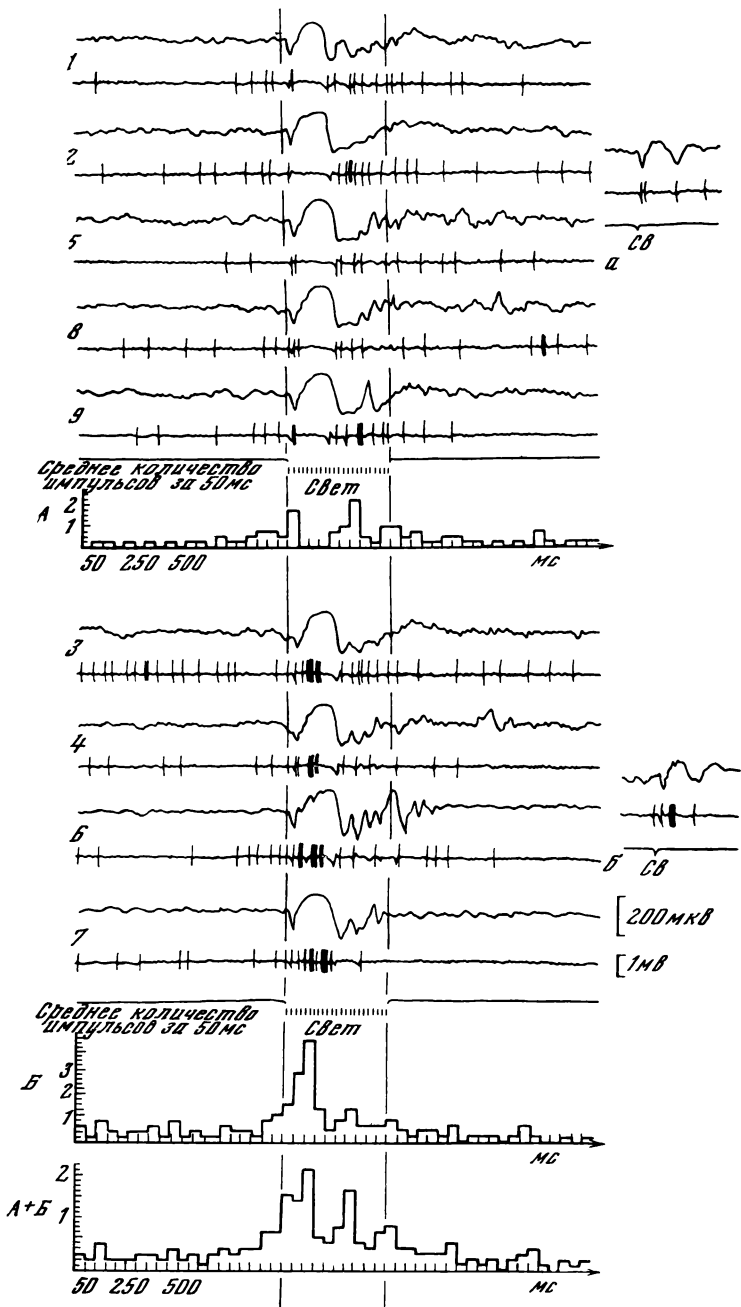
#### *Обусловленность паттерна разрядов нейронов предпусковой интеграцией*

Уже при сопоставлении активности нейронов с ВП в ответ на незначимый стимул обнаружилось, что паттерны активности отдельных нейронов могут изменяться (Коган, Клепач, 1967). Более того, в некоторых случаях суммированная по многим ответам постстимульная гистограмма в действительности отражает различные формы паттерна, имевшие место в отдельных ответах, как это показано на рис. 30, взятом из работы Т. Н. Лосевой, С. Н. Хаютина и В. Б. Швыркова (1970).

Е. Джон (1972, 1974) высказал даже точку зрения, что ответы нейронов всегда крайне переменны и только паттерн активности ансамблей нейронов имеет действительно постоянную корреляцию с ВП. Однако эксперименты Ramos e. a. (1976a, b, c) и Schwartz e. a. (1976) в лаборатории Е. Джона показывали, что при одном и том же поведении паттерн ответа одного и того же нейрона может быть даже более постоянным, чем конфигурация ВП, и может регистрироваться в течение нескольких

*Рис. 30. Реакция одного и того же нейрона зрительной коры на девять последовательных засветов сетчатки длительностью 500 мс*

На каждой полосе: верхняя линия — поверхностная ЭКоГ; цифра слева — порядковый номер засвета; А — усреднение пяти ответов нейрона, в которых нейрон дает первичный ответ и позднюю активацию; медленному негативному колебанию соответствует тормозная пауза; В — усреднение четырех ответов того же нейрона, в которых медленному негативному колебанию соответствует фаза активации; А+В — усреднение всех реакций данного нейрона



дней. При этом тот же нейрон дает разные паттерны на один и тот же стимул, запускающий различное поведение. Постоянство ответов нейронов при постоянстве запускаемого стимулом поведения отмечалось и в исследованиях других авторов (Olds, Hirano, 1969; Hirano e. a., 1970; Phillips, Olds, 1969).

Таким образом, фазы активации отдельных нейронов в различных условиях эксперимента могут находиться в самых различных отношениях с компонентами ВП. Однако эти отношения не случайны и зависят от поведения, запускаемого стимулом. Как справедливо отмечает М. Н. Ливанов, «вероятно, следует думать не об изначально присущей нейронам способности реагировать только на данный вид раздражения и только определенным образом, а об участии каждого нейрона в сложившейся системе интеграции. Представляется правильным говорить не о типах корковых нейронов, а только о характере их реагирования» (1971, с. 7).

Так же как и ВП, паттерн разрядов отдельного нейрона в поведении «эндогенен», т. е. может быть совершенно различным в ответ на один и тот же стимул, запускающий разное поведение. Фактически это выявилось уже в многочисленных экспериментах с выработкой условных рефлексов, в которых было показано, что ответы нейронов различных областей мозга на вспышку света, становящуюся условной, изменяются по конфигурации (Кондратьева и др., 1970; Свидерская, 1971; Василевский, 1971; и др.).

Вместе с тем разные стимулы, запускающие сходные поведенческие акты, могут запускать сходные паттерны разрядов одного и того же нейрона, что выявилось при сопоставлении паттернов условных и безусловных ответов нейронов в оборонительном поведении (Василевский, 1973; Шульгина, 1968; Швырков, Александров, 1973; и др.). Многие авторы отмечают, что при изменении поведения изменяются главным образом поздние фазы паттерна ответов нейронов (Travis, Sparks, 1967; Ramos e. a., 1976; и др.). На основании анализа активности ансамблей нейронов E. R. John и Morgades (1969) также считают, что ранние компоненты паттерна «экзогенны» в отличие от «эндогенных» поздних.

Если принять нашу точку зрения о соответствии ВП системным процессам, то большую зависимость поздних фаз от поведения можно объяснить тем, что поздние фазы соответствуют процессам реализации одного конкретного поведенческого акта, меняющимся при малейших изменениях внешних условий. Ранние же компоненты ВП отражают переход к исполнительным механизмам одного акта от предпусковой интеграции, соответствующей всем возможным в данной ситуации поведенческим актам; поэтому ранние фазы меньше связаны с одним конкретным поведенческим актом и должны изменяться при изменении всей предпусковой интеграции.

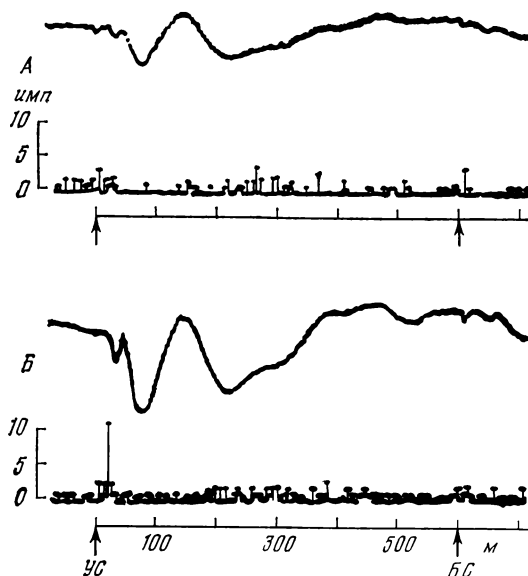
Мы проверяли это предположение в специальных экспериментах, проведенных Ю. И. Александровым (1975) на кроликах с выработанным условным оборонительным рефлексом. Для изменения предпусковой интеграции изменяли параметры ЭКР, так как различные по длительности и силе ЭКР, естественно, вызывают оборонительную мотивацию разной интенсивности (Leander, 1973). ЭКР различной локализации также имеют различное экологическое и поведенческое значение (Рожанский, 1953; Меницкий, Трубачев, 1974).

Эксперименты проведены были на 12 кроликах, фиксированных в стереотаксисе с анестезией мест фиксации. Условный сигнал — вспышка света, синхронизированная со звуковым щелчком от стимулятора «Сонеклат» (0,3 Дж, 50 мкс) — оставался неизменным в течение всего опыта; ЭКР, наносимые через игольчатые электроды от стимулятора «Физиовар», изменяли через каждые 25—75 сочетаний. Свет был отставлен от ЭКР на 600 мс, межсигнальные интервалы варьировали от 10 до 2 мин. Импульсную активность нейронов зрительной коры, ВП и ЭМГ, служившую контролем выработки условного рефлекса, регистрировали на магнитную ленту магнетора и обрабатывали на анализаторах АИ-256 и НТА-512-В. Результаты (усредненные ВП и постстимульные гистограммы разрядов нейронов) выводили на двухкоординатный самописец или фотографировали с осциллоскопа анализатора.

Из 30 нейронов зрительной коры, дававших фазные ответы на свет или ЭКР, при регистрации 15 нейронов удалось хотя бы один раз изменить параметры подкрепления. У 9 из них при этом изменились паттерны ответов на неизменную по физическим параметрам вспышку света. У одного нейрона перестройка паттерна наблюдалась при смещении раздражающих электродов всего на несколько сантиметров. У других такую перестройку удавалось вызвать только при значительном изменении интенсивности ЭКР или переносе раздражающих электродов на другую лапу. Перестройки паттерна могли состоять как в исчезновении одной из фаз, так и в появлении новых компонентов и наблюдались у нейронов с различными «исходным паттерном».

Эти данные представлены в табл. 1, в которой показано также, что даже у тех нейронов, которые не изменяют фаз активации, при изменении параметров ЭКР, ответ изменяется количественно, т. е. содержит больше или меньше спайков в одних и тех же фазах.

Следует отметить, что даже первичные фазы паттерна оказались зависимыми от параметров ЭКР. В трех случаях первичный ответ, имевшийся при исходных параметрах, исчезал, в одном — появился (рис. 31). Ответы нейронов зрительной коры на само ЭКР также изменялись при изменении его параметров (рис. 32). Эти изменения были менее выражены, но также касались всех фаз паттерна, как это можно видеть из табл. 2.



*Рис. 31. Появление первичного ответа у нейрона зрительной коры на условную вспышку света при увеличении интенсивности электрокожного раздражения*

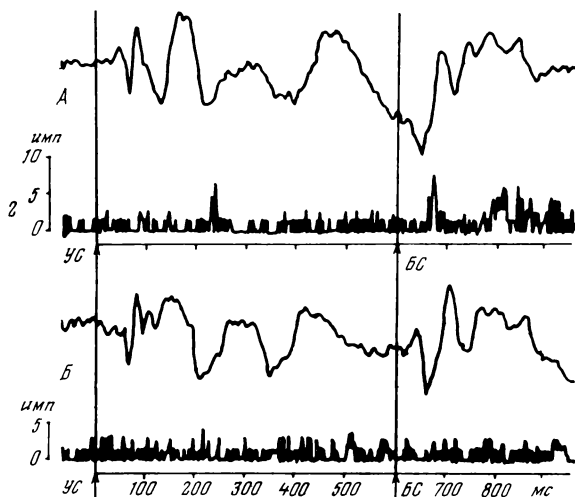
*А — торможение активности нейрона на условную вспышку света, подкрепляемую электрокожным раздражением передней контралатеральной лапы, 30 В; Б — появление первичного ответа на условную вспышку света при увеличении интенсивности электрокожного раздражения до 60 В. На А и Б сверху — усредненный вызванный потенциал, снизу — перистимульная гистограмма импульсной активности. Ширина канала 4 мс, n=25*

Приводимые данные показывают, что при изменении предпусковой интеграции могут изменяться все фазы паттерна. Поскольку в ответ на один и тот же условный сигнал, запускающий разные предпусковые интеграции, первичные разряды появ-

*Таблица 1*

*Модификация реакций нейронов зрительной коры на условную вспышку света при изменении параметров ЭКР*

Тип ответа	Число нейронов	Качественные и количественные изменения реакций	Изменение паттерна
Первичная активация	6	6	4
Негативная активация	3	3	1
Поздняя активация	5	5	4



*Рис. 32. Исчезновение ответа нейрона зрительной коры на условный свет и электрокожное раздражение при изменении локализации раздражающих электродов*

1 — усредненный вызванный потенциал; 2 — перистимульная гистограмма. Ширина канала 2 мс,  $n=25$ . А — поздняя активация на свет и активация в негативность с послеразрядами в ответ на электрокожное раздражение при стимуляции задней контралатеральной лапы, 30 В; Б — исчезновение реакций при стимуляции передней ипсилатеральной лапы током той же интенсивности

ляются у различных нейронов, можно предположить, что даже в проекционных по отношению к стимулу областях первичный ответ является «эндогенным», т. е. соответствует активности именно тех элементов, которые заранее включены в преддусловную интеграцию. Понятно, что «эндогенность» первичного ответа в проекционных областях не могла быть выявлена при регистрации только макроактивности.

*Таблица 2*

*Модификация реакций нейронов зрительной коры на ЭКР при изменении его параметров*

Тип ответа	Число нейронов	Качественные и количественные изменения реакций	Изменение паттерна
Первичная активация	1	1	1
Негативная активация	9	4	1
Поздняя активация	1	1	1

Сходные результаты были получены также для нейронов соматосенсорной коры (Швырков, 1974) и ретикулярной формации (Шевченко, 1976а).

Не менее наглядно зависимость паттерна активности зрительных нейронов в ответ на свет от предпусковой интеграции проявлялась в экспериментах, где изменение предпусковой интеграции создавалось изменением подкрепления с пищевого на оборотительное (Швыркова и Швырков, 1974; Шевченко, 1976). Эти данные мы рассмотрим в связи с другими вопросами.

#### *Участие нейронов в системных механизмах поведенческого акта*

*Нейроны коры.* Активность нейронов различных структур мозга долгое время традиционно анализировалась только как показатель специфической функции той или иной структуры. Казалось совершенно естественным связывать все виды активности (например, нейронов зрительной коры) с параметрами зрительного стимула и с обработкой информации об этом стимуле. Однако уже первые данные, полученные на бодрствующих животных при исследовании обучения, показали, что активность нейронов зрительной коры изменяется в связи с изменением поведения (Ricci e. a., 1957; Джаспер и др., 1962). В этих же опытах было обнаружено, что активность нейронов и других структур, в частности соматосенсорной, моторной, лобной областей коры, находится в зависимости от поведения.

В дальнейшем все исследователи, работавшие с выработкой условных рефлексов, отмечали перестройку активности нейронов в ответ на стимул, становившийся условным (Василевский, 1968; Шульгина, 1967, 1968; Рабинович, 1975, 1976; и др.).

В настоящее время в связи с развитием техники регистрации нейронной активности в свободном поведении появляется все большее число работ, показывающих прямую связь активности нейронов всех структур мозга не с тем или иным стимулом, а с определенными этапами целостного поведения. Например, V. Mountcastle e. a. (1975) при исследовании активности нейронов ассоциативной коры показали связь разрядов этих нейронов с такими особенностями ситуации, которые не могут быть сформулированы иначе, чем в терминах поведения и задач поведения.

Целая серия работ Н. Niki (1974а, б) установила связь активности нейронов префронтальной области коры с определенными этапами поведения.

При исследовании нейронов гиппокампа I. Rank (1973) вообще нашел возможным сопоставлять их активность только с определенными поведенческими актами. Он называет этот подход микрофренологией. Нам, однако, представляется, что более подходящим был бы термин «микроэтология», поскольку речь идет

но в связи определенного поведения с активностью локальной области мозга, а о связи активности определенных нейронов с определенным поведением.

Эксперименты J. Olds e. a. (1969a, b, 1972) и E. P. Джона (1969, 1972, 1974) показали, что связь с определенным поведением наблюдается в активности нейронов многих структур мозга.

Связь именно с поведением отмечена многими авторами и для нейронов ретикулярной формации (Sparks, Travis, 1968; Travis, Sparks, 1967), и для нейронов проекционных корковых областей (Швыркова, Швырков, 1975; Андрианов, Фадеев, 1976; Miller e. a., 1972, 1974). Как утверждают J. Miller e. a. (1972), «клеточная активность в сенсорных системах жестко определяется поведенческой ситуацией и задачей» (1972).

Все приведенные данные, а также результаты наших экспериментов, показавших зависимость активности нейронов от параметров будущего подкрепления, подтверждают справедливость положения теории функциональной системы о том, что «элементы той или иной анатомической принадлежности вовлекаются в систему поведенческого акта только в меру их содействия достижению заранее запланированного результата» (Анохин, 1973а, с. 35).

Действительно, каждый нейрон участвует в поведенческом акте импульсами, которые, распространяясь по аксонным коллатералям, оказывают определенное влияние на все элементы, связанные с данным нейроном, и в конечном счете на всю систему. Наличие «лишних» импульсов, как и отсутствие «необходимых», создаст определенное рассогласование в системе и затруднит достижение полезного приспособительного результата. В этом смысле любые импульсы несут исполнительные выходные функции.

Согласно теории функциональной системы, импульсы могут появиться только у тех нейронов, активность которых в прошлом приводила к достижению определенного результата; в этом смысле можно говорить о целенаправленности активности каждого элемента в функциональной системе поведенческого акта. Связь с поведением объясняется с развиваемой точки зрения именно тем, что активность нейронов не является «реакцией» на «стимул», а извлекается из памяти, будучи необходимой для достижения результата всего поведенческого акта.

Это возможно, конечно, только в том случае, когда модель результата представлена уже в предпусковой интеграции.

Связь активности отдельных нейронов со всем поведенческим актом позволяет поставить вопрос об участии нейронов в определенных системных механизмах поведенческого акта. Вместе с тем это вопрос о том, каким образом предпусковая интеграция реализуется в целенаправленную активность многих различных нейронов.

Поскольку компоненты ВП служат, как мы стремились показать в гл. II, коррелятами определенных системных процессов



поведенческого акта и разряды отдельных нейронов совпадают по времени с теми или иными компонентами ВП и обладают теми же свойствами, естественно, возникает следующее предположение. Разряды нейронов, соответствующие первичному компоненту ВП, отражают процессы реализации той части предпусковой интеграции, которая оказывается наиболее «подготовленной» к моменту пускового стимула; разряды во время негативности ВП должны соответствовать процессам афферентного синтеза и принятия решения, т. е. полной смены предшествующей организованной активности целостного организма на согласованную активность, соответствующую последующему поведенческому акту. Разряды во время позитивного компонента ВП должны соответствовать процессам мобилизации организованных исполнительных механизмов и, наконец, поздние активации — самой реализации акцептора результатов действия и программы действия, т. е. согласованной целенаправленной активности элементов, объединенных в предшествующих процессах в единую функциональную систему поведенческого акта. В это же время должно происходить «дозревание» предпусковой интеграции следующего поведенческого акта, направленного на достижение следующей цели во всей иерархии поведенческих актов, обеспечивающих в конечном итоге выживание организма.

Поскольку один и тот же нейрон может активироваться во время различных фаз ВП, необходимо предположить, что один и тот же элемент может участвовать в нескольких или даже во всех системных процессах поведенческого акта. Так как один и тот же нейрон может давать фазные активации в различных поведенческих актах, то напрашивается предположение, что один и тот же нейрон может участвовать в различных интеграциях. Поскольку функция нейрона, т. е. его возможный вклад в достижение результата поведенческого акта, определяется исключительно топографией его аксонных коллатералей, то разнообразие интеграций может быть связано только с разнообразием совокупностей нейронов, включенных в ту или иную интеграцию.

Все эти предположения мы проверяли совместно с Ю. В. Гринченко в специальных экспериментах. Эксперименты проведены почти по той же методике, с помощью которой мы изучали вызванные потенциалы в континууме поведения. Модификация состояла в том, что кролик обучался тянуть колечко по условному сигналу — щелчку. Щелчок запускал подход к колечку и потягивание; вспышка света обрывала потягивание и запускала подход к кормушке.

В этих экспериментах, кроме вызванных потенциалов в зрительной коре, отводимых с помощью серебряного электрода, погруженного в агар-агар, заполнявший трепанационное отверстие, регистрировалась также импульсная активность 68 нейронов зрительной коры. Регистрация проводилась с помощью разработанной в лаборатории методики (Гринченко, Швырков, 1974). Ис-

пользовался микроманипулятор, крепившийся на черепе кролика; полевой транзистор, работавший в режиме истокового повторителя и включенный по схеме (Rosetto, Vandercar, 1972), также размещался на черепе кролика. Это методика позволяла практически безартефактно регистрировать активность отдельных нейронов в течение нескольких поведенческих циклов, а иногда — нескольких часов.

После усиления с помощью УБП 1-02 и «Биофаза» ЭЭГ зрительной коры, импульсная активность, ЭМГ мышц шеи и отметки звука, потягивания, света, подачи кормушки записывали на магнитную ленту 14-канального магнетора. Затем эти записи воспроизводились с редукцией скорости в 8 раз на бумагу с помощью чернильного самописца.

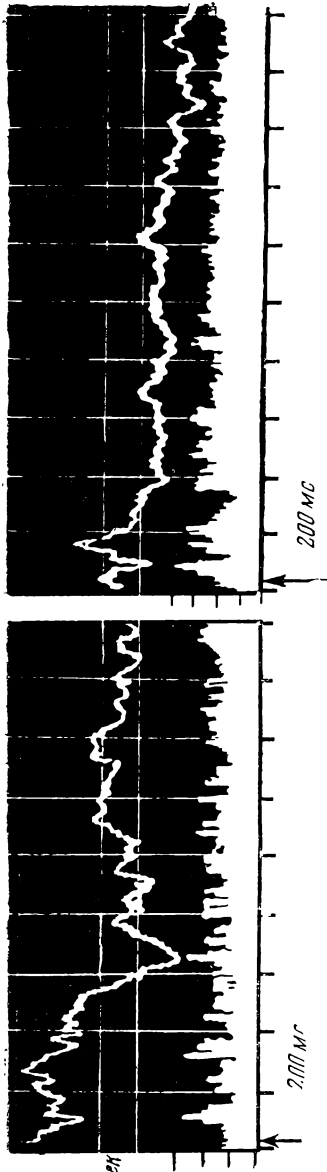
Импульсная активность обрабатывалась гистограммным методом, за изменение активности принималось отклонение от фона на 50%. Из 68 нейронов зрительной коры, которые наблюдались в этих экспериментах, для детального анализа были отобраны 39, которые регистрировались не менее чем в пяти поведенческих циклах. Из них 7 нейронов не изменяли активности в течение всех фаз поведенческого цикла. Изменение активности остальных 32 нейронов было приурочено к тому или другому поведенческому акту, который в соответствии с теорией функциональной системы мы выделяли как отрезок поведенческого континуума от одного результата до другого: от щелчка до появления света и от света до кормушки. В первом поведенческом акте наблюдалось изменение активности 20 нейронов, из них 7 нейронов содержали в ответе фазы активации и 13 нейронов только тормозились. Во втором поведенческом акте активации прослеживались в ответах 18 нейронов и тормозились 12 клеток, всего во втором акте изменяли свою активность 30 нейронов.

Так же как и в предыдущих экспериментах, мы обнаружили, что активность нейронов зрительной коры наблюдается в течение всех временных интервалов поведенческого акта (рис. 33). При этом ранние (до 200 мс) фазы активации по времени четко связаны с предшествующим стимулом — результатом (рис. 34), в то время как поздние появляются с непостоянным латентным периодом. Эти «поздние» активации наблюдались нами у 4 нейронов в первом поведенческом акте, и у 6 — во втором. Они значительно лучше выявлялись методом «обратного» усреднения, т. е. при построении «предрезультатных гистограмм» (рис. 35). Именно эти активации связаны с исполнительными механизмами поведенческого акта, направленного на достижение определенного результата. Появление «стимула — результата» прекращает эти активации (рис. 35).

У наших кроликов иногда наблюдались межсигнальные потягивания колечка, т. е. потягивания, начинавшиеся без применения щелчка и, конечно, не приводившие к появлению света. В этих случаях связь поздних активаций с определенным поведением

№ 10

Канал 4 мекк



Потягивание кольца

900 мс

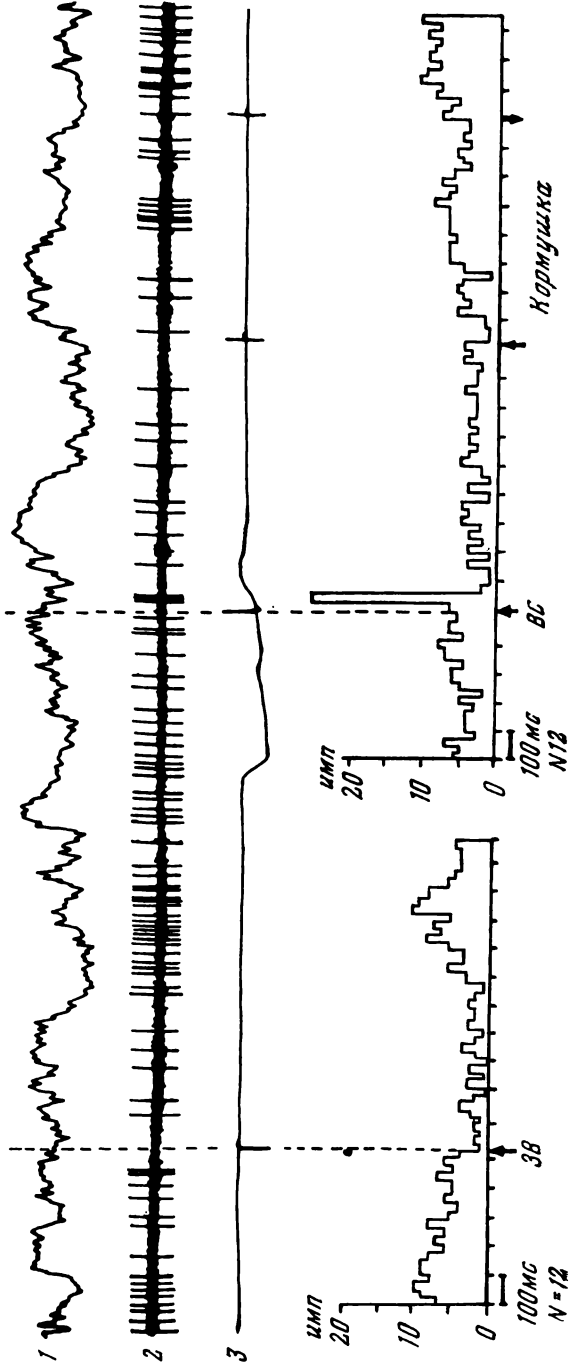
Нормушка

Звук

Свет

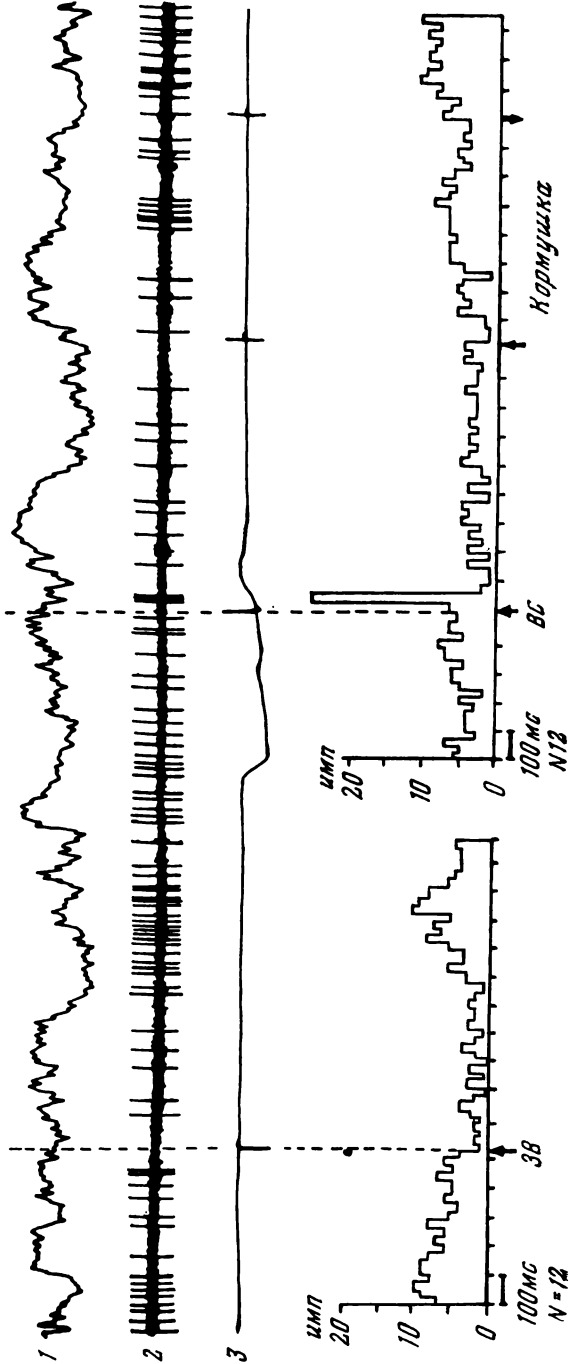
33. Активность нейрона зрительной коры во время фаз пищебываемого цикла

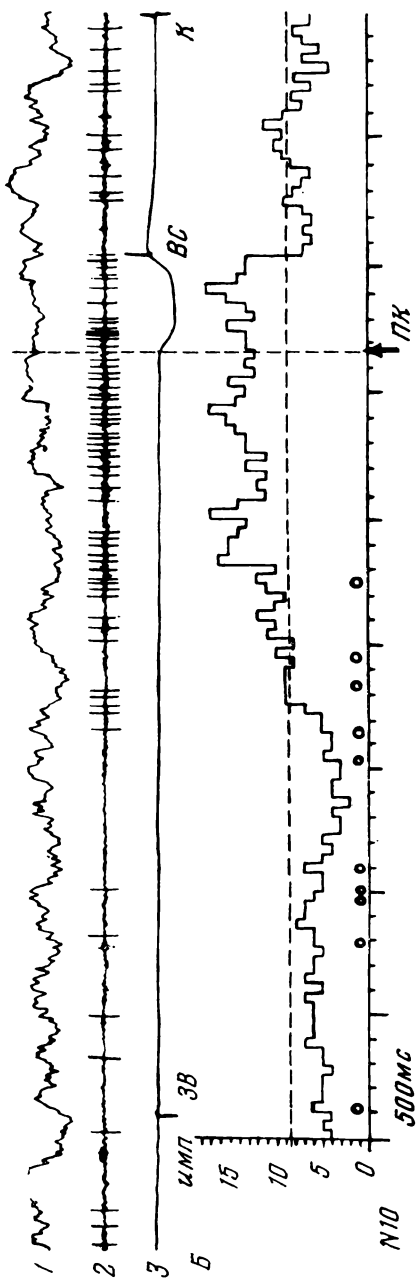
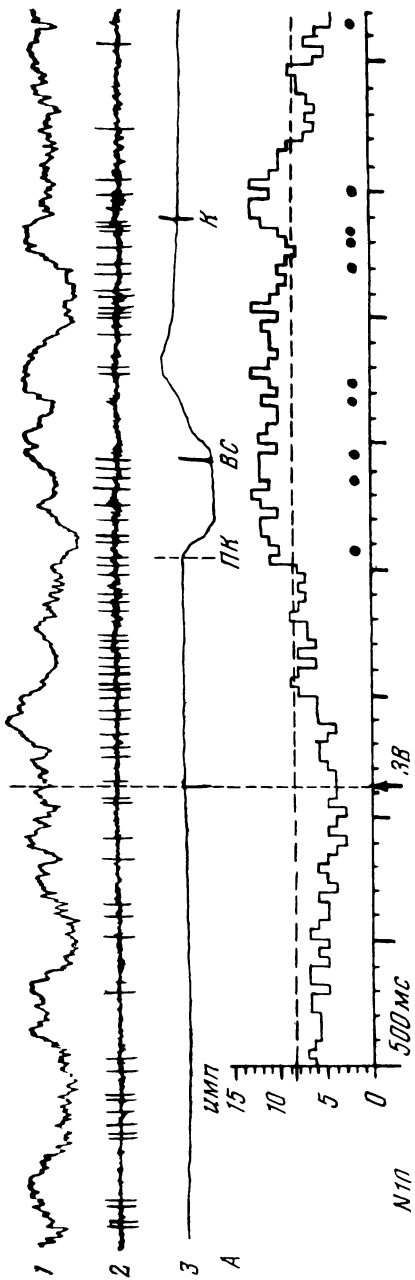
Вверху усредненные вызванные потенциалы и гистограммы активности нейрона. Фотографии с экрана NTA-512В, канал 4 мс. На одиночной записи сверху вниз: ЭЭГ зрительной коры, нейронограмма, ЭМГ мышц шеи, отметка звука, потягивания кольца, света и кормушки

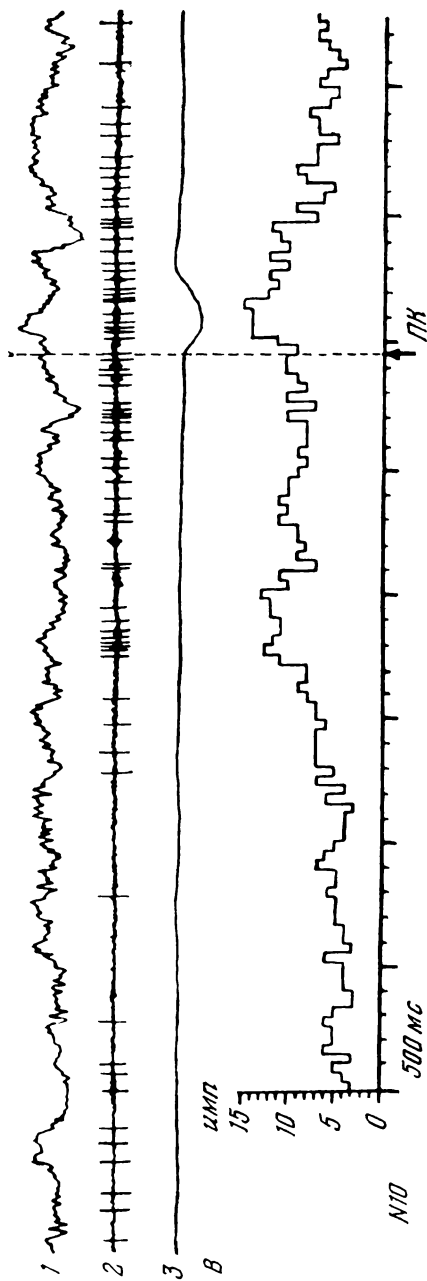


34. Первичный ответ у нейрона зрительной коры, вызванный постройением гистограммы от момента появления вспышки света

Сверху вниз: 1 — ЭЭГ зрительной коры; 2 — нейронограмма; 3 — поведенческие отметки. Внизу: гистограмма активности нейрона в 12 циклах, построенные от момента появления звука (3В) и вспышки света (3З)







**Рис. 35. Выявление активности, предшествующей результату, методом обратного усреднения**

На А, Б, В — сверху одиночные записи: А — ЭЭГ зрительной коры, Б — нейронаграмма; 3 — поведенческие отметки (ЭВ — звуковой щелчок, ПК — потягивание кольца, ВС — вспышка света, К — подача кормушки). Внизу — гистограммы актив-

ности нейрона в 10 поведенческих циклах. А — гистограмма, построенная от момента звука (черные кружки обозначают моменты начала потягивания кольца); Б — при построении гистограммы от момента потягивания кольца активация значительно более выражена (незакрашенные кружки обозначают моменты подачи звука); В — активность нейрона при межциклических потягиваниях

проявлялась и в отсутствии стимула (рис. 35), что вообще не позволяет рассматривать эти активации как реакции на какое-либо воздействие. Собственно, именно эти поздние активации и отражают согласованную целенаправленную активность элементов целостного организма в конкретном поведенческом акте.

Сопоставление поздних активаций нейронов зрительной коры в двух последовательных поведенческих актах показало, что 2 нейрона участвовали в осуществлении обоих поведенческих актов, а остальные 8 — только в каком-либо одном. При этом 5 нейронов, которые давали поздние активации только во втором акте, были ареактивными или вытормаживались в первом (рис. 36), а 3 клетки, дававшие поздние активации в первом акте, в течение второго акта были ареактивными или тормозились, но 2 из них давали первичный ответ на свет (рис. 34).

Таким образом, в осуществлении различных поведенческих актов участвуют различные нейроны зрительной коры и при переходе от одного поведения к другому в зрительной коре можно наблюдать «смену интеграции». На рис. 36 представлены примеры различных активаций 12 нейронов в двух актах. В самих этих переходных процессах от первого акта ко второму закономерно участвовали 14 нейронов, 10 из которых давали только первичный, 2 — только разряды в негативность и 2 — обе ранние фазы активации, 8 нейронов закономерно тормозились тоже в ранние фазы.

При сравнении совокупности нейронов, дающих поздние активации, и нейронов, дающих первичный ответ, можно видеть, что эти совокупности не совпадают: в ответ на вспышку 4 нейрона давали обе анализируемые фазы (рис. 36), 6 давали первичный и не давали поздней фазы или даже тормозились во время поздних фаз (рис. 34), 2 давали поздние активации и тормозились во время ранних фаз (рис. 36).

С нашей точки зрения, эти факты означают, что в первый момент вспышка света запускает в общем иную совокупность активаций, чем та, которая необходима для достижения будущего результата — кормушки. Это, в свою очередь, показывает, что первичные ответы обусловлены всей предпусковой интеграцией, складывающейся к моменту действия света, а не единственной, соответствующей одному акту. Эта единственная интеграция складывается только во время более поздних фаз.

Тот факт, что поздние активации появляются у нейронов, не дающих первичного ответа, показывает, что предпусковая интеграция к моменту действия света складывается неполностью, так что остается необходимость в дополнительной активации и согласовании активностей различных элементов, которые и осуществляются в интервале между первичным ответом и поздней активацией, т. е. во время негативности ВП.

Разряды в негативность ВП после действия света мы наблюдали в четырех случаях, причем в двух из них нейрон имел

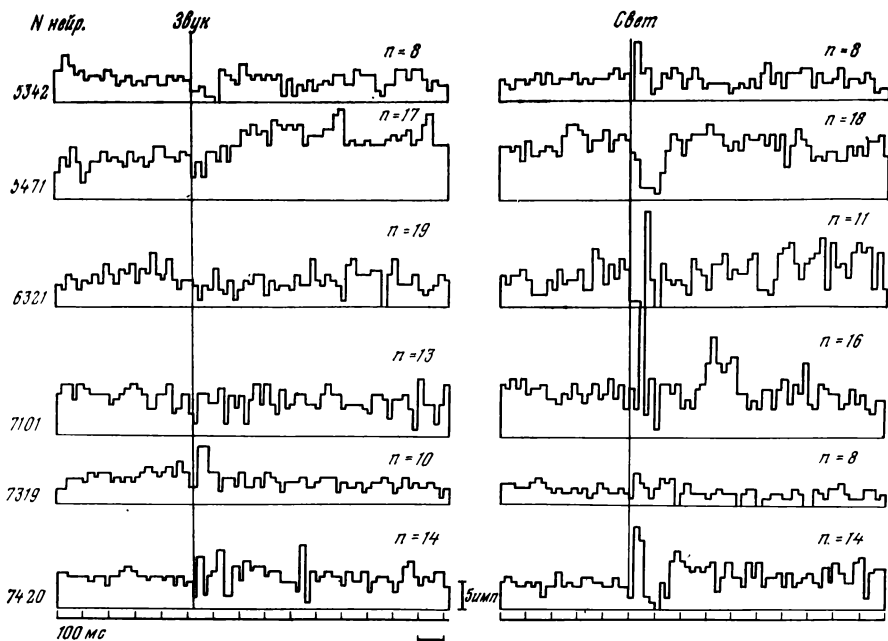


Рис. 36. Различные типы активаций нейронов зрительной коры кролика в пищедобывательных поведенческих актах, запускаемых звуковым щелчком и вспышкой света

Моменты появления пускового звука и вспышки света обозначены вертикальными линиями. Количество реализаций указано на гистограммах, канал 20 мс

также первичный ответ, в одном — позднюю активацию и в одном — разряжался во все фазы.

Таким образом, согласование активностей нейронов, входящих в исполнительную интеграцию и обеспечивающих выполнение действия и достижения результата, во время негативности ВП осуществляются за счет как разрядов самих этих нейронов, так и элементов, которые в дальнейшем не будут использованы в поведенческом акте. Сравнение формы активности отдельных нейронов в первом и втором поведенческих актах показало, что паттерны разрядов в общем независимы. Например, из 10 клеток, дававших первичный ответ на свет, на звук 2 нейрона давали также первичный ответ, один нейрон разряжался в негативность (рис. 37), 2 давали позднюю активацию, 3 тормозились и 2 не изменяли активность.

Таким образом, процессы согласования активностей элементов в различных поведенческих актах осуществляются в общем случае разрядами разных совокупностей нейронов. Эти данные составляют разительный контраст с описанными многими авторами,



в том числе и нами (Швырков, Александров, 1973), фактами сходства паттернов ответов нейронов на условный и безусловный раздражители в условиях сочетания света и ЭКР. Это различие обусловлено, вероятно, полным отличием двух поведенческих актов, анализируемых в описанных экспериментах.

В некоторых случаях мы наблюдали импульсную активность нейрона во время ошибочного поведения кролика: щелчок запускал не подход к кольцу и потягивание, а, как это должен был делать свет, подход к кормушке. В этих случаях паттерн активности нейрона после звука мог быть очень сходен с тем, который в правильном поведении вызывал свет. На рис. 38 представлен один из 15 нейронов, активность которых удалось наблюдать не только при ошибках, но и «при отсутствии поведения»: наевшийся в процессе эксперимента кролик устраивает «перерыв» и даже не изменяет позы в ответ на щелчок; при этом 14 нейронов из 15 оказались ареактивными, хотя при наличии поведения 8 из них тормозились во время тех или иных фаз, а 6 активировались, причем 2 имели первичный ответ.

Эти факты еще раз подтверждают как обусловленность всех видов активности предпусковой интеграцией, так и связь любых импульсов с достижением определенного результата в конкретном поведении.

Кроме клеток, участвующих в исполнительных механизмах одного или другого поведенческого акта, мы наблюдали 2 нейрона, которые диффузно активировались в течение всего поведенческого цикла — от звука и до начала жевания, и 6 клеток, тормозившихся в течение всего этого поведения. Возможно, что их активность была связана с реализацией исполнительных механизмов функциональной системы всего пищедобывательного цикла.

Предпусковая интеграция, имеющая место перед действием звука, должна включать как те элементы, активность которых необходима для достижения света, так и те, активность которых приведет в конечном итоге к получению кормушки. Хотя, как мы отмечали при изучении ВП, свет может приобретать самостоятельное положительное значение, он — лишь этапный результат, и его модель входит в иерархию целей, достижение которых приводит к получению кормушки и в конечном итоге к удовлетворению пищевой мотивации.

То обстоятельство, что различные поведенческие акты связаны в предпусковой интеграции не по временному, а по иерархическому принципу, означает, что уже в момент первого в последовательности акта могут согласовываться функции всех элементов, активность которых приведет к достижению конечного результата, т. е. активность всех элементов первого, второго и т. д. актов на пути к достижению конечного результата. Именно этим можно объяснить поведенческие ошибки, наблюдавшиеся, например, в наших экспериментах, когда в ответ на щелчок

кролик направлялся не к колечку, а прямо к кормушке, т. е. выполнял не первый, а сразу последний акт.

Для правильного последовательного поведения та часть предпусковой интеграции, которая соответствует, например, последнему акту в иерархии, должна быть специально выторможена во время первого акта; во всяком случае должны быть выторможены те элементы, активность которых ему мешает. То же рассуждение можно применить к ситуации, когда в предпусковой интеграции содержится несколько альтернативных поведенческих актов: выбор одного поведенческого акта ведет к необходимости разрушить ту часть предпусковой интеграции, которая соответствует другому альтернативному акту.

Возможность опережающего возбуждения элементов, не мешающих текущему поведению, фактически выявилась уже в классических экспериментах И. П. Павлова со слюнными условными рефлексам. В инструментальном же поведении опережающее слюноотделение может мешать достижению этапного результата и тогда может также вытормаживаться (Ellison, Konorski, 1964; Конорски, 1970). Такое вытормаживание мешающих элементов наблюдается, например, в экспериментах на собаках, когда для отключения электрокожного раздражения задней лапы собака должна поднять переднюю. В мышцах задней лапы развивается тогда специальная активность, препятствующая ее сгибанию, чтобы не нарушать равновесия при подъеме передней лапы (Асланова и др., 1963; Асланова, 1971).

Согласно теории функциональной системы, отбор одного акта из всех «предусмотренных предпусковой интеграцией» осуществляется с помощью системного механизма принятия решения, которым обеспечивается согласование активностей всех нужных элементов и вытормаживание всех элементов, активность которых может помешать достижению результата.

Принятие решения происходит в интервале между пусковым стимулом и началом действия. Во времени этому процессу соответствуют развитие негативного компонента ВП и совпадающие с этим компонентом разряды нейронов. Поскольку в этом интервале разряжаются те же нейроны, которые могут давать разряды и во время исполнительных механизмов поведенческого акта, можно предположить, что принятие решения представляет собой согласование активностей тех же элементов, активность которых будет затем использована или не использована при достижении результата.

Такой процесс не требует вовлечения каких-нибудь специальных «решающих» нейронов или структур, существование которых предполагалось многими авторами. Однако известно, что повреждение некоторых структур, особенно лобных долей (Шумилина, 1949б; Лурия, 1962) и гиппокампа (Гамбарян, Коваль, 1973; Виноградова, 1975), вызывает затруднения именно в выборе адекватных актов при организации всего последовательного поведения

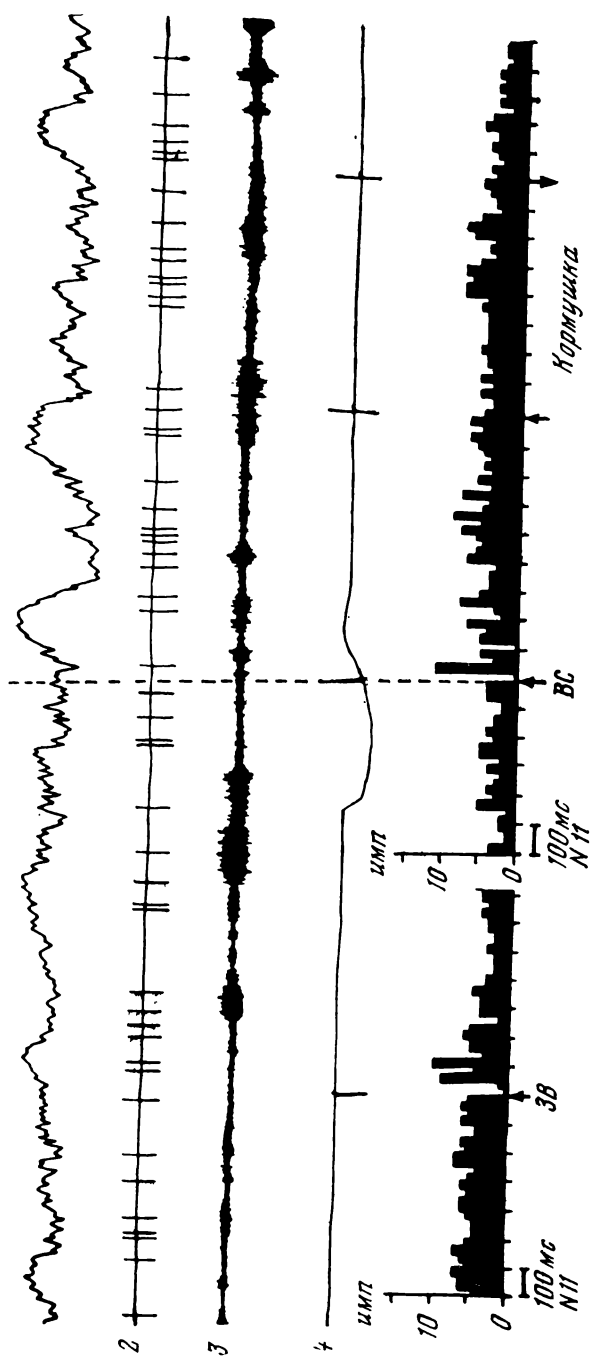


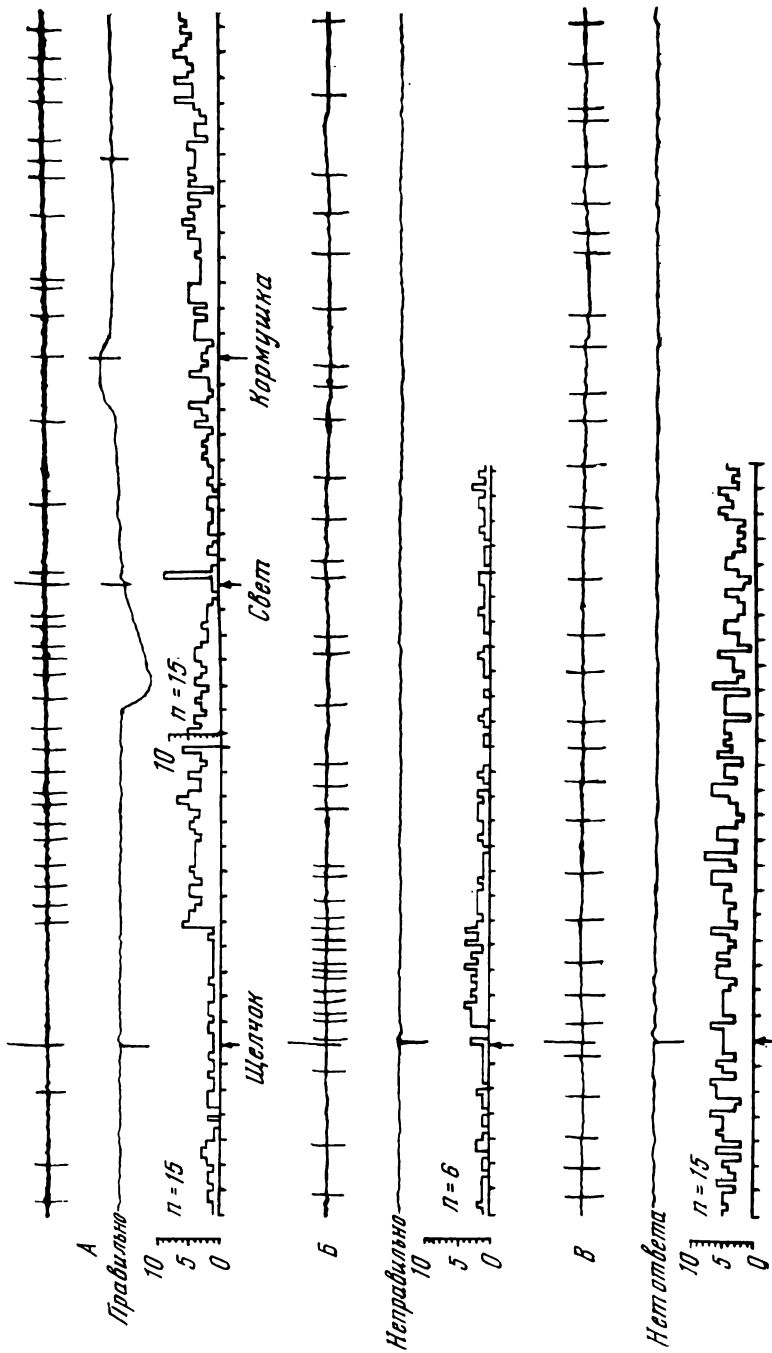
Рис. 37 Ранние активации нейрона зрительной коры, возникающие в связи со звуковым щелчком и вспышкой света

1 — ЭЭГ зрительной коры; 2 — нейрограмма; 3 — ЭМГ; 4 — поведенческие отметки в отдельном акте. Внизу — гистограмма активности нейрона за 11 реализаций, первичный ответ и разряд в негативность ВП на звук и первичный ответ с поздней активацией на свет

Рис. 33. Связь активности нейрона зрительной коры с поведением

На А, Б, В — сверху вниз: нейрограмма в отдельном акте, поведенческие отметки, гистограммы активности в нескольких

актах (количество реализаций указано на гистограмме). Видна разница в активности нейрона после щелчка, запускающего побегку к кольцу (А), побегку к кормушке (Б) и в отсутствие поведенческого ответа (В)



Поэтому для нас представляло большой интерес проанализировать участие одной из таких структур, а именно гиппокампа, в системных механизмах поведенческого акта.

*Нейроны гиппокампа.* Эксперименты с повреждением гиппокампа показали, что отдельные поведенческие акты при этом не страдают, в то время как любые дифференцировки, а также организация последовательного поведения действительно затрудняются или делаются невозможными (Penfield, Milner, 1958; Вавилова, 1971, 1974; Воронин, Семенова, 1974; Гамбарян, 1973; Меринг, Мухин, 1971; Hsiao, Isaacson, 1971; и др.). В экспериментах с регистрацией суммарной электрической активности в свободном поведении показано, что тета-ритм появляется в ситуации выбора; это позволило некоторым авторам прийти к выводу об участии гиппокампа в принятии решения (Kamp e. a., 1971).

Последние исследования нейронной активности гиппокампа в свободном поведении показали участие нейронов гиппокампа не только в ситуации выбора, но и при самых разных видах поведения, как «произвольного», так и «автоматического», как «аппетентного» так и «консумматорного» (Ranck, 1973; O'Keefe, 1976). Так, согласно I. Ranck (1973), анализ клеточной активности подтверждает, что роль гиппокампа состоит в организации комбинаций и очередности отдельных автоматических и неавтоматических поведенческих актов в последовательном поведении.

При сопоставлении клеточной активности с визуально отмечаемым поведением I. Ranck выделяет «тета-клетки», участвующие главным образом в организации произвольных поведенческих актов, и «комплексно-спайковые» клетки, разряжающиеся во время или только аппетентного поведения, или только консумматорного. Клетки этих двух типов различаются частотой фоновой активности: тета-клетки имеют, как правило, частоту фона больше, а комплексно-спайковые клетки меньше, чем 8—10 импульсов в секунду.

Задача наших экспериментов, проведенных совместно с К. Рейманом и Ю. В. Гринченко, состояла в том, чтобы выяснить, в какие временные интервалы разряжаются нейроны гиппокампа при осуществлении последовательного пищедобывательного поведения и, следовательно, в каких системных процессах участвуют нейроны гиппокампа при протекании отдельных поведенческих актов и всего последовательного поведения. Хронические эксперименты были проведены на трех кроликах, на каждом из которых поставлено по три-четыре эксперимента. Отличие от предыдущих экспериментов состояло в том, что после щелчка, подаваемого экспериментатором, кролик поворачивался не к колечку, а к педали и нажимал на нее до такого уровня, чтобы получить этапный результат в виде вспышки света. Эта вспышка, как и в предыдущей серии, одновременно была и пусковым стимулом для следующего поведенческого акта подхода к кормушке. Момент опускания морды в кормушку отмечался с помощью фото-

элемента как результат этого акта. Кормушка подавалась автоматически через секунду после вспышки света, поэтому обычно кормушка появлялась уже после того, как кролик опускал морду в отверстие, в котором появлялась пища. После поедания пищи кролик снова возвращался к педали и ждал следующего звука.

В этих экспериментах мы условно выделяли три последовательных акта: от звука до опускания педали и появления света; от света до наклона головы в кормушку; от наклона головы до окончания жевания. Импульсная активность нейронов гиппокампа отводилась и усиливалась так же, как в предыдущих экспериментах. Но после усиления эта активность подавалась на формирователь стандартных импульсов и сразу записывалась на чернильный самописец вместе с ЭЭГ зрительной коры, ЭМГ шейных мышц и поведенческими отметками.

В экспериментах регистрировались нейроны полей  $H_2$  и  $H_4$  дорзального гиппокампа и зубчатой фасции. После экспериментов производились морфологический контроль и реконструкция микроэлектродного трека.

Всего зарегистрировано 65 гиппокампальных нейронов. Активность исследованных клеток коррелировала со всеми последовательными поведенческими актами. При этом одни клетки разряжались или изменяли спонтанную активность только в одном поведенческом акте, в то время как другие — в нескольких (не обязательно последовательных) актах. Для детального анализа был отобран 31 нейрон, активность которых регистрировалась не менее чем в пяти реализациях всего последовательного поведения.

На рис. 39 показана запись полного цикла последовательного поведения кролика от вынимания морды из кормушки и до начала жевания, которое видно по характерной активности на суммарной ЭЭГ. Представленный нейрон разряжался всегда после вынимания морды из кормушки, что отражает гистограмма, построенная от момента вынимания морды (внизу слева) и во время первичного ответа на свет (показано на гистограмме внизу справа). Из 31 нейрона ранние фазы активации в том или ином поведенческом акте имели 12 нейронов, а поздние — 19 клеток. Паттерны их разрядов ничем не отличались от зарегистрированных в зрительной коре. Так же как и в зрительной коре, поздние активации оказались связанными с исполнительными механизмами достижения результата поведенческого акта, а ранние приурочены по времени к «стимулу — результату» предыдущего акта.

На рис. 40 показан нейрон, который активировался в поведенческом акте «от щелчка до света». Сравнение поведенческих актов с разной латентностью нажатия педали показало, что активность всегда предшествует началу нажатия педали и имеет место даже при межсигнальных поведенческих актах, при отсутствии щелчка. У других нейронов мы наблюдали активации, предшествующие другому результату — опусканию морды в

Нейрон 5304

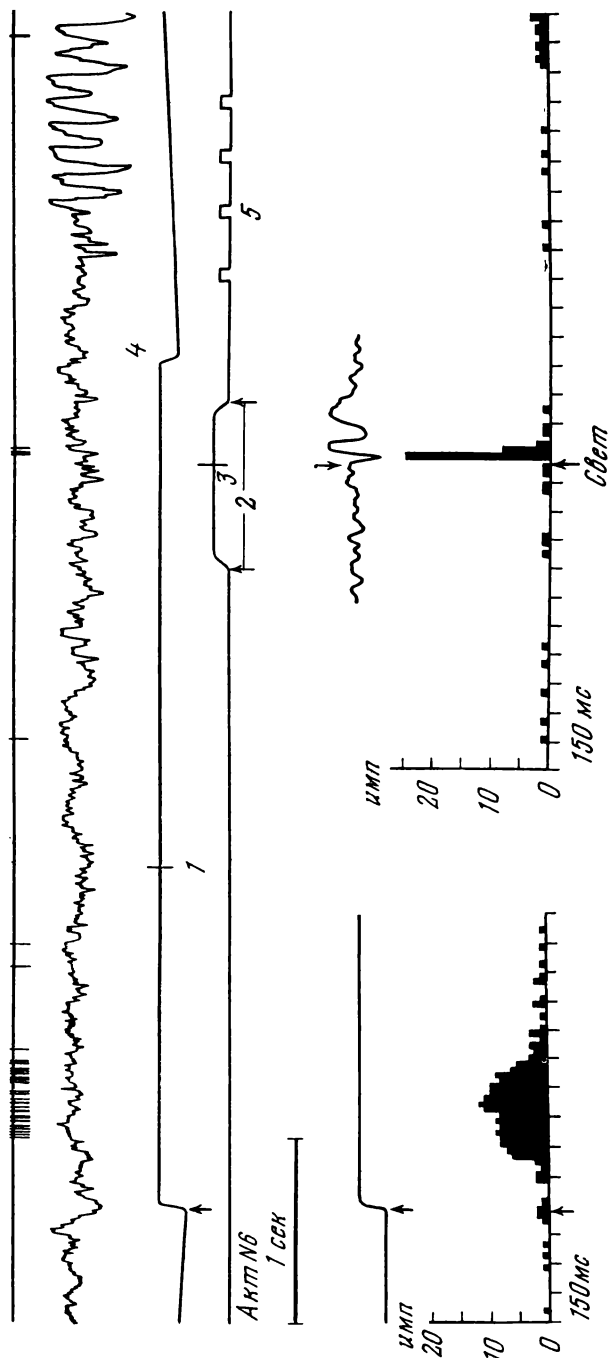
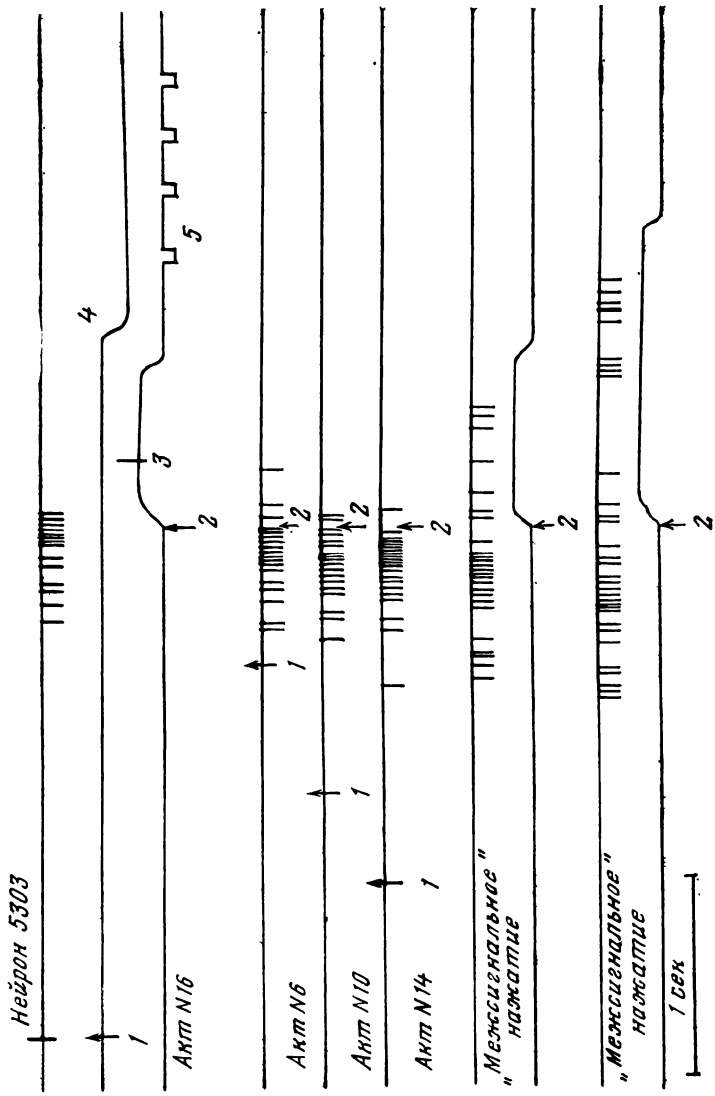


Рис. 30. Участие гиппокампального нейрона в двух повседневных актах из всего цикла пищевого поведения.

На записи сверху вниз — нейронограмма, ЭЭГ; отметки в определенном цикле: вынимания морды из кормушки (стрелка), звука (1), опускания морды в кормушку (4), нажатия на педаль (2), вспышки света (3) и подачи кормушки (5),  $n=10$ , канал = 30 мс

Рис. 40. Активация гиппокампального нейрона перед нажатием на педаль

Слева указаны порядковые номера поведенческих циклов. Все записи сопоставлены по моменту нажатия на педаль. 1 — щелчок; 2 — нажатие на педаль; 3 — свет; 4 — морда в кормушке; 5 — подача капсулы





кормушку, причем эти активации также наблюдались и в случаях ошибочного поведения, когда кролик совершал этот поведенческий акт без предшествующего нажатия на педаль (рис. 41). Один и тот же нейрон мог давать разные фазы активации после достижения результата в одном поведенческом акте и активацию, предшествующую результату, — в другом.

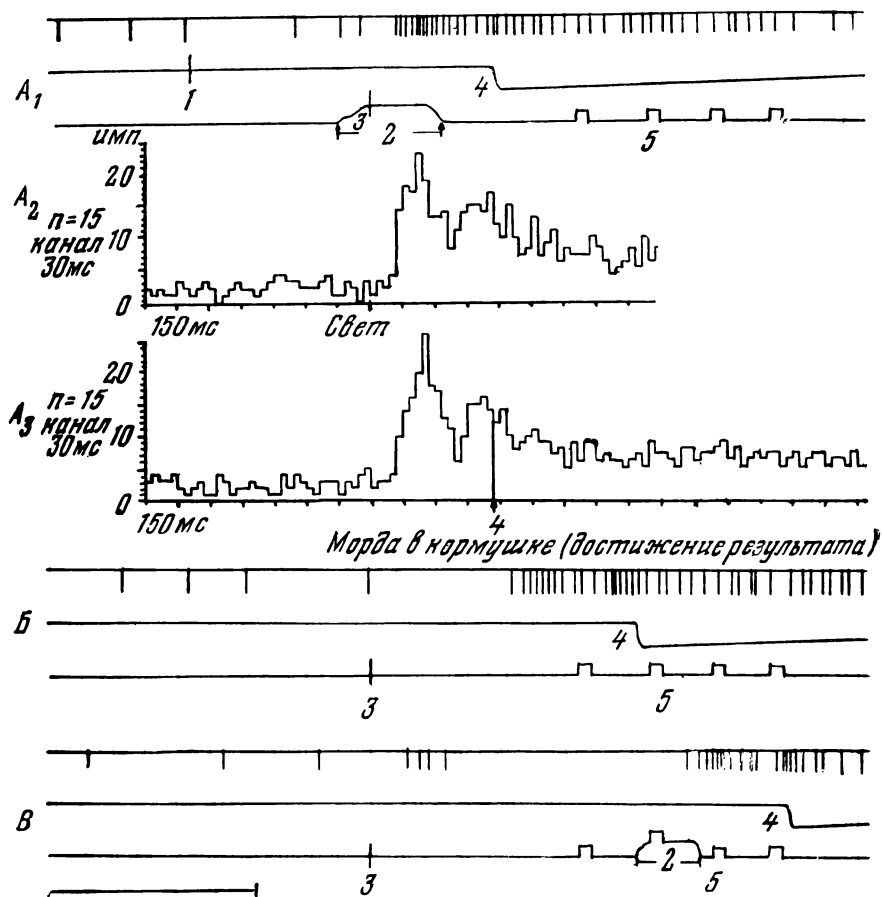


Рис. 41. Активация гиппокампального нейрона перед опусканием морды в кормушку

$A_1$  — отметки те же, что на рис. 39;  $A_2$  — гистограмма активности нейрона в 15 актах, построенная от момента появления вспышки света;  $A_3$  — гистограмма в тех же 15 актах, построенная от момента опускания морды в кормушку. Малая вариантность времени от света до опускания морды в кормушку делает эти гистограммы весьма сходными. На  $B$  — вспышка света предъявляется сразу, без предшествующих щелчка и нажатия на педаль: увеличенный в этом случае латентный период опускания морды позволяет вскрыть «предрезультатный характер» активности нейрона. На  $B$  — вспышка света запускает нажатие на педаль, как звук; в этом случае активность нейрона также предшествует опусканию морды в кормушку

На рис. 42 представлены перирезультатные гистограммы активности одного и того же нейрона в одних и тех же поведенческих актах, построенные относительно вспышки света (Б) и опускания морды в кормушку (В). Варьирующий интервал между вспышкой света и поворотом к кормушке (см. маркировки на оси абсцисс гистограмм) ведет к тому, что в постстимульной гистограмме на вспышку не выявляется поздняя активация, а в гистограмме, построенной относительно момента опускания морды, маскируется ранняя активация после света.

Можно было наблюдать и нейроны, дававшие поздние активации в различных актах. Пример нейрона, активировавшегося в интервале «звук — свет» и в большом интервале «свет — кормушка», показан на рис. 43. Этот рисунок приведен также для того, чтобы показать, что выделение трех этапных результатов и трех поведенческих актов в данном цикле в значительной мере условно. В самом деле, нажатие на рычаг также является этапным результатом, и приведенная активность нейрона скорее связана с достижением именно этого результата, так как наиболее выражена именно перед этим событием.

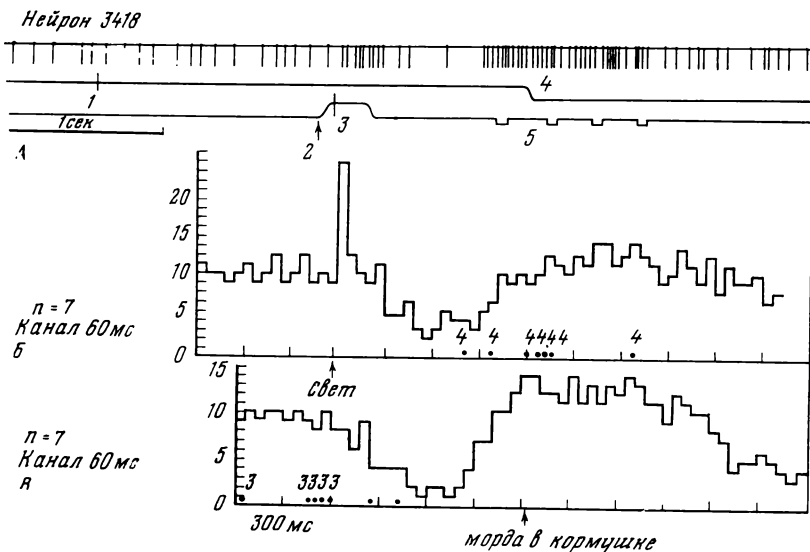


Рис. 42. Активация нейрона в различные временные интервалы внутри отдельного поведенческого акта

А — нейрограмма в отдельном поведенческом акте (отметки те же, что на рис. 39); Б и В — гистограммы активности нейрона в одних и тех же поведенческих циклах. При построении гистограммы относительно вспышки света (Б) выявляется активация в первые 60 мс после вспышки (опускание морды в кормушку в отдельных актах обозначено на оси абсцисс точками). При построении гистограммы относительно момента опускания морды в кормушку (В) выявляется активация, предшествующая этому результату (моменты появления света обозначены на оси абсцисс точками). 1 — щелчок; 2 — нажатие на педаль; 3 — свет; 4 — морда в кормушке; 5 — подача кормушки

Вместе с тем активность данного нейрона перед стуком кормушки, действительным или не состоявшимся в случае межсигнального поведения, скорее запускается не после света, а после опускания рычага, причем момент опускания морды в кормушку, выделенный нами как этапный результат в целостном поведении кролика, не вызывает какой-либо реорганизации активности отдельного нейрона. По-видимому, эти соотношения активности нейрона гиппокампа с отдельными событиями могут свидетельствовать о весьма подробной связи отдельных нейронов гиппокампа с отдельными формами поведения, что подтверждает точку зрения I. O'Keefe (1976).

В целом же активность нейронов гиппокампа оказалась также «эндогенна» и определялась предпусковой интеграцией, как и активность других структур мозга, причем отдельные элементы, активность которых необходима только в последующем поведенческом акте, могли вовлекаться в согласованную работу исполнительных механизмов поведения уже во время предыдущих поведенческих актов.

Хотя выделение только трех поведенческих актов и трех результатов, конечно, условно, однако оно позволяет оценить активность нейронов гиппокампа во всем континууме поведения. В нижней части рис. 44 активация всех детально проанализированных

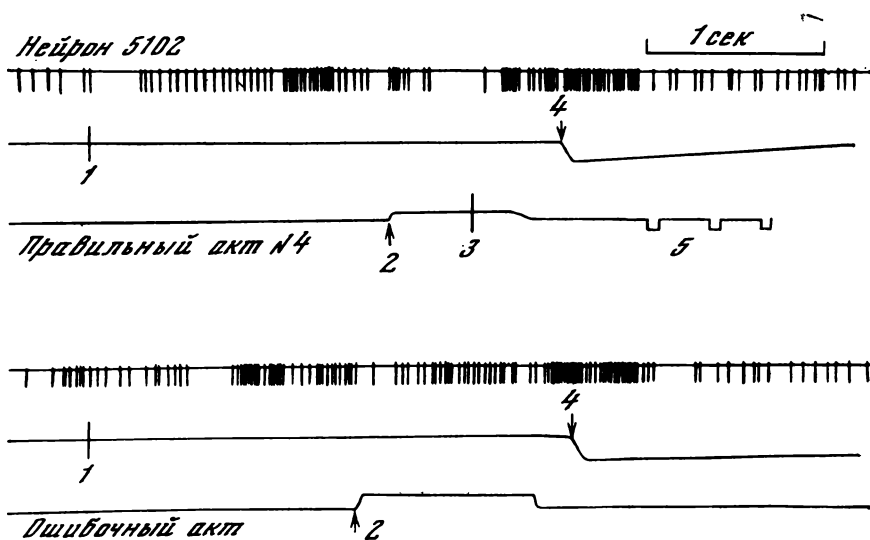
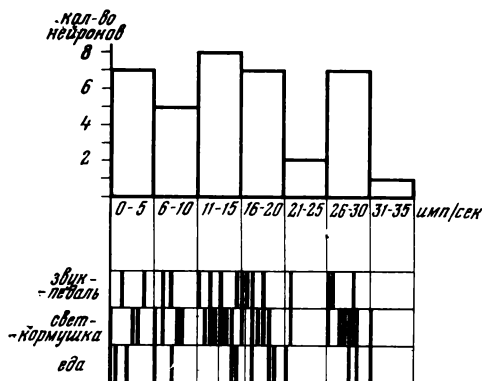


Рис. 43. Активация гиппокампального нейрона в двух поведенческих актах. Вверху — в «правильном» поведении активации предшествуют нажатие на педаль и взятию пищи из кормушки; внизу — активации соответствуют тем же моментам поведенческого цикла в «ошибочном» поведении (кролик недостаточно нажал на педаль и, не получив света, опустил морду в кормушку). Отметки те же, что на рис. 39. 1 — щелчок; 2 — нажатие на педаль; 3 — свет; 4 — морда в кормушке; 5 — подача кормушки

Рис. 44. Распределение по частоте фоновой активности гиппокампальных нейронов, участвующих в выделенных поведенческих актах

Верхняя часть — гистограмма распределения нейронов по частоте фоновой активности; нижняя часть — участие нейронов, имевших соответствующую фоновую активность в трех отрезках поведенческого континуума (участие отдельного нейрона представлено черными полосами)



нейронов сопоставлена с интервалами «звук — педаль», «свет — кормушка», «еда». Рисунок показывает, что нейроны гиппокампа активируются во всех поведенческих актах, причем один и тот же нейрон может активироваться в различных актах. Нейроны на рис. 44 распределены в соответствии с их фоновой активностью, которая определялась как средняя из 10 интервалов продолжительностью в 1 с, взятых перед предъявлением звука. В верхней части рис. 44 представлено число нейронов, имевших соответствующую фоновую частоту.

Сопоставление верхней и нижней частей рис. 44 показывает, что нейроны, участвующие в одном или нескольких поведенческих актах, могли иметь самую различную частоту «фоновых» разрядов. Следовательно, активность как тета-клеток, так и комплексно-спайковых, отличающихся по фоновой частоте (Ranck, 1973), может быть связана как только с одним, так и с несколькими поведенческими актами.

Отличиями нейронов гиппокампа от нейронов, например, зрительной коры, являются связь их активности, как правило, только с определенными актами и отсутствие изменений импульсной активности во время других форм поведения. Эта связь настолько очевидна и постоянна, что во многих случаях не требуется даже построения гистограмм, как это отмечено и другими исследователями (Ranck, 1973; O'Keefe, 1976).

Нейроны же зрительной коры постоянно изменяют активность, и только с помощью усреднения удастся выяснить, что активность регистрируемого нейрона связана и с изучаемым этапом поведения.

Что касается временной организации разрядов, то нейроны гиппокампа в сложном поведении не проявляют какой-либо особой формы активности, специфически связанной с интегративной функцией гиппокампа. Как и в других структурах мозга, временная организация активности нейронов гиппокампа оказывается связанной с определенными временными интервалами в пределах поведенческого акта и, следовательно, с определенными

процессами в пределах функциональной системы отдельного поведенческого акта.

Показана также связь разрядов нейронов гиппокампа с ВП (Шабан, 1969; Дубровинская, 1974). Наличие ВП в гиппокампе установлено в экспериментах как наших, так и других авторов (John, 1972; John, Morgades, 1969). Таким образом, интегративная функция нейронов гиппокампа должна осуществляться за счет разрядов, имеющих место в те же самые временные интервалы, когда разряжаются нейроны других, специфических и активирующих, структур мозга, участие которых в отдельном поведенческом акте обязательно.

Вместе с тем разрушение гиппокампа приводит к нарушению именно последовательного поведения и поведения, связанного с выбором из нескольких альтернатив, и не изменяет отдельные поведенческие акты. Участие нейронов гиппокампа в отдельных поведенческих актах можно согласовать с фактом нечувствительности последних к повреждению гиппокампа, если предположить, что нейроны гиппокампа, специфически связанные с определенным поведенческим актом, на всех этапах формирования и осуществления его функциональной системы оказывают на другие нейроны согласующие влияния.

Разряды определенной совокупности нейронов, связанные только с одним актом, могут дополнительно активировать и повысить вероятность ответов только у тех нейронов, активность которых в прошлом была использована в достижении того или иного результата, и вытормаживать те нейроны, активность которых, хотя и предусмотрена в предпусковой интеграции, может помешать получению конкретного этапного результата. Обширность как афферентных, так и эфферентных связей гиппокампа (Гамбарян, Коваль, 1973; Виноградова, 1975) и специфическая избирательная связь отдельных нейронов с отдельными поведенческими актами вполне допускают такую возможность. Торможение многих нейронов при раздражении гиппокампа показано экспериментально (McRenzie, Gilbert, 1972).

Такая согласующая роль гиппокампа в организации поведения объяснила бы многие поведенческие расстройства при его повреждении. При этом разрушение гиппокампа не должно влиять на поведение, в котором пусковой стимул предъядвляется при наличии одной предпусковой интеграции. При наличии же нескольких актов в предпусковой интеграции, что имеет место в ситуации сложного последовательного поведения или в ситуации выбора одного из альтернативных поведенческих актов, отсутствие согласующих влияний гиппокампа нейронами приведет к излишнему опережающему возбуждению или к одновременной реализации двух альтернативных интеграций.

МЕХАНИЗМЫ ТРАНСФОРМАЦИИ  
ВНЕШНЕЙ ИНФОРМАЦИИ  
В ОРГАНИЗАЦИЮ ПРОЦЕССОВ  
В ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СИСТЕМЕ  
ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА

*Соотношение прошлого опыта, мотивации  
и информации о текущем состоянии среды  
в детерминации целенаправленной активности*

В двух предыдущих сериях экспериментов мы выяснили, что активность нейронов в поведенческом акте организована таким образом, что приводит к достижению результата. Эта организация состоит прежде всего в отборе и включении в функциональную систему поведенческого акта нейронов с «нужными» функциями и в исключении элементов с «лишними» функциями.

Согласно общепринятой точке зрения, топография распределения аксонных коллатералей постоянна. Поэтому постоянно и физиологическое значение разрядов данного нейрона. Вне зависимости от того, в какой момент появляется спайк, и от того, через какие конкретные синаптические входы был при этом активирован нейрон, для «постсинаптических» клеток это всегда только дополнительные влияния через определенные синаптические входы.

«Гомогенизация» всех влияний в единственном аксонном выходе нейрона (Анохин, 1968, 1974а) значительно облегчает задачу целенаправленной организации многих нейронов в поведении. Постоянство «адресов», по которым рассылается спайк конкретного нейрона, и, следовательно, постоянство его «эфферентной» функции сводит эту задачу к отбору в функциональную систему только определенной совокупности элементов, именно тех, совместное согласованное функционирование которых приведет к достижению цели в данной ситуации. Этот отбор осуществляется при взаимодействии памяти, мотивации и внешней информации.

В системном понимании память, мотивация и обстановка являются информационными категориями и характеризуют соотношения со средой организма как целого. В памяти хранятся все врожденные или приобретенные формы соотношения организма со средой. Мотивация представляется как воспроизведение той части памяти или той информации, которая в прошлом была связана с удовлетворением одной из потребностей, обстановка —

как часть памяти, воспроизводимая текущей информацией, поступающей из внешней среды. Возникает вопрос, как используются эти информации в отборе элементов в функциональную систему поведенческого акта?

Этот вопрос мы поставили в специальных экспериментах, где исследовалась импульсная активность нейронов зрительной коры кролика в пищевом и оборонительном поведенческих актах, для которых пусковым стимулом была одна и та же по физическим параметрам вспышка света. В пищевом поведении она подкреплялась морковным соком, а в оборонительном — ЭЖР. Сравнивая ответы нейронов на свет в двух различных поведенческих актах, мы надеялись получить сведения о совокупности нейронов, активность которых может быть связана с параметрами реального света, т. е. с внешней информацией при различных мотивациях. Сравнивая же ответы нейронов на условный сигнал и на подкрепление в определенном поведении, мы рассчитывали установить совокупность нейронов, активность которых может быть связана с определенной мотивацией при том или ином пусковом стимуле.

Эксперименты (совместно с Н. А. Швырковой) выполнены на 10 бодрствующих кроликах, мягко фиксированных к станку за лапы. Условным стимулом служила вспышка импульсной лампы фонофотостимулятора «Сонеклат» (0,3 Дж, 50 мкс). Пищевое подкрепление (морковный сок) автоматически подавалось в кормушку перед мордой животного из резинового баллона с помощью электрического реле, которое на 500 мс открывало клапан, пропускавший 1—2 мл морковного сока. Электрокожное раздражение (30—60 В, 1 мс) от стимулятора «Физиовар» наносилось на заднюю, контралатеральную по отношению к области регистрации нейронов, лапу через вколотые под кожу игольчатые электроды. Интенсивность подбиралась с таким расчетом, чтобы вызвать выраженную ЭМГ-активацию. Отставление составляло 600 мс (в нескольких опытах 1300 мс). Интервал между сочетаниями варьировал от 50 с до 2 мин.

Опыт начинался с выработки пищевого условного поведения, которое состояло в том, что кролик уже по условной вспышке света опускал голову в кормушку, иногда лизал ее. Выработка по ЭМГ-показателю достигала 90—100% после 30—60 сочетаний. Затем пищевое подкрепление заменяли электрокожным и производилась «переделка». Критерием выработки условного оборонительного поведенческого акта служило появление условной ЭМГ-активации в 90% случаев.

Регистрация активности одного и того же нейрона зрительной коры велась на протяжении серии пищевых, а затем оборонительных актов и т. д. в течение нескольких «переделок». Каждая серия состояла из 25—50 сочетаний. Иногда проводилась серия из 30—60 предъявлений дифференцировочного стимула, который представлял собой ту же вспышку света, ослабленную

желтым светофильтром в четыре раза. Число «переделок» при регистрации одного нейрона достигало 5—10, нейрон регистрировался 2—3 ч, опыт продолжался до 24 ч. Обычно кролик так же хорошо пил морковный сок и в 10-й серии с пищевым подкреплением, как и в первой. В случае отказа от еды опыт прерывался на 4—6 ч.

ЭЭГ зрительной области коры, нейронная активность, отводимая по описанной выше хронической методике, ЭМГ шейных мышц и отметки раздражений усиливались на четырехканальной установке «Биофаз» и регистрировались на магнитописце «Ампекс» с последующим воспроизведением на бумагу с редукцией скорости в восемь раз. Усреднение ВП и построение постстимульных гистограмм производились на анализаторе *NTA 512-B*.

Всего было исследовано 50 нейронов зрительной коры, у 30 из которых наблюдались фазные активации после одного или нескольких раздражений (зрительного, электрокожного, подачи пищи). На вспышку света в том или ином поведении реагировал 21 нейрон. При анализе паттернов реакций оказалось, что ни один из них не активировался одинаково на дифференцировочный стимул и на стимул, имеющий какое-нибудь сигнальное значение.

Реакции различались как по латентным периодам и продолжительности различных фаз активации, так и по знаку. Только три нейрона давали сходные паттерны на один и тот же свет в оборонительном и пищевом поведении, при этом они не отвечали на дифференцировочный свет (рис. 45). У 18 нейронов ответы на вспышку света в двух разных поведенческих актах оказались совершенно различными (рис. 46).

На рис. 46 показаны прямо противоположные реакции нейрона на один и тот же свет, запускающий различные поведенческие акты. В отличие от дифференцировочного света, на который нейрон не реагировал, при пищевом подкреплении условная вспышка вызывает отчетливое длительное (до 700 мс) торможение активности нейрона. На такую же по физическим параметрам вспышку света, запускающую оборонительное поведение, нейрон отвечает четкой фазой активации, совпадающей с негативным компонентом ВП. Следует отметить, что при смене подкрепления характер ответа меняется после первого же предъявления света, имеющего новое сигнальное значение, тогда как при простой отмене подкреплений конфигурация ответа изменяется очень медленно. На рис. 46, 2 представлен ответ нейрона на 25 вспышек света после 200 изолированных предъявлений света (после отмены ЭКР). Все еще видна тенденция группировать импульсы во время негативности ВП.

Эти данные еще раз показывают, что паттерн активности нейрона, а следовательно, и участие его импульсов в тех или иных системных процессах поведенческого акта в значительной степени определяются предпусковой интеграцией, как мы уже установили



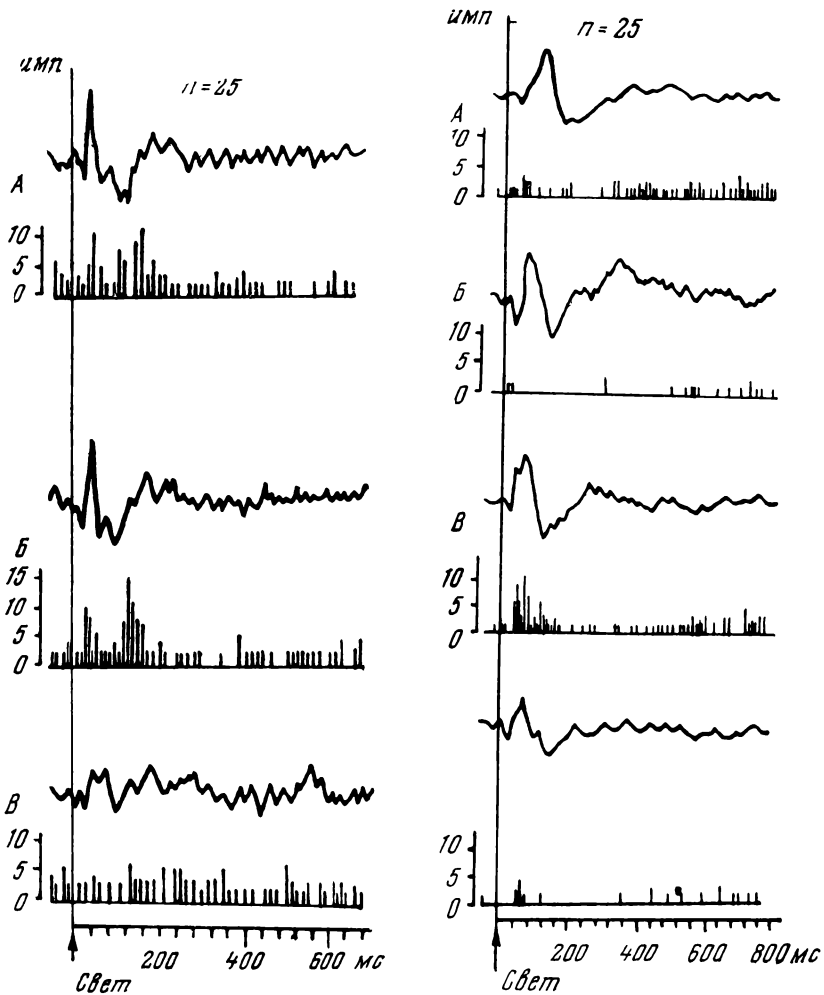


Рис. 45. Сходные по конфигурации усредненные вызванные потенциалы и гистограммы активности нейрона зрительной области коры на условную вспышку света в пищевом (А) и оборонительном (В) поведении

Отсутствие ответа нейрона на дифференцировочную вспышку света (В). Вертикальная линия — отметка вспышки, ширина канала 10 мс

Рис. 46. Вызванные потенциалы и постстимульные гистограммы активности нейрона зрительной коры кролика на вспышки света, запускающие различные поведенческие акты

А — на предъявление дифференцировочного стимула-вспышки, ослабленной светофильтром, нейрон не реагирует; Б — на условный свет в серии с пищевым подкреплением — выраженное торможение активности нейрона; В — на условный свет в серии с электрошоковым подкреплением — четкая фаза активации с латентным периодом 40 мс; Г — редуцированная реакция нейрона на вспышку после 200 изолированных предъявлений света. Вверху — усредненные ВП, внизу — постстимульные гистограммы. Ширина канала 10 мс

в одном из предыдущих разделов. Такие же данные были получены в нашей лаборатории Д. Г. Шевченко при анализе активности нейронов ретикулярной формации среднего мозга (1976). Пример совершенно различной активности одного и того же нейрона ретикулярной формации при различном поведении дан на рис. 47.

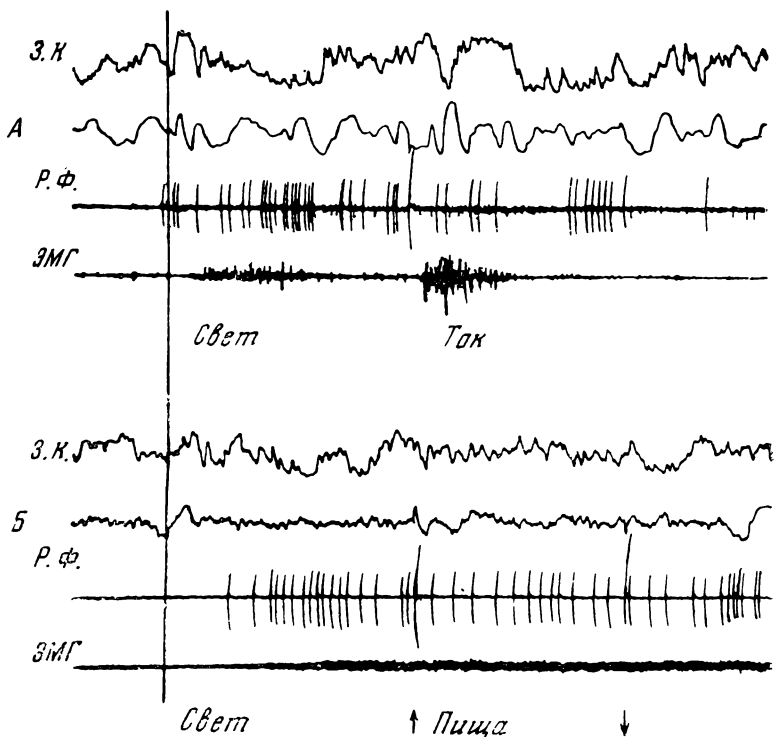
Сравнение активаций нейронов на условный и безусловный стимулы показало, что только в половине случаев нейроны реагировали на вспышку света так же, как на подкрепляющий стимул, хотя бы по наличию фаз; во второй половине случаев эти реакции были совершенно различны (рис. 48).

Мы попытались также выяснить, каким образом параметры пускового стимула и мотивация отражаются в количестве реагирующих нейронов зрительной области коры. Из совокупности в 30 реагирующих на какое-либо воздействие нейронов на адекватное зрительное раздражение при пищевом поведении кролика реагировали 12 нейронов, а при оборонительном поведении на ту же самую по физическим параметрам вспышку света — 20 нейронов ( $p < 0,05$ ). Очевидно, что не только состав, но и число реагирующих нейронов не является инвариантным по отношению к параметрам стимула.

Поскольку известно, что усиление мотивации приводит к расширению рецептивных полей (Bandler, Flynn, 1972) и повышению возбудимости избирательных совокупностей нейронов (Фадеев, 1968; Судаков, 1971; Хаютин, 1973), возможно, что количество активных нейронов отражает «количество мотивации», связанное с «расширением» рецептивных полей и включением в предпусковую интеграцию большего числа возможных поведенческих актов для достижения одного и того же результата при оборонительной мотивации по сравнению с более слабой пищедобывательной. В пользу этого предположения говорит и тот факт, что в оборонительном поведении на разные стимулы (зрительный и электрокожный) реагировало одинаковое число нейронов — 20 и 20, а в пищевом поведении на условный свет и подачу сока — соответственно 12 и 9.

Оборонительная или пищевая мотивация как иерархии соответствующих целей создают для нейронов возможность активироваться как в первом (условном) поведенческом, так и во втором (безусловном) актах. Поэтому совокупность нейронов, реактивность которых соответствует мотивации, можно определить, учтя нейроны, отвечающие в определенном поведении на один или оба стимула («условный и безусловный»). В пищевом поведении отвечали всего 17 клеток, в оборонительном — 28.

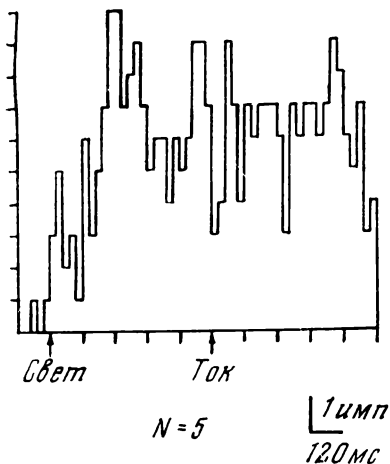
Все эти совокупности сопоставлены на рис. 49. Схема на рис. 49 показывает, что в функциональную систему пищедобывательного и оборонительного актов вовлекаются различные совокупности нейронов, потенциально имеющие возможность реагировать на вспышку света. В случае оборонительной мотивации отвечают 20 нейронов, а в случае пищевой — 12 из 21.



Следовательно, в том или ином поведенческом акте реакции возникают только у тех нейронов (потенциально имеющих возможность ответить на свет), активность которых может быть связана с удовлетворением определенной мотивации.

С другой стороны, на свет отвечают далеко не все нейроны, активность которых может быть связана с определенной мотивацией, обуславливающей ответы нейронов зрительной коры и на «незрительные раздражения». В функциональную систему определенного поведенческого акта вовлекаются только те нейроны, активность которых соответствует как мотивации, так и свойствам реального света.

Мотивация может обусловить активность всех нейронов, деятельность которых приводила когда-либо к достижению одного из приспособительных результатов, а не только тех, активность которых связана с данными параметрами света. В конкретном поведении из всех нейронов, целенаправленно отобранных мотивацией, участвуют те, реактивность которых специфически связана с параметрами данного зрительного стимула. Таким образом, как временной паттерн активности, так и состав реагирующих нейронов зрительной коры в поведенческом акте оказываются целенаправленными, и отражают свойства зрительного стимула.

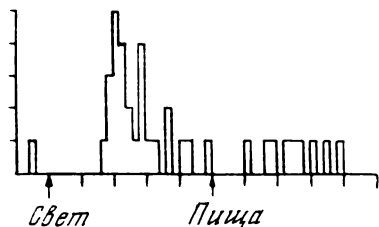


**Рис. 47.** Различные реакции нейрона ретикулярной формации среднего мозга на свет, запускающий различные поведенческие акты

**А** — в оборонительном поведении (свет подкрепляется электрокожным раздражением);

**Б** — при пищевом подкреплении.

На **А** и **Б** слева сверху вниз: ЭЭГ зрительной коры, ретикулограмма, активность нейрона ретикулярной формации, ЭМГ; справа — постстимульные гистограммы, ширина канала 20 мс. Моменты предъявления света, тока и подачи сока отмечены стрелками.



Из этого заключения вытекает важное следствие: так как один и тот же стимул в двух разных поведенческих актах вызывает активность различных совокупностей нейронов, то можно говорить только об «информационной» модели стимула и невозможно обнаружить активность, всегда однозначно соответствующую одному и тому же стимулу. Таким образом, наши данные служат доказательством положения, выдвинутого еще К. Лешли, «что важным элементом стимула является не возбуждение структуры определенных сенсорных концевых органов, а возбуждение любых концевых органов в определенной пространственной или временной структуре» (1933, с. 184).

Приведенные данные позволяют, как нам кажется, предполагать, что в поведенческом акте детерминация активности организма целью осуществляется за счет целенаправленного изменения реактивности нейронов, т. е. за счет избирательной чувствительности к внешним влияниям только той совокупности нейронов, согласованная активность которых когда-либо приводила к результату.

Значительно упрощая картину, можно сказать, что мотивация как иерархия целей представлена в предпусковой интеграции в виде подпороговой активации тех элементов, активность которых

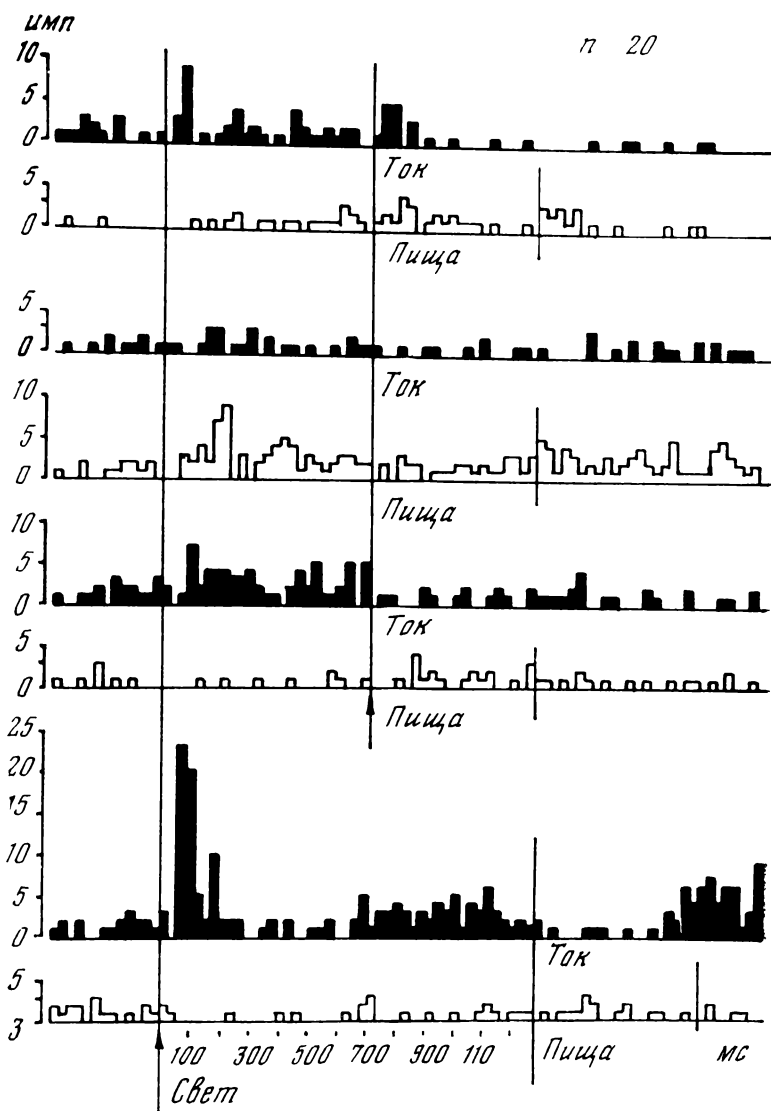


Рис. 48. Реакции четырех нейронов зрительной коры на неизменную по физическим параметрам условную вспышку света и на ток или подачу сока в разных поведенческих актах

Темные гистограммы — в оборонительном поведении, светлые — в пищевом. Первая слева вертикальная линия — отметка вспышки, вторая — отметка ЭКР (на темных гистограммах) или момент открывания клапана (на светлых гистограммах). Момент закрытия клапана отмечен на светлых гистограммах третьей линией. Ширина канала 22 мс. Слева указаны индексы нейронов

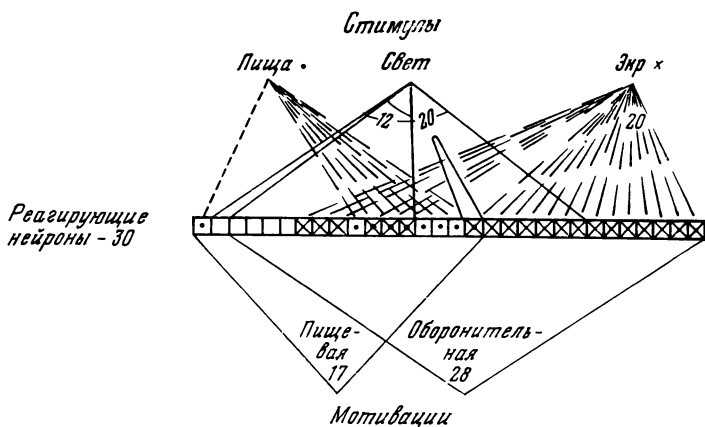


Рис. 49. Схема включения нейронов зрительной области коры в функциональную систему пищевого или оборонительного поведения

В совокупности из 30 реагирующих нейронов (нейроны обозначены квадратиками) мотивация отбирает только те, которые в прошлом опыте приводили к достижению полезного результата (пищевая мотивация — 17 нейронов, оборонительная — 28), сокращая тем самым излишние степени свободы. Из всех нейронов, получающих те или иные биологически специфические мотивационные влияния, на реальный зрительный стимул — вспышку света — реагируют только те, которые получают адекватную зрительную афферентацию (12 в пищевом и 20 в оборонительном поведении). Мотивация отбирает не только те нейроны, которые получают специфическую зрительную афферентацию, поэтому часть зрительных нейронов реагирует на неадекватные стимулы (9 — на подачу пищи отмечены точками и 20 — на ЭКР — крестиками)

когда-либо приводила к удовлетворению этой мотивации в любой обстановке. Обстановка также представлена как подпороговая активация тех элементов, активность которых при наличии имеющихся в данный момент факторов среды когда-либо приводила к каким-либо (даже и ненужным в данное время) результатам. Элементы, оказывающиеся в обеих совокупностях одновременно, имеют наибольшую вероятность быть вовлеченными в функциональную систему поведенческого акта при появлении пускового стимула, когда реализуется одна из организаций, имеющихся в предпусковой интеграции.

Разряды нейронов, соответствующие различным компонентам ВП, играют различную роль в системных процессах формирования и осуществления поведенческого акта, но всегда являются частью организованной активности целой системы элементов. Эта организованная активность, с одной стороны, представляет собой организацию внутренних физиологических процессов; с другой стороны, она оказывается детерминированной мотивацией и обстановкой, т. е. извлекаемой из памяти информацией о внешней среде.

Вопрос о переводе внешней информации в организацию физиологических процессов в общем плане решается, таким образом, с помощью предположения, что комбинация определенных информационных элементов памяти, представленных на отдельных нейронах, в то же время является и организацией элементарных физиологических функций этих нейронов.

Для выяснения конкретных механизмов рекомбинации элементов памяти и физиологических функций в системных процессах поведенческого акта необходимо сначала рассмотреть проблему организации памяти.

### *Организация памяти*

Проблема организации памяти тесно связана с проблемой представления информации о предметной среде в нервной активности.

Анатомические пути поступления в мозг различных афферентаций в настоящее время очень хорошо известны. Проблема синтеза отдельных воздействий сначала решалась с помощью представлений о «поточечной» передаче информации о состоянии рецепторов в корковое представительство соответствующих анализаторов и последующем синтезе отдельных воздействий в «ассоциативных» областях. Затем эти представления сменились концепцией «рецептивных полей», в основе которой лежат экспериментальные данные о связи реакций отдельных нейронов со стимуляцией определенной организованной совокупности рецепторов, а вернее, с определенными параметрами стимуляции.

В зрительном (Hubel, Wiesel, 1959, 1962) и соматическом (Маунткэстл, 1964) анализаторах сначала была обнаружена связь ответов нейронов с определенной локализацией раздражений. Участки поверхности тела или сетчатки, раздражение которых вызывало ответ исследуемого нейрона, были обозначены как «рецептивное поле» нейрона.

В аналитических экспериментах на наркотизированных препаратах рецептивное поле выглядело как постоянное свойство того или иного нейрона, характеризующее совокупность синapses, возбуждаемых афферентацией, приходящей по анатомически фиксированным путям. Рецептивное поле нейрона рассматривалось как «группа элементов нижележащего (или рецепторного) уровня системы, которые посылают к нему сигналы» (Шевелев, 1971).

Это положение казалось настолько хорошо обоснованным, что «связь с параметрами раздражения» и «рецептивное поле» для нейронов любого уровня употреблялись как синонимы. Поскольку связь с параметрами раздражений объяснялась поступлением афферентации по проекционным путям, то это позволяло говорить о «таламических», или «корковых», рецептивных полях и изучать их соотношение со свойствами стимула как атрибут фиксирован-

ных морфологических связей с периферией) (Michael, 1969). В зрительном анализаторе были выделены «простые», «сложные», «сверхсложные», рецептивные поля (Hubel, Wiesel, 1962) и обнаружены нейроны, специфически связанные с самыми различными параметрами стимула: с направлением, ориентацией и скоростью движения точки, линии, щели, угла и т. д. (см. обзоры: Creutzfeldt, Sakman, 1969; Chow e. a., 1971; Tayal, 1971; Hamasaki, Winters, 1974); в соматическом — с направлением движения раздражителя по коже (Whitsel e. a., 1972; Werner, Whitsel, 1970), с угловой скоростью сгибания в суставе (Mountcastle e. a. 1963) и т. д. (см. обзор: Darian-Smith, 1969); в слуховом — детекторы гласных и согласных (Keidel, 1974), детекторы направления движения звука (Sovijarvi, Hyvarinen, 1974) и т. д.

В дальнейших исследованиях выяснилось, что рецептивные поля отдельных нейронов не остаются постоянными и меняются при самых различных изменениях условий эксперимента. Например, нейроны сетчатки отвечают на точечный засвет своего рецептивного поля и не отвечают на него при раздражении других точек сетчатки; если же изменение проекции стимулирующего пятна на сетчатке вызывается изменением положения головы, то нейрон может отвечать на освещение «нового» рецептивного поля и не отвечать на освещение «старого» (Horn e. a., 1972; Denny, C. Adorjani, 1972; Schwartzkroin, 1972).

Изменение рецептивных полей было показано при изменении фонового освещения (Nunokawa, 1973; Шевелев и др., 1974), при наличии других внешних стимулов (Weingarten, Spinelli, 1966; Слободчикова, 1975) и т. д. Рецептивные поля время от времени меняются даже без специальных воздействий (Donaldson, Nash, 1975).

Стало ясно, что рецептивное поле представляет собой функциональное образование — совокупность синапсов, совместное возбуждение которых вызывает ответ нейрона в определенных условиях. Это рецептивное поле было названо «физиологическим» в отличие от «анатомического» рецептивного поля — совокупности всех анатомических синапсов, через которые нейрон потенциально может получить влияния.

Сначала изменение рецептивных полей связывали только с «модуляцией» фугальными влияниями пропускной способности специальных «каналов связи», по которым передается информация о физических параметрах стимула. P. Wall (1967) и P. Wall e. a. (1967) показали, что рецептивные поля спинальных нейронов под воздействием супраспинальных влияний могут изменять не только локализацию, но и модальность, например с тактильной на температурную. Внутри отдельной модальности настройка рецептивных полей осуществляется весьма тонко (Kasprzak e. a., 1970). Были показаны фугальные влияния, изменяющие рецептивные поля и в зрительном анализаторе (Meulders, Goldfraind, 1969) и т. д.



Вскоре, однако, зависимость от определенных параметров раздражений была показана и для нейронов, проекционно не связанных со стимулируемой периферией. Были обнаружены зрительные рецептивные поля, даже специфически чувствительные к направлению движения объекта в поле зрения, у нейронов моторной коры (Teyler e. a., 1972; Garcia-Rill, Dubrovsky, 1971, 1974), слуховые рецептивные поля, специфически чувствительные к свойствам звука, у нейронов верхних бугорков (Gordon, 1973) и в зрительной коре (Morrell, 1972; Fishman, Michael, 1973) и т. д. Очевидно, что эти зависимости от параметров раздражения не могут быть связаны с поступлением афферентации по «специфическим путям», и понятие «рецептивное поле» теряет в этом случае свой первоначальный смысл.

Действительно, с одной стороны, известно, что дивергенция и конвергенция в пределах одного анализатора имеют место уже на уровне «первого реле». История этого вопроса многократно освещалась в монографиях последнего времени (Василевский, 1966; Есаков, Дмитриева, 1971; Кейдель, 1975; Сомьен, 1975). Затем оказалось, что и межанализаторные взаимодействия возможны на всех морфологических уровнях нервной системы (Liege, Galand, 1972; Stein, Arigbede, 1972; Питык, 1973; Фарбер и Волкова, 1970), в том числе на уровне первых «переключательных реле» (Наумова, 1968). Кроме того, имеют место центрифугальные влияния различного происхождения не только на все центральные уровни (Livingstone, 1959; Ливингстон, 1962; Amato e. a., 1969; Дуриян, 1968; Адрианов и Меринг, 1968; Gelarducci e. a., 1970; Силаков, 1973; Deniel e. a., 1973), но и на первичные нейроны (Лиманский, 1969; Dominik, 1970; Игнатов, 1973; Broun, Short, 1974), и на рецепторы (Dodt, 1956; Spinelli, Weingarten, 1966; Ерченков и др., 1973; Klinke, Galley, 1974). Возможно, что для интеграции отдельных воздействий в единое целое существенное значение имеют и «межрецепторные» взаимодействия (Есаков, Дмитриева, 1971).

Многочисленные связи и эфферентные влияния даже на рецепторы не позволяют связывать разряды нейронов уже первого порядка всегда только с изменением периферической афферентации. Любая активность нейрона создается конвергенцией многих синаптических воздействий, поступающих из различных источников, а там, «где сотни и даже тысячи синаптических окончаний конвергируют на одну постсинаптическую клетку, ни одно из них не окажет решающего действия на ее активность» (Сомьен, 1975, с. 248).

Таким образом, активность отдельного нейрона после отдельного периферического воздействия формируется в соответствии с активностью всего мозга.

С другой стороны, мономодальный раздражитель, запускающий поведенческий акт, вызывает активность многих нейронов практически во всех областях мозга. Считать, что все они имеют,

например, «зрительные рецептивные поля», в аналитическом смысле едва ли конструктивно. Распространяя этот формальный принцип, можно считать, что «зрительные рецептивные поля» имеют и все мышечные элементы, вовлекаемые в поведение.

Приведенные факты и соображения делают понятие «рецептивное поле» неадекватным для характеристики связи нейрональной активности с параметрами стимула. В связи с этим для описания функциональных связей отдельного нейрона именно в поведении нам кажется целесообразным предложить термин «функциональное синаптическое поле», применяя его ко всем связям нейрона, а не только к «нижележащим» или «проекционным». Функциональное синаптическое поле является частью анатомического синаптического поля и представляет собой совокупность синаптических влияний, к которым избирательно чувствителен в данный момент нейрон вне зависимости от того, из каких источников поступают эти влияния.

Возникновение реакций у отдельного нейрона на стимулы только определенных параметров и тот факт, что разряды нейрона в поведении возникают при конвергенции к одному нейрону влияний из многих различных источников, позволяет предположить, что с параметрами стимула связана определенная организация взаимовлияний нейронов самой различной локализации, а не периферическая афферентация, соотношения которой с параметрами стимула постоянно изменяются в условиях поведения за счет фугальных влияний (Collet, 1974).

Таким образом, связь активности отдельного нейрона с параметрами стимула обусловлена не специфическими путями к этому нейрону с периферии или «рецептивным полем», а организацией всех межнейронных отношений и функциональным синаптическим полем (ФСП) данного нейрона в данный момент.

Разряд нейрона возникает, вероятно, при совпадении той или иной части синаптического притока с функциональным синаптическим полем. Избирательная чувствительность нейрона к той или иной части синаптического притока, т. е. его функциональное синаптическое поле, опосредована нейрохимическими и метаболическими внутринейронными процессами (Sillito, 1974a, b, 1975), которые в свою очередь изменяются под влиянием синаптических активаций.

С излагаемой точки зрения информация о параметрах любого отдельного стимула, с одной стороны, существует только как определенная организация межнейронных взаимодействий; с другой стороны, организация межнейронных взаимодействий служит носителем всех информаций, а не только информации о стимуле. Связь «выходной» активности отдельного нейрона с определенными параметрами стимула означает, вероятно, что ФСП «отбирает» из всего поступающего к нейрону синаптического притока только определенную организацию влияний, соответствующую информации об этих параметрах.

Таким образом, на уровне отдельного нейрона, выполняющего элементарную физиологическую функцию, «элементом контакта» со средой является, вероятно, его функциональное синаптическое поле.

Поскольку в экспериментах обычно изменяются определенные физические характеристики раздражений и при этом активность различных нейронов меняется при изменении только определенных физических параметров, сложилось представление о наличии специальных «каналов связи» для проведения информации именно об отдельных физических свойствах стимула.

Работа К. Летвина с соавторами (1963), показавшая связь рецептивных полей нейронов сетчатки лягушки с определенными формами врожденного поведения, некоторое время стояла особняком, и замечания типа «лягушки интересуются жуками и мухами, в то время как границы и углы интересуют только ученых» не повлияли на положение о том, что рецептивные поля призваны отразить «физические свойства стимула». В настоящее время, однако, накапливается все большее число данных о связи рецептивных полей нейронов с определенным поведением не только у земноводных (Пигарев, Зенкин, 1973), но и у млекопитающих (см. обзор: Collet, 1974).

Поведенческие акты у лягушки в значительной степени фиксированы генетически, и количество релизеров, запускающих специфическое поведение, весьма ограничено. Именно это позволило вскрыть «дробление» лягушкой внешнего мира в соответствии с имеющимися в ее генетической памяти поведенческими актами. Однако у млекопитающих, поведенческие возможности которых весьма разнообразны, на первый план выступала связь активности нейронов с «физическими параметрами» раздражений, в то время как связь этой активности с тем или иным поведением не выявлялась.

В настоящее время накапливается все большее число данных, показывающих, что и у млекопитающих «дробление» внешнего мира отдельными нейронами происходит в соответствии не с «физическими параметрами», а с имеющимися в памяти организма целостными поведенческими актами, что проявляется, например, в «настройке» слуховых нейронов на запускающие определенное поведение видоспецифические звуковые сигналы (Фриш-копф и др., 1968; Wollberg, Neuman, 1972), в связи «рецептивных полей» корковых нейронов с «экстраперсональным» пространством (Mountcastle e. a., 1975), в изменении «рецептивных полей» при изменении поведения (Wall, 1967; Bridgeman, 1973; Smith, Marg, 1975).

Все это позволяет предположить, что связь активности нейрона с параметрами раздражения в действительности является связью с определенным поведением, в котором участвует исследуемый нейрон и используется информация об этих параметрах раздражения.

Онтогенетические исследования показали, что только у части нейронов соотношения со свойствами среды определены генетическими механизмами. Многие «рецептивные поля» создаются в процессе онтогенеза и обучения организма (Pettigrew e. a., 1973; Barlow, 1975) в зависимости от того, в какой среде воспитывается животное (Pettigrew, 1974; Blackemore, Mitchell, 1973; Cynader e. a., 1973), и в зависимости от «зрительно-моторных взаимодействий» (Imbert, Buser, 1975).

Данное обстоятельство позволило всем этим авторам высказать предположение, что в особенностях «рецептивных полей» фиксируется жизненный опыт организма. Тот факт, что многие «рецептивные поля» оказываются генетически детерминированными, говорит о их связи с целостными поведенческими актами, имеющимися в генетической памяти организма.

Следует отметить, что мысль об элементе памяти на нейроне как «совокупности потенцированных синапсов» была высказана Е. Н. Соколовым (1967, 1969) на основании других данных еще до заключений, ставших, по-видимому, бесспорными после онтогенетических исследований.

Поскольку связь активности нейрона с параметрами стимула обусловлена всем его функциональным синаптическим полем, а не только «рецептивным полем», то именно функциональное синаптическое поле, определяющее способность данного нейрона отвечать на некоторые параметры знакомых и составляющих жизненный опыт данного организма внешних воздействий (и не отвечать на другие, «не знакомые» нейрону воздействия), представляет на уровне отдельного нейрона как «элемент контакта» целостного организма с организованной внешней средой, так и «элемент памяти о внешней среде». В параметрах функциональных синаптических полей отражена организация прошлых воздействий, и вся совокупность этих полей у отдельного нейрона представляет собой весь «жизненный опыт» данного нейрона.

Поскольку функциональное синаптическое поле нейрона фиксирует форму участия данного элемента в определенном врожденном или приобретенном целостном поведенческом акте, то это функциональное синаптическое поле нейрона есть фиксация в памяти не только каких-либо свойств стимула, но части целостного отражения организации среды, использованной для достижения того или иного результата.

Вместе с тем наличие у нейрона определенного функционального синаптического поля означает, что в прошлом разряд этого нейрона при определенных воздействиях из внешней среды оказался полезен для достижения какого-то приспособительного результата целостным организмом. «Дробление» внешней среды в соответствии с функциональными синаптическими полями отдельных нейронов — это тем самым дробление ее в соответствии с результатами прошлых поведенческих актов организма.

Таким образом, у дефинитивного организма внешние воздействия лишь воспроизводят элементы воздействий, информация о которых хранится в памяти организма в виде согласованных во время осуществления прошлых целостных поведенческих актов функциональных синаптических полей отдельных клеток. Предшествующие влияния могут сделать нейрон избирательно чувствительным к тем или иным воздействиям и изменить его функциональное синаптическое поле. В настоящее время такие изменения показаны не только у млекопитающих, но и у лягушки (Braunstone, Fleming, 1968), у рыбы (Sandeman, Rosenthal, 1974) и у рака (Wiersma, Yamagushi, 1967). Однако эти изменения возможны только в пределах прошлого опыта нейрона, т. е. они могут «выбрать» одно функциональное синаптическое поле из тех, которые были когда-либо сформированы у данного нейрона в процессе онтогенеза и обучения (Creutzfeld, Heggelund, 1975).

Если принять, что «жизненный опыт» организма на уровне отдельных нейронов фиксирован в организации функциональных синаптических полей, то и мотивация, и обстановка, представляя собой части прошлого опыта, на уровне отдельных нейронов существуют как совокупности функциональных синаптических полей, соответствующих поведенческим актам, ведущим к удовлетворению той или иной потребности (мотивация) и возможным в данной конкретной среде (обстановка).

Таким образом, взаимодействие памяти, мотивации и обстановки в процессах афферентного синтеза и принятия решения на отдельном нейроне сводится, вероятно, к потенцированию именно тех функциональных синаптических полей (если они есть в памяти данного нейрона), которые соответствуют как реальной среде, так и мотивации.

Поскольку ФСП определенного нейрона соответствуют именно тем внешним факторам, при наличии которых постоянная физиологическая функция нейрона была использована для достижения какого-либо результата (и выживания), то потенцирование определенных ФСП означает одновременно извлечение из памяти определенных организаций физиологических функций.

Согласно развиваемым здесь представлениям, весь паттерн активности нейрона в поведенческом акте является «эндогенным», т. е. извлеченным из памяти, причем ранние фазы обусловлены, а поздние — более определенно детерминированы одной целью.

Поскольку субстратом памяти на уровне центральных нейронов служат ФСП, то можно предположить, что предпусковая интеграция представляет собой избирательную организацию нейронов, ФСП которых соответствуют всем будущим возможным воздействиям внешней среды и, следовательно, всем возможным поведенческим актам, а акцептор результатов действия — избирательную организацию нейронов, ФСП которых соответствуют

одному будущему событию-результату и, следовательно, одному поведенческому акту.

Результат и способ его достижения отбираются в соответствии с реальной внешней средой. Реальная среда и будущие события, будучи объективно связаны во внешней среде и, следовательно, в памяти организма, на уровне отдельных элементов должны быть представлены взаимосвязанными ФСП. Активность всего организма в данной среде приведет к нужному результату только в том случае, если в функциональную систему поведенческого акта будут отобраны элементы, активируемые через ФСП, одновременно соответствующие как реальной, так и будущей (цели) информации. В этом случае организация активности отобранных элементов окажется средством «перевода» одной определенной организации среды в определенную другую.

Чтобы создать такую совокупность элементов, необходимо изменить ФСП «нужных» нейронов в соответствии с текущей и будущей информацией. Это изменение должно происходить во время системных процессов афферентного синтеза и принятия решения, т. е. во время первых фаз ВП. Следовательно, вопрос об использовании текущей информации и информации цели для организации физиологических процессов может быть поставлен как вопрос об изменении ФСП нейронов в соответствии с этими информацией.

В связи с этим мы и поставили задачу выяснить, в каком соотношении с параметрами текущей информации и цели находятся ФСП отдельных нейронов во время различных фаз ВП в оборонительном поведении.

*Использование внешней информации  
для организации целенаправленной активности  
нейронов в поведенческом акте*

Задача первой серии наших экспериментов состояла в том, чтобы выяснить, каким параметрам информации о реальной среде соответствуют ФСП нейронов в отдельных системных процессах. В качестве экспериментальной модели использовали поведенческий акт, запускаемый электрокожным раздражением. В этой модели изменяемое ЭКР, с одной стороны, всегда запускает стандартные системные процессы оборонительного акта; с другой стороны, оно является фактором внешней среды, информация о котором используется для формирования целенаправленного защитного поведения. Поскольку поведенческий акт представляет собой реализацию предпусковой интеграции, складывающейся под воздействием мотивации и обстановки уже до действия стимула, понятно, что использование информации об отдельном раздражении можно изучать только в условиях стандартизации предпусковой интеграции.

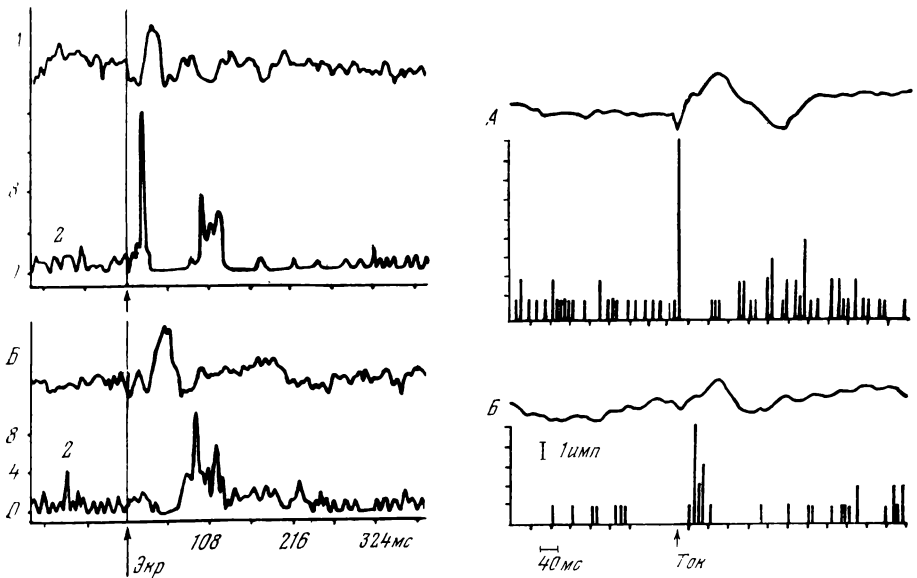
Эксперименты проведены на бодрствующих кроликах, фиксированных в стереотаксисе с применением только новокаина. Импульсная активность нейронов соматосенсорной области коры отводилась стеклянным микроэлектродом, заполненным 3 М раствором KCl, с диаметром кончика около одного микрона, и регистрировалась на многоканальном магнеторе вместе с ВП, отводимым из агар-агара, заполнявшего трепанационное отверстие. Электрокожное раздражение — прямоугольные импульсы от стимулятора «Физиовар» — наносили с помощью игольчатых электродов. Чтобы сделать предпусковую интеграцию постоянной в течение всей серии раздражений, раздражение одних и тех же параметров наносили 25 раз подряд через фиксированные интервалы в 5 или 10 с. Интенсивность раздражения в различных сериях варьировала в пределах от 1 до 10 порогов, которые определялись по выявлению ВП. Зависимость активаций от длительности стимула (1, 10, 100 и 500 мс) проверялась при двухпороговой интенсивности. Пороговая интенсивность обычно составляла 5—10 В. Изменяли также локализацию раздражения.

Магнитные записи воспроизводились с редукцией скорости в восемь раз на бумагу чернильного самописца; с помощью анализаторов АИ-256 и АИ-4096 суммировали ВП и строили постстимульные гистограммы нейронов по 25 предъявлениям раздражений одних и тех же параметров.

В этой серии проанализирована активность 99 клеток. Из них тем или иным паттерном на ЭКР тех или иных параметров отвечало 59 нейронов.

При изменении параметров ЭКР эти паттерны изменялись, что соответствовало изменению всей предпусковой интеграции. Изменения паттерна часто состояли в исчезновении одной из фаз ответа. Например, на рис. 50 представлен нейрон, дававший на раздражение передней контралатеральной лапы интенсивностью 50 В первичный ответ и позднюю активацию; при раздражении задней контралатеральной лапы первичный ответ исчезал, в то время как поздняя активация сохранялась. При некоторых изменениях параметров раздражения можно было наблюдать исчезновение одних фаз и появление других, ранее отсутствовавших. Например, на рис. 51 показан нейрон, который на раздражение передней контралатеральной лапы интенсивностью 45 В давал первичный ответ с поздней активацией, а на раздражение задней контралатеральной лапы той же интенсивности — разряд в негативность ВП.

Отдельные фазы паттерна совершенно по-разному соотносились с параметрами ЭКР, даже если наблюдались у одного и того же нейрона. Например, на рис. 52 представлен нейрон, дававший первичный ответ и разряды в негативность ВП. Первичный ответ не изменялся при изменении интенсивности или длительности, но исчезал при изменении локализации, в то время как разряды в негативность зависели как от интенсивности, так и от длитель-



*Рис. 50. Исчезновение первичного ответа и сохранение поздней активации нейрона соматосенсорной коры на электрокожное раздражение при изменении локализации раздражающих электродов*

1 — усредненный вызванный потенциал; 2 — перистимульная гистограмма. Ширина канала 4 мс,  $n=25$ ; А — электрокожное раздражение передней контралатеральной лапы, 50 В; Б — электрокожное раздражение задней контралатеральной лапы, 80 В

*Рис. 51. Изменение паттерна реакции нейрона соматосенсорной коры при изменении локализации электрокожного раздражения*

А — раздражение передней контралатеральной лапы, 45 В — первичный ответ с поздней активацией; Б — раздражение задней контралатеральной лапы, 45 В — активация во время негативности. Ширина канала 8 мс,  $n=10$

ности ЭКР и появлялись даже при раздражении ипсилатеральной задней лапы.

Различная зависимость от параметров стимула отдельных фаз ответа отмечалась у спинальных нейронов (Brown, 1969), у нейронов коры и у первичных афферентных волокон (Handwerker, Sassen, 1972). А. Towe, R. Morse (1962) и Н. Handwerker, M. Sassen (1972) отметили также сходство паттернов ответов периферических и центральных нейронов на наркотизированных препаратах.

Для выяснения соотношений с параметрами ЭКР функциональных синаптических полей соматических нейронов во время разных системных процессов рассмотрим зависимость отдельных фаз активаций этих нейронов от параметров ЭКР.

*Первичные ответы* в наших экспериментах удалось наблюдать при тех или иных параметрах ЭКР у 19 нейронов. Все эти от-



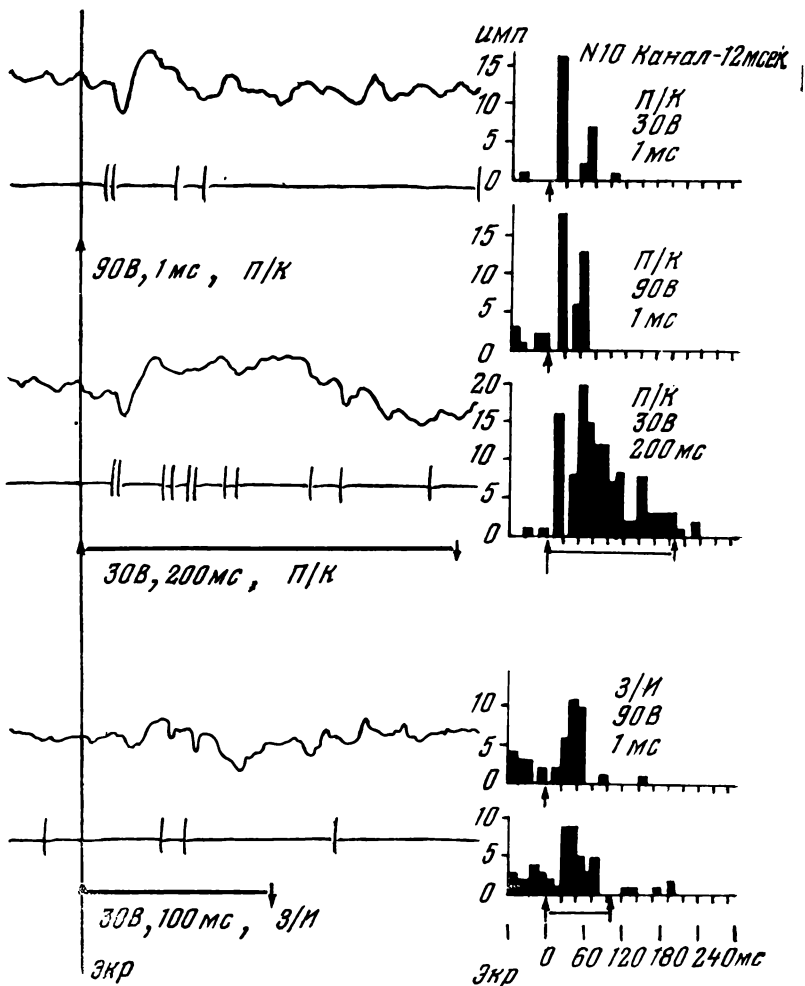


Рис. 52. Свойства различных фаз реакций нейрона соматосенсорной коры  
 Слева — примеры вызванных потенциалов и одиночных реакций нейрона, справа — постстимульные гистограммы реакций нейрона на электрокожные раздражения различных параметров. Стимулы отмечены стрелками. Ширина канала 12 мс. Параметры раздражения указаны на гистограммах; п/к — ЭКР наносится на переднюю контралатеральную лапу, з/и — на заднюю ипсилатеральную лапу. Показаны зависимость разрядов во время негативности вызванного потенциала от интенсивности, длительности и локализации электрокожного раздражения и исчезновение первичного ответа при смене локализации

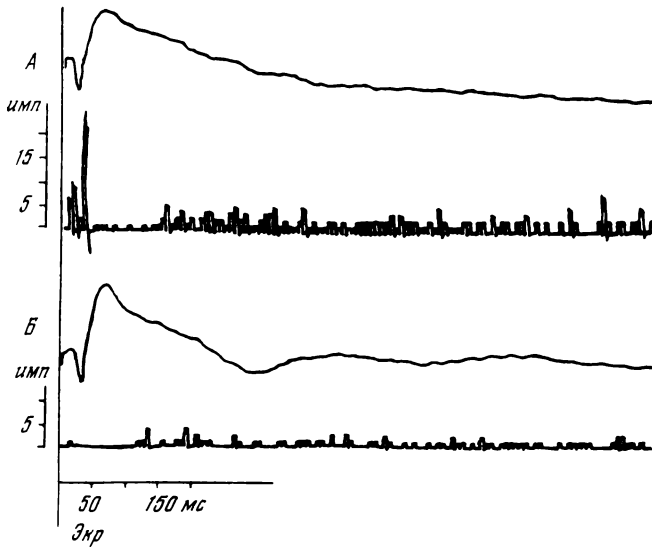


Рис. 53. Смена первичной активации торможением при изменении локализации раздражающих электродов

На А и Б сверху — усредненный вызванный потенциал, снизу — постстимульная гистограмма нейрональной активности,  $n=25$ , ширина канала 5 мс. Электрокожное раздражение интенсивностью 2 порога наносится на переднюю контралатеральную (А) и заднюю ипсилатеральную (Б) лапы. Порог = 10 В

веты появлялись только при раздражении локальных участков кожи на контралатеральной половине поверхности тела. При нанесении раздражения вне этих участков при любой интенсивности (до 10 порогов) эти ответы не возникали или даже сменялись торможением (рис. 53). Их зависимость от интенсивности ЭКР при стимуляции соответствующего участка различна у разных нейронов, но, как правило, максимальный ответ возникает при некоторой оптимальной интенсивности, изменение которой в сторону увеличения или уменьшения приводит к редукции ответа и даже торможению (рис. 54). В некоторых же случаях, возникнув при пороговой интенсивности ЭКР, первичный ответ сохранялся на всем исследуемом диапазоне интенсивностей (рис. 52). На рис. 55 представлен график зависимости первичных ответов 9 корковых нейронов от интенсивности раздражения их «рецептивных полей» в порогах.

При изменении длительности ЭКР первичный ответ, как правило, не изменялся, но в двух случаях увеличение длительности раздражения до 500 мс приводило к перестройке паттерна и исчезновению первичных ответов (рис. 54).

Первичный ответ содержит всего один-два спайка, появляющихся в интервале от 10 до 20 мс после начала стимула любой

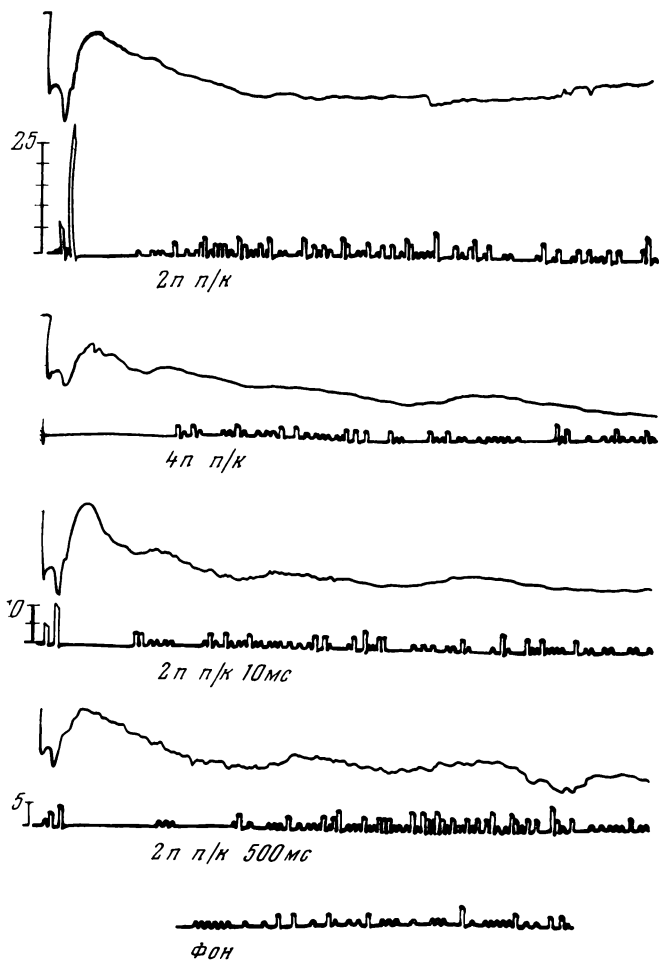


Рис. 54. Зависимость первичного ответа нейрона соматосенсорной коры от интенсивности и длительности электрокожного раздражения

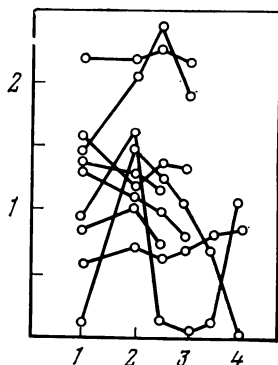
Вверху — усредненный вызванный потенциал, внизу — постстимульные гистограммы,  $n=25$ ; ширина канала 5 мс. При интенсивности раздражения передней контралатеральной лапы в 2 порога — выраженный первичный ответ. Увеличение интенсивности до 4 порогов приводит к исчезновению первичного ответа. Такой же эффект оказывает увеличение длительности ЭКР

интенсивности и длительности; от параметров раздражения зависит вероятность появления спайков, а не число импульсов в отдельном ответе. У отдельных нейронов появление ответа зависит от определенной локализации и часто — от определенной интенсивности ЭКР.

Следовательно, дробление всего ЭКР на «признаки» происходит в соответствии с организацией функциональных синаптических

Рис. 55. Зависимость числа импульсов в первичном ответе нейрона соматосенсорной коры от интенсивности электрокожного раздражения

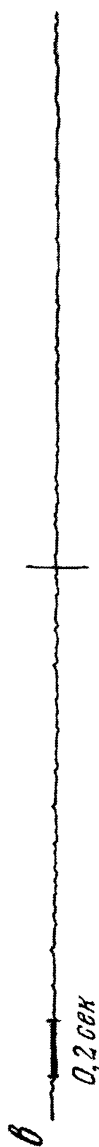
По оси абсцисс — интенсивность стимула в порогах, по оси ординат — среднее из 25 реализаций число импульсов в одном ответе



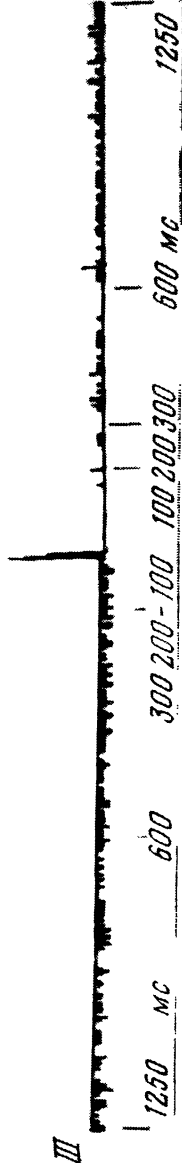
ских полей отдельных нейронов, а не с теми свойствами, которые приписываются ЭКР экспериментатором. Эти ФСП во время первичного ответа соответствуют определенной локализации, интенсивности и, вероятно, модальности стимула одновременно, как это показано и для спинальных нейронов (Brown, 1969). Следовательно, уже в первой фазе реализации функциональной системы поведенческого акта воспроизводится информация, выражаемая только в терминах свойств определенных фиксированных фило- или онтогенезе ФСП, сформированных для достижения тех или иных приспособительных результатов. В этом смысле она уже субъективна, так как отражает «преломление» параметров ЭКР через «жизненный опыт» данного кролика.

В наших экспериментах ЭКР одних и тех же параметров наносились через равные промежутки времени, что обеспечивало возможность «предвидения» кроликом и параметров, и времени нанесения ЭКР. Следовательно, реальное ЭКР застает те ФСП, которые уже были потенцированы в предпусковой интеграции. Для проверки этого предположения мы проводили «обратное» усреднение суммарной активности и построение «предстимульных» гистограмм (рис. 56).

Эта обработка показала, что у некоторых нейронов первичным ответам предшествует возрастание частоты «фоновой» активности параллельно с возрастанием «волны ожидания» на ЭЭГ и фон достигает максимума к моменту нанесения ЭКР. Обнаружилось также, что возрастание фона к моменту нанесения стимула может наблюдаться и у нейронов, не имеющих поздней активации в «обычном» месте, т. е. не используемых в исполнительных механизмах предшествующего поведенческого акта. Феномен изменения фоновой активности нейронов соматосенсорной коры при нанесении ЭКР и выработке условного рефлекса подробно описан нами в других работах (Швырков, 1968б, 1969), здесь же отметим только, что в момент первичного ответа разряжаются, вероятно, элементы, у которых с параметрами реального ЭКР совпадают «предпусковые» ФСП, потенцированные в соответствии со многими возможными вариантами организации элементар-



0,2 сек



ных физиологических функций в исполнительных механизмах защитного поведения.

Таким образом, в момент первичного ответа внешняя информация активизирует совокупность элементов, еще не соответствующую единой организации одного определенного акта, что может объяснить и отсутствие действия в момент первичного ответа.

Поскольку совокупность элементов, дающих первичный ответ, соответствует многим возможным актам и ни одному определенному, другими словами, поскольку эта совокупность еще разрозненна и не является целостной системой физиологических функций, можно предполагать, что и информация об ЭКР как целостном факторе среды еще не существует, а ЭКР представлена только несогласованными между собой отдельными ФСП. Первичный ответ, таким образом, можно рассматривать как стадию анализа внешних факторов в понимании И. П. Павлова.

Разряды в момент негативного компонента ВП при тех или иных параметрах стимула удалось наблюдать у 20 нейронов. Разряды, соответствующие негативности ВП, появляются с латентным периодом от 20 до 80 мс. Эти ответы градуально зависели от всех исследованных параметров ЭКР, однако у разных нейронов эта зависимость имела различный характер. У некоторых нейронов число импульсов в этой фазе и продолжительность ответа градуально зависели от интенсивности и длительности ЭКР, причем ответ наблюдался и при ипсилатеральном раздражении (рис. 52). Другие клетки не изменяли длительности разряда, но проявляли градуальную зависимость числа спайков как от интенсивности, так и от длительности стимула (рис. 57).

При длительности стимула в 1 мс зависимость числа импульсов в разряде от интенсивности стимула может приближаться к логарифмической или степенной. Например, на рис. 57 представлен нейрон, у которого эта зависимость описывалась степенной функцией  $N = (I - I_0)^k$  с показателем  $k=0,5$ . Различные формы зависимости числа импульсов в ответе от интенсивности для 13 нейронов показаны на рис. 58.

У некоторых нейронов разряд в негативность возникал только при определенной локализации электродов (рис. 51) или при различной локализации наблюдалась различная по интенсивности реакция (рис. 57). Зависимость от длительности могла также наблюдаться для одних точек тела и не наблюдаться для других.

Рис. 56. Возрастание фоновой активности у трех различных нейронов (I, II, III) к моменту нанесения стимула при ритмических раздражениях: а — запись поверхностной ЭЭГ соматосенсорной коры; б — импульсная активность первого нейрона; в — отметка электрокожного раздражения. II — сверху усредненная поверхностная ЭЭГ, снизу постстимульная гистограмма второго нейрона; возрастание фоновой импульсации и «волна ожидания» выявлены методом обрванного усреднения, III — постстимульная гистограмма третьего нейрона. Стрелки — отметка раздражения

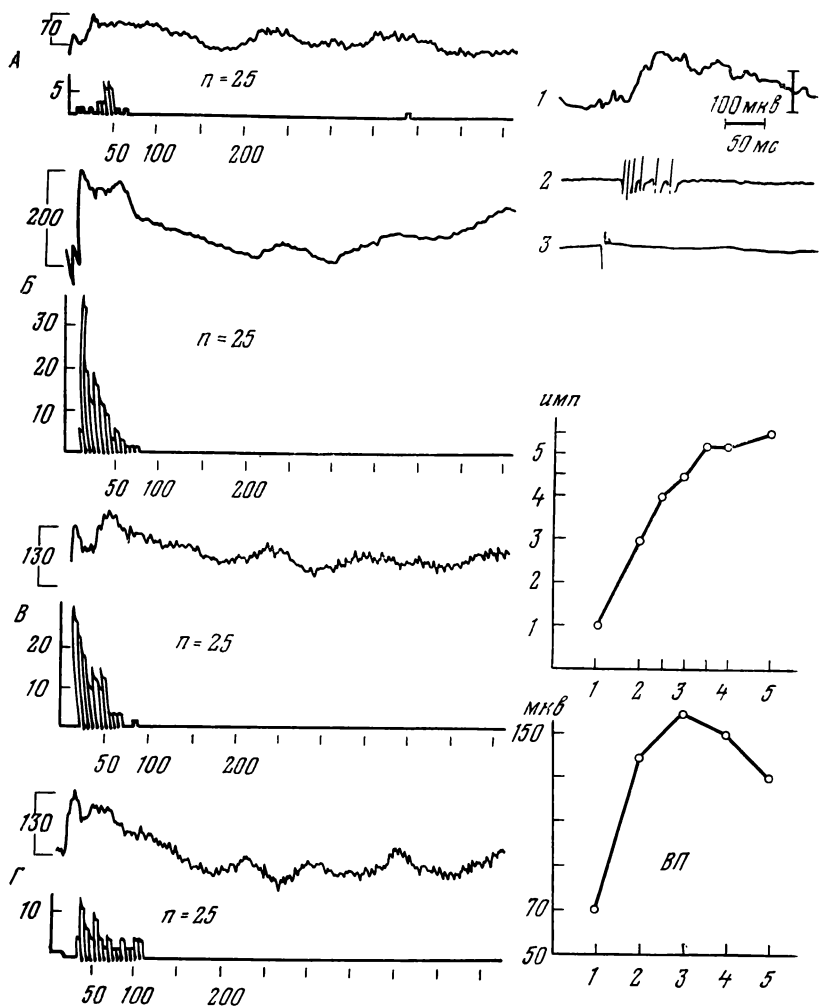
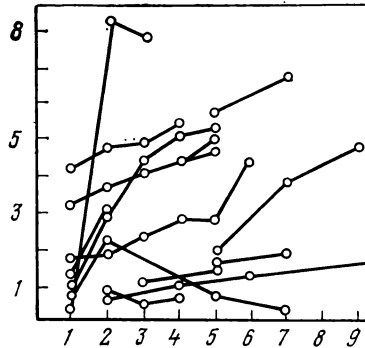


Рис. 57. Зависимость отрицательной фазы активации соматосенсорного нейрона от интенсивности и длительности электрокожного раздражения

Слева на А, Б, В, Г — сверху усредненный вызванный потенциал; внизу — постстимульная гистограмма активности нейрона, ширина канала 5 мс. Раздражение контралатеральной задней лапы: на А — 10 В, 1 мс; на Б — 50 В, 1 мс; на В — 20 В, 500 мс; на Г — раздражение ипсилатеральной задней лапы — 50 В, 1 мс. Амплитуда вызванных потенциалов в мкВ. Справа одиночная реакция на раздражение: 1 — вызванный потенциал; 2 — нейрограмма; 3 — отметка стимула; на графиках — зависимость числа импульсов в ответе нейрона от интенсивности ЭКР в порогах

Рис. 58. Зависимость числа импульсов во время негативной фазы ВП у 13 нейронов соматосенсорной коры от интенсивности электрокожного раздражения длительностью 1 мс

По оси абсцисс — интенсивность стимула в порогах, по оси ординат — среднее по 25 реализациям число импульсов в одной реакции



Таким образом, оба параметра активации во время негативности — число импульсов и длительность — могут зависеть от различных сочетаний параметров раздражений. Как и для первичных ответов, для разрядов в негативность ВП характерна связь с несколькими параметрами стимула, которые экспериментатор выделяет как отдельные, но в отличие от первичных ответов разряды в негативность связаны с большим диапазоном интенсивностей и с более широкой локализацией (часто со всей поверхностью кожи).

Градуальная зависимость разрядов в негативность от интенсивности, как и градуальная зависимость от интенсивности амплитуды негативного колебания ВП (Rosner, Goff, 1967; Beck, Rosner, 1968), не может объясняться «проведением возбуждения» с периферии, так как разряды в негативность широко представлены в различных структурах мозга, а в периферических волокнах в интервале до 100 мс после начала стимуляции отражаются только две градации интенсивности (Verner, Mountcastle, 1965).

Эту градуальную зависимость и связь с длительностью и широкой локализацией раздражения можно объяснить тем, что во время негативности ВП функциональное синаптическое поле каждого коркового нейрона значительно «расширяется» и соответствует нескольким «одиночным», или «элементарным», функциональным синаптическим полям и, следовательно, нескольким поведенческим актам. «Градуальность» зависимости от интенсивности и длительности может отражать постепенное увеличение числа элементарных ФСП, возникающих у нейрона при увеличении интенсивности или длительности ноцицептивного ЭКР.

Специфичность связи разрядов в негативность с определенным «набором признаков» ЭКР показывает, что эти ответы, несмотря на ясную зависимость от физических свойств реального стимула, также являются результатом сопоставления свойств ЭКР и специфического ФСП данного нейрона, в котором зафиксирован прошлый опыт многих целенаправленных оборонительных поведенческих актов.



Поскольку ФСП отдельных нейронов во время негативности ВП значительно расширяются, внешняя информация активирует в это время совокупность элементов, соответствующую уже не только реальному ЭКР, но и всем элементам памяти, представленным в «широких» ФСП. Очевидно, что отдельные элементы памяти в пределах единого ФСП отдельного нейрона оказываются согласованными. «Расширение» ФСП может происходить только как потенциация связанных между собой (и отражающих связь определенных элементов реальной среды) отдельных элементов памяти нейрона.

Поскольку отдельные нейроны во время негативности ВП имеют ФСП, соответствующие сразу нескольким поведенческим актам, то разряды всей совокупности нейронов в это время, так же как и в момент первичного ответа, не могут обеспечить согласованного использования физиологических функций для достижения конкретного результата защитного поведенческого акта. Не образуя еще целостной системы, совокупность разряжающихся в негативность элементов не может еще нести информацию об ЭКР как целостном факторе среды, однако расширение ФСП позволяет согласовать не только отдельные элементы памяти на одном нейроне, но и ФСП различных клеток оказываются, по-видимому, более сопоставимыми. Эта стадия является, вероятно, переходной от анализа информации о внешних воздействиях к ее синтезу.

*Поздние активации* удалось наблюдать при тех или иных параметрах ЭКР у 20 нейронов. Как отдельная активация, эта фаза могла быть выделена только в том случае, если ей предшествовала тормозная пауза. Латентные периоды таких активаций были весьма переменны — от 50 до 500 мс. В других случаях поздние активации фактически представляли собой продолжение разрядов, начинавшихся во время других фаз, и их латентный период не мог быть определен (рис. 61). Часть поздних активаций зависела от локализации, как и первичные ответы. Другие же поздние активации появлялись при любой локализации электродов. Зависимость от интенсивности могла быть определена только в том случае, когда поздняя активация отделялась от предшествующей и последующей активностей (рис. 59). Для 10 таких активаций эта зависимость от интенсивности при длительности 1 мс представлена на графике (рис. 60). Так же как и первичные ответы, поздние активации могли иметь оптимум интенсивности, при котором наблюдалось наибольшее число импульсов в реакции, но в других случаях практически не зависели от интенсивности.

Длительность ЭКР в поздних активациях трех нейронов отражалась буквально. Один из таких нейронов представлен на рис. 61. При длительности ЭКР 1 мс этот нейрон давал первичный ответ и разряды в негативность, которые градуально зависели от интенсивности стимула. Поздняя активация в этом случае

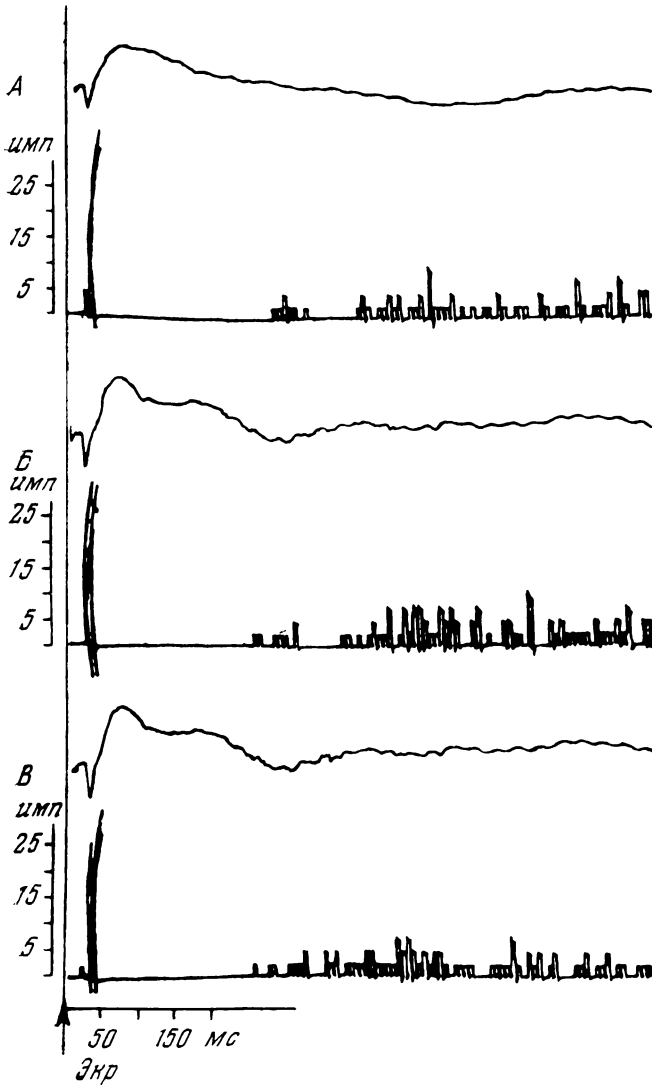


Рис. 59. Зависимость первичной и поздней активаций одного нейрона от интенсивности электрокожного раздражения

Пл А, Б, В сверху — усредненный вызванный потенциал, внизу — постстимульная гистограмма ( $n=25$ , ширина канала 5 мс). Во всех случаях электрокожное раздражение (ЭКР) наносится на переднюю контралатеральную лапу. Интенсивность: А — 1 порога, Б — 2 порога, В — 3 порога, длительность 1 мс

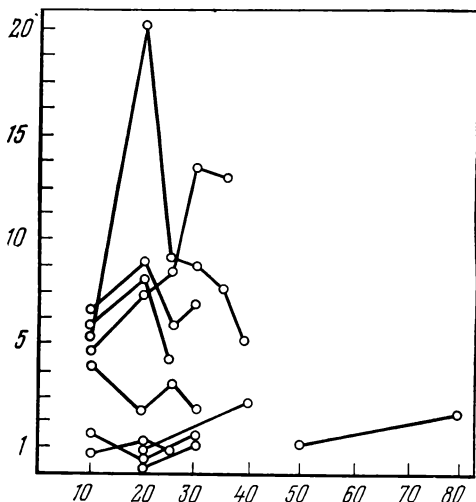


Рис. 60. Зависимость числа импульсов в поздних активациях 10 нейронов соматосенсорной коры от интенсивности электрокожного раздражения длительностью 1 мс

По оси абсцисс — интенсивность стимула в вольтах, по оси ординат — среднее число импульсов в реакции (по 25 реализациям)

появлялась после тормозной паузы с латентным периодом около 200 мс и, как и первичный ответ, имела оптимум при двухпороговой интенсивности (на рис. 61 это не отражено).

При значительном увеличении длительности паттерн перестраивался и разряды нейрона продолжались в течение всего времени раздражения, а после прекращения раздражения наблюдался «офф-ответ». В нижней части рис. 61 показаны гистограммы ответов этого нейрона на раздражение длительностью 500 мс ипсилатеральной задней лапы. В этом случае наблюдались только разряды в негативность. Это говорит о том, что хотя во время негативности данный нейрон имел широкое функциональное синаптическое поле, во время поздней активации это поле «сужалось» до одного определенного периферического «рецептивного поля».

У других нейронов увеличение длительности ЭКР могло приводить к изменению частоты импульсации или продолжительности поздней активации или совершенно не изменяло этой активации. Зависимость поздних фаз от длительности ЭКР отмечена также Л. И. Переслени (1974).

Таким образом, поздние активации обладают наибольшим разнообразием форм зависимости от параметров ЭКР. У части нейронов поздние активации, как и первичные ответы, отражают соответствие стимула какому-либо одному ФСП в течение всего времени раздражения и всего поведенческого акта. Связь таких поздних активаций отдельных нейронов не только с длительностью, но и с интенсивностью и с определенной локализацией показывает (как и в случае других фаз), что воздействие на организм во время поздней активации «дробятся» в соответствии с имеющимися в памяти элементами ФСП, а не со специальными «каналами» для кодирования «интенсивности», «длительно-

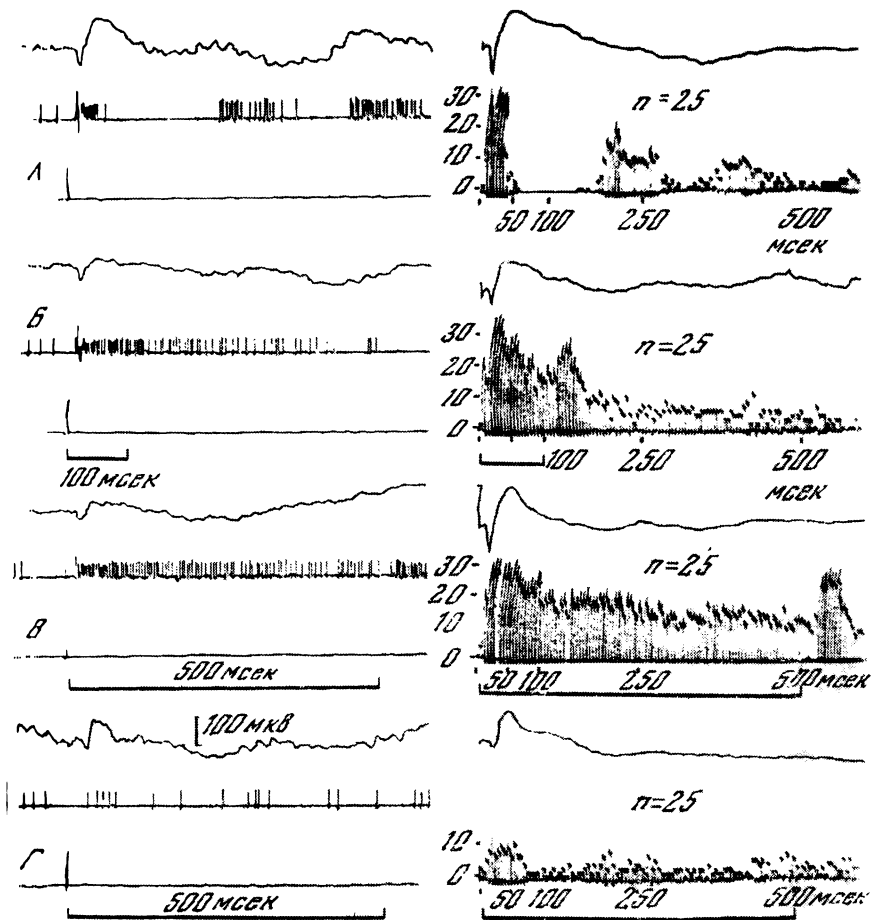


Рис. 61. Зависимость поздней активации нейрона соматосенсорной коры от длительности электрокожного раздражения

Левая — одиночные записи ЭЭГ, импульсной активности и отметки раздражения; справа — усредненные вызванные потенциалы и постстимульные гистограммы. А, В, В — раздражение передней контралатеральной лапы 20 В длительностью 1, 100 и 500 мс соответственно; Г — раздражение задней ипсилатеральной лапы 20 В, 500 мс. Сравнить В и Г (ширина канала 5 мс,  $n=25$ )

сти», «локализации», выделенных экспериментатором как отдельности.

Функциональные синаптические поля части нейронов во время поздних активаций соответствуют, таким образом, только одному «набору свойств» реального ЭКР и одному, причем «нужному», поведенческому акту. У другой части поздних активаций связь с ЭКР оказывается менее избирательной, и такие нейроны

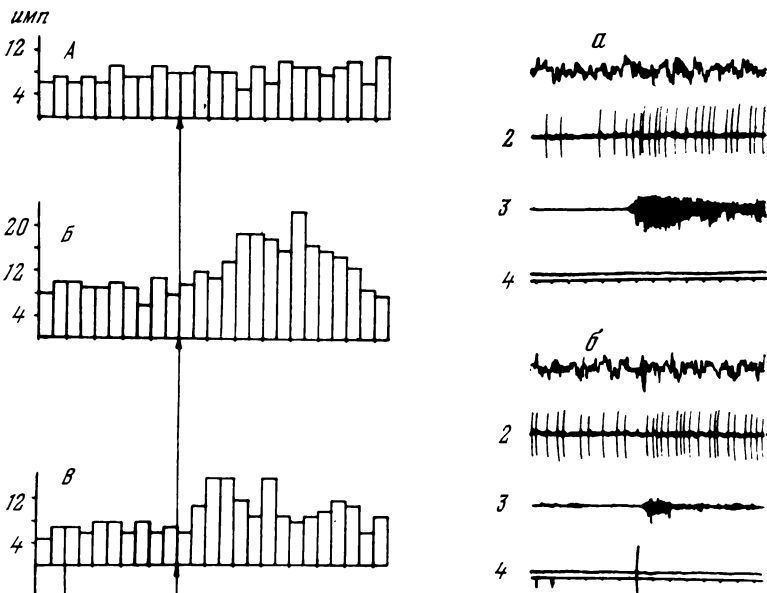


Рис. 62. Незакономерная связь поздней активации нейрона соматосенсорной коры с интенсивностью электрокожного раздражения и ЭМГ-активностью

Слева — перистимульные гистограммы активности нейрона при интенсивности ЭКР: А — 10 В, Б — 20 В, В — 40 В. Ширина канала 70 см,  $n=10$ . Справа: А — связь импульсной активности данного нейрона с «межсигнальной» ЭМГ-активацией. Б — с ЭМГ-реакцией на ЭКР. 1 — ЭЭГ; 2 — импульсная активность; 3 — ЭМГ; 4 — отметка раздражения

во время поздних активаций имеют ФСП, соответствующие несколько различным ЭКР. И, наконец, у части нейронов связь поздних активаций с параметрами стимула носит незакономерный характер. При изменении длительности, локализации или интенсивности стимула эти активации не остаются постоянными, но наблюдающиеся изменения не удается связать с какими-либо количественными изменениями параметров ЭКР.

Поздние активации таких нейронов соматосенсорной коры оказываются связанными с ЭМГ-активностью (рис. 62), что может говорить не только об участии поздних активаций в системном процессе обеспечения программы действия, но и о том, что во время поздних активаций таких нейронов их ФСП организованы уже в соответствии с «обратной афферентацией», т. е. информацией о достигаемых результатах.

Во время поздних активаций, когда активность нейронов полностью согласована для достижения одного приспособительного результата, ФСП отдельных нейронов также должны быть, вероятно, согласованы и, следовательно, в целом соответствуют реальному ЭКР как целостному фактору внешней среды. Эта ста-

дин представляет собой, вероятно, синтез информации о внешнем факторе (по И. П. Павлову). Вместе с тем она соответствует и синтезу целостной функциональной системы акта из элементарных физиологических функций отдельных нейронов.

Наши данные показывают, что ФСП многих нейронов во время поздних активаций соответствуют не только реальному ЭКР, но и каким-то другим элементам памяти. Можно предположить, что в этой стадии в систему вовлекаются только те нейроны, ФСП которых одновременно соответствуют как элементам реального ЭКР, так и элементам будущего результата — выключения ЭКР. Тогда согласование активностей нейронов в стадии исполнительных механизмов оказалось бы детерминированным как реальной средой, так и моделью результата, объективная связь которых во внешней среде зафиксирована в памяти отдельных элементов в виде согласованных ФСП, соответствующих этим факторам. Это предположение мы проверяли в специальных экспериментах, описанных ниже.

Что же касается использования для организации системы физиологических процессов информации о реальной среде, то приведенные факты позволяют, как нам кажется, предполагать, что оно состоит в том, что на всех фазах развития системы поведенческого акта разряжаются нейроны, имеющие ФСП, которые соответствуют тем или иным элементам внешнего объекта. При этом в стадиях сличения и извлечения информации для введения в афферентный синтез ФСП соответствуют разрозненным элементам объекта; в стадии афферентного синтеза и принятия решения согласование ФСП, т. е. элементов памяти, осуществляется на уровне отдельных нейронов; наконец, в стадии исполнительных механизмов оказываются согласованными, воссоздавая модель или образ всего объекта, ФСП многих различных нейронов. Согласование ФСП определенных нейронов в соответствии с организацией элементов реального внешнего объекта приводит к определенной организации и их разрядной деятельности, т. е. элементарных физиологических функций.

Предположение о поэтапном использовании информации о внешней среде согласуется и с данными, полученными при исследовании периферических афферентных структур. Например, в аналитических экспериментах показано, что активность периферических соматических афферентов начинает соответствовать интенсивности стимула через 100 мс после его начала (Verner, Mountcastle, 1965). Такая же закономерность обнаружена и для нейронов тригеминальных ядер (Darian-Smith et al., 1968), и для нейронов сетчатки (Wita, 1972). После 100 мс отражается 7 градаций интенсивности стимула, или 2,4 бита информации об интенсивности; в первый же момент — только 2 градации (Verner, Mountcastle, 1965).

В заключение хотелось бы еще раз отметить, что, поскольку в ответ на ЭКР разряды нейронов можно наблюдать практически в

любой структуре мозга, очевидно, что информация об ЭКР используется для организации активностей не только соматических, но и других нейронов, т. е. всей системы поведенческого акта. Вместе с тем разряды соматических нейронов, получающих влияния от различных одновременно с ними разряжающихся нейронов, формируются под влиянием многих информаций, а не только информации о подействовавшем ЭКР.

Информация об отдельном факторе существует только как часть информации о всей среде и отражается в потенцировании ФСП, соответствующих не только данному фактору, но и всей среде. Поэтому в различных обстоятельствах образ одного и того же объекта может быть предоставлен различными совокупностями ФСП, а следовательно, и активностью разных совокупностей нейронов.

### *Роль цели в процессах организации*

В информационном плане цель представляет собой модель одного из прошлых событий, т. е. одного из прошлых соотношений предметной среды и организма как целого. Когда это соотношение было реальностью, оно существовало, с одной стороны, как определенная организация импульсной активности многих нейронов, приводящая к достижению определенного результата и выживанию организма. С другой стороны, это соотношение со средой существовало как определенная организация совокупности возбужденных функциональных синаптических полей тех нейронов, поля которых оказались в том или ином соответствии со свойствами внешней среды.

Таким образом, цель представляет собой модель такого соотношения организма со средой, в котором функциональные синаптические поля, а следовательно, и функциональные связи между элементами, обеспечивают такую генерацию импульсной активности, которая заведомо приводит к следующему результату в иерархии результатов, ведущих к выживанию. В предпусковой интеграции цели существуют, естественно, не как реальные соотношения со средой, а как возможные в данной среде и нужные для удовлетворения данной мотивации, т. е. в виде потенциации определенных ФСП, соответствующих будущим событиям.

Задачей следующей серии наших экспериментов было попытаться выяснить, каким образом используется в процессах организации функциональной системы целенаправленного поведенческого акта информация о будущих событиях. Это можно сделать, сопоставляя функциональные синаптические поля нейронов во время отдельных фаз активации с теми полями, которые будут реально активированы при будущих событиях.

Поскольку мы имеем определенный фактический материал, позволяющий судить об информационном значении отдельных

фаз активаций нейронов соматосенсорной коры в оборонительном поведении, запускаемом ЭКР, было найдено целесообразным рассмотреть использование в оборонительном поведенческом акте информации об определенных свойствах ЭКР, сделав ЭКР будущим событием. Это достигалось процедурой выработки условного рефлекса, в котором вспышка света через 600 мс подкреплялась ЭКР. Параметры вспышки оставались постоянными, а параметры ЭКР изменялись в процессе эксперимента через каждые 25—50 сочетаний, с тем чтобы, изменяя будущее по отношению к вспышке событие, проследить зависимость от параметров будущего ЭКР отдельных системных процессов условного поведенческого акта, запускаемого вспышкой.

Как мы уже отмечали, ЭКР нельзя, конечно, считать желаемым событием на пути к удовлетворению оборонительной мотивации. Однако поведенческий акт, запускаемый ЭКР, должен приводить к какому-то приспособительному результату, который мы условно обозначили как «уменьшение повреждающего воздействия». Из общих соображений необходимо принять, что активность элементов, которую мы регистрировали в предыдущей серии экспериментов, была направлена именно на достижение этой цели. В иерархических соотношениях с этой целью должна находиться и цель, достигаемая в условном поведенческом акте, запускаемом светом. Поэтому, изменяя ЭКР, которое является будущим по отношению к свету событием, мы тем самым изменяем и цель условного поведенческого акта. В таких совершенно искусственных условиях модель ЭКР может обуславливать поведенческий акт аналогично целям в естественном поведении.

Эксперименты проведены на 12 кроликах по методике, во всем аналогичной предыдущей серии, за исключением того, что за 600 мс до ЭКР предъявлялся условный сигнал — вспышка света, синхронизированная со звуковым щелчком. Интервалы между сочетаниями составляли 20—120 с. После 20—30 сочетаний ВП на условный сигнал, так же как на ЭКР, состояли, как правило, из первичного позитивного компонента, следующей за ним негативности и позднего позитивного компонента, переходящего в «волну ожидания» (рис. 63). Сходство ВП в условном и безусловном поведенческих актах подробно обсуждено ранее. Условная ЭМГ-активация появлялась у разных животных с латентным периодом 50—300 мс и совпадала по времени с поздним позитивным компонентом ВП (рис. 63).

Это описание было необходимо, чтобы показать, что у кролика, фиксированного в стереотаксисе с применением только новоклина, имеет место обычное приспособительное поведение, характеризующее теми же показателями, которые наблюдаются в свободном поведении. Описание некоторых особенностей оборонительного поведения кролика, фиксированного в стереотаксисе, приведено нами в другой работе (Швырков, 1968а).



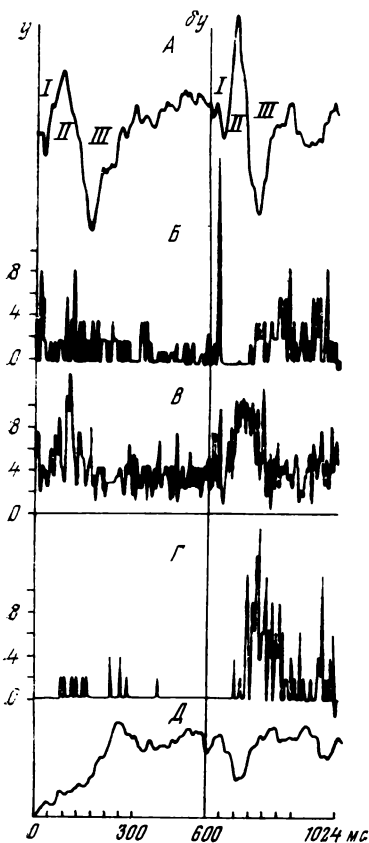


Рис. 63. Воспроизведение по условному сигналу (У) типов ответов на электрокожное раздражение (БУ) у нейронов соматосенсорной коры

А — ВП.  
 I — первичный,  
 II — негативный,  
 III — поздний позитивный компонент, переходящий в медленную негативную волну;  
 Б — постстимульная гистограмма нейрона, дающего на оба стимула первичный ответ с поздней активацией;  
 В — гистограмма нейрона, дающего разряды в негативность;  
 Г — гистограмма нейрона с позними активациями;  
 Д — огибающая ЭМГ-реакций.  
 Все кривые даны при суммировании по 25 реализациям. Ширина канала 4 мс

Из 83 нейронов, зарегистрированных в этой серии, 49 клеток на ЭКР тех или иных параметров отвечали в связи с фазой ВП: у 12 нейронов удалось наблюдать разряды во время первичного ответа, у 29 — разряды во время негативности ВП и у 24 — поздние активации. Ответы этих нейронов на условный сигнал часто или полностью повторяли паттерн ответа на ЭКР, или содержали в ответах на два раздражения одинаковые компоненты паттерна (рис. 63). Воспроизводились также и тормозные ответы. В тех случаях, когда нейрон удавалось регистрировать «квазивнутриклеточно», на записях были видны и участки гиперполяризации (рис. 64).

Сходство паттернов реакций на условный и безусловный стимулы в оборонительном поведении неоднократно отмечалось в литературе и трактовалось как проявление «замыкания» или «опережающего возбуждения» (Василевский, 1968). Последнюю точку зрения разделяли и мы (Швырков, 19686, 1969).

Поскольку, однако, любые спайки возникают для достижения

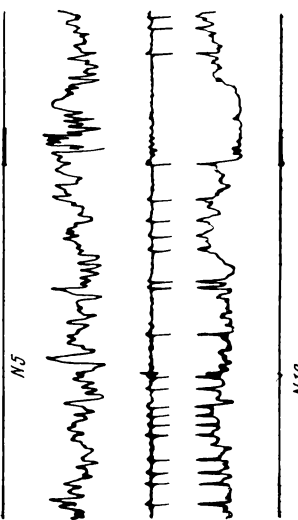
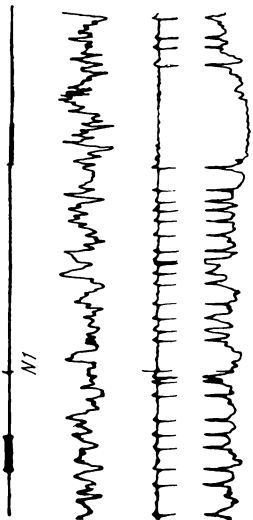
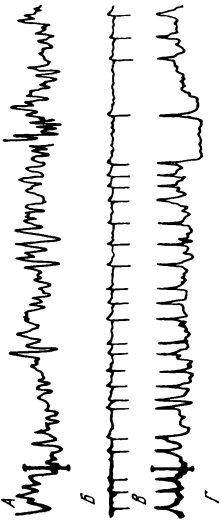
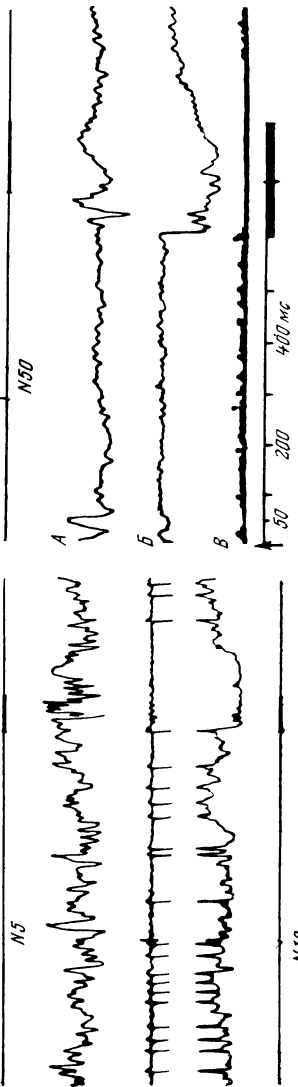
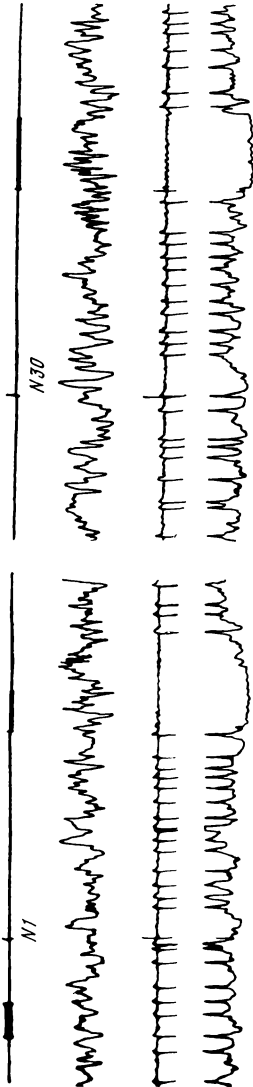
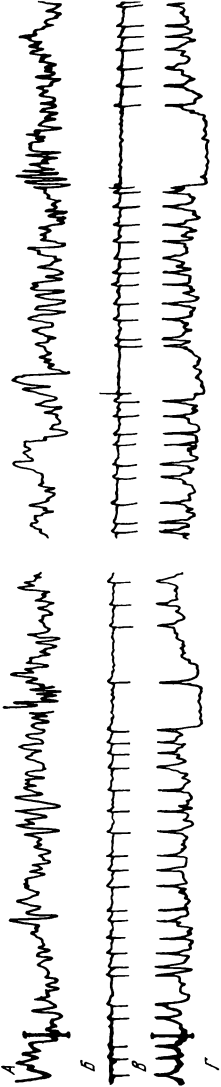
соответствующего результата, точку зрения, согласно которой ка-либо разряды могут быть специальным коррелятом «афферентной модели будущего стимула», приходится отставить. Прямые эксперименты Н. Н. Василевского (1973, 1974) показали, что результат в виде подкрепления определенного паттерна разряда перестраивает активность нейрона и организует или дезорганизует определенную конфигурацию импульсов в соответствии знаком подкрепления. Наши данные убеждают, как нам кажется, в том, что «афферентная модель будущего стимула», т. е. цель, может быть представлена определенным образом организованными функциональными синаптическими полями, в то время как импульсы всегда несут исполнительную функцию, которая обусловлена информацией как о прошлом, так и о настоящем и будущем.

Сходство паттернов активностей многих нейронов соматосенсорной коры в условном и безусловном поведенческих актах, как и сходство конфигураций ВП, объясняется, с нашей точки зрения, сходством действий, результатов и всех компонентов функциональных систем в условном и безусловном поведенческих актах в ситуации «неизбежного оборонительного условного рефлекса». Оно отражает сходство процессов организации элементарных функций в двух последовательных актах, в каждом из которых может быть достигнуто лишь уменьшение или прекращение повреждающего действия ЭКР.

Как мы уже отмечали, в относительно естественных условиях поведения, когда каждый акт ведет к достижению собственного этапного результата, сходство паттернов разрядов одного и того же нейрона в двух последовательных актах — крайне редкий случай.

Несмотря на то что сходство паттернов разрядов нейронов в условном и безусловном поведенческих актах наблюдается только в неестественной ситуации, оно показывает, что временная организация процессов в соматосенсорной коре и при действии света, и даже при действии ЭКР, не определяется характером стимула, а с самого первого момента связана со всеми системными процессами того или иного поведенческого акта. Следовательно, анализ специфической соматической информации осуществляется при развитии системных процессов поведенческого акта и не включает каких-либо дополнительных локальных или специальных процессов, занимающих отдельный временной интервал. Обработка информации возможна только как использование информации для организации и в процессах организации функциональной системы соответствующего поведенческого акта.

При изменении параметров ЭКР, и соответственно паттерна ответа нейрона на ЭКР, его ответ на вспышку света, оставшаяся неизменной, также изменяется (рис. 65). Это показывает, что в целом в условном поведенческом акте процессы органи-



детерминированы не только пусковым стимулом, но и моделью конкретного будущего ЭКР, представленной в виде заранее сформированных функциональных синаптических полей уже до действия света, т. е. в предпусковой интеграции.

Мы, таким образом, можем полагать, что к моменту действия пускового стимула в предпусковой интеграции функциональные синаптические поля изменяются не просто в соответствии с той или иной мотивацией как иерархией всех целей, ведущих к удовлетворению той или иной потребности, а главным образом в соответствии с моделью ближайшего будущего события, в нашем случае — моделью конкретного ЭКР.

Для того чтобы выяснить, в каком соотношении с параметрами будущего ЭКР находятся ФСП соматических нейронов в отдельных системных процессах, рассмотрим зависимость отдельных фаз активации в условном поведенческом акте, запускаемом светом, от параметров будущего ЭКР.

Из 12 нейронов, у которых удалось наблюдать первичный ответ на ЭКР, у 10 условный сигнал также вызывал первичный ответ. На гистограммах эти ответы часто были менее выражены по амплитуде, чем ответы на ЭКР; их латентный период колебался от 10 до 30 мс, а иногда даже больше.

Изменение параметров подкрепления, приводившее к исчезновению первичного ответа на ЭКР, немедленно приводило и к исчезновению первичного ответа на свет, хотя параметры последнего оставались неизменными. Это наблюдалось при изменении как локализации электродов (рис. 65), так и интенсивности ЭКР (рис. 66).

У двух нейронов, отвечавших на ЭКР, мы не наблюдали первичного ответа на свет (рис. 67), а у трех — первичные ответы возникали только на свет и не появлялись на ЭКР (рис. 68). При изменении параметров ЭКР ответы на свет исчезали даже у тех нейронов, которые не отвечали на ЭКР.

Эти наблюдения показывают, что совокупности нейронов, дающих первичные ответы на свет и ЭКР, совпадают не полностью, но вся совокупность ответов на свет детерминирована различными свойствами будущего ЭКР.

Поскольку ответы на свет у отдельных нейронов появляются только при одном определенном будущем ЭКР, в момент, когда

*Рис. 64. Нейрон соматосенсорной коры, воспроизводящий тормозную реакцию по условному сигналу*

На одиночных записях: А — ЭЭГ соматосенсорной коры; Б — нейрограмма; В — мембранный потенциал, Г — отметки: условной вспышки света и электрокожного раздражения. Под каждой записью указан порядковый номер сочетания от момента регистрации нейрона и помещения раздражающих электродов в его тормозное «рецептивное поле». Калибровки: А — 100 мкВ, на Б — 1 мВ, на Г — 100 мс. Усреднение запускается от момента условного сигнала. А — усредненная ЭЭГ-активность; В — усредненные изменения мембранного потенциала; В — гистограмма нейронной активности ( $n=25$ , ширина канала 5 мс)

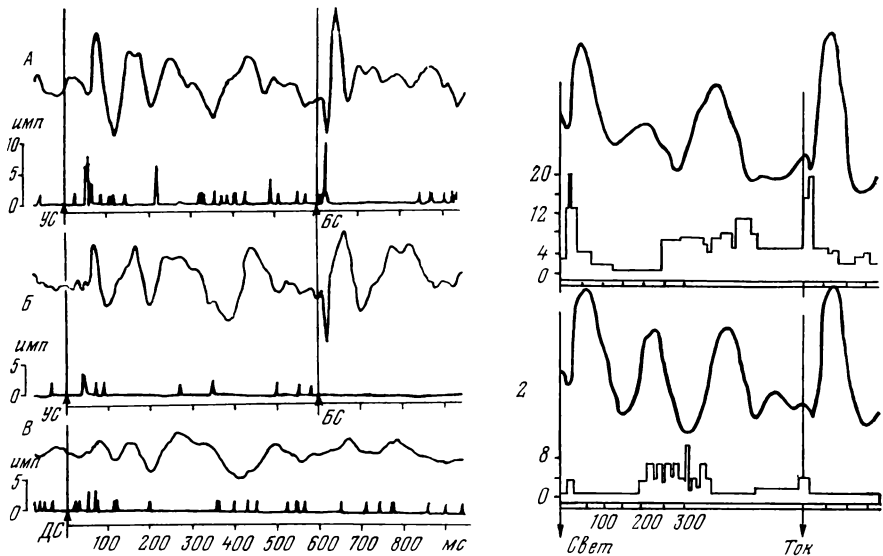


Рис. 65. Зависимость ответа нейрона соматосенсорной коры на условную вспышку света от локализации электрокожного подкрепления

А — первичные ответы на условный (УС) и безусловный (БС) стимулы при раздражении передней контралатеральной лапы, 60 В; Б — отсутствие первичных ответов при перенесении раздражающих электродов на заднюю контралатеральную лапу, 60 В; В — отсутствие реакции на дифференцированную вспышку света (ДС). На А, Б, В; сверху — усредненные вызванные потенциалы в соматосенсорной коре; внизу — перистимульные гистограммы активности нейрона ( $n=25$ , ширина канала 4 мс)

Рис. 66. Зависимость реакций нейрона соматосенсорной коры на условный свет от интенсивности электрокожного подкрепления

На 1 и 2: сверху — вызванные потенциалы (стимулы обозначены стрелками), внизу — постстимульные гистограммы. Ширина канала 4 мс,  $n=25$ . 1 — подкрепляющее электрокожное раздражение наносится в рецептивное поле данного нейрона (контралатеральная задняя лапа), соответствует параметрам рецептивного поля по интенсивности (40 В) и вызывает первичный ответ. При этом условный свет также вызывает первичный ответ; предъявлению электрокожного стимула предшествует поздняя активация нейрона после действия света; 2 — повышение интенсивности электрокожного раздражения до 60 В приводит к несоответствию параметров стимула и рецептивного поля и к торможению нейрона в ответ на ток. При этом в ответе на свет также появляются две фазы торможения: ранняя и предшествующая нанесению тока

в реальной среде ЭКР еще нет, необходимо допустить, что во время первичного ответа на свет ФСП соматических ЭКР нейронов, соответствующие элементам будущего конкретного ЭКР, уже согласованы и в целом соответствуют ЭКР как интегральному фактору.

Понятно, что наличие у нейрона ФСП, соответствующих будущему событию, не исключает наличия ФСП, соответствующих

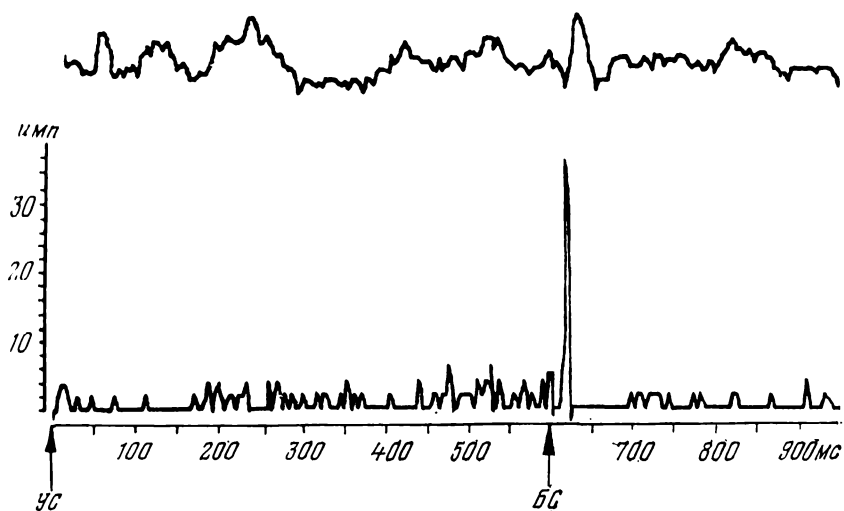


Рис. 67. Отсутствие воспроизведения первичного ответа на ЭКР по условному сигналу у нейрона соматосенсорной коры

Вверху — усредненная ЭЭГ-активность, внизу — гистограмма нейрональной активности при  $n=25$ , ширина канала 4 мс. УС — условная вспышка света, БС — электрошоковое раздражение передней контралатеральной лапы 50 В, 1 мс

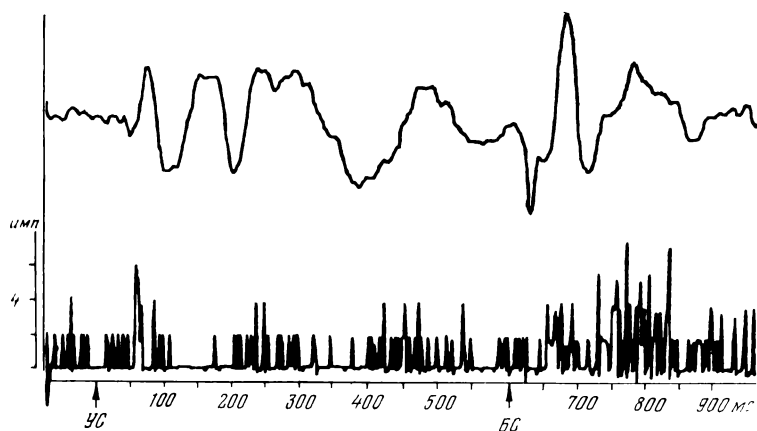
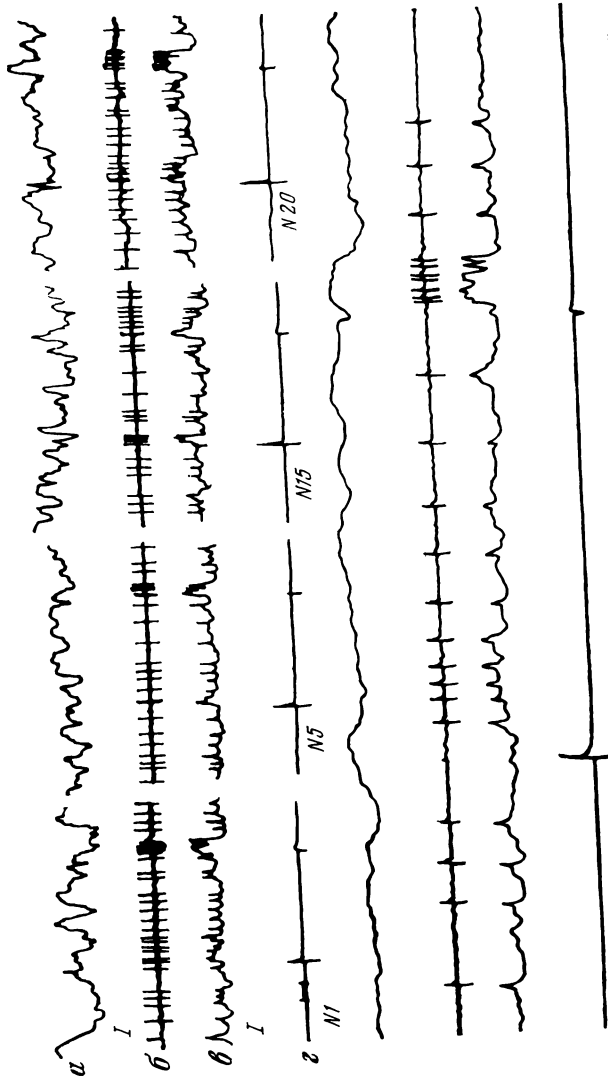


Рис. 68. Первичная активация на условную вспышку света у нейрона соматосенсорной коры, отвечающего на ЭКР поздней активацией

Вверху — усредненная ЭЭГ-активность, внизу — гистограмма нейрональной активности,  $n=15$ , ширина канала 2 мс. УС — условная вспышка света, БС — электрошоковое раздражение задней контралатеральной лапы, 60 В, 1 мс



N 18

Рис. 69. Появление разрядов в негативность ВП на условную вспышку света у нейрона соматосенсорной коры, дающего разряды в негативность ВП на ЭКР  
 а — ЭЭГ соматосенсорной коры; б — нейрограмма; в — мембранный потенциал; г — отметки условной вспышки света и

электрооного раздражения. Под каждой записью номер сочетания от начала ЭКР с новыми параметрами. Калибровки: а — 100 мкВ; в — 1 мВ; г — 100 мс. Сочетание № 18 дано при развертке, увеличенной в 4 раза

реальной соматической среде, «засекаемой» светом. Наши данные показывают, вероятно, что уже в момент первичного ответа оказываются потенцированными только те ФСП, соответствующие реальной среде, которые связаны с ФСП, соответствующими цели. Связь этих полей должна отражать связь отдельных факторов реальной среды с будущим событием.

Таким образом, в формировании совокупности первичных ответов соматических нейронов используется как информация о будущем ЭКР, так и информация о текущем состоянии соматической среды. Разряды в момент первичного ответа отражают степень соответствия реальных свойств среды не просто прошлому опыту, как мы установили в предыдущих экспериментах, а той части прошлого опыта, которая заранее подготовлена в соответствии с целью.

*Разряды в момент негативного компонента ВП на ЭКР* удалось наблюдать у 29 нейронов, из них только у 17 клеток появились ответы на условный сигнал (рис. 69). У 12 нейронов нам не удалось получить ответа на условный сигнал, несмотря на самые различные вариации параметров ЭКР и большие количества сочетаний (рис. 70).

Как правило, реакции на условный сигнал при тех или иных параметрах ЭКР можно было наблюдать у тех нейронов, ответы которых в негативность на ЭКР возникали при различных параметрах раздражений (рис. 71). Ответы на свет не появлялись у тех нейронов, ответы которых на ЭКР выражено зависели от параметров ЭКР (рис. 70, 72). Эти две группы нейронов отличались еще и тем, что при «квазивнутриклеточных» регистрациях у первой группы разряд происходил обычно на фоне деполяризации (рис. 73), в то время как у второй — как правило, на фоне гиперполяризации (рис. 72).

Последнее наблюдение мы приводим только как аргумент в пользу заключения о различии двух совокупностей нейронов, разряжающихся в негативность ВП; происхождение и значение самого этого феномена остаются нам неясными.

Зависимость от интенсивности и длительности ЭКР показывает, что расширение ФСП этих нейронов во время негативности ВП происходит в сторону наибольшего соответствия интегральным характеристикам именно ЭКР. Поскольку у таких нейронов после условного света разряды не появляются, можно предположить, что в момент негативности ВП в условном акте ФСП таких нейронов соответствуют только параметрам будущего (прошлого) ЭКР и не включают ФСП, соответствующие реальной соматической среде, засекаемой светом. Не получая после света синантического притока, соответствующего их полям, эти нейроны не дают разрядов в условном поведенческом акте.

Нейроны, разряды которых в момент негативности ВП на ЭКР появляются при любой интенсивности, длительности и локализации, очевидно, имеют в это время очень расширенные ФСП.



Наличие у таких нейронов разрядов в негативность ВП и после света показывает, что их поля в это время могут соответствовать и параметрам света соматической среды, засекаемой светом.

Ответы на свет у таких нейронов появляются только при определенных параметрах ЭКР (рис. 71), хотя после ЭКР — при всех параметрах. Это показывает, что ФСП таких клеток в момент негативности ВП на свет связаны с ФСП, соответствующими определенному будущему ЭКР.

Таким образом, изменение параметров ЭКР определяет только наличие или отсутствие разрядов соматических нейронов во время негативности ВП на свет, но не число импульсов, не длительность активации. Можно предположить поэтому, что ФСП соматических нейронов в это время соответствуют только одному конкретному будущему ЭКР. В таком случае поля, соответствующие «дискретным» свойствам будущего ЭКР на отдельных нейронах, должны быть также уже согласованы, как и во время первичных ответов.

Позднюю активацию на ЭКР удалось наблюдать у 24 нейронов, из которых активацию на свет удалось вызвать у 20 клеток (рис. 74). Так же как в поведенческом акте, запускаемом ЭКР, поздние активации в ответ на свет составляли наиболее разнородную группу. Часть из них, особенно у нейронов, которые имели и первичные ответы, полностью зависела от ЭКР. Это показано на рис. 74, и особенно на рис. 66. На рис. 66 представлены первичный ответ и поздняя активация на свет, имеющие место при интенсивности ЭКР 40 В. Повышение интенсивности ЭКР до 60 В приводит к исчезновению первичного ответа на ток и к развитию выраженного торможения во время первичного ответа и на месте поздней активации на неизменный свет. Другими словами, как и первичный ответ, поздняя активация развивается или нет в зависимости от параметров будущего ЭКР.

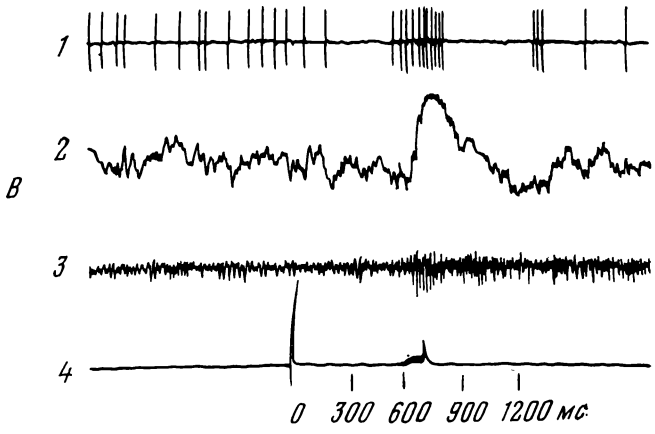
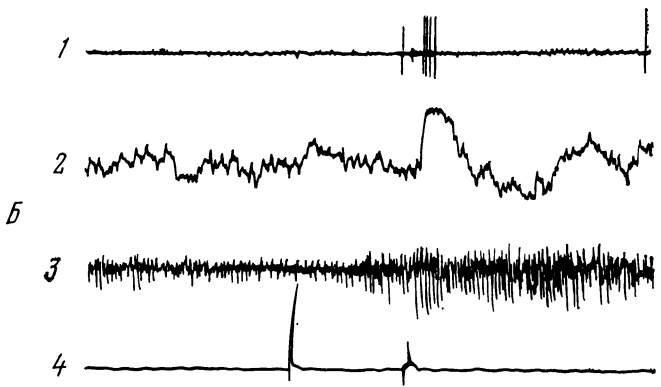
Другая часть поздних активаций, так же как и в ответах на ЭКР, оказалась связанной с ЭМГ-активацией. Эта связь проявлялась и в случае «межсигнальных» ЭМГ-активаций (рис. 75).

Наконец, третья часть поздних активаций, соответствующих наиболее точному использованию информации о реальной среде при действии ЭКР, по условному сигналу, вероятно, не воспроизводится вообще (рис. 76). На этом рисунке показан нейрон,

*Рис. 70. Отсутствие реакции на условный сигнал у нейрона, активация которого во время негативности ВП на ЭКР зависит от длительности электрокожного раздражения*

А — первое сочетание; Б — 38-е сочетание, длительность электрокожного подкрепления 50 мс; В — 80-е сочетание, длительность электрокожного подкрепления увеличена до 100 мс.

1 — импульсная активность нейрона; 2 — ЭЭГ соматосенсорной области коры; 3 — ЭМГ шейных мышц; 4 — отметки света и ЭКР



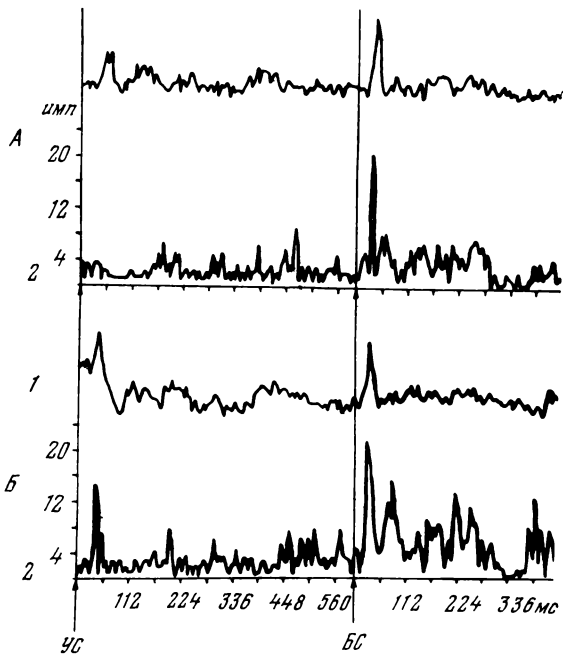


Рис. 71. Появление реакции в негативность ВП на условную вспышку света у нейрона соматосенсорной коры при изменении параметров электрокожного раздражения

1 — усредненный вызванный потенциал; 2 — постстимульная гистограмма. Ширина канала — 4 мс,  $n=25$ .

Электрокожное раздражение передней контралатеральной лапы: А — 40 В, 100 мс; Б — 70 В, 1 мс

активность которого в ответ на ЭКР зависела и от локализации, и от интенсивности, и от длительности ЭКР. На условный сигнал у него наблюдался только намек на первичный ответ. Вероятно, эти нейроны в условном поведенческом акте имели ФСП, полностью детерминированные свойствами будущего ЭКР, причем не связанные с ФСП реальной среды. Не получая соответствующей информации из внешней среды, они не разряжались в функциональной системе условного поведенческого акта.

Интересно отметить, что нейроны, активирующиеся при выключении ЭКР, вероятно, воспроизводят эту активацию по условному сигналу (два наблюдения), что выявляется только при анализе индивидуальных записей. При суммации, за счет непостоянства временных параметров условной активации, нейроны оказываются ареактивными (рис. 77). Функциональные синаптические поля нейронов во время активаций такого рода могут соответствовать, по-видимому, не модели ЭКР, а модели его от-

сутствия, т. е. действительной цели оборонительного поведения. При малом числе наблюдений этот вопрос остается открытым.

Подводя итоги этим двум сериям экспериментов, в целом можно сказать, что цели как в предпусковой интеграции, так и в каждом системном процессе представлены теми функциональными синаптическими полями, активация которых привела бы к результату. Информация же о текущем состоянии среды представлена реальной активацией той части этих функциональных синаптических полей, которая соответствует реальной среде. В отличие от информации о реальной среде, которая подвергается анализу и синтезу во время системных процессов поведенческого акта, информация о цели с самого начала, и, вероятно, даже в предпусковой интеграции представлена сразу в «интегральном виде».

Это позволяет предполагать, что будущее событие или цель представлена потенциацией *всех* соответствующих конкретной цели ФСП, в то время как внешняя среда активирует только *некоторые* из них. Поскольку формирование целостного отражения предметной среды путем согласования ФСП, соответствующих отдельным элементам среды, осуществляется, вероятно, только на множестве тех нейронов, ФСП которых уже согласованы в соответствии с конкретной целью, то это может приводить к активации только тех элементов, разрядная деятельность которых, и следовательно, их элементарные физиологические функции оказываются согласованными для достижения конкретного результата в конкретной среде.

#### *Вовлечение различных областей мозга в функциональную систему поведенческого акта*

Различные виды энергетических воздействий целостных предметов на организм воспринимаются различными специализированными рецепторами, имеющими преимущественные морфологические связи с определенными структурами мозга. Это обстоятельство, а также многочисленные клинические наблюдения обусловили тенденцию связывать функции обработки определенных видов информации с определенными областями мозга. Согласно этим представлениям, зрение, например, осуществляется зрительным анализатором, а слух — слуховым и т. д. Здесь, как нам кажется, произошло смешение различных аспектов анализа деятельности нервной системы.

Как отмечал П. К. Анохин, «в аспекте проблемы локализации надо различать функцию субстрата, ткани и функцию организма, имеющую всегда свою архитектуру, свою сложную интеграцию» (1940, с. 33). С этих позиций, например, зрение, т. е. использование зрительной информации для организации поведения, есть, безусловно, функция только всего организма, т. е. системная

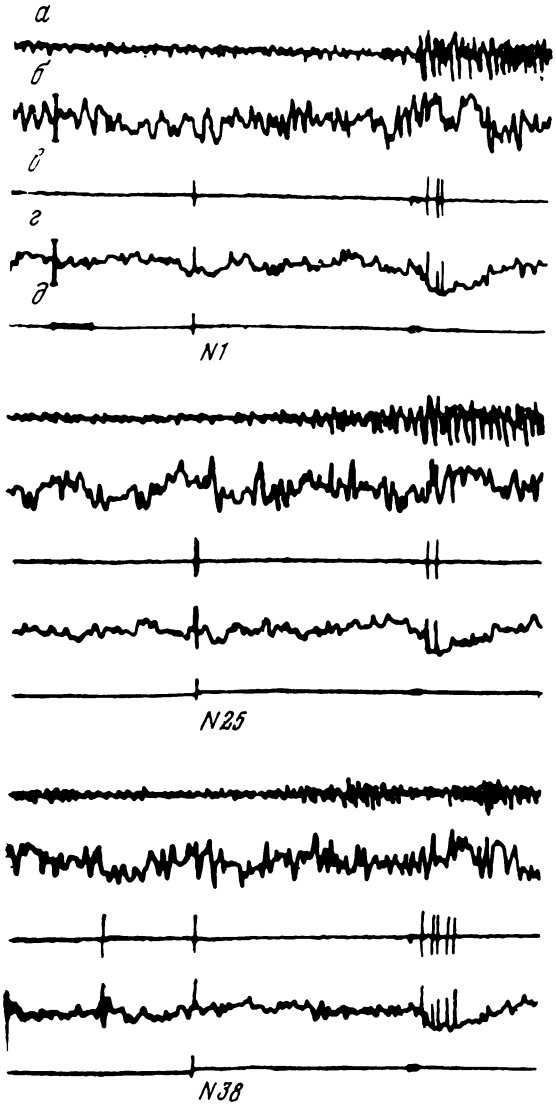
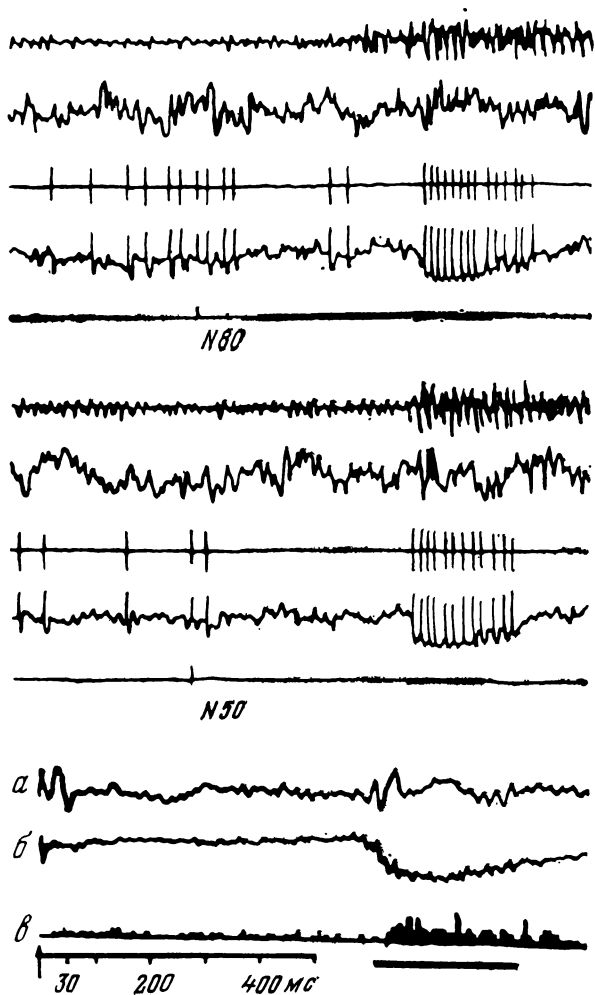


Рис. 72. Отсутствие активации в ответ на условную вспышку света у нейрона соматосенсорной коры, ответ которого на электрокожное раздражение зависит от длительности последнего и возникает во время гиперполяризации

На одиночных записях: а — ЭМГ шейных мышц; б — ЭЭГ соматосенсорной коры; в — нейнограмма; г — мембранный потенциал; д — отметки условной вспышки света и электрокожного раздражения. Под каждой записью указан номер сочетания. После 30 сочетаний интенсивность ЭКР увеличена с 20 до 50 В, после 70 сочетаний длительность увеличена с 20 до 200 с. Калибровка: б — 10 мВ, г — 1 мВ, д — 100 мс. Усреднение запускается от момента нанесения условного стимула. а — усредненная ЭЭГ-активность; б — усредненный мембранный потенциал; в — гистограмма нейрональной активности. Ширина канала 5 мс,  $n=25$



функция. В то же время каждая структура выполняет в системе специфические физиологические функции, определяемые спецификой ее связей. Эти физиологические функции должны, вероятно, описываться физиологическими терминами «влияний» на другие структуры.

Не вдаваясь в проблему локализации функций, отметим только, что физиологическая специфика той или иной структуры определяется, очевидно, не постоянством «входов», которые используются в различном поведении по-разному, а постоянством «выходов». Разряды одного и того же элемента определенной структуры,

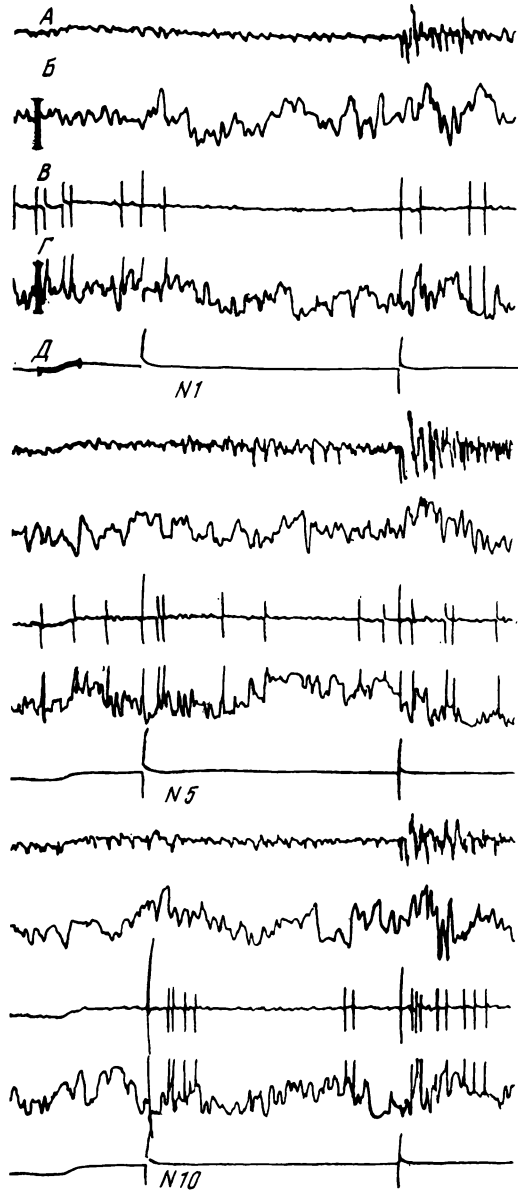
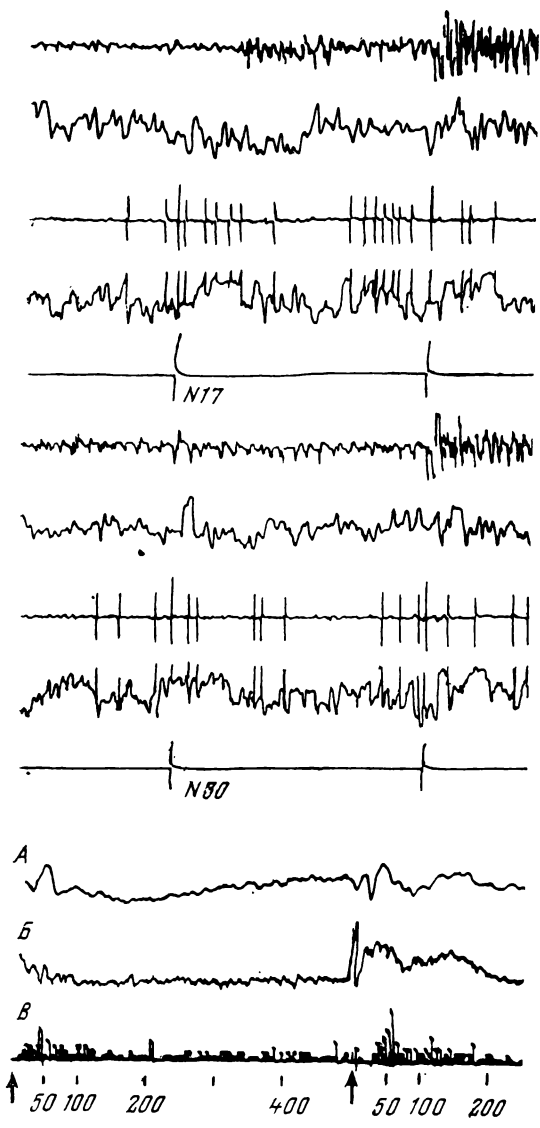


Рис. 73. Воспроизведение по условному сигналу разрядов нейрона соматосенсорной коры в негативность ВП, возникающих на деполаризации

На одиночных записях: А — ЭМГ шейных мышц; Б — ЭЭГ соматосенсорной коры; В — нейрограмма; Г — мембранный потенциал; Д — отметки света и электроножного раздражения. Под каждой записью указан нг-лер сочетания. Калибровка:



Б — 100 мкВ, Г — 1 Мв, Д — 100 мс. Усреднение запускается от момента нанесения условной вспышки света; а — усредненная ЭЭГ-активность; б — усредненный мембранный потенциал, в — гистограмма нейрональной активности;  $n=25$ , ширина канала 5 мс



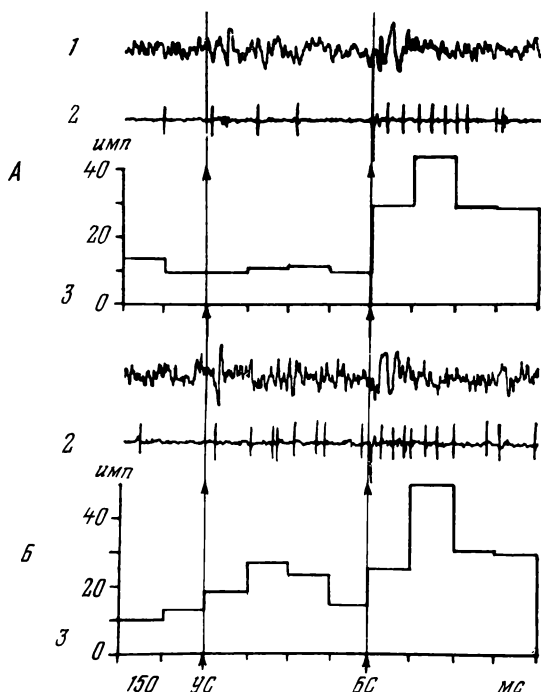


Рис. 74. Появление поздней активации у нейрона соматосенсорной коры в ответ на условную вспышку света при изменении параметров электрокожного раздражения

1 — ЭЭГ; 2 — нейрограмма; 3 — перистимульная гистограмма;  $n=15$ , ширина за-  
 нала 150 мс. А — электрокожное подкрепление наносится на заднюю контралатеральную лапу, 80 В; Б — раздражающие электроды сдвинуты на 5 см дистальнее

в силу постоянства его эфферентных связей всегда имеют постоянное физиологическое значение вне зависимости от того, по какому поводу они появляются.

Вопрос об использовании или неиспользовании постоянной физиологической функции конкретного нейрона в том или ином поведении решается в системных процессах поведенческого акта. Приспособление организмов именно к предметной среде требует организации физиологических функций в соответствии с информацией именно о предметах, которая всегда полимодальна.

В поведенческом акте каждый нейрон «дробит» все воздействия из внешней среды не в соответствии с той или иной энергией этих воздействий, а в соответствии с опытом использования в поведении собственной физиологической функции, так как имеет только те ФСП, при активации которых его активность когда-либо была полезной для выживания. Эти ФСП могут соответствовать (в общем случае) любым модальностям внешних воздей-

ствий, так как обуславливают активацию нейрона при поступлении синаптического притока по многим «межцентральному» путям. Это не исключает, конечно, возможности различных значений или «весов» различных входов на отдельном нейроне, однако целенаправленное использование физиологической функции нейрона в поведении возможно только при учете всех влияний, организованных в соответствии с предметной внешней средой.

Та или иная модальность воздействий среды может быть представлена частью всего ФСП нейрона и, следовательно, может выступить как часть информации о целостном предмете.

Как показывают экспериментальные данные, элементы, образующие функциональную систему поведенческого акта, расположены фактически во всех областях мозга, имеющих специфическое морфологическое строение и связи. От параметров будущего ЭКР в условном поведенческом акте зависит активность не только нейронов соматосенсорной коры, но и зрительной коры, а также нейронов ретикулярной формации и других структур. Это не противоречит представлениям о специфической физиологической функции каждой области, но показывает, что функциональные синаптические поля специфических «зрительных» или ретикулярных нейронов формируются при участии информации о будущем событии, которая не исчерпывается, вероятно, параметрами ЭКР, но включает все воздействия из внешней среды во время нанесения ЭКР.

Таким образом, уже во время предпусковой интеграции функциональные синаптические поля различных нейронов организованы в связи с будущими событиями во всех «модальностях».

В предпусковой интеграции функциональные синаптические поля соответствуют всем способам достижения цели. Попытаемся представить себе, как происходит сокращение этих полей, или «степеней свободы», в системных процессах поведенческого акта, запускаемого условным светом.

В момент первичного ответа, т. е. через 10—20 мс после пускового стимула, разряды одновременно возникают у нейронов самых различных областей мозга. Как показывают исследования К. Тоуама е. а. (1973), первичные ответы в зрительной коре появляются у нейронов, имеющих как простые, так и сложные зрительные рецептивные поля по аналитической номенклатуре.

Эти поля соответствуют, вероятно, только частям всех ФСП нейронов зрительной коры; другие части этих ФСП могут соответствовать другим модальностям среды, «засаеваемой» вспышкой света, поскольку, как мы видели, первичный ответ зрительного нейрона зависит от многих факторов.

В соматосенсорной коре ФСП нейронов во время первичного ответа содержат, вероятно, части, соответствующие элементам реальной соматической ситуации во время света. В ретикулярной формации первичный ответ специфически связан с биологическим знаком активации (Шевченко, 1976а).

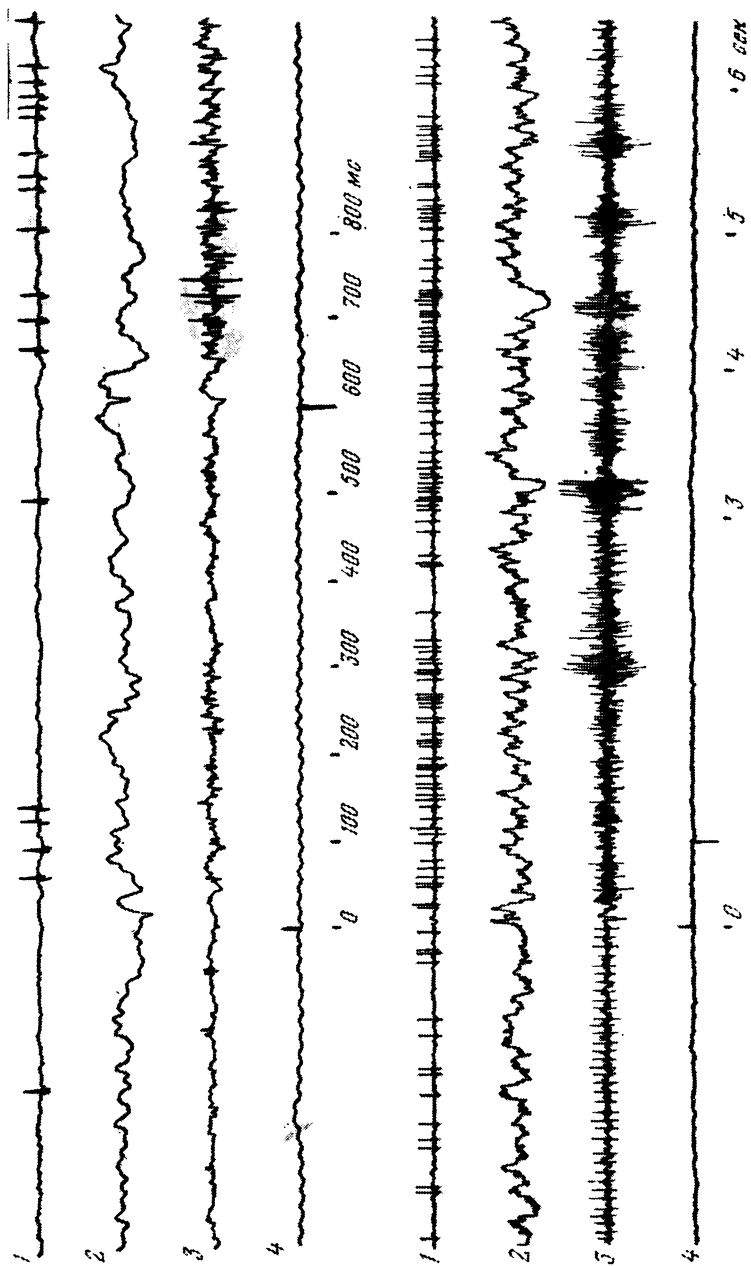


Рис. 75. Воспроизведение по условному сигналу активации нейрона, начинающийся в момент поздней позитивности ВП и связанной с ЭМГ-реакцией

А — 35-е сочетание; Б — тот же нейрон при малой скорости

развертки (показана связь разрядов нейрона не только с условной и безусловной, но и со «спонтанными» ЭМГ-активациями). 1 — нейронная активность; 2 — ЭЭГ соматосенсорной коры; 3 — ЭМГ передней лапы; 4 — отметка счета (вверх) и электроокожного раздражения (вниз)

0 100 200 300 400 500 600 700 800 мс

0 100 200 300 400 500 600 700 800 мс

0 100 200 300 400 500 600 700 800 мс

0 100 200 300 400 500 600 700 800 мс

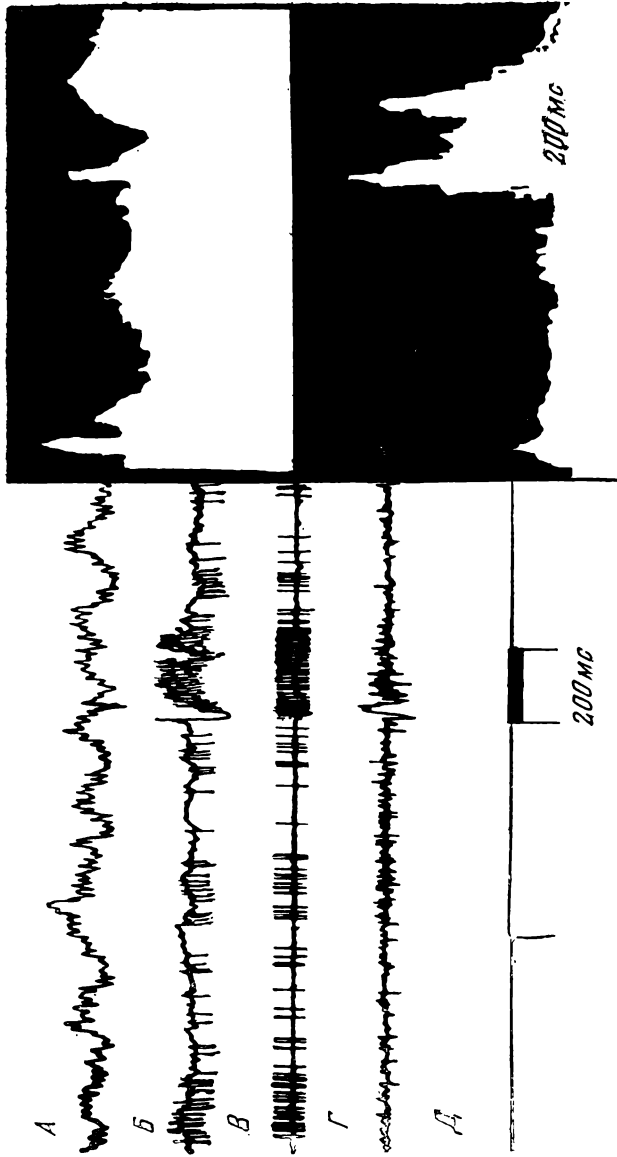
0 100 200 300 400 500 600 700 800 мс

0 100 200 300 400 500 600 700 800 мс

Рис. 76. Отсутствие условной активации у нейрона соматосенсорной коры, повидная активация которого отражает длительность электрокожного раздражения

А — ЭЭГ соматосенсорной коры; Б — местный потенциал, записанный с микроэлектрода; В — нейронаграмма; Г — ЭМГ мышц

передней латеральной кисти света и электрокожного раздражения длительностью 200 мс. Справа вверху — усредненная ЭЭГ-активность, внизу — гистограмма нейрональной активности,  $\eta=25$ , ширина канала 4 мс. Фотографии с экрана ЛИ-256



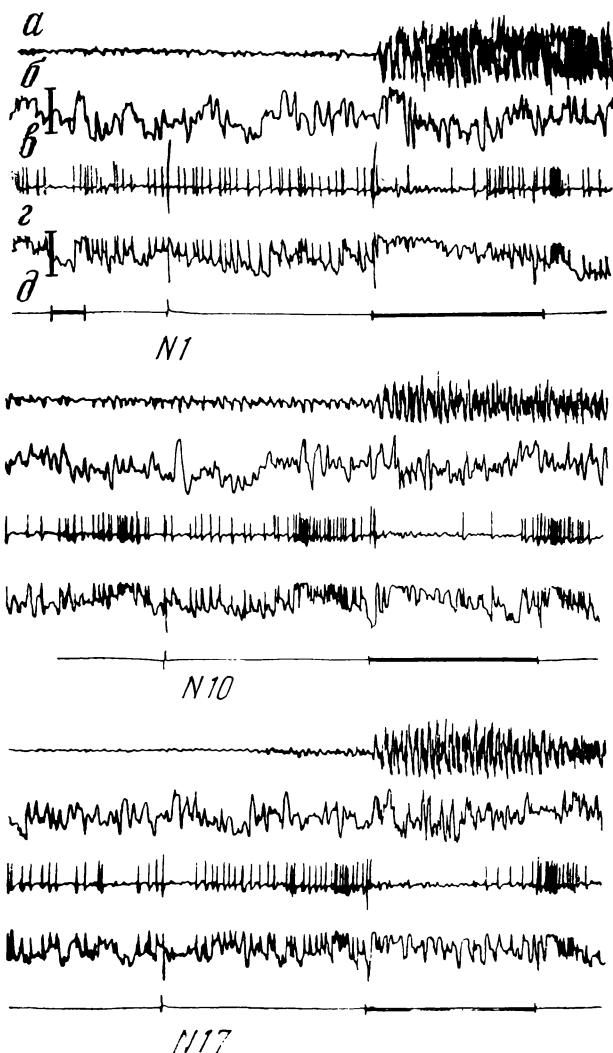
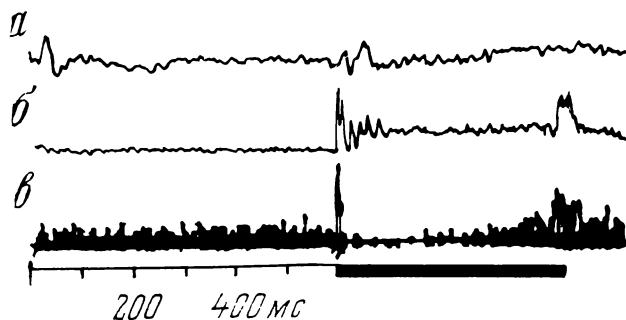
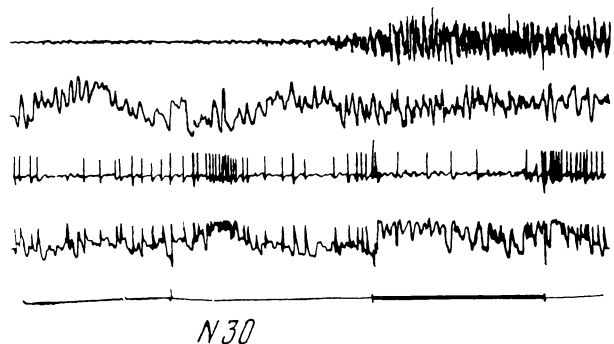
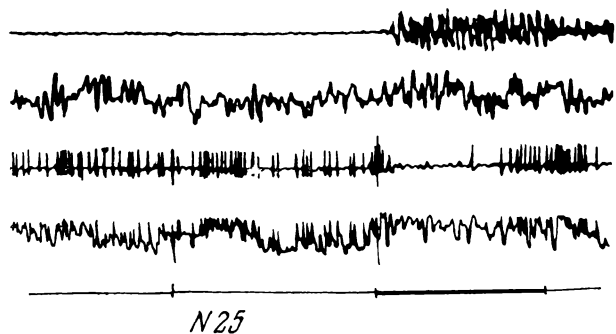


Рис. 77. Возникновение поздней активации на условную вспышку света у нейрона соматосенсорной коры, дающего на электрокожное раздражение «кофф-реакцию»

На одиночных записях: а — ЭМГ шейных мышц; б — ЭЭГ соматосенсорной коры; в — нейрограмма; г — мембранный потенциал; д — отметки условной вспышки света и электрокожного раздражения длительностью 500 мс. Под каждой записью указан номер сочетания. Калибровки: б — 100 мВ, г — 1 мВ, д — 100 мс. Усреднение запускается от момента условного стимула: а — усредненная ЭЭГ-активность, б — усредненный мембранный потенциал, в — гистограмма нейрональной активности;  $n=25$ , ширина канала 5 мс. Непостоянство латентного периода нивелирует условную реакцию при усреднении



Кроме зависимости первичных ответов ретикулярных нейронов от оборонительной или пищевой мотивации, к этому предположению приводит следующее наблюдение. У части нейронов ретикулярной формации первичный ответ возникает как на условный свет, так и на ЭКР (рис. 78); у другой части он наблюдается только на дифференцировочный свет (ослабленный в четыре раза) и на ЭКР, в то время как на условный свет отсутствует (рис. 79). Дифференцировочный свет и ЭКР, имеют, по-видимому, только одно свойство, объединяющее их и отличающее от условного сигнала: дифференцировочный свет и ЭКР временно прекращают ожидание следующего ЭКР, в то время как условный усиливает это ожидание и, следовательно, усиливает страх.

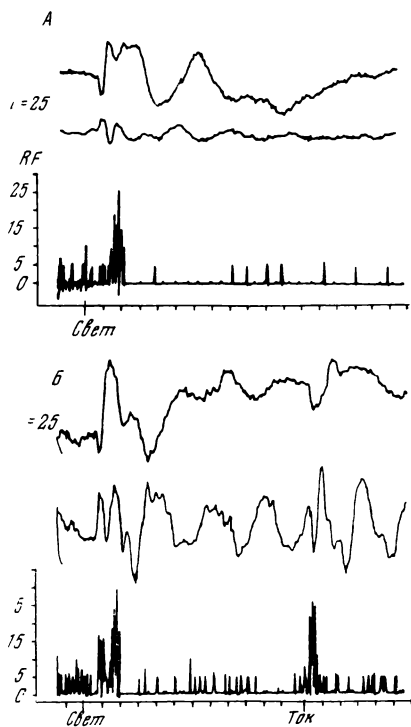


Рис. 78. Воспроизведение первичного ответа на ЭКР по условному сигналу у нейрона ретикулярной формации, отвечающего на свет до выработки разрядами в негативность ВП

А — до сочетаний, Б — в сочетаниях с 1-го по 25-е. Вверху — усредненный ВП в зрительной коре и РФ; внизу — постстимульная гистограмма;  $n=25$ , ширина канала 4 мс. Между светом и ЭКР — 600 мс

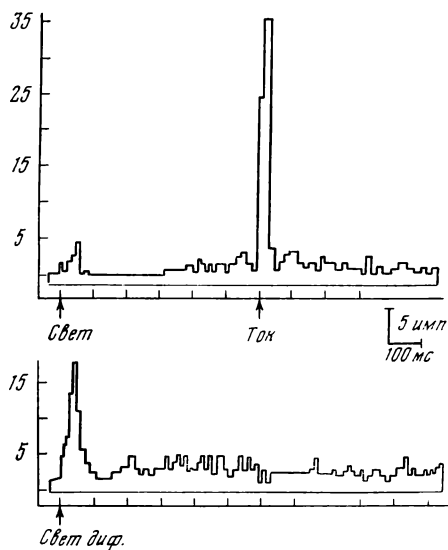


Рис. 79. Первичные ответы ретикулярного нейрона на ЭКР и на дифференцировочный свет

Вверху: постстимульная гистограмма в 25 сочетаниях света с ЭКР (задняя лапа, 90 В, 1 мс); внизу: при 25 предъявлениях дифференцировочного света. Ширина канала 4 мс

Таким образом, первичные ответы одной части нейронов ретикулярной формации связаны с ослаблением страха или «оборонительной» активации, а другой части — с ее усилением.

ФСП ретикулярных нейронов соответствуют, вероятно, очень сложным комплексам элементов среды, тем не менее и в этой структуре во время первичного ответа наблюдается избирательная активация нейронов с определенными функциями, «дробящими» среду в соответствии с опытом использования специфической активирующей физиологической функции ретикулярной формации в разных формах поведения.

С одной стороны, совокупность первичных ответов содержит «лишние» элементы, так как в предпусковой интеграции представлены функциональные синаптические поля, соответствующие многим способам достижения цели. С другой стороны, эта совокупность недостаточна для достижения одной цели, так как совокупит не все необходимые для достижения цели элементы, а только те, функциональные синаптические поля которых оказались сопоставимыми с элементами среды в момент пускового стимула. Таким образом, совокупность всех первичных ответов во всех структурах мозга отражает извлечение из памяти такой интеграции физиологических функций, которая частично избыточна, а частично недостаточна для одного способа достижения цели.

Афферентный сигнал может вызывать и включать в афферентный синтез коротколатентные ответы (15—30 мс) и нейронов двигательной коры (Воронин, Эрохи, 1971; Бюзер, Эмбер, 1964), и мозжечка (Фанарджан, 1972), и нейронов спинного мозга (Buchwald e. a., 1961), однако это не ведет к координированному движению, так как в этот момент еще не достигнут необходимый уровень согласованности физиологических функций элементов и не функционирует общемозговой системный механизм «программы действия», в рамках которого только и могут быть использованы в поведенческом акте физиологические моторные механизмы.

Изменение функциональных синаптических полей нейронов происходит под воздействием изменяющейся мотивации и обстановки постоянно, поэтому любое воздействие из внешней среды вызывает отдельные импульсы, которые составляют постоянную «фоновую» импульсацию как афферентных волокон (Iggo, 1963), так и многих нейронов, ничем не отличающуюся от «первичных» разрядов. Пусковой стимул отличается от всех остальных воздействий, вероятно, тем, что соответствующие ему функциональные синаптические поля имеются у той совокупности нейронов, которые другими частями своих ФСП согласованы относительно цели. Поэтому в реальном поведении его появление означает момент, когда определенные элементы внешней среды во многих модальностях одновременно совпадают со свойствами заранее подготовленных и согласованных ФСП.



В искусственных условиях независимого появления пускового стимула от остальной обстановки выявление первичного ответа в различных областях выглядит как «широко генерализованный» спайк. В этих условиях в генерации первичного ответа в различных областях главную роль играют согласующие влияния, запущенные именно пусковым стимулом, но поступающие к различным нейронам не с периферии, а разными «межцентрными» путями. Поскольку функциональные синаптические поля определенной совокупности нейронов в предпусковой интеграции согласованы, «фугальные» и «ассоциативные» влияния достигают только определенной совокупности нейронов, у которых спайки появляются как результат относительно случайного совпадения создаваемых этими влияниями ФСП и свойства обстановки, «застигнутой» пусковым стимулом.

Индифферентные сигналы, активируя соответствующие им функциональные синаптические поля немногих клеток, вызывают относительно локальные процессы (Olds e. a., 1972), так как функциональные синаптические поля основной массы нейронов оказываются несогласованными по отношению к цели. Если же, однако, функциональные синаптические поля в предпусковой интеграции весьма широки и соответствуют большому числу событий, как это наблюдается, например, при высокой мотивированности, или, напротив, если функциональные синаптические поля сужены и очень точно подстроены друг к другу, как это имеет место в «предстартовых» состояниях, то достаточно лишь частичного совпадения свойств внешней среды с ФСП для запуска всей системы. Этот механизм лежит, вероятно, в основе «ошибочного» поведения как при повышенной мотивации, так и при динамическом стереотипе.

Сама возможность генерализации первичных спайков хорошо выявляется при хлоралозовом наркозе, когда ФСП многих нейронов оказываются согласованными, по-видимому, просто за счет их расширения до размеров анатомических синаптических полей. Под хлоралозой, как известно, афферентный стимул вызывает коротколатентные и практически синхронные ответы во многих структурах мозга.

Появившиеся во время первичного разряда спайки распространяются, естественно, в соответствии с морфологией связей разрядившихся нейронов. Эти влияния конвергируют на нейронах следующего «временного» порядка, разряжающихся во время негативности ВП вне зависимости от того, реагировали ли эти нейроны во время первичного ответа. Как мы видели, ФСП нейронов в эту фазу значительно отличаются от ФСП во время первичного ответа. Эти изменения необходимо связать с поступлением к нейрону определенной комбинации первичных разрядов.

Поскольку в соответствии с морфологией афферентных связей каждого нейрона эти комбинации включают влияния, поступающие из самых различных областей мозга, то ФСП нейронов во

время негативности формируются с учетом самой различной информации, извлеченной во время первичного ответа. За счет этого ФСП нейронов во время негативности, как показывают наши эксперименты, оказываются в соответствии с определенной специфической совокупностью элементов среды, что ведет уже к частичному переводу продолжающей поступать разномодальной внешней информации в организацию внутренних процессов.

Согласно развиваемым здесь предположениям, взаимная конвергенция различных влияний на нейронах во время негативности представляет собой афферентный синтез. Выходные спайки, появляющиеся в результате этой конвергенции, соответствуют принятию решения. Поскольку к отдельным клеткам, расположенным в различных областях мозга, во время негативности конвергируют различные совокупности влияний, то и афферентный синтез, и решение оказываются специфичными по составу для различных областей и даже нейронов. Решение становится общим и согласованным при последующей конвергенции всех этих импульсов на тех же и других нейронах во время следующего такта — реализации программы и акцептора результатов действия, когда интеграция достигает стадии исполнения.

Конвергенция разрядов, возникших во время негативности, на нейронах следующего «временного» порядка изменяет функциональные синаптические поля этих нейронов, как показывают приведенные выше эксперименты, в различных направлениях, но в целом — в направлении более дробной связи с элементами среды, что, вероятно, связано с началом функционирования уже согласованных отдельных subsystem физиологического уровня. Совокупность разряжающихся элементов во время поздних активаций уже необходима и достаточна для достижения конкретного результата в конкретной среде.

Поздние активации наблюдаются как в зрительной, так и в соматосенсорной областях коры, а также и в ретикулярной форме (Шевченко, 1976б), и естественно, в моторной коре (Evarts, 1966, 1972). Эти активации связаны уже с переводом организации процессов в организме в новую организацию элементов среды, т. е. в достижение реального результата. Этот перевод достигается за счет работы согласованных в предшествующих, «ощемозговых», стадиях отдельных физиологических subsystem с собственными системными механизмами. Анализ иерархической организации subsystem физиологического уровня не входит в нашу задачу.

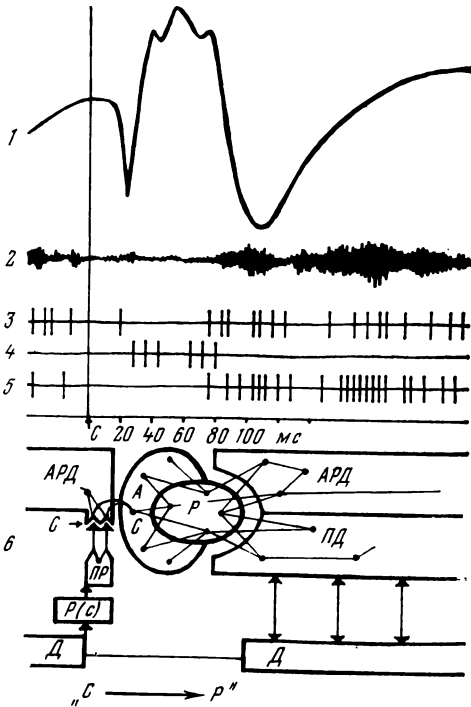
Рассмотренная выше гипотетическая схема нейрональных механизмов системных процессов элементарного поведенческого акта представлена на рис. 80. Последовательные стадии развития системы пришлось изобразить на ней в виде разрядов различных нейронов; и в нижней части схемы дивергенция и конвергенция в разные стадии организации могут быть восприняты как поступательный процесс в сети нейронов.

В действительности схема призвана показать, что во время разных стадий организации в систему вовлекаются различные совокупности нейронов, но ни о каком «поступательном движении возбуждения» речи быть не может.

При поведенческом акте процессы, последовательно протекающие в какой-либо структуре, оказываются локальными проявлениями последовательно развертывающихся общемозговых системных процессов, каждый из которых одновременно захватывает различные структуры и нейроны. Локальные и частные процессы, включаемые в систему поведенческого акта, протекают только в рамках системных процессов, и только в рамках системных процессов отдельные нейроны выполняют свои частные функции в системе в соответствии с их афферентными и эфферентными морфологическими связями.

Рис. 80. Гипотетическая схема корреляции компонентов вызванного потенциала и соответствующих реакций нейронов с узловыми механизмами функциональной системы элементарного поведенческого акта

- 1 — вызванный потенциал мечающая время начала на пусковой стимул; реализации программы  
2 — электромиограмма, действия;



- 3 — нейрон, реагирующий первичным ответом и поздней активацией;  
4 — нейрон, отвечающий в негативность вызванного потенциала;  
5 — нейрон, дающий только позднюю активацию;  
6 — схема узловых механизмов функциональной системы элементарного поведенческого акта в континууме поведения:  
АРД — акцептор результатов действия;  
С — сличение параметров реального стимула (результата) и его «опережающего отражения»;  
ПР — параметры результата;  
Р(с) — результат предыдущего поведения (он же пусковой стимул);  
Д — действие,  
АС — афферентный синтез;  
Р — принятие решения;  
ПД — программа действия;  
«С—Р» — интервал «стимул — реакция».

Точки, соединенные линиями внутри «блоков», призваны отразить конвергенцию и дивергенцию импульсов, появляющихся в разные фазы формирования функциональной системы поведенческого акта

Единая временная организация процессов в различных структурах мозга ни в коем случае не исключает специфичности физиологических функций отдельных структур мозга и отдельных нейронов; во время общесистемных процессов каждая структура и каждый нейрон реализуют свою собственную специфическую функцию, определяемую спецификой его свойств и связей. Единая временная организация означает только, что отдельные структуры и нейроны функционируют не сами по себе, а регламентированы общесистемными процессами, чем и достигается взаимодействие огромного множества элементов — высшая форма согласованности их физиологических функций, или «степеней свободы».

Активность и частная функция одного и того же нейрона могут быть использованы в разных системных процессах — как в механизмах интегрирования, так и в исполнительных механизмах. Нейроны с афферентными и эфферентными частными функциями в пределах одного системного процесса разряжаются одновременно. Следовательно, в поведенческом акте физиологические механизмы анализа стимула и механизмы формирования действия используются одновременно при развитии единых для всего организма системных процессов. При осуществлении поведения имеет место последовательность только системных процессов, а не «возбуждения» афферентных и эфферентных структур, разделенных морфологически всего несколькими «синаптическими задержками», которые могли бы объяснить лишь единицы миллисекунд сдвига между началом системных процессов в разных областях.

## МЕХАНИЗМЫ ВОВЛЕЧЕНИЯ ОТДЕЛЬНОГО НЕЙРОНА В ФУНКЦИОНАЛЬНУЮ СИСТЕМУ ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА

### *Механизмы генерации целенаправленного паттерна*

Все изложенное выше убеждает, как нам кажется, в том, что процессы на уровне нейрона являются отражением общесистемных процессов поведенческого акта целостного организма. Проблема детерминации активности отдельного нейрона — это проблема соотношения элемента и всей системы. До сих пор мы рассматривали эти соотношения с точки зрения системы, однако сами системные процессы образованы процессами элементарного уровня, поэтому те же соотношения необходимо рассматривать и с «точки зрения» элемента.

Целенаправленная активность элементов в функциональной системе поведенческого акта обусловлена целенаправленными изменениями их функциональных синаптических полей, о чем мы вынуждены были судить лишь косвенно, по показателю их импульсного «выхода». Об изменении ФСП трудно судить даже при внутриклеточной регистрации, так как активация через любые синаптические входы дает качественно одинаковый ВПСП.

Непосредственное установление на мембране нейрона «мозаики» синапсов, к активации через которые нейрон чувствителен в тот или иной момент, в настоящее время методически невозможно, так же как невозможно непосредственное установление всей совокупности терминалей, приносящих импульсы к нейрону в тот или иной момент. Однако некоторые сведения об организации функционального синаптического поля нейрона можно получить, изменяя его состояние с помощью микроионофоретического подведения биологически активных веществ. В аналитических экспериментах этим методом показано, например, что рецептивные поля периферических и центральных нейронов при ионофоретической аппликации некоторых веществ значительно изменяются (Zieglgänsberger, Herz, 1971; Zieglgänsberger e. a., 1971; Wallingford e. a., 1973; Hess, Murata, 1974; Sillito, 1974, 1975).

Задача следующей серии наших экспериментов состояла в том, чтобы попытаться выяснить организацию процессов на уровне отдельного нейрона, обуславливающую его вовлечение в функцио-

нальную систему поведенческого акта. Поскольку это вовлечение осуществляется через участие нейрона в тех или иных системных процессах, задача заключалась в том, чтобы выяснить механизмы генерации целенаправленного паттерна разрядов нейрона в поведенческом акте.

Из аналитических данных известно, что генерация спайковой активности нейроном определяется не только текущей синаптической активацией, но и состоянием нейрона, под которым обычно понимаются возбудимость, состояние генераторных механизмов, наличие пейсмекеров и т. д. (Bullock, 1961; Соколов, 1969, 1974; и др.). Известно также, что только некоторые синаптические влияния, конвергирующие к нейрону, оказываются «детонаторными», т. е. вызывающими генерацию спайка, в то время как другие, «интеграторные», только модулируют чувствительность нейрона к активации через определенные детонаторные синапсы (Андерсен, Ломо, 1967). Например, влияния, возникающие при раздражении гипоталамуса, могут модулировать ответы нейронов зрительной коры на адекватную стимуляцию (Хаутин, 1973).

Разрядная деятельность нейрона, его частная функция, оказываются, таким образом, под постоянным влиянием интеграторных синаптических воздействий от других элементов системы. Эти постоянно изменяющиеся в условиях поведения интеграторные влияния и создают переменное «интегративное состояние» (Анохин, 1974а) каждого отдельного нейрона.

Как и весь поведенческий акт, целенаправленный паттерн отдельного нейрона должен быть результатом афферентного синтеза. Однако если на уровне целого организма в афферентном синтезе взаимодействуют «мотивация», «память», «обстановочная афферентация» и «пусковой стимул», т. е. факторы, характеризующие поведенческий акт и организм как целое, то на уровне отдельного нейрона афферентный синтез выступает уже в виде взаимодействия «молекулярной памяти» и конвергирующих к отдельному нейрону синаптических влияний, предельный состав которых определяется специфическими морфологическими связями данного нейрона. Если интегративная деятельность мозга состоит в том, чтобы из взаимодействия компонентов афферентного синтеза создать целенаправленный поведенческий акт, то интегративная деятельность нейрона заключается в том, чтобы из взаимодействия гетерогенных синаптических влияний и памяти создать «целенаправленный» паттерн активности, содействующий достижению цели всего поведенческого акта (Анохин, 1974а).

На уровне целого организма мотивация, память и обстановочная афферентация создают предпусковую интеграцию уже до действия стимула. На уровне отдельного нейрона эта предпусковая интеграция отражается в определенном интегративном состоянии нейрона, проявляющемся по отношению к системе определенными функциональными синаптическими полями. Если на уровне цело-

го организма целенаправленный поведенческий акт есть результат взаимодействия пусковой афферентации и предпусковой интеграции, то на уровне нейрона целенаправленный паттерн оканчивается результатом взаимодействия синаптической активации, поступающей к нейрону после стимула, и функционального синаптического поля, подготовленного интегративными влияниями до стимула. Синаптические влияния, поступающие к отдельному нейрону непосредственно после стимула, уже организованы в пространственно-временной паттерн той же предпусковой интеграцией, поэтому для изучения взаимодействия синаптических влияний и интегративного состояния нейрона мы и использовали непосредственное изменение с помощью ионофоретически подводимых веществ состояния только одного отдельного нейрона. В силу локальности ионофоретического воздействия оно, естественно, не могло изменить всю предпусковую интеграцию и организацию синаптического притока к данному нейрону.

Эксперименты совместно с Б. Н. Безденежных проведены на 20 бодрствующих кроликах по той же методике, которая была использована в предыдущей серии: вспышка света через 600 мс подкреплялась электрокожным раздражением. Регистрация импульсной активности осуществлялась четырехканальными стеклянными микроэлектродами, изготовленными по методике В. П. Белого и В. В. Шерстнева (1973). Регистрирующий канал заполнялся 3М КСl, остальные каналы заполнялись 1—2-молярными растворами L-глутамата, ГАМК, атропина или ацетилхолина. Вещества подводились к регистрируемому нейрону токами 5-50 нА в течение всей серии из 20—25 сочетаний (15—20 мин). В качестве контроля действия каждого вещества между сериями сочетаний с форе́зом проводились серии сочетаний без форе́за.

Ниже будут приведены результаты анализа активности 70 нейронов. Сначала мы рассмотрим изменения под действием форе́за реакций этих нейронов на электрокожное раздражение, а затем сопоставим изменения активности этих нейронов в условном и безусловном поведенческих актах.

На электрокожное раздражение отвечали тем или иным паттерном 29 нейронов. Из них 3 нейрона давали первичный ответ, у 5 фазы активности совпадали только с негативной волной вызванного потенциала, и только поздние активации давали 6 нейронов. Кроме того, 15 нейронов имели многофазные реакции: у 2 разряды наблюдались в течение всех фаз вызванного потенциала; у 1 — первичный ответ и разряд в негативную фазу вызванного потенциала; 3 нейрона давали первичный ответ и фазу поздней активации; у 9 ответ был представлен негативной фазой и фазой поздней активации. Остальные (18) нейроны на электрокожное раздражение не отвечали или давали тормозную реакцию (23 нейрона).

Из 29 нейронов, которые отвечали той или иной фазной реакцией на электрокожное раздражение, действие L-глутамата было

исследовано на 22 нейронах, ГАМК — на 13, действие атропина — на 6 и ацетилхолина — на 3 нейронах.

Об изменении состояния нейрона при действии фторетически подводимых веществ можно было судить по изменению их фоновой активности. Как и в экспериментах других авторов (Salmoiraghi, Stefanis, 1967; Curtis, Crawford, 1969), глутамат всегда облегчал фоновую активность, ГАМК во всех случаях угнетала ее вплоть до полного устранения, атропин угнетал ее у 5 нейронов и у 1 не изменял, ацетилхолин у 1 нейрона облегчал и у 2 угнетал.

Все примененные вещества могли изменять паттерн вызванной реакции нейронов. Эти изменения состояли как в устранении всех реакций или отдельных фаз паттерна, так и в появлении новых фаз, причем вновь появившиеся фазы также совпадали с теми или иными компонентами вызванного потенциала.

Глутамат изменил реакцию у 19 нейронов из 22; в случае однофазных реакций облегчал ответ у 2 нейронов, подавлял или устранял ответ у 4 (рис. 81) и не изменял у 1; в случае многофазных реакций облегчал все фазы у 3, устранял все фазы у 1 и не изменял ответ у 2 нейронов. У 5 нейронов на разные фазы паттерна глутамат действовал по-разному: при устранении одной фазы облегчал или не изменял другую. В четырех случаях глутамат «создавал» новые фазы паттерна (рис. 82).

Таким образом, несмотря на однозначное активизирующее действие глутамата на фоновую активность, его влияние на паттерн вызванного ответа при электрокожном раздражении оказывается значительно разнообразнее, причем только у 5 нейронов из 22 изменения фона и реакции можно считать однонаправленными.

ГАМК вызывала столь же разнообразными эффекты. На фоне ее подведения однофазные ответы угнетались или устранялись у 4 нейронов и у 1 ответ не изменялся. На разные фазы 3 нейронов с многофазной реакцией ГАМК оказала однозначное влияние: подавляла или устраняла все фазы активации (рис. 83). На разные фазы паттерна 4 других нейронов ГАМК оказывала неоднозначное влияние: облегчала одну фазу и угнетала другую. У 1 нейрона ГАМК «создавала» первичный ответ, устранив исходную фазу поздней активации (рис. 82).

Атропин у первого нейрона с однофазным ответом устранял ответ и не изменял фоновую активность, у второго — угнетал и фоновую активность, и ответ. У всех 4 нейронов с многофазной реакцией он угнетал фоновую активность. Однозначное угнетающее действие атропина на фазы паттерна отмечалось у 2 нейронов с многофазной реакцией (рис. 84). Неоднозначное действие атропина на разные фазы паттерна было отмечено у 2 других нейронов: облегчение негативной фазы и устранение поздней активации у одного нейрона; устранение первичного ответа при сохранении поздней активации — у другого. У одного нейрона на фоне действия атропина «создавался» первичный ответ (рис. 82).



Ацетилхолин у одного нейрона не изменял фоновую активность, но угнетал однофазный ответ, у другого — угнетал и фоновую активность, и исходный ответ, однако создавал новую фазу (рис. 85). Действие ацетилхолина было исследовано только на одном нейроне с двухфазным ответом: под действием ацетилхолина негативная фаза ответа не изменялась, а поздняя активация исчезала (фоновая активность угнеталась).

Таким образом, действие одного и того же холинэргически подводящего вещества на фоновую активность и на разные фазы

Рис. 81. Повышение фона и устранение первичного ответа, вызванного электрокожным раздражением при действии L-глутамата

А — до фореза, Б — во время форетического подведения L-глутамата (10 нА, 6 мин). Постстимульные гистограммы (ширина канала 24 мс), над гистограммами — усредненные вызванные потенциалы,  $n=15$

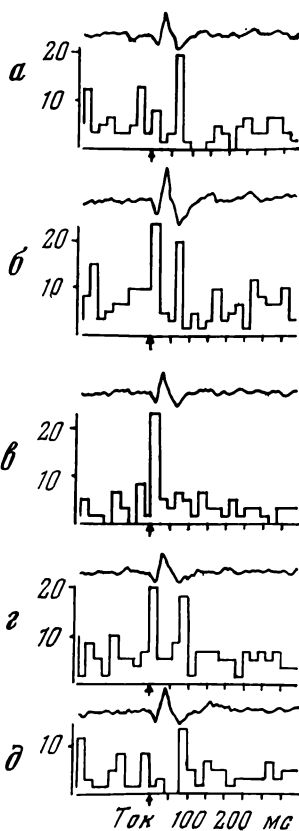
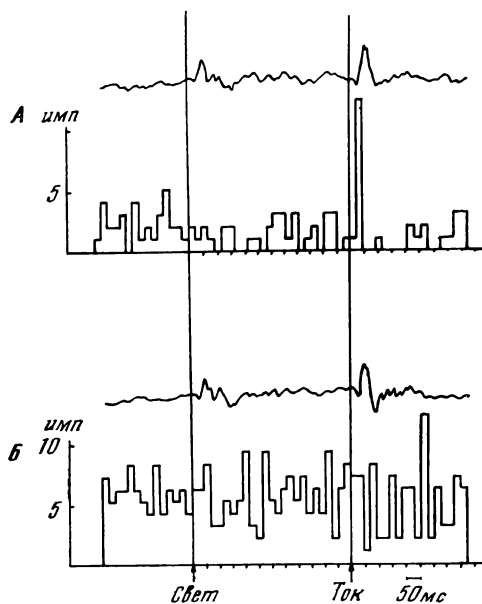


Рис. 82. Сравнение эффектов разных веществ на паттерн ответа нейрона, вызванного электрокожным раздражением

а — исходный ответ нейрона — поздняя активация; б — L-глутамат (12 нА, 14 мин) не изменяет позднюю активацию, но «создает» первичный ответ; в — ГАМК (+10 нА, 13 мин) устраняет исходную фазу поздней активации, но на фоне его действия появляется первичный ответ; г — на фоне действия атропина (+20 нА, 12 мин) к исходной фазе поздней активации «добавляется» первичный ответ; д — контрольная серия после выключения ионофореза атропина. Обозначения те же, что на рис. 81,  $n=25$ , ширина канала 24 мс

паттерна ответа отдельного нейрона может быть различным. При этом в шести случаях изменения вызванных реакций нейронов состояли в возникновении новых фаз паттерна, также соответствующих компонентам вызванного потенциала.

Из 12 фазнореагирующих нейронов, на которых были испытаны два и более веществ, у 7 нейронов различные вещества совершенно по-разному изменяли паттерн реакции. Например, на рис. 84 представлен нейрон, у которого исходный паттерн — «первичный ответ с поздней активацией» — на фоне действия глутамата изменялся на разряды в негативную фазу; на фоне действия ГАМК реакция нейрона стала тормозной, а на фоне действия атропина нейрон стал ареактивным.

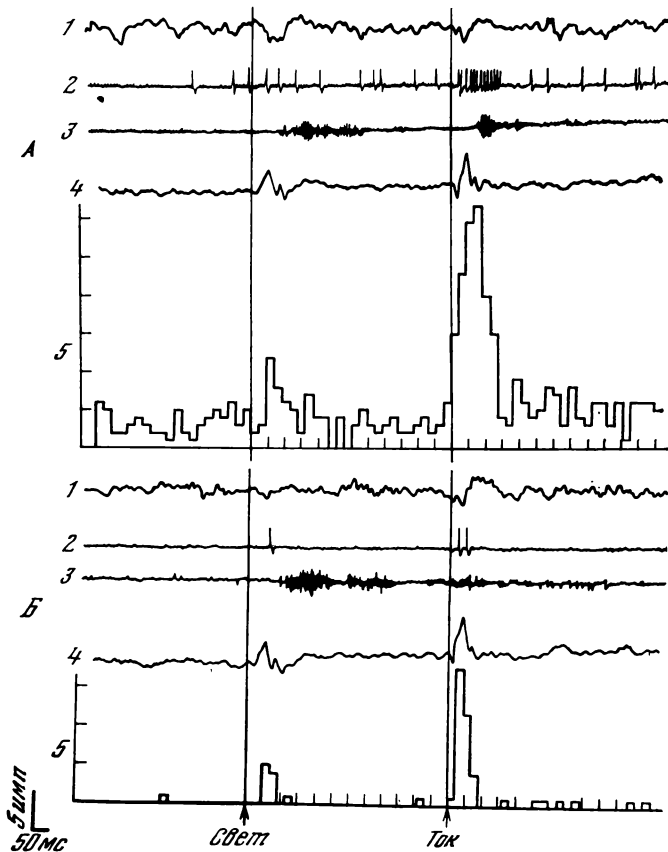


Рис. 83. Угнетение фоновой активности и всех фаз активации нейрона под влиянием ГАМК

1 — ЭЭГ соматосенсорной области коры; 2 — нейрограмма; 3 — ЭЭГ; 4 — усредненные вызванные потенциалы ( $n=25$ ); 5 — постстимульные гистограммы, ширина канала 24 мс,  $n=25$ . А — до действия ГАМК, Б — на фоне действия ГАМК

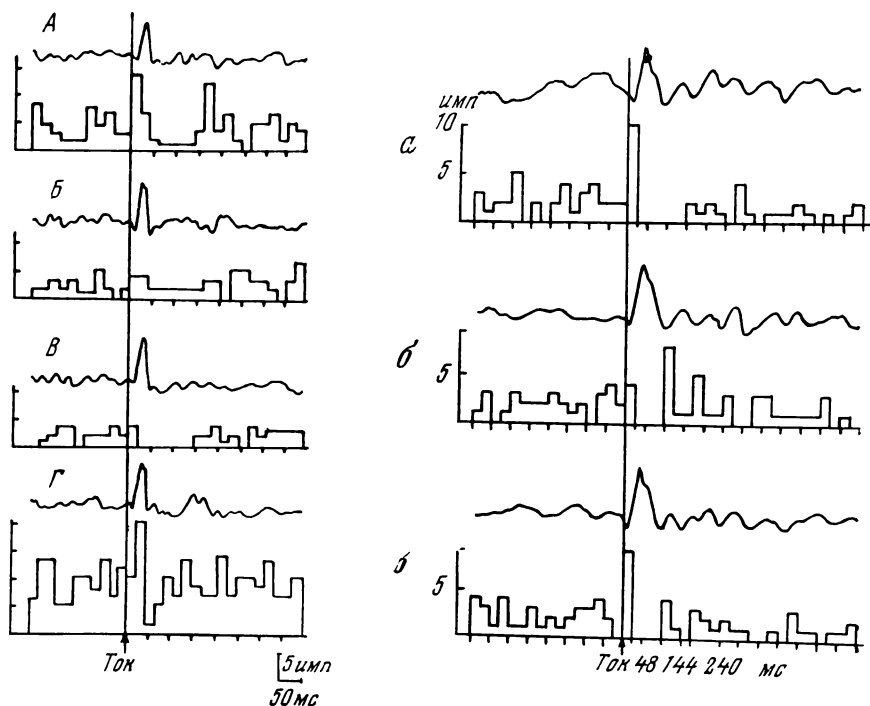


Рис. 84. Сравнение эффектов атропина, ГАМК и глутамата на ответ нейрона, вызванный электрокожным раздражением

А — исходная реакция нейрона (первичный ответ и поздняя активация); Б — устранение ответа на фоне действия атропина (+25 нА, 8 мин); Б' — вытормаживание ответа на фоне действия ГАМК (+10 нА, 7 мин); Г — устранение исходных фаз и появление новой фазы (негативная фаза) на фоне действия L-глутамата (-15 нА, 8 мин),  $n=15$ , на гистограммах ширина канала 24 мс

Рис. 85. Появление новой фазы в ответе нейрона на фоне микроионофоретического подведения к нему ацетилхолина

а — исходная реакция нейрона — первичный ответ; б — на фоне действия ацетилхолина первичный ответ устраняется, но появляется фаза поздней активации; в — контрольная серия сочетаний,  $n=10$ , ширина канала 24 мс

Таким образом, изменения состояния нейрона и его функциональных синаптических полей, вызываемые различными биологически активными веществами, достаточно специфичны.

При анализе механизмов формирования паттерна активности нейрона в целостном поведенческом акте необходимо иметь в виду, что в силу синхронности процессов в различных структурах мозга и единой временной организации интегративных процессов в функциональной системе поведенческого акта синаптические влияния, поступающие к отдельному нейрону непосредственно

после стимула, уже организованы в пространственно-временной паттерн. Однако возможность с помощью фторетического подведения веществ к нейрону изменять паттерн его активности таким образом, что при этом возникают дополнительные фазы паттерна, показывает, что при включении нейрона в определенную функциональную систему к нему поступает синаптических влияний больше, чем возникает реальных фаз ответного паттерна. ))

Таким образом, мы еще раз убеждаемся, что ответный паттерн детерминирован не только организацией приходящих после стимула синаптических влияний, но и избирательной эффективностью только некоторых из них, составляющих функциональное синаптическое поле нейрона. Этот вывод согласуется и с нашими предыдущими заключениями, и с фактами изменения рецептивных полей нейронов при фторетической аппликации к ним биологически активных веществ.

Анализ чувствительности к подводимым веществам отдельных элементов паттерна позволяет только констатировать, что во время каждой фазы функциональные синаптические поля изменяются при действии нескольких веществ. Так из 9 нейронов, у которых мы могли наблюдать первичный ответ, у 7 он изменился при фореze не только одного, но двух и даже трех веществ, по-разному изменяющих фоновую активность (рис. 82). У разных нейронов первичный ответ был чувствителен к различным веществам. Поскольку синаптические влияния опосредованы теми или иными медиаторами и изменения функционального синаптического поля специфичны для разных форезируемых веществ, постольку изменение первичного ответа при действии разных веществ говорит о полимедиаторном характере синаптической активации в момент первичного ответа. ||

Если согласиться с распространенной точкой зрения (Орлов, 1974; Шерстнев, 1971; Marsden, 1973; Spehlman e. a., 1974a, b), согласно которой нейроны различных структур мозга продуцируют и используют для синаптической передачи различные медиаторы, то логично заключить, что не только первичный ответ всей совокупности нейронов, но и, возможно, первичный ответ отдельного нейрона создается при конвергенции к нему возбуждений из многих различных источников. Это заключение уже было сделано нами ранее на основании других данных. То же относится и к разрядам в негативность, и к фазе поздней активации.

Тот факт, что разные фазы паттерна могли быть по-разному чувствительны к одному и тому же веществу, говорит о различии функциональных синаптических полей нейронов во время различных системных процессов и по нейрохимическому критерию.

Поскольку изменение состояния нейрона под влиянием того или иного вещества приводит не к хаотической реакции, а к устраниению или появлению дополнительных, но всегда соответствующих тем или иным компонентам вызванного потенциала фаз

паттерна, можно заключить, что состояние нейрона само по себе не приводит к генерации спайков, а влияет на выходной паттерн, только избирательно изменяя эффективность синапсов, составляющих динамичное функциональное синаптическое поле, в то время как инициация фаз осуществляется фазным синаптическим притоком.

Как известно, синаптические влияния, поступающие к нейрону, вызывают два рода эффектов: «интеграторные», связанные с изменением состояния нейрона, и «детонаторные», вызывающие генерацию спайков. Согласно П. Андерсену и Т. Ломо (1967), интеграторные влияния приходят к дистальным отделам дендритов, в то время как детонаторные — ближе к соме. Это предполагает морфологическую фиксированность интеграторных и детонаторных связей между нейронами. П. Г. Костюк (1974) считает, что тонические и фазические влияния различаются исключительно по функционально-динамическим характеристикам и влияния из различных источников на данный нейрон могут быть как детонаторными, так и интеграторными.

Поскольку влияния, вызывающие разряд нейрона, также изменяют его состояние, как и те влияния, которые разряда не вызывают, мы считаем более оправданным различать не влияния, а их эффекты, полагая, что любое воспринимаемое нейроном влияние окажет интеграторный эффект, в то время как генерация спайков будет зависеть от всей совокупности влияний и других условий.

В норме то или иное состояние нейрона и избирательная эффективность, или «детонаторность», определенных синапсов связаны, по-видимому, с соответствующими интеграторными эффектами всех влияний на отдельный нейрон со стороны других элементов целостной интеграции. В наших экспериментах избирательная эффективность в качестве детонаторных только некоторых синаптических входов и, следовательно, паттерн ответа нейрона могли определяться постоянными интеграторными влияниями, созданными мотивацией страха и оборонительной активацией, которые всегда появляются в ситуации нанесения ноцицептивных стимулов. Поскольку мотивационные влияния избирательны и вызывают только те состояния нейрона, которые в прошлом опыте вели к достижению приспособительного результата всей системы (Анохин, 1968, 1974а; Судаков, 1971), эффективными оказываются только те синапсы, активация которых привела бы к целенаправленной активации нейрона, содействующей достижению этого приспособительного результата. Хотя при электрокожной стимуляции к нейрону конвергирует множество экзогенных влияний, реальный паттерн возникает как результат избирательной активации нейрона только через определенные эффективные синапсы, что и предопределяет появление «целенаправленного» паттерна реакции в ответ на текущую синаптическую активацию и участие нейрона в тех или иных системных

процессах поведенческого акта. Нейрон, таким образом, выступает не как сумматор, а как «организатор» поступающих к нему влияний: из организации приходящих влияний, слабо соответствующей цели, он создает более полно соответствующую цели организацию разрядов во времени.

Для объяснения взаимодействия различных синаптических влияний на отдельном нейроне в настоящее время могут быть привлечены две точки зрения. Согласно одной из них, единственной формой взаимодействия синаптических влияний является их суммация на мембране нейрона. Согласно другой точке зрения, интегративная деятельность нейрона не ограничивается суммированием мембранных потенциалов: отдельные синаптические процессы вызывают специфические химические изменения в синаптических областях, которые интегрируются в изменение метаболизма всего нейрона и через изменение метаболизма оказывают специфическое влияние на эффективность других синаптических входов, использующих различные медиаторы.

Эта межсинаптическая интеграция, являясь отражением на уровне отдельного нейрона всей межнейронной интеграции, приводит, в свою очередь, к межмолекулярной интеграции, которая является предметом фиксации в молекулярных механизмах памяти (Анохин, 1974; Маттиес, 1973, 1974; Huttunen, 1973).

Форетическое подведение вещества, блокируя или облегчая активацию нейрона по некоторым входам, вызывает, конечно, очень сложную перестройку синаптического входа, что может быть связано также с различными пресинаптическими эффектами и с теми или иными его влияниями на соседние элементы. Тем не менее форетически подводимые вещества, такие, как глутамат и ГАМК, всегда однозначно изменяют фоновую активность, что можно рассматривать как показатель изменения возбудимости нейрона вне зависимости от того, за счет какого конкретного механизма оно достигнуто. Если принять суммационную гипотезу, то нужно заключить, что изменения фона и реакции должны быть однонаправленными, что обычно и наблюдается при изменении мембранного потенциала нейронов с помощью поляризации (Кабурнеева, 1971). Однако, как отмечают многие авторы, при подведении к нейрону биологически активных веществ изменение фоновой активности часто не коррелирует с изменением реакции (Кожечкин, Жадина, 1973; Шмидт и др., 1974; Hess, Murata, 1974). В наших опытах глутамат, деполяризующий мембрану (Krnjević, 1970; Bernardi e. a., 1972), повышал фоновую активность, но мог устранить весь ответ или одну из фаз ответа, а ГАМК, гиперполяризующая мембрану (Krnjevic, 1970; Altman e. a., 1973), почти полностью блокируя фоновую активность, могла значительно облегчить вызванную реакцию нейрона (рис. 86). Вместе с тем разные вещества, даже одинаково изменяя фоновую активность, могли совершенно по-разному изменять паттерн реакции нейрона. Разнонаправленность изменений фоно-

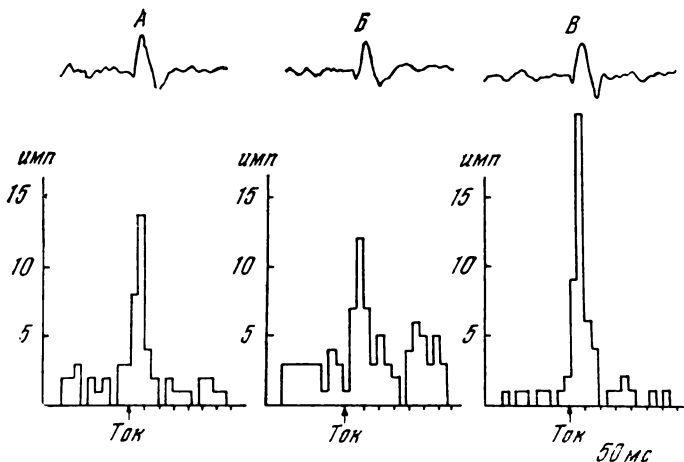
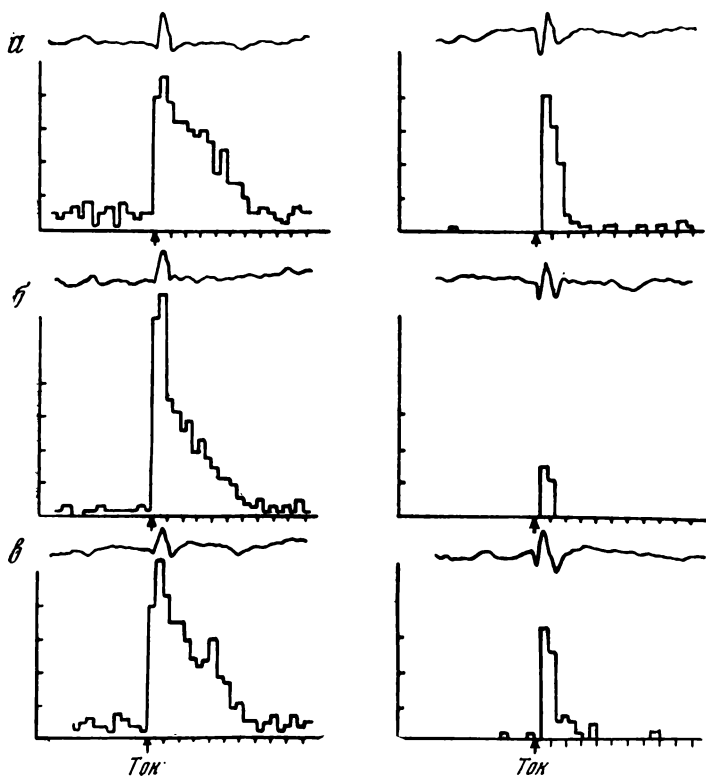


Рис. 86. Сравнение эффектов L-глутамата и ГАМК на ответ нейрона, вызванный электрокожным раздражением

А — исходный ответ нейрона содержит негативную фазу; Б — на фоне действия L-глутамата к исходной фазе добавляется дополнительная фаза поздней активации; В — на фоне действия ГАМК исходная реакция нейрона облегчается, а фоновая активность угнетается. На гистограммах ширина канала 24 мс,  $n=20$

вой активности и вызванной реакции, а также отдельных фаз реакции нейрона при действии одного и того же вещества, по нашему мнению, не может быть объяснена простой суммацией мембранных потенциалов, вызванных форетической и натуральной синаптической активациями.

В рамках суммационной гипотезы эта разнонаправленность могла бы быть объяснена с помощью дополнительных предположений о том, что различные составляющие синаптического притока при действии одного и того же вещества изменяются по-разному. Однако такие предположения кажутся нам искусственными, так как при действии глутамата, деполяризующего мембрану и во всех случаях повышающего фоновую активность, отсутствие изменения реакции пришлось бы объяснить тем, что повышение возбудимости нейрона «скомпенсировано» пропорциональным уменьшением синаптического притока, в то время как блокирование реакции (как, например, на рис. 82) пришлось бы связать с блокированием только одной группы синапсов, причем выделенной не по морфологическому критерию, а по временному функциональному. Аналогично и при действии ГАМК, например в случае, представленном на рис. 86 и 87, пришлось бы предполагать необъяснимое усиление синаптического притока при действии универсального тормозного вещества, причем это усиление синаптического притока оказывается так велико, что преодолевает даже значительное снижение возбудимости нейрона.



**Рис. 87. Зависимость эффекта ГАМК на ответы нейрона от параметров электрокожного раздражения**

Слева — ответы нейрона на электрокожное раздражение передней контралатеральной лапы, 15 В, 1 мс. *а* — исходный ответ нейрона состоит из негативной фазы и фазы поздней активации; *б* — ГАМК (+6 нА, 14 мин), угнетая фоновую активность, облегчает негативную фазу и угнетает фазу поздней активации; *в* — контрольная серия, справа — ответы нейрона на электрокожное раздражение задней контралатеральной лапы, 30 В, 1 мс. *а* — исходный ответ нейрона представлен негативной фазой; *б* — ГАМК (+6 нА, 14 мин), угнетая фоновую активность, угнетает и негативную фазу ответа; *в* — контрольная серия сочетаний. Ширина канала 24 мс,  $n=20$

Эти допущения оказываются излишними, если предположить, что постоянная форетическая активация или блокада некоторых синаптических входов, кроме изменения мембранного потенциала, трансинаптически приводит к повышению эффективности одних и одновременно к снижению эффективности других синапсов, активируемых непосредственно после стимула.

Поскольку различные синаптические входы могут быть опосредованы различными медиаторами (Орлов, 1974; Сахаров, 1974), разнонаправленное действие одного и того же вещества на эффективность этих входов можно объяснить изменением чувстви-



ности нейрона к разным медиаторам. В соответствии с интегративной гипотезой это избирательное изменение чувствительности необходимо связать с изменением общего внутринейронного метаболизма, вызванным влиянием фторетически подводимого вещества.

Так как различные вещества могут по-разному изменять паттерн реакции нейрона, можно заключить, что изменение метаболизма, вызванное фторетической аппликацией вещества, достаточно специфично, т. е. специфична связь между активацией определенного функционального синаптического поля, метаболическими изменениями внутри нейрона и новым функциональным синаптическим полем — новой организацией эффективных синапсов.

Это специфическое соответствие, по-видимому, определяется молекулярными процессами в протоплазме нейрона и составляет «субстрат памяти нейрона».

Таким образом, интегративное состояние нейрона оказывается опосредованным нейрохимическими механизмами. Общая гипотетическая схема соотношения нейрофизиологических процессов на уровне отдельного нейрона и нейрохимических процессов представляется следующим образом: при включении нейрона в преддусловную интеграцию отдельные интеграторные синаптические влияния вызывают специфические химические изменения в субсинаптических областях, которые интегрируются в изменение метаболизма всего нейрона, и через изменения метаболизма оказывают специфические влияния на эффективность синапсов, использующих различные медиаторы. Вероятно, нейрон «узнает» определенную интеграцию синаптического притока как организацию медиаторов.

В настоящее время существует уже несколько гипотез относительно связи между синаптической активацией, молекулярными процессами в протоплазме нейрона и импульсным выходом нейрона (Анохин, 1974; Matthies, 1973, 1975; Маттиес, 1974). Конкретные межмолекулярные механизмы интеграции выходят за пределы компетенции нейрофизиолога. Нам важно лишь подчеркнуть, что на всех уровнях этой иерархии отбор отдельных механизмов в функциональную систему целостного поведенческого акта осуществляется по единому эволюционному принципу, а именно по критерию их содействия достижению полезного приспособительного результата, в конечном счете выживания организма. Вся эта иерархия интеграций, которую можно продолжить в обоих направлениях (в сторону «памяти молекулы» и в сторону «памяти организма»), устанавливается при формировании функциональной системы поведенческого акта во время пробных поведенческих актов и фиксируется полезным приспособительным результатом.

В соответствии с общей направленностью интегративной деятельности нервной системы на сокращение «степеней свободы»

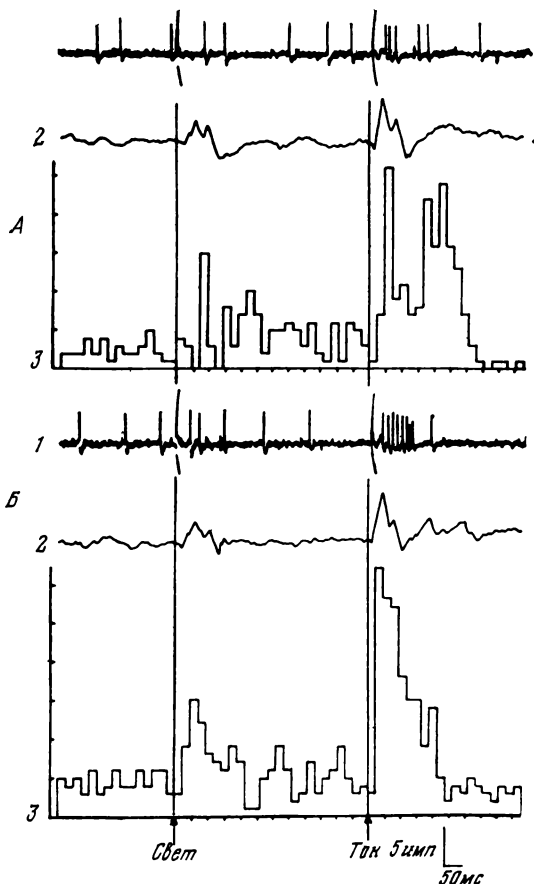
и выбор одного поведенческого акта из многих возможных интегративная деятельность нейрона состоит в сокращении «степеней свободы» времени появления разрядов и выборе одного паттерна ответов из многих возможных (Анохин, 1974). На основании представленных фактов и литературных данных можно предположить, что сокращение «степеней свободы» разрядов нейрона достигается на основе общего «принципа соответствия». Этот принцип проявляется уже на периферии и состоит в том, что ответы нейронов возникают только при соответствии свойств стимула и свойств периферического рецептивного поля. В представленных выше экспериментах этот принцип проявляется в том, что, хотя после действия электрокожного стимула к нейрону конвергирует множество синаптических влияний, реальный паттерн возникает как результат соответствия между «эндогенно» (за счет метаболических механизмов) эффективными и реально активируемыми синапсами. Все это приводит к тому, что в функциональную систему вовлекаются нейроны, совокупность элементарных функций которых соответствует цели и реальной информации, и из памяти извлекаются поведенческие акты, соответствующие мотивации и обстановке.

Поскольку мотивационные влияния, определяющие предпословую интеграцию, избирательны и вызывают только те состояния нейрона, которые в прошлом опыте вели к достижению того или иного приспособительного результата, постольку эндогенно эффективными оказываются только те синапсы и те ФСП, активация которых привела бы к целенаправленной активности нейрона, соответствующей достижению одного из приспособительных результатов. Дополнительное сокращение степеней свободы нейрона связано с влиянием многочисленных обстановочных афферентаций, которые через изменение всей предпословой интеграции еще более сужают сферу ФСП нейрона.

Таким образом, роль предпословой интеграции в генерации целенаправленного паттерна нейрона состоит в сокращении степеней свободы нейрона за счет формирования функциональных синаптических полей из избирательно эффективных синапсов, использование которых в процессе опыта уже приводило к достижению полезного приспособительного результата в данной обстановке.

#### *Соотношение функциональных синаптических полей в предпословой интеграции*

Окончательный выбор одной степени свободы в поведенческом акте, т. е. окончательная организация одной системы упорядоченных и целенаправленных отношений из всех взаимодействий нейронов, возможных за счет дивергенции и конвергенции их аксонных коллатералей в пределах ФСП, отобранных в предпословой



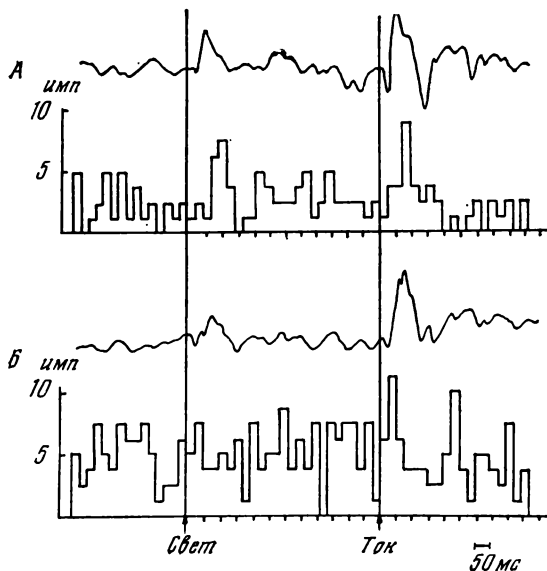
*Рис. 88. Действие глутамата на одинаковые двухфазные паттерны ответов нейрона, вызванных условным и безусловными стимулами*

*А — исходные ответы нейрона представлены негативной фазой и фазой поздней активации; Б — глутамат облегчает негативные фазы и угнетает фазы поздней активации. 1 — нейрограмма, 2 — усредненные ВП, 3 — постстимульная гистограмма. Ширина канала 24 мс,  $n=25$*

интеграции, устанавливается только после принятия решения, когда начинают функционировать исполнительные механизмы поведенческого акта.

Во время предпусковой интеграции, согласно развиваемым нами представлениям, должны быть эффективными ФСП, соответствующие будущим событиям, связанным с данной мотивацией и обстановкой.

Мы проверяли это предположение, сравнивая изменения активности нейронов в условном и безусловном поведенческих актах



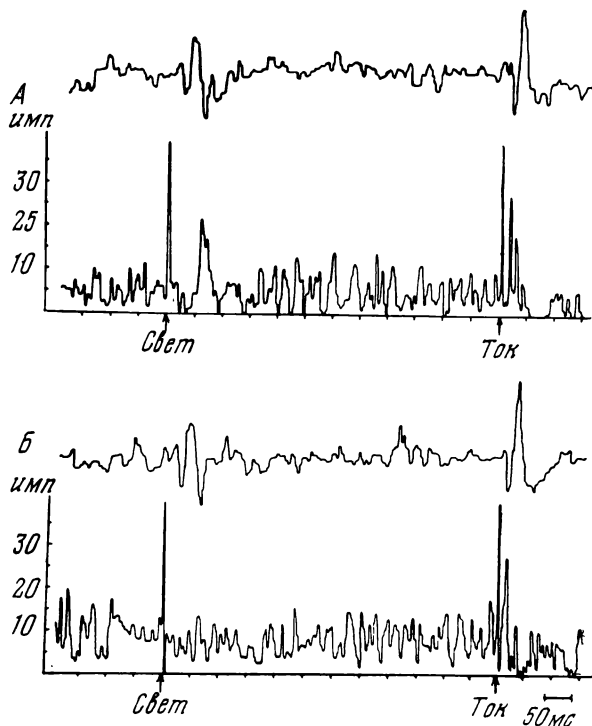
*Рис. 89. Различные изменения паттернов ответов нейрона на свет и электрокожное раздражение под действием глутамата*

*А — исходно на вспышку света и электрокожное раздражение нейрон отвечал негативными фазами; Б — L-глутамат устранил негативные фазы в обоих ответах и «создал» первичный ответ и позднюю активацию в ответ на ЭКР. Ширина канала 24 мс, n=15*

при форетическом подведении различных веществ. Логика этого сравнения состоит в следующем: активность нейронов в условном поведенческом акте, как мы установили в предыдущих экспериментах, обусловлена моделью конкретного будущего события — электрокожного раздражения с определенными параметрами; активность же в безусловном поведенческом акте детерминирована моделью какого-то другого будущего события — по-видимому, прекращения повреждающего действия электрокожного раздражения. Эти две цели находятся в иерархических отношениях, причем вторая является более «крупной» во всей иерархии целей, составляющих оборонительную мотивацию.

Сравнивая эффекты одного и того же постоянно подводимого вещества на активность нейронов в двух поведенческих актах, мы надеялись разделить ФСП, соответствующие различным иерархически организованным целям.

Из 70 нейронов на условный свет отвечал 21 нейрон. Подведение того или иного вещества к 8 нейронам, дававшим одинаковые паттерны в двух актах, в шести случаях изменяло эти паттерны однонаправленно (рис. 88). В двух случаях эти паттерны изменялись независимо: при подведении одного и того же

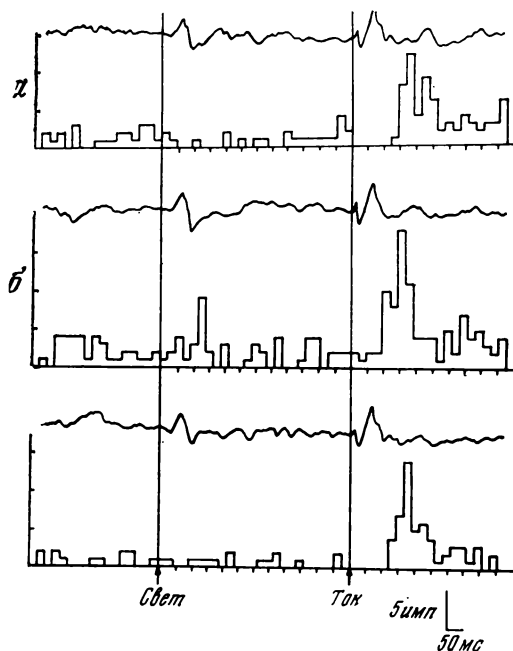


*Рис. 90. Действие L-глутамата на разные паттерны ответов нейрона в условном и безусловном актах*

А — исходные ответы нейрона: поздняя активация на свет и первичный ответ на ЭКР; Б — на фоне действия L-глутамата поздняя активация на свет устраняется, первичный ответ на ЭКР не изменяется. Ширина канала 4 мс,  $n=25$

вещества активность нейрона в первом акте подавлялась, а во втором — обогащалась дополнительными компонентами (рис. 89). Также независимо изменялись реакции в двух поведенческих актах у 7 нейронов, исходно дававших разные паттерны (рис. 90); при этом изменения реакций на свет и ЭКР вызывались разными веществами. При подведении вещества к 14 нейронам, отвечающим только во втором акте, у 5 появились условные ответы (рис. 91). У 6 нейронов, дававших фазные ответы только на условный стимул и не отвечавших или тормозившихся на ЭКР, реакции на безусловный стимул под действием апплицируемого вещества не появлялись, хотя ответы на условный стимул могли изменяться (рис. 92). Подведение веществ к 35 нейронам, тормозившимся или не реагировавшим в обоих актах, только в одном случае вызвало появление ответа на условный и в одном — на безусловный стимулы.

При регистрации 12 нейронов удалось хотя бы один раз из-



*Рис. 91. Появление поздней активации на условный свет при действии ацетилхолина*

*а* — до действия ацетилхолина; *б* — на фоне действия ацетилхолина; *в* — контрольная серия. На гистограммах ширина канала 24 мс,  $n=15$

менять параметры электрокожного раздражения. У 7 из них это вызвало изменение паттерна реакции не только на ЭКР, как это показано на рис. 87, но и на условный стимул, при этом изменялись и эффекты форетически подводимых веществ (рис. 93 и 94). Интересно отметить, что при изменении параметров электрокожного раздражения паттерны условных реакций и их чувствительность к различным веществам изменялись и у 3 нейронов, не реагировавших на электрокожное раздражение при любых параметрах (рис. 94).

Рассмотрим эти факты под углом зрения поставленных вопросов. Независимость изменения условного и безусловного паттернов при изменении состояния нейрона с помощью ионофоретически апплицируемых к нему веществ, а также возможность появления условной активации при сохранении паттерна на электрокожное раздражение показывают, как нам кажется, что паттерн условной активности многих нейронов не может определяться генераторными механизмами или теми синаптическими входами, которые реально активируют нейрон и вызывают безусловный паттерн.

В самом деле, независимость изменений паттерна активности в первом и втором актах при подведении какого-либо вещества означает, что нейрон активируется в этих двух актах через различные синаптические входы. Если предположить, что функциональное синаптическое поле нейрона в условном акте определяется «детонаторными» влияниями, которые реально активируют нейрон после электрокожного раздражения, то изменения этих влияний, наблюдающиеся при ионофорезе, должны были бы одинаково изменять и паттерн ответа на условный сигнал. Появление у некоторых нейронов спайков на ранее не эффективный условный сигнал при неизменности паттерна после электрокожного раздражения также свидетельствует о том, что при одном и том же паттерне после электрокожного раздражения функциональные синаптические поля, определяющие ответ на свет, могут изменяться. В пользу этого вывода говорят и факты зависимости от параметров будущего электрокожного раздражения «условной» активности даже тех нейронов, которые вообще не отвечают на электрокожное раздражение, как это наблюдалось нами не только на нейронах соматосенсорной, но и зрительной коры.

Состояние же нейрона совершенно определенно детерминирует условный паттерн, причем настолько, что изменение состояния нейрона с помощью ионофореза может даже создать ответ заново у прежде не реагировавших на свет нейронов. Изменение состояния нейрона изменяет ответ даже и у тех нейронов, которые не отвечают на электрокожное раздражение. Таким образом, мы приходим к заключению, что именно определенная организация внутренних метаболических процессов детерминирует функциональное синаптическое поле и, следовательно, паттерн ответа нейрона в условном поведенческом акте.

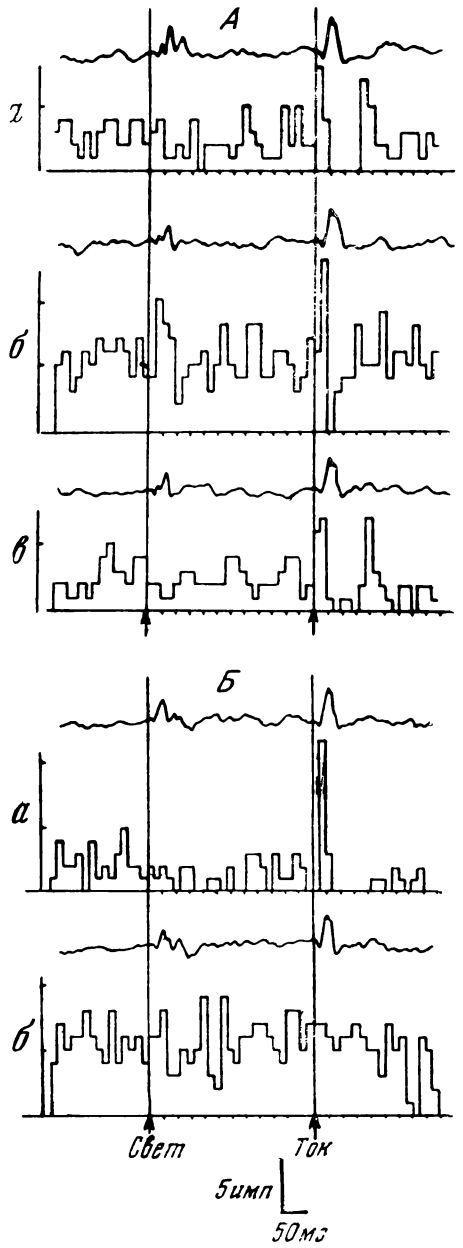
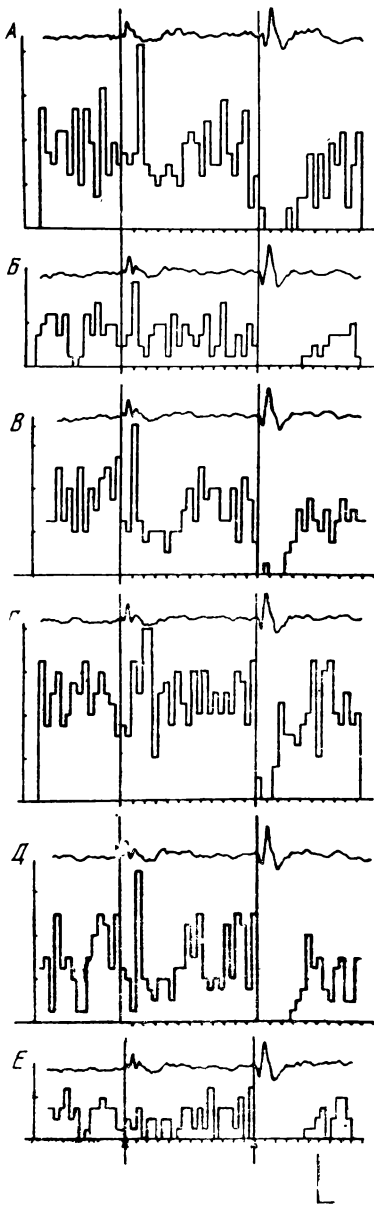
В норме то или иное состояние нейрона, детерминирующее его ФСП, создается, вероятно, всеми влияниями, поступающими к данному нейрону со стороны связанных с ним и оказывающих

*Рис. 92. Эффекты разных веществ на активность нейрона, тормозящегося в безусловном акте*

А — исходная активность; Б — на фоне атропина; В — контрольная серия; Г — на фоне L-глутамата; Д — контрольная серия; Е — на фоне ГАМК. Постстимульные гистограммы, ширина канала 24 мс, над гистограммами — усредненные вызванные потенциалы,  $n=25$ . Первая стрелка — свет, вторая — ток. Калибровка: 5 импульсов, 50 мс

*Рис. 93. Зависимость действия L-глутамата на условный и безусловный ответы одного и того же нейрона от параметров подкрепления*

А — электрокожное раздражение задней контралатеральной лапы (30 В, 1 мс); а — исходная активность, б — на фоне действия L-глутамата появляется ответ на условный стимул, в — контрольная серия; Б: электрокожное раздражение задней контралатеральной лапы (50 В, 1 мс): а — исходная активность, б — L-глутамат устраняет первичный ответ на безусловный стимул. В обоих случаях дозы L-глутамата одинаковы (—10 нА, 6 мин). Ширина канала 24 мс,  $n=10$





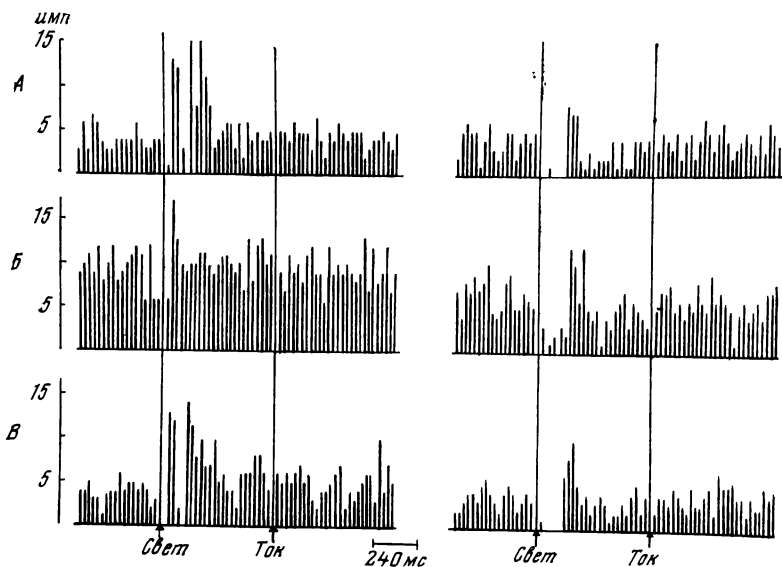


Рис. 94. Зависимость действия ацетилхолина на условный ответ одного и того же нейрона от параметров подкрепления

А — исходная активность при ЭКР: 40 В, 1 мс, задняя контралатеральная лапа (слева) и 30 в, 1 мс, передняя контралатеральная лапа (справа); Б — на фоне ацетилхолина; В — контрольные серии. Ширина канала 24 мс,  $n=15$ . В обоих случаях дозы ацетилхолина одинаковы (+50 нА, 8 мин)

интеграторный эффект элементов. Организация этих влияний обуславливается мотивацией и обстановкой. Постоянно изменяясь, эта организация межнейронных взаимодействий ведет к постоянно изменяющейся картине внутренних метаболических процессов, которые, обуславливая ФСП нейрона в каждый следующий момент, в свою очередь обуславливают организацию межнейронных взаимодействий.

В наших экспериментах организацию интеграторных влияний естественно связать с оборонительной мотивацией, всегда возникающей в ситуации нанесения электрокожного раздражения. Изменение эффектов форетически подводимого вещества при изменении параметра электрокожного раздражения (рис. 93, 94) и тот факт, что подведение вещества к нейронам, дающим различные паттерны в двух актах, как правило, вызывает и разные перестройки этих паттернов и вообще может влиять только на один из паттернов, показывают, что организация интеграторных влияний оборонительной мотивации создает у многих нейронов различные ФСП для использования в системе условного и безусловного актов. Можно предположить, что у таких нейронов функциональные синаптические поля в условном акте созданы «метаболической моделью электрокожного раздражения»,

в то время как в безусловном — моделью «прекращения электрокожного раздражения». В пользу этого говорит и тот факт, что при изменении параметров электрокожного раздражения изменяются и эффекты подводимых нами веществ.

У тех же нейронов, которые дают однотипные паттерны в двух последовательных актах, функциональные синаптические поля в двух системах созданы, вероятно, мотивацией как иерархией всех целей и будущих событий, что и определяет однотипность чувствительности сходных паттернов к ионофорезу веществ.

Нейроны, вообще не меняющие активности (т. е. «ареактивные»), а возможно, и тормозные, вероятно, просто не имеют «метаболических моделей», а следовательно, и синаптических полей, относящихся к данной мотивации. Поэтому любые изменения состояния этих нейронов с помощью фореза не могут создать таких метаболических изменений, которые были бы специфичны по отношению к организации синаптического притока.

Таким образом, детерминация ФСП мотивацией предстает как глобальное изменение метаболизма, приводящее в конечном итоге к удовлетворению этой мотивации. Детерминация же ФСП моделью конкретного события, возможного в данной ситуации, предстает как конкретизация метаболических изменений интегративными влияниями от обстановки. На уровне метаболических механизмов памяти действует, вероятно, тот же «закон соответствия»: метаболические процессы, которые обеспечивают синтез определенных биохимических рецепторов для могущих поступить в будущий момент определенных медиаторов, иницируются, вероятно, только при соответствии имеющихся в данный момент рецепторов и реальных медиаторов.

Конечно, все эти предположения, высказанные на основе изучения только импульсной «выходной» активности нейронов, требуют проверки в специальных экспериментах, которые позволили бы контролировать метаболические процессы внутри нейрона во время поведенческого акта.

Операциональная архитектура системных процессов должна быть инвариантна на всех уровнях иерархии систем (Анохин, 1973). Чтобы образовать иерархию, операциональная архитектура функциональной системы поведенческого акта и функциональной системы разряда нейронов должна быть функционально одинакова. Продолжая аналогию с организацией системных процессов поведенческого акта, можно предположить, что спайк (или разряд в пределах одной фазы ВП) представляет собой реализацию элементарной программы действия соответствующей функциональной системы. Генерация спайков, согласно теории функциональной системы, является продуктом интегративной деятельности нейрона, в которой конвергенция различных синаптических влияний может рассматриваться как элементарный афферентный синтез, а установление «метаболического соответствия» между интегративным состоянием и детонаторной активацией

щей, т. е. функциональным синаптическим полем,— как элементарное принятие решения. Поскольку нейрон находится под постоянным влиянием других элементов системы и своими разрядами сам влияет на состояние всей системы, появление спайка в коллатералиях его аксона должно изменить состояние всей системы. Это изменение можно рассматривать как результат, вызванный спайком; обратное же влияние системы на нейрон выступает как «обратная афферентация».

В основе всякого «опережающего отражения» лежит опережающее изменение метаболизма (Анохин, 1962а); это опережающее изменение метаболизма и вызванная им подготовка субсинаптических мембран к обратной афферентации могут рассматриваться как элементарный «акцептор результатов действия». Таким образом, организация внутринейронной межсинаптической интеграции допускает анализ ее функциональной архитектуры с позиции теории функциональной системы.

При реализации отдельного поведенческого акта также действует «принцип соответствия»; хотя предпусковая интеграция допускает достижение одного и того же результата различными способами, что на уровне отдельного нейрона соответствует потенцированию нескольких ФСП, реальная афферентация после стимула активирует у каждого нейрона только одно функциональное синаптическое поле и определяет реализацию единственного способа достижения цели. Во время отдельных системных процессов интеграторные влияния, организованные каждым системным процессом, последовательно «сужают» функциональные синаптические поля, делая их все более адекватными цели и обстановке.

Полное исключение «излишних степеней свободы» и детерминация паттерна активности нейрона в исполнительных механизмах поведенческого акта единственной целью этого акта и конкретной средой осуществляются за счет совокупности интеграторных влияний, созданных в стадии афферентного синтеза и принятия решения именно этого элементарного поведенческого акта. По-видимому, эти интеграторные влияния, созданные разрядами нейронов во время негативности ВП, определяют целенаправленную избирательную чувствительность нейронов к синаптическим притокам, возникающим при осуществлении действия вплоть до достижения результата данного поведенческого акта.

ТЕОРИЯ  
ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ  
И ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОБЛЕМА

*Невозможность прямого соотнесения  
психических и нейрофизиологических процессов*

Природа психических процессов, их материальный субстрат всегда были предметом огромного общечеловеческого интереса. И в настоящее время «изучение психосоматических корреляций остается актуальнейшей проблемой, основательная разработка которой немислима вне первостепенного участия нейрофизиологии» (Дубровский, 1971, с. 271).

Приступая к изучению мозга объективными методами, И. П. Павлов отмечал: «В сущности интересует нас в жизни только одно — наше психическое содержание» (Павлов, 1949, с. 351).

Ассоцианизм в психологии и рефлкторные физиологические представления привели к тому, что учение о высшей нервной деятельности основывало трактовку нейрофизиологических механизмов психики на идее тождества «элементарного психического явления» — ассоциации и «чисто физиологического явления» — условного рефлекса. И. П. Павлов считал, что «здесь имеется полное слияние, полное поглощение одного другим, отождествление» (1949, с. 521). Эта идея долгое время направляла исследования как физиологов, так и психологов.

Нейрофизиологические механизмы поведенческого акта, понимаемого как рефлекс, ограничивались по существу проведением возбуждения по определенному маршруту и могли быть прямо описаны как последовательность физиологических процессов, протекающих в отдельных областях мозга. Точно так же и психические процессы непосредственно сопоставлялись с физиологическими, причем изученными (как это отмечалось нами в первой главе) в условиях отсутствия поведения и психики.

В силу совершенно объективных свойств таких физиологических процессов, всегда четко определенных во времени и пространстве мозга, и психических процессов, локализуемых только в пределах всего мозга и организма и в пределах времени всего поведенческого акта, эти процессы оказались несопоставимыми. И. П. Павлова это обстоятельство привело к необходимости иск-

лючить психологические понятия из анализа механизмов поведения: «Как показывают все приведенные опыты, вся суть изучения рефлекторного механизма, составляющего фундамент центральной нервной деятельности, сводится на пространственные отношения, на определение путей, по которым распространяется и собирается раздражение. Тогда совершенно понятно, что вероятность вполне овладеть предметом существует только для тех понятий в этой области, которые характеризуются как понятия пространственные. Вот почему ясной должна представляться мысль, что нельзя с психологическими понятиями, которые по существу дела непространственны, проникнуть в механизм этих отношений. Надо показывать пальцем: где было раздражение, куда оно перешло? Если вы живо себе это представите, тогда вы поймете всю силу и правду того учения, на котором мы стоим и которое разрабатываем, т. е. учения об условных рефлексах, которое совершенно исключило из своего круга психологические понятия, а все время имеет дело только с объективными фактами, т. е. с фактами, существующими во времени и пространстве» (1949, с. 385).

Другой выход из несопоставимости психических и рефлекторных процессов идет от психологов и состоит в том, что поскольку «прямое построение... картины восприятия, чувства или мысли... из материала стандартных нервных импульсов или градуальных биоопотенциалов... осуществлено быть не может, то эта неформулируемость характеристик психических процессов на физиологическом языке внутренних изменений в их субстрате является оборотной стороной их формулируемости лишь на языке свойств и отношений их объекта» (Веккер, 1974, с. 14—15). Это заключение было совершенно логично сделано Л. М. Веккером из аналитической рефлекторной посылки: «...любой психический процесс, как и всякий другой акт жизнедеятельности человеческого организма, представляет собой отправление какого-либо из его органов» (с. 14).

Таким образом, как с физиологической, так и с психологической точки зрения психические и рефлекторные механизмы оказываются несопоставимыми.

В поведенческом акте организм всегда выступает как целое, и такие психологические понятия, как мотивация, восприятие, память или цель, отражают представления о процессах, относящихся не только ко всему поведенческому акту, но и ко всему организму, осуществляющему поведение, и характеризуют его именно как целое. И. П. Павлов отмечал, что «психические процессы теснейшим образом связаны с физиологическими явлениями, определяя целостную работу органа» (1949, с. 348). Однако при аналитическом подходе целостные психические процессы могли быть сопоставлены лишь с локальными и частными физиологическими процессами, поскольку не были открыты еще системные процессы, объединяющие элементы в одно целое.

Нам представляется, что именно в этом пункте появилась «возможность» исключить психическое из анализа поведения, так как психическое — нечто сверх суммы чисто нервных функций, а следовательно, оно казалось и сверх поведения. Попытки сопоставить целостные психические и частные нейрофизиологические процессы вели также к психофизиологическому параллелизму или прямому отождествлению психических и физиологических процессов, причем интенсивность субъективного психического переживания сопоставлялась с силой возбуждения соответствующей структуры, а содержание этого переживания — с локализацией возбуждения. Например, зрительные ощущения и восприятия рассматривались как возбуждение зрительного анализатора или как процесс, сопровождающий это возбуждение; мотивация рассматривалась как возбуждение или «субъективный аспект» возбуждения того или иного центра гипоталамуса и т. д. Понятие порога лишь количественно отделяло чисто физиологические процессы возбуждения от того же возбуждения, сопровождавшегося переживаниями, и не позволяло поставить вопрос о качественной специфике тех нервных процессов, которые лежат в основе психики. Вместе с тем очевидно, что отнюдь не любая нервная деятельность сопровождается психическими переживаниями. Это обстоятельство привело к поискам «центра сознания», которые были впоследствии названы «анатомированием абстракции» (Бернс, 1969).

Нам представляется, что, исключив психику из механизмов поведения, рефлексорная теория создала лишь иллюзию возможности чисто физиологического объяснения поведения. Она возникла, как нам кажется, потому, что в основе всех представлений рефлексорной теории лежал рефлекс, т. е. феномен, имеющий место у спинальных и наркотизированных препаратов, у которых, естественно, нет целостного приспособительного поведения, а следовательно, действительно нет психики. Физиологическая рефлексорная теория давала «чисто» физиологическое объяснение причин и механизмов поведения, в котором отражение мозгом объективной реальности ограничивалось физиологическими процессами. В рефлексорной схеме поведенческого акта, представляющей собой дугу, связывающую отдельные воздействия с отдельными реакциями отдельных органов, информационные отношения со средой организма как целого и, следовательно, психика были просто не нужны. Поскольку, однако, мало кто решался отрицать психику вообще, то последняя всегда выступала как «эпифеномен», не обязательный для осуществления поведения.

Поэтому попытки согласовать физиологическое и психологическое описания элементарного поведенческого акта всегда оказывались в рамках психофизиологического параллелизма.

## *Проблема соотношения системных и психических процессов*

Анализ развития психологии и физиологии с системных позиций привел П. К. Анохина к заключению, что для построения полной естественнонаучной картины деятельности мозга необходимо не слить или отождествление физиологического и психического, а такой «концептуальный мост», который позволил бы сопоставлять понятия двух наук и видеть за психологическими феноменами физиологические механизмы.

Поскольку существуют специфические системные процессы организации, качественно отличные от элементарных, и целостные поведенческие акты связаны именно с системными процессами постольку и в основе психических процессов оказываются не элементарные физиологические процессы возбуждения или торможения, а системные процессы организации отдельных процессов в одно целое. Сопоставление нейрофизиологических и психических процессов оказывается возможным только через процессы системного уровня.

Сопоставление понятий системных и психологических процессов уже не представляет тех трудностей, которые возникают при непосредственном сопоставлении психики и физиологических процессов. В самом деле, кроме пространственно-временных характеристик, общих для физиологических и системных процессов, последние характеризуются еще параметрами целостности и организованности. Как и всякие процессы организации, системные процессы поведенческого акта — это своеобразные информационные процессы, для которых «физиологический уровень» выступает как «материальный носитель». Сопоставление этих информационных параметров системных процессов с психическим производится уже в одном и том же смысловом измерении, поскольку как информация, так и психика являются системными свойствами организма как целого.

Системность организации процессов сопоставима с психикой и в смысле ее отражательной функции. Убедительно доказанная психологами активная роль перцептивных действий в восприятии (Зинченко, Ломов, 1960; Запорожец и др., 1967) заставляет с сомнением относиться к любым физиологическим построениям относительно чисто сенсорной организации процессов обработки информации в анализаторах — от «рецептора до коры». Ту или иную зависимость реакций от стимула можно обнаружить в любой области мозга, и, следовательно, этот феномен не может трактоваться как показатель именно психического отражения свойств стимула в активности какого-либо анализатора. Такие свойства восприятия, как активность, целостность, предметность не могут быть сопоставлены с процессами в пределах одного анализатора и требуют системной основы.} В то же время, как мы пытались показать, анализаторы включаются и в такие системные процессы, как программа действия. Эксперименты с обратной маскиров-

кой (Donchin, Lindsley, 1964; Костандов, Шостакович, 1970; Massago, Kahn, 1973) и прямым сопоставлением вызванных потенциалов с отчетом испытуемых (Rosner, Goff, 1969; Libet e. a., 1967; Fox e. a., 1973) показали, что для возникновения субъективных ощущений необходимо около 100 мс и наличие как ранних, так и поздних компонентов ВП.

Вместе с тем в физиологических экспериментах не находят подтверждения широко распространенные в психологии и основанные на рефлекторном принципе представления о том, что именно моторные звенья перцептивных действий, уподобляясь свойствам объекта, обеспечивают создание адекватного образа этого объекта. Действительно, в афферентном синтезе перцептивного акта материал памяти о движениях может быть только одним из компонентов наряду с информацией о всей сенсорной ситуации (прошлой, настоящей и будущей).

Поскольку информация о любом событии используется, как мы пытались показать, в течение всех системных процессов и для организации активности элементов всей системы, то восприятие как отражение свойств внешнего объекта оказывается связанным со многими центральными и периферическими структурами и со всеми узловыми механизмами функциональной системы перцептивного поведенческого акта. Отражательная роль психики, таким образом, оказывается сопоставимой с процессом использования организмом внешней информации (организации среды) для построения собственной организации (организации физиологических процессов.)

Что касается регулирующей роли психики, то она может быть сопоставлена с системным процессом действия: чем выше степень организованности процессов внутри системы, тем совершеннее поведенческие акты и тем лучше достигается результат. При этом процесс афферентного синтеза и принятия решения переводит информацию (упорядоченность) среды в упорядоченность физиологических элементарных процессов в системе, а обратный перевод организованности системы в упорядоченность среды происходит уже при функционировании системных механизмов акцептора результатов и программы действия, когда осуществляется действие, т. е. организованная работа физиологических исполнительных механизмов, и достигаются реальные результаты поведения — новая организация среды. Таким образом, функция детерминации поведения психикой может быть сопоставлена с организационными параметрами системных процессов.

Поскольку системные процессы состоят исключительно из физиологических процессов, а организация этих процессов создает новое качество — информационный параметр системы, сопоставимый с представлением о психике, постольку физиологическая и психическая детерминация поведения оказываются в неразрывном единстве и не существуют друг без друга и без информационной или системной детерминации.



Хотя «психическое» является атрибутом только интеграции в целом, это не исключает наличия у психических процессов определенной структуры. Так как в основе психических процессов лежат целостные поведенческие акты, то теория функциональной системы, описывающая структуру поведенческих актов, применима и для описания структуры психических процессов, причем каждый из узловых механизмов функциональной системы имеет, как можно видеть из приведенных результатов экспериментов, вполне конкретное нейрональное обеспечение.

Свойства психических процессов (например, восприятия), вскрываемые в психологических экспериментах, оказываются сопоставимыми с системными механизмами и, следовательно, с вполне определенной формой активности конкретных нейронов. Активность восприятия и аперцепция могут быть следствием наличия в функциональной системе перцептивного акта аппарата акцептора результатов действия, активно запрашивающего нужную информацию из внешней среды. Восприятие предметно и целостно, потому что в афферентном синтезе участвует информация, одновременно извлекаемая в самых различных областях мозга, объединенных в предпусковую интеграцию; оно константно при изменении сенсорной ситуации, потому что в афферентный синтез вводится материал памяти, а не перекодированное состояние рецепторов. Понятно, что это лишь пример возможного соотнесения свойств психических и системных процессов.

Теория функциональной системы дает единую «операциональную архитеконику» для любого поведенческого акта, в то же время психология выделяет несколько психических процессов, таких, как восприятие, мышление, запоминание и т. д. В связи с тем, что психика объективно проявляется только через поведение и в современные представления о любом психическом процессе входит понятие действительности (для животных — поведения), можно предположить, что выделенные психологией специфические психические процессы сопоставимы со специфическими характеристиками одних и тех же системных процессов соответствующего поведения, что согласуется с положением о целостности психики. Структура системных процессов принадлежит, по-видимому, к тем общим признакам «всякого психического процесса, которые составляют основу различения психического и непсихического» (Веккер, 1974, с. 10).

Теория функциональной системы позволяет привлечь для количественной объективной характеристики ощущения понятие количества информации в системе и выдвигает проблему зависимости свойств интеграции от информационных и энергетических характеристик стимула и проблему количественных соотношений между свойствами интеграции и ощущением. Возможно, что решение этих проблем свяжет стимул и ощущение формулой, свободной от тех возражений, которые встречает сейчас психофизический закон (Люс, Галантер, 1967; Пьерон, 1966; Ломов, 1974).

Подходы к психологическому решению проблемы обнаружения сигналов (Забродин, 1973) и проблемы времени реакции (Степанский, 1972; Опанин, Конопкин, 1973) в настоящее время требуют анализа всего поведенческого акта и всей экспериментальной ситуации.

В настоящее время совершенно неизвестно, какие именно системные характеристики окажутся сопоставимыми с теми или иными характеристиками психики, однако открывающиеся сейчас возможности исчисления таких системных характеристик, как сложность, упорядоченность, целостность, объем, состав, организация системы и т. п. (Ферстер, 1964; Горский, 1974), позволяют надеяться на количественную проверку этой гипотезы.

Идея именно интегративной деятельности нервной системы имеет большую историю (см., например: Анохин, 1968, с. 194—202). Представление о системной организации физиологических механизмов в поведении широко принято в современной нейрофизиологии и завоевывает все большее признание психологов и философов.

Доказав наличие специфически системных процессов интеграции, качественно отличных от элементарных физиологических процессов, теория функциональной системы устранила основное препятствие на пути синтеза психологии и физиологии, которое состояло в том, что в аналитических нейрофизиологических экспериментах исследователь всегда имеет дело только с локальными и частными процессами, в то время как поведение и психические процессы связаны с функционированием мозга и всего организма как целого. Тем самым теория функциональной системы обеспечила возможность синтеза физиологии и психологии при утверждении качественной специфики их предметов исследования. Решение психофизиологической проблемы состоит, по-видимому, в том, что организация физиологических процессов в единую систему осуществляется с помощью качественно своеобразных системных процессов: их субстрат — физиология, их информационное содержание — свойства и отношения внешних объектов. Взаимное проникновение и обогащение физиологии и психологии возможно именно на уровне рассмотрения системных процессов.

Впервые сформулированная в общих чертах в физиологии еще в 1935 г. (Анохин, 1935) теория функциональной системы становится естественной базой системных представлений, развиваемых в настоящее время и в психологии (Ломов, 1975). Единство методологического подхода к проблемам сознания и психики в этих науках открывает новые возможности для синтеза единой естественнонаучной картины мира.

Вместе с тем системный подход предъявляет и определенные требования не только к физиологическим, но и к психологическим исследованиям.

В настоящее время еще довольно часто можно встретить понимание различных психических процессов как самостоятельных реальностей, которые лишь взаимодействуют друг с другом. Например, допускается самостоятельное осуществление процессов восприятия и памяти, внимания и мышления и выясняется их влияние друг на друга. Этот аналитический, или «атомистический», подход, бывший в свое время необходимой стадией развития психологии, в настоящее время вступает в противоречие с представлениями о целостности психики и единстве поведения и психики. Этот подход привел к тому, что, как отмечает Д. И. Дубровский, «термин «психическое» — один из самых широко употребляемых в современном научном обиходе — влечет за собой пестрый шлейф, сотканный из различных значений и смыслов. И в таком виде он фигурирует в качестве краеугольного камня психологии, отражая ее теоретическую несобранность» (1971, с. 162).

Вместе с тем целостность психических явлений, их неразложимость на кусочки, отмечается обычно как одна из фундаментальных характеристик психики. Нам представляется, что завоеванные психологией положения о целостности психики и единстве поведения и психики представляют хорошую базу для системного подхода.

#### *Соотношение системных и нейрофизиологических процессов*

Этот раздел представляет собой некоторую сумму представлений, излагавшихся на предшествующих страницах.

Сопоставление системных процессов и процессов на уровне нейрона мы начнем с рассмотрения памяти («жизненного опыта»). На поведенческом уровне память выступает как иерархия целенаправленных поведенческих актов, которые при тех или иных условиях ведут к выживанию организма. На нейрофизиологическом уровне отдельные поведенческие акты представляют собой интеграцию избирательной совокупности нейронов с функциями, которые определяются организацией связей каждого нейрона.

На уровне отдельного нейрона его «жизненный опыт» состоит из совокупности функциональных синаптических полей, использованных в каких-либо поведенческих актах. Эти функциональные синаптические поля организованы иерархически и в основе имеют иерархию метаболических процессов внутри нейрона.

Таким образом, хранимый в памяти поведенческий акт представляет собой возможность ведущего к выживанию при определенных условиях согласования функций, активностей, функциональных синаптических полей и метаболизмов многих элементов.

В основе мотиваций лежат метаболические изменения, которые обуславливают соответствующую организацию функциональ-

ных синаптических полей, а следовательно, и возможные организации межнейронных отношений.

Обстановка действует на иерархию жизненного опыта в противоположном направлении: определенная организация внешних воздействий через синаптические влияния на определенные функциональные синаптические поля соответствующим образом влияет и на согласование метаболизма нейронов.

Все эти соотношения осуществляются только через системные процессы: локальные изменения тканевого метаболизма, например, в гипоталамусе, становятся мотивацией только через межнейронные и межтканевые согласования метаболизма в масштабе всего мозга и организма; внешние воздействия учитываются как обстановка только через сопоставление воздействий с функциональными синаптическими полями, которые в свою очередь определяются метаболизмом.

Поскольку обстановка и мотивация изменяются постоянно, межнейронные интеграции, функциональные синаптические поля и метаболизмы отдельных нейронов находятся в постоянном динамическом соответствии как с мотивацией, так и с обстановкой. При необходимости изменить это соответствие в сторону его улучшения развивается целенаправленное поведение.

В континууме поведения предпусковая интеграция складывается во время выполнения предыдущего действия и получения этапных результатов. Импульсная активность в это время связана с согласованием функций subsystem предшествующего действия; одновременно она через интеграторные эффекты подстраивает функциональные синаптические поля под свойства будущего результата всего поведенческого акта и тем самым сокращает степень свободы как отдельных нейронов, так и всего организма.

Сличение свойств внешней среды с параметрами создаваемых ФСП происходит постоянно, однако в процессе выполнения действия внешняя среда сличается с параметрами ФСП, создаваемых subsystemами физиологического уровня. Выполнение же действия приводит к появлению во внешней среде результата — события, которое используется уже для согласования функций в объеме всего мозга и организма. В силу этого параметры результата всего поведенческого акта (в отличие от параметров результатов отдельных физиологических subsystem) обязательно включают все модальности внешней среды. Поэтому при появлении во внешней среде результата его параметры сличаются с подготовленными ФСП во всех анализаторах в соответствии с целью данного поведенческого акта, который мы рассматривали как «предыдущий».

Сличение многомодальных реальных параметров результата с параметрами цели приводит к появлению синхронного во многих структурах мозга первичного ответа. Этот ответ возникает у той совокупности нейронов, функциональные синаптические поля которых к моменту появления результата действия оказались под-

готовленными к его параметрам. В силу иерархической организации функциональных синаптических полей, подготовленными могут быть только те поля, которые включены в иерархию всего мотивированного поведения, и только у тех нейронов, функции которых когда-либо использовались для достижения будущего результата.

Таким образом, в момент первичного ответа предпусковая интеграция, содержащая возможности осуществления нескольких актов, значительно сокращается и активируются только те нейроны, функциональные синаптические поля которых обязательно удовлетворяют одному из двух условий: 1) когда-либо использовались при достижении какой-либо цели в обстоятельствах, аналогичных состоянию среды в момент первичного ответа; 2) когда-либо использовались для достижения нужного результата в любых обстоятельствах.

Разряды элементов с такими свойствами через интеграторные эффекты приводят к расширению функциональных синаптических полей в сторону согласования как с обстановкой, так и с целью. Эта стадия соответствует афферентному синтезу и принятию решения, а в вызванном потенциале — негативному колебанию.

В это время разряды возникают у той совокупности нейронов, функциональные синаптические поля которых удовлетворяют обоим условиям одновременно, т. е. когда-либо использовались для достижения данной цели именно в данной среде.

Интеграций, могущих привести к данной цели в данной среде, все еще может быть несколько; их одновременная реализация внесет, естественно, рассогласование в систему и поведет к различного рода ошибкам.

Окончательный отбор одного способа согласования активностей всех элементов в масштабах всего мозга и организма происходит в следующий момент: когда разряды нейронов, соответствующие негативному колебанию вызванного потенциала, через интеграторные эффекты так изменяют функциональные синаптические поля, что разряды могут появиться только у нейронов, согласованная активность которых в прошлом приводила к достижению нужного результата. Эта стадия соответствует полному сокращению степеней свободы как отдельных нейронов, так и всего организма; это стадия акцептора результатов и программы действия. С этого момента отдельные физиологические subsystemы, согласованные в предыдущих стадиях формирования функциональной системы поведенческого акта, начинают функционировать в соответствии с иерархией результатов, составляющих акцептор результатов действия поведенческого акта.

Реальная информация о результатах в subsystemах изменяет интеграции и подготавливает новую предпусковую интеграцию к появлению результата всего поведенческого акта и т. д.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В нашем исследовании нейрофизиологических механизмов системных процессов все вопросы подлежат дальнейшему развитию и уточнению. Это касается как понятийного аппарата, так и гипотез и заключений.

Подход к поведению с позиций теории функциональной системы открывает широкие горизонты проблем, подлежащих экспериментальному и теоретическому исследованию как с физиологической, так и с психологической стороны.

Проблема иерархии поведенческих актов в сложном поведении и проблема автоматизации поведенческого акта, когда он, вероятно, становится подсистемой физиологического уровня, нами почти не затрагивались. Само содержание рассмотрения системных процессов может значительно измениться, когда будут найдены адекватные количественные меры для характеристики организации, целостности, состава, объема и других системных показателей.

Возможность сопоставления психических и физиологических процессов через системные ставит проблему непосредственной идентификации нейрофизиологических основ психических процессов и состояний. Например, возможно, что «количество мотивации» удастся измерять по количеству вовлекаемых в интеграцию элементов и степени расширения их функциональных синаптических полей, а «количество восприятия» — по количеству устраняемых тем или иным воспринимаемым событием степеней свободы у элементов и организма в целом. Все это вопросы, которые с позиций теории функциональной системы могут быть решены непосредственно в психофизиологических экспериментах.

Проблема обучения, т. е. формирования новых функциональных систем под системообразующим влиянием целей и результатов, требует системного анализа и становится частью общих проблем системогенеза.

Очевидно, что развитие нейрофизиологии, психологии и других наук, взаимные корреляции между которыми становятся возможными благодаря общности системного подхода в этих областях, в самом скором времени приведет к значительному уточнению и даже коренному изменению исходных положений теории функциональной системы, как это происходит сейчас с дарвинизмом. Однако значение созданной П. К. Анохиным теории функциональной системы заключается не в том, что она окостеневает, как догма, а в том, что, как отмечал П. К. Анохин, «истинная идея, как магнит, способна из груды разнообразных фактов притягивать к себе только «железные»\*.

---

\* Цит. по: «Советский Союз», 1972, № 11, с. 37.

## ЛИТЕРАТУРА

*Абрамова Н. Т.* Идеи организации и управления в исследовании сложных систем.— В кн.: Кибернетика и современное научное познание. М., 1976, с. 82.

*Агаян Г. Ц.* Изучение динамики колебаний тела человека при поддержании вертикальной позы и критерий ее оценки.— В кн.: Кибернетические аспекты изучения работы мозга. М., 1970, с. 75.

*Адрианов О. С., Мерино Т. А.* О некоторых структурных предпосылках кортикофугальной регуляции.— В кн.: Кортиковая регуляция деятельности подкорковых образований головного мозга. Тбилиси, 1968, с. 22.

*Аладжолова Н. А.* Медленные электрические процессы в головном мозге. М., 1962.

*Александров Ю. И.* Изменения конфигурации условных реакций зрительной области коры мозга кролика при изменении параметров подкрепления.— ЖВНД, 1975, т. 25, вып. 4, с. 760.

*Андерсен П., Ломо Т.* Механизмы контролирования активности пирамидных клеток.— В кн.: Современные проблемы электрофизиологии центральной нервной системы. М., 1967, с. 5.

*Андреанов В. В., Фадеев Ю. А.* Импульсная активность нейронов зрительной коры головного мозга на последовательных этапах инструментального поведения.— ЖВНД, 1976, т. 26, вып. 5.

*Анохин П. К.* Проблема центра и периферии в современной физиологии нервной деятельности.— В кн.: Проблема центра и периферии в физиологии нервной деятельности. Горький, 1935, с. 9.

*Анохин П. К.* Проблема локализации с точки зрения системных представлений о нервных функциях.— Журн. невропатол. и психиатрии, 1940, т. 9, № 6, с. 31.

*Анохин П. К.* От Декарта до Павлова. М., 1945.

*Анохин П. К.* Теория функциональной системы как основа для понимания компенсаторных процессов организма.— Труды Моск. ун-та, 1947, вып. 3, с. 32.

*Анохин П. К.* Электроэнцефалографический анализ условного рефлекса. М., 1958.

*Анохин П. К.* Опережающее отражение действительности. Вопросы философии, 1962а, № 7.

*Анохин П. К.* Рефлекс цели как объект физиологического анализа.— ЖВНД, 1962б, т. 12, вып. 1, с. 7.

*Анохин П. К.* Теория функциональной системы как предпосылка к построению физиологической кибернетики.— В кн.: Биологические аспекты кибернетики. М., 1962в, с. 74.

*Анохин П. К.* Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.

*Анохин П. К.* Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем.— В кн.: Принципы системной организации функций. М., 1973а, с. 5.

*Анохин П. К.* Системный анализ условного рефлекса.— ЖВНД, 1973б, т. 23, вып. 2, с. 229.

*Анохин П. К.* Системный анализ интегративной деятельности нейрона.— Усп. физиол. наук, 1974а, т. 5, № 2, с. 5.

*Анохин П. К.* Проблема принятия решения в психологии и физиологии.— Вопросы психологии, 1974б, № 4, с. 21.

*Анохин П. К., Шумилина А. И., Мамедов А. М.* Характеристика статистических параметров ритма напряжения ЭЭГ коры и подкорковых образований головного мозга в условиях болевого стресса.— ДАН СССР, 1973, т. 209, № 1, с. 249.

- *Анохин П. К.* Очерки по физиологии функциональных систем. М., 1975.
- Артемов В. В.* К вопросу об электрофизиологической характеристике механизма образования временной связи.— Труды Ин-та физиол. АН СССР, 1956, т. 5, с. 110.

*Артемов В. В.* Электрические колебания в различных отделах коры полушарий при выработке условных оборонительных рефлексов.— В кн.: IX съезд Всесоюз. о-ва физиологов, биохимиков и фармакологов, т. 1. М.— Минск, 1959, с. 39.

*Асланова И. Ф.* О двусторонней условнорефлекторной связи в инструментальных оборонительных рефлексах.— ЖВНД, 1971, т. 21, вып. 6, с. 1310.

*Асланова И. Ф., Винник Р. Л., Иванова Н. Г., Козловская И. Б., Самойлов М. И.* К вопросу о функциональной структуре специализированных двигательных реакций, являющихся экспериментальными моделями произвольных движений у собак.— В кн.: Нервные механизмы условнорефлекторной деятельности. М., 1963, с. 73.

*Асратян Э. А.* Проблемы мотивации в свете учения И. П. Павлова.— Тезисы научных сообщений советских психологов к XXI Междунар. психол. конгрессу. М., 1976.

*Бақлаваджан О. Г., Аракелян А. Г., Баласанян Л. А.* К анализу вызванных разрядов в нейронах гипоталамуса на соматосенсорное, звуковое и световое раздражения.— Нейрофизиология, 1971, т. 3, № 6, с. 592.

*Батуев А. С., Пирогов А. А., Таиров О. П.* Анализ происхождения электрических ответов ассоциативных полей коры.— В кн.: Механизмы вызванных потенциалов мозга. Л., 1971, с. 28.

*Беленков Н. Ю.* Фактор структурной интеграции в деятельности мозга.— Усп. физиол. наук, 1975, т. 6, № 1, с. 3.

*Беленков Н. Ю.* Память как эффектогенное начало в механизме условного рефлекса.— Усп. физиол. наук, 1976, т. 7, № 4, с. 120.

*Белый В. П., Шерстнев В. В.* Изготовление многоканальных стеклянных микроэлектродов.— ЖВНД, 1973, т. 23, вып. 1, с. 1321.

*Беритов И. С.* Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных. М., 1961.

*Бернс Б.* Неопределенность в нервной системе. М., 1969.

- *Бернштейн Н. А.* Очерки по физиологии движения и физиологии активности. М., 1966.

- *Бехтерева Н. П.* Нейрофизиологические аспекты психической деятельности. Л., 1974.

*Братусь Н. В., Дацьшин П. Т., Казаков В. Н.* К вопросу о нейронных механизмах реакций мозжечка.— В кн.: Структурная и функциональная организация мозжечка. Л., 1971, с. 48.

*Будилова Е. А.* Философские проблемы в советской психологии. М., 1972.

*Бюзер П., Эмбер М.* Сенсорные проекции в моторной коре кошки.— В кн.: Теория связи в сенсорных системах. М., 1964, с. 214.

*Вавилова Н. М.* Влияние удаления дорзального отдела гиппокампа на выработку и сохранение следовых условных рефлексов у собак.— ЖВНД, 1971, т. 21, вып. 1, с. 90.

*Вавилова Н. М.* Влияние повреждения гиппокампа на следовые двигательные рефлексы у собак разного возраста.— ЖВНД, 1974, т. 24, вып. 4, с. 720.



- Василевский Н. Н.* Нейрональные механизмы деятельности анализаторов.— В кн.: Механизмы деятельности центрального нейрона. М.— Л., 1966.
- Василевский Н. Н.* Нейрональные механизмы коры больших полушарий. Л., 1968.
- Василевский Н. Н.* Адаптивная саморегуляция функций и ее связь с динамическим управлением эндогенными биоритмами.— Журн. эволюц. биом. и физиол., 1973, т. IX, № 4, с. 374.
- Василевский Н. Н., Сороко С. И.* Фазовость реакций корковых нейронов и ее функциональное значение для передачи возбуждения в афферентных системах.— ЖВНД, 1970, т. 20, вып. 4, с. 621.
- Василевский Н. Н., Суворов Н. Б., Трубачев В. В.* Воспроизведение частотных параметров безусловных ответов в условнорефлекторных реакциях нейронов соматосенсорной коры.— ЖВНД, 1972, т. 22, вып. 4, с. 801.
- Василевский Н. Н., Суворов Н. Б., Трубачев В. В.* Адаптивная модуляция временной структуры эндогенных ритмов нейронных популяций мозга.— В кн.: Системный анализ интегративной деятельности нейрона, М., 1974, с. 115.
- Васильев Я. А., Труш В. Д.* Зависимость времени реакции человека от уровня пространственной синхронности корковых биопотенциалов. ДАН СССР, 1975, т. 222, № 5.
- Веккер Л. М.* Психические процессы, т. 1. Л., 1974.
- Виноградова О. С.* Гиппокамп и память. М., 1975.
- Волкова Э. В., Филюков А. И., Водопьянов П. А.* Детерминация эволюционного процесса. Минск, 1971.
- Воронин Л. Г., Семенова Т. П.* Влияние повреждения гиппокампа на формирование цепи двигательных условных рефлексов у крыс.— В кн.: Физиология и патофизиология лимбико-ретикулярной системы. М., 1971, с. 93.
- Воронин Л. Л., Эвроси В. Л.* Конвергенция сигналов разных сенсорных модальностей на нейронах сенсомоторной зоны коры головного мозга кролика.— Нейрофизиология, 1971, т. 3, № 5, с. 474.
- Воронин Л. Л., Эвроси В. Л.* Мультисенсорная конвергенция на нейронах моторной коры ненаркотизированной кошки.— Нейрофизиология, 1971, т. 3, № 6, с. 563.
- Гальперин П. Я.* Введение в психологию. М., 1976.
- Гамбарян Л. С.* Роль паллидума и гиппокампа в механизмах афферентного синтеза.— В кн.: Принципы системной организации функций. М., 1973, с. 193.
- Гамбарян Л. С., Коваль И. Н.* Гиппокамп. Физиология и морфология. Ереван, 1973.
- Гасто А., Роже А.* Участие основных функциональных структур головного мозга в механизмах высшей нервной деятельности.— В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962, с. 18.
- Голубева Е. Л.* Формирование центральных механизмов регуляции дыхания в онтогенезе. М., 1971.
- Горский Ю. М.* О некоторых возможностях исчисления организованности при системном анализе.— В кн.: Системные исследования. М., 1974, с. 87.
- Гринченко Ю. В., Штырков В. Б.* Простой микроманипулятор для исследования нейронной активности у кроликов в свободном поведении.— ЖВНД, 1974, т. 24, вып. 4, с. 870.
- Гусельников В. И.* Электрофизиология головного мозга. М., 1976.
- Джаспер Г., Риччи Г., Доун Б.* Микроэлектродный анализ разрядов корковых клеток при выработке условных оборонительных рефлексов у обезьян.— В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962, с. 129.
- Джон Е. Р.* Нервные механизмы принятия решения.— В кн.: Концепция информации и биологические системы. М., 1966, с. 225.

- Джон Е. Р.* Статистическая теория обучения и память.— В кн.: Механизмы формирования и торможения условных рефлексов. М., 1973, с. 183. ✓
- Джордж Ф.* Мозг как вычислительная машина. М., 1963.
- Дубровинская Н. В.* Фазные реакции нейронов гиппокампа и их возможное функциональное значение.— ЖВНД, 1971, т. 21, вып. 5, с. 1084.
- Дубровский Д. И.* Психические явления и мозг. М., 1971.
- Дубровский Д. И.* Информационный подход к проблеме «сознание и мозг».— Вопросы философии, 1976, № 11, с. 41.
- Дурилян Р. А.* О некоторых механизмах формирования избирательных реакций неспецифических систем мозга.— В кн.: Интегративная деятельность нервной системы в норме и патологии. М., 1968, с. 196.
- Ерченков В. Г., Гусельников В. И., Заборская А. А.* Об эфферентных влияниях на реакции ганглиозных клеток сетчатки голубя.— Физиол. журн. СССР, 1973, т. 58, № 3, с. 385.
- Есаков А. И., Дмитриева Г. М.* Нейрофизиологические основы тактильного восприятия. М., 1971.
- Забродин Ю. М.* Проблема обнаружения как проблема психофизики. Сообщение 1.— Уч. зап. ЛГУ, 1973, № 368, с. 29.
- Запорожец А. В., Венгер Л. А., Зинченко В. П., Ружская А. Г.* Восприятие и действие. М., 1967.
- Зинченко В. П., Ломов Б. Ф.* О функциях движений руки и глаза в процессе восприятия.— Вопросы психологии, 1960, № 1, с. 29.
- Иваницкий А. М.* Мозговые механизмы оценки сигналов. М., 1976.
- Иванова Н. Г.* Устранение болевого раздражения как фактор подкрепления в системе сформированных рефлексов избегания.— ЖВНД, 1970, т. 20, вып. 4, с. 486.
- Игнатов Ю. Д.* Влияние электрической стимуляции сенсомоторной коры на потенциалы задних корешков и деполяризацию первичных афферентов спинного мозга.— Физиол. журн. СССР, 1973, т. 59, № 6, с. 861.
- Иошии Н., Миямото К., Шимокота М., Хаясе С.* Изучение ЭЭГ-изменений, специфических для определенного типа поведения, и нейрональный механизм условнорефлекторного поведения.— В кн.: Системная организация физиологических функций. М., 1969, с. 319.
- Кабурнеева Л. И.* Влияние поляризации на фоновую и вызванную активность нейронов зрительной коры.— В кн.: Исследование организации нейронной деятельности в коре больших полушарий головного мозга. М., 1974, с. 57.
- Казаков В. Н., Изместьев В. А.* Микроэлектродный анализ нейронной организации теменной ассоциативной коры.— Нейрофизиология, 1972, т. 4, № 1, с. 54.
- Кедров Б. М.* Оперирование научными понятиями в диалектической и формальной логике.— В кн.: Формы мышления. М., 1962, с. 42.
- Кедров Б. М.* Принцип историзма в его приложении к системному анализу развития науки.— В кн.: Системные исследования. М., 1974, с. 5.
- Кейдель В. Д.* Физиология органов чувств. М., 1975.
- Кеньон Д., Стейнман Г.* Биохимическое предопределение. М., 1972.
- Коган А. Б.* О физиологическом механизме иррадиации нервных процессов в коре больших полушарий.— ЖВНД, 1965, т. 15, вып. 6, с. 963.
- Коган А. Б., Клепач Г. С.* О взаимосвязи импульсной активности нейронов зрительной коры мозга морской свинки.— Физиол. журн. СССР, 1967, т. 53, № 8, с. 884.
- Кожечкин С. Н., Жадина С. Д.* Микроинфоретическое изучение влияния серотонина и ацетилхолина на активность нейронов сенсомоторной коры кроликов.— В кн.: Клеточные механизмы памяти. Пущино-на-Оке, 1973, с. 71.
- Кондратьева И. Н.* Циклические изменения в деятельности корковых нейронов после кратковременных стимулов.— В кн.: Современные проблемы электрофизиологии центральной нервной системы. М., 1967, с. 148.
- Кондратьева И. Н., Королькова Т. А., Шульгина Г. И., Элькина Г. А.* Изменения импульсных реакций нейронов и вызванных ответов зрительной

кору кролика при выработке условного рефлекса.— ЖВНД, 1970, т. 20, вып. 5, с. 1000.

• *Конорски Ю.* Интегративная деятельность мозга. М., 1970.

*Костандов Э. А.* Восприятие и эмоции. М., 1977.

*Костандов Э. А., Шостакович Г. С.* Измерение времени опознания словесных стимулов методом обратной маскировки.— ЖВНД, 1970, т. 20, вып. 5, с. 1010.

*Костюк П. Г.* Физиология центральной нервной системы. Киев, 1971.

*Костюк П. Г.* Некоторые общие вопросы нейронной интеграции.— В кн.: Механизмы объединения нейронов в нервном центре. Л., 1974, с. 6.

*Кремянский В. И.* Системы информации как объект исследования. В кн.: Кибернетика и современное научное познание. М., 1976, с. 117.

*Крушинский Л. В.* Экстраполяция и ее значение для изучения элементарной рассудочной деятельности у животных.— Усп. соврем. биол., 1967, т. 64, вып. 3, с. 444.

*Кузьмин В. П.* Принцип системности в теории и методологии К. Маркса. М., 1976.

*Кулланда К. М.* Вызванные потенциалы коры больших полушарий и механизмы их генерации.— В кн.: Интегративная деятельность нервной системы. М., 1964, с. 36.

*Лаптев П. И.* О составе двигательной реакции собаки при условном и безусловном оборонительном рефлексе.— В сб.: Проблемы высшей нервной деятельности. М., 1949, с. 206.

*Лебедев А. Н., Луцкий В. А.* Ритмы электроэнцефалограммы — результат взаимосвязанных колебательных нейронных процессов.— Биофизика, 1972, т. 17, № 3, с. 556.

*Леонтьев А. Н.* Проблемы развития психики. М., 1972.

*Леонтьев А. Н.* Деятельность, сознание, личность. М., 1975.

*Летвин Дж., Матурана Г., Мак-Калок У., Питтс У.* Что сообщает глаз лягушки мозгу лягушки.— В кн.: Электроника и кибернетика в биологии и медицине. М., 1963, с. 211.

*Лешли К.* Мозг и интеллект. М., 1933.

*Ливанов М. Н.* О замыкании условных связей (по материалам электрофизиологических исследований).— В кн.: Электроэнцефалографическое исследование высшей нервной деятельности. М., 1962, с. 174.

*Ливанов М. Н.* Об интеграции нейронных реакций в коре головного мозга.— В кн.: Исследование организации нейронной деятельности в коре больших полушарий головного мозга. М., 1971, с. 3.

*Ливанов М. Н.* Пространственная организация процессов головного мозга. М., 1972.

*Ливингстон Р. Б.* Центральный контроль афферентной активности.— В кн.: Ретикулярная формация мозга. М., 1962, с. 166.

*Лиманский Ю. П., Гура Е. В.* Кортикальные влияния на нейроны главного тройничного сенсорного ядра.— Нейрофизиология, 1969, т. 1, № 1, с. 47.

*Липер Р.* Познавательные процессы.— В кн.: Экспериментальная психология. Под ред. С. Стивенса. Т. II. М., 1963, с. 274.

*Ломов Б. Ф.* (ред.). Проблемы психофизики. М., 1974.

*Ломов Б. Ф.* О системном подходе в психологии.— Вопросы психологии, 1975, № 2, с. 31.

*Лосева Т. Н., Хаюгин С. Н., Швырков В. Б.* К вопросу о специальных тормозных нейронах в зрительной коре.— ДАН СССР, 1970, т. 194, № 6, с. 217.

*Лурия А. Р.* Высшие корковые функции человека. М., 1962.

*Лучкова Т. И.* Изменение дистантной синхронизации биопотенциалов коры в процессе установления временной связи.— ЖВНД, 1971, т. 21, вып. 3, с. 509.

*Льюс Р., Галангер Е.* Психофизические шкалы.— В кн.: Психологические измерения. М., 1967, с. 111.

*Магнус Х.* Регуляция синаптической эффективности. В кн.: Системный анализ интегративной деятельности нейрона. М., 1974, с. 32—41.

*Маунткэсл В.* Некоторые функциональные свойства соматической афферентной системы.— В кн.: Теория связи в сенсорных системах. М., 1964, с. 185.

*Меницкий Д. Н.* Некоторые методологические вопросы условнорефлекторной теории.— В кн.: Методологические вопросы теоретической медицины. Л., 1975, с. 70.

*Меницкий Д. Н., Трубачев В. В.* Информация и проблемы высшей нервной деятельности. Л., 1974.

*Меринг Т. А., Мухин Е. И.* Влияние разрушения гиппокампа на условные рефлексы на время.— ЖВНД, 1971, т. 21, вып. 6, с. 1147.

*Месарович М.* Теория систем и биология: точка зрения теоретика.— В кн.: Системные исследования. М., 1970, с. 137.

*Миллер Н. Е.* Приобретенные побуждения и подкрепления.— В кн.: Экспериментальная психология. М., 1960, с. 577.

*Миллер Дж., Галантер Ю., Прибрам К.* Планы и структура поведения. М., 1965.

*Милнер П.* Физиологическая психология. М., 1973.

*Мышкин И. Ю., Лебедев А. Н., Косарева Л. О., Суркова Г. П.* Исследование вариабельности вызванных потенциалов в зрительной области коры мозга кролика.— В кн.: Статистическая электрофизиология, ч. 2. Вильнюс, 1968, с. 333.

*Мэгун Г.* Бодрствующий мозг. М., 1960.

*Набиль Э.* Особенности фильтрующего действия наркотиков на системы корково-подкорковых возбуждений.— В кн.: Системная организация физиологических функций. М., 1969, с. 250.

*Наумова Т. С.* Электрофизиологический анализ механизмов формирования условного рефлекса. Л., 1968.

*Орлов И. В.* Избирательные нейрохимические механизмы деятельности нейрона.— В кн.: Системный анализ интегративной деятельности нейрона. М., 1974, с. 20.

*Опарин А. И.* Происхождение жизни. М., 1924.

*Опарин А. И.* Жизнь, ее соотношение с другими формами материи.— В кн.: О сущности жизни. М., 1964, с. 8.

*Ошанин Д. А., Конопкин О. А.* (ред.) Психологические вопросы регуляции деятельности. М., 1973.

*Павлов И. П.* Избранные произведения. М., 1949.

*Павлов И. П.* Полное собрание сочинений, т. 3, кн. 1. М.— Л., 1951.

*Пеймер И. А.* Временное и пространственное распределение поля вызванных потенциалов и процессы переработки информации в мозгу человека.— В кн.: Механизмы вызванных потенциалов мозга. Л., 1971, с. 21.

*Переслени Л. И.* Зависимость реакций нейронов сенсомоторной коры от временных параметров раздражения.— ЖВНД, 1974, т. 24, вып. 5, с. 1030.

*Пигарев И. Н., Зенкин Г. М.* Детекторы сетчатки и поведение. Два канала передачи зрительной информации.— В кн.: Оптимизация. Исследования операций. Бионика. М., 1973, с. 240.

*Питык Н. И.* Реакции нейронов наружных коленчатых тел кошки на висцеральные и соматические раздражения.— Нейрофизиология, 1973, т. 5, № 3, с. 246.

*Полянский В. Б.* О связи спайковых разрядов и вызванных потенциалов в зрительной коре кроликов.— ЖВНД, 1965, т. 1, № 15.

*Полянцева В. А.* Изучение работы дыхательного центра в условиях самоуправления искусственного дыхания.— В кн.: Системная организация физиологических функций. М., 1969, с. 205.

*Пономарев Я. А.* Психика и интуиция. М., 1967.

*Пурпура Д.* Природа электрических потенциалов коры и синаптические структуры в коре головного мозга и мозжечка.— В кн.: Механизмы целого мозга. М., 1963, с. 13.

*Пьерон А.* Психофизика.— В кн.: Экспериментальная психология. Под ред. П. Фресса, Ж. Пиаже. М., 1966, с. 241.

*Рабинович М. Я.* Нейрофизиологические механизмы условного рефлекса. В кн.: Физиология человека и животных. Проблемы условных рефлексов в высшей нервной деятельности, т. 16. М., 1975.

*Рабинович М. Я.* Замыкательная функция мозга. Нейронные механизмы. М., 1976.

*Рожанский Н. А.* Очерки по физиологии нервной системы. Л., 1953.

*Ройтбак А. И.* Медленные отрицательные потенциалы коры и нейроглия.— В кн.: Современные проблемы физиологии и патологии нервной системы. М., 1965, с. 68.

*Росси Дж., Цанкетти А.* Ретикулярная формация ствола мозга. М.—Л., 1960.

*Русалов В. М.* Возможность изучения структуры вызванного потенциала с помощью алгоритма таксономии.— В кн.: Проблемы дифференциальной психофизиологии. М., 1974, с. 7.

*Русалов В. М.* Основная проблема современной дифференциальной психофизиологии.— Физиология человека, 1975, т. 1, № 3, с. 451.

*Рутман Э. М.* Возможности применения усредненных вызванных потенциалов в психофизике.— В кн.: Проблемы психофизики. М., 1974, с. 65.

*Сахаров Д. А.* Генеалогия нейронов. М., 1974.

*Свидерская Н. Е.* Реакции нейронов зрительной области коры при ориентировочном и условном оборонительном рефлексам.— ЖВНД, 1971, т. 21, вып. 5, с. 971.

*Свинцицкий В. Н.* Кибернетический подход к физиологии высшей нервной деятельности.— В кн.: Кибернетика и современное научное познание. М., 1976, с. 98.

*Сержантов В. Ф.* Философские проблемы биологии человека. Л., 1974.

*Сеченов И. М.* Участие нервной системы в рабочих движениях.— Избр. произв. М., 1952, т. 1, с. 516.

*Силаков В. Л.* Кортикофугальный контроль импульсных ответов нейронов наружного коленчатого тела кошки.— Нейрофизиология, 1973, т. 5, № 4, с. 367.

*Слободчикова О. Н.* Изменение рецептивного поля нейронов тектума голубя при действии вестибулярного и звукового раздражителей.— Нейрофизиология, 1975, т. 7, № 2, с. 178.

*Соколов Е. Н.* Исследование памяти на уровне отдельного нейрона.— ЖВНД, 1967, т. 17, № 5, с. 909.

*Соколов Е. Н.* Механизмы памяти. М., 1969.

*Соколов Е. Н.* Пейсмекерный потенциал в нейронной организации.— В кн.: Системный анализ интегративной деятельности нейрона. М., 1974, с. 41.

*Сомьен Дж.* Кодирование сенсорной информации. М., 1975.

*Степанский В. И.* Время простой сенсомоторной реакции в условиях временной неопределенности сигналов-стимулов.— Вопросы психологии, 1972, № 2, с. 145.

*Сторожук В. М.* Вызванные потенциалы и нейронная активность в соматосенсорной коре кошки.— Нейрофизиология, 1970, т. 2, № 4, с. 360.

*Сторожук В. М.* Функциональная организация нейронов соматической коры. Киев, 1974.

*Судаков К. В.* Биологические мотивации. М., 1971.

*Судаков К. В.* Системный анализ механизмов целенаправленного поведения.— Усп. физиол. наук, 1976, т. 7, № 4, с. 29.

*Трофимов С. С., Гринченко Ю. В.* Отдельный акт в последовательном поведении.— Материалы XXIV Всесоюз. совещания по проблемам высшей нервной деятельности. М., 1974, с. 251.

*Труш В. Д., Королькова Т. А.* Зависимость возбудимости сенсомоторной коры кролика от уровня пространственной синхронности корковых потенциалов.— ДАН СССР, 1974, т. 215, № 1, с. 237.

*Украинцев Б. С.* Целеполагание и целеосуществление как один из прин-

ципов самодвижения функциональных систем.— В кн.: Принципы системной организации функций. М., 1973, с. 62.

*Украинцев Б. С.* Кибернетика и система новых научных принципов.— В кн.: Кибернетика и современное научное познание. М., 1976, с. 7.

*Уолтер Г.* Контигентная негативная вариация как электрокорковый признак сенсомоторной рефлексорной ассоциации у человека.— В кн.: Рефлексы головного мозга. М., 1965, с. 365.

*Фадеев Ю. А.* Фоновая активность нейронов коры головного мозга как отражение исходного биологического состояния животного.— ДАН СССР, 1968, т. 180, № 1, с. 248.

*Фарбер Д. А., Волкова Е. О.* Полисенсорные свойства нейронов сенсомоторной коры большого мозга кроликов в раннем онтогенезе.— ЖВНД, 1970, т. 20, вып. 4, с. 628.

*Ферстер Г.* О самоорганизующихся системах и их окружении.— В кн.: Самоорганизующиеся системы. М., 1964, с. 113.

*Фишель В.* Думают ли животные? М., 1973.

*Фокин В. Ф., Фокин Б. А.* Фоновая и вызванная ритмическим световым раздражением активность ганглиозных клеток сетчатки кошки.— ЖВНД, 1969, т. 19, вып. 4, с. 661.

*Фришхофф Л., Капраника Р., Гольдштейн М.* Нейрональное кодирование в слуховой системе лягушки — быка с точки зрения внутренней целесообразности.— В кн.: Исследование нервных элементов и систем. М., 1968, с. 85. Труды Института инженеров по электротехнике и радиоэлектронике, т. 56, № 6.

*Хайнд Р.* Поведение животных. М., 1975.

*Ханбабян М. В.* Реакции отдельных нейронов мозжечка на зрительные и звуковые раздражения.— В кн.: Структурная и функциональная организация мозжечка. Л., 1971, с. 75.

*Хяюгин С. Н.* О нейронной активности, сопряженной с медленной отрицательной волной вызванного потенциала на свет.— Материалы VI Всесоюз. конференции по электрофизиологии ЦНС. Л., 1971, с. 276.

*Хяюгин С. Н.* О торможении и «тормозных» нейронах в зрительной коре.— Усп. физиол. наук, 1973, т. 4, № 4, с. 108.

*Хяюгин С. Н., Дмитриева Л. П.* Роль естественных сенсорных факторов в организации пищевого поведения на примере развития птенцов.— ЖВНД, 1976, т. 26, вып. 5, с. 932.

*Черкес В. А., Луганина Е. П.* Вызванные потенциалы коры, подкорковых структур мозга и поведенческие реакции после выключения *Globus pallidus* у кошки.— Нейрофизиология, 1972, т. 4, № 2, с. 141.

*Чуприкова Н. И.* Предпусковая интеграция в опытах с измерением времени реакции человека.— В кн.: Системный анализ механизмов поведения. М., 1978, с. 10.

*Шабан В. М.* Временные взаимоотношения между вызванными потенциалами и активностью нейронов гиппокампа.— Нейрофизиология, 1969, т. 1, вып. 3, с. 285.

*Шагас Ч.* Вызванные потенциалы мозга в норме и патологии. М., 1975.

*Швырков В. Б.* О возможности выработки условного оборонительного рефлекса у бодрствующего кролика в остром опыте.— Бюл. эксперим. биол. и мед., 1968а, № 6, с. 3.

*Швырков В. Б.* О форме участия корковых проекционных соматосенсорных нейронов в образовании условного оборонительного рефлекса.— Вестн. АН СССР, 1968б, № 7, с. 80.

*Швырков В. Б.* Сравнительная характеристика опережающего и безусловного возбуждений в соматосенсорной коре кролика при выработке условного оборонительного рефлекса.— ЖВНД, 1969, т. 19, вып. 1, с. 3.

*Швырков В. Б.* Корковые нейроны в функциональной системе поведенческого акта.— В кн.: Системный анализ интегративной деятельности нейрона. М., 1974, с. 93.

*Швырков В. Б., Александров Ю. И.* Обработка информации, поведенческий акт и корковые нейроны.— ДАН СССР, 1973, т. 212, № 4, с. 1021.

*Швырков В. Б., Величкина С. В.* Изучение процессов воспроизведения модели безусловного подкрепления по условному сигналу.— В кн.: Гиббернетические аспекты в изучении работы мозга. М., 1970, с. 109.

*Швырков В. Б., Гринченко Ю. В.* Электрофизиологическое изучение акцептора результатов действия в инструментальном поведении.— ЖВНД, 1972, т. 22, вып. 4, с. 792.

*Швыркова Н. А., Швырков В. Б.* Активность нейронов зрительной коры при пищевом и оборонительном поведении.— Нейрофизиология, 1975, т. 7, № 1, с. 100.

*Шевелев И. А.* Временное и силовое преобразование сигнала в зрительной системе.— В кн.: Физиология сенсорных систем. Физиология зрения. Л., 1971, с. 180.

*Шевелев И. А., Вердеревская Н. П., Марченко В. Г.* Полная перестройка детекторных свойств нейронов зрительной коры кошки в зависимости от условий адаптации.— ДАН СССР, 1974, т. 217, № 2, с. 493.

*Шевченко Д. Г.* (составитель). Развитие теории функциональных систем организма. М., 1972.

*Шевченко Д. Г.* Исследование нейронов ретикулярной формации среднего мозга кролика при оборонительном условном рефлексе.— ЖВНД, 1973а, т. 25, вып. 4, с. 727.

*Шевченко Д. Г.* Нейроны ретикулярной формации в механизмах принятия решения.— В кн.: Проблемы принятия решения. М., 1976б, с. 210.

*Шевченко Д. Г., Александров Ю. И.* Сопоставление интеграций условного и безусловного поведенческих актов по показателям реакций нейронов.— В кн.: Теория функциональной системы в физиологии и психологии. М., 1978, с. 251.

*Шерстнев В. В.* Изучение химической специфики синаптической передачи на корковых нейронах методом микроионофореза.— ДАН СССР, 1971, т. 199, № 6, с. 1456.

*Шидловский В. А.* Проблема вегетативных компонентов условных и безусловных рефлексов, мотиваций и эмоций.— В кн.: Системная организация физиологических функций. М., 1969, с. 422.

*Шмидт Дж., Каммерер Е., Вотрих Х.* Изменение вызванной активности и хемочувствительности корковых нейронов при выработке условных рефлексов.— В кн.: Системный анализ интегративной деятельности нейрона. М., 1974, с. 109.

*Шовен Р.* Поведение животных. М., 1972.

*Шошоль Р.* Время реакции.— В кн.: Экспериментальная психология, Под ред. П. Фресса, Ж. Пиаже. М., 1966, с. 314.

*Шредингер Э.* Что такое жизнь с точки зрения физика. М., 1947.

*Шулейкина К. В.* Системная организация пищевого поведения. М., 1971.

*Шульга Е. Л.* О распространении вызванных потенциалов по коре больших полушарий головного мозга кошки при световых раздражениях.— Физиол. журн. СССР, 1965, т. 51, № 10, с. 1182.

*Шульгина Г. И.* Исследование активности нейронов коры головного мозга на ранних стадиях выработки условного рефлекса.— В кн.: Современные проблемы электрофизиологии центральной нервной системы. М., 1967, с. 296.

*Шульгина Г. И.* Реакции нейронов коры головного мозга кролика на ранней стадии выработки оборонительного условного рефлекса на раздражители различной модальности.— ЖВНД, 1968, т. 18, вып. 4, с. 565.

*Шульгина Г. И.* Реакции нейронов коры головного мозга кролика на ранней стадии выработки оборонительного условного рефлекса на ритмический свет.— ЖВНД, 1969, т. 19, № 5, с. 778.

*Шумилина А. И.* Морфофизиологический анализ локализации моторного возбуждения в корковых и подкорковых структурах головного мозга.— В кн.: Проблемы высшей нервной деятельности. М., 1949а, с. 290.

*Шумилина А. И.* Функциональное значение лобных областей коры головного мозга в условнорефлекторной деятельности собаки.— В кн.: Проблемы высшей нервной деятельности. М., 1949б, с. 561.

*Шумилина А. И.* Сравнительная характеристика электрической актив-

ности сетчатого образования и коры головного мозга при выработке условного оборонительного рефлекса.— Физиол. журн. СССР, 1959, т. 45, № 10, с. 1176.

*Шумилина А. И.* Подавление деятельности барорецепторов аорты внутривенным введением адреналина.— В кн.: Проблемы общей физиологии и высшей нервной деятельности. М., 1961а, с. 275.

*Шумилина А. И.* Экспериментальный анализ электрической активности сетчатого образования и коры головного мозга при выработке условной пищевой реакции.— Физиол. журн. СССР, т. 47, 1961б, № 1, с. 1.

*Шумилина А. И.* Экспериментальный анализ формирования системных объединений коры и подкорковых образований в процессе выработки условной реакции.— В кн.: Современные проблемы физиологии и патологии нервной системы. М., 1965, с. 240.

*Экклс Дж.* Физиология нервных клеток. М., 1959.

*Эшби У. Росс.* Конструкция мозга. М., 1962.

*Юматов Е. А.* О приложении теории автоматического регулирования к проблеме регуляции дыхательных показателей организма.— В кн.: Актуальные вопросы современной физиологии. М., 1976, с. 230.

*Altmann H., Bruggencate G., Sonnhof U., Steinberg R.* Action of  $\gamma$ -aminobutyric acid and glycine on red nucleus neurones.— Pflügers Arch., 1973, Bd 342, N 4, S. 283.

*Amato G., La Grutta V., Enia F.* The control exerted by the auditory cortex on the activity of the medial geniculate body and inferior colliculus.— Arch. sci. biol., 1969 (1970), v. 53, N 4, p. 291.

*Bandler R. J., Flynn J. P.* Control of somatosensory fields for striking during hypothalamically elicited attack.— Brain Res., 1972, v. 38, p. 197.

*Banna N. R., Krunful M., Jabbur S. J.* Excitability changes in spinal cutaneous primary afferent terminals induced by acoustic stimuli.— Experimentia, 1972, v. 28, N 6, p. 665.

*Barlow H. B.* Visual experience and cortical development.— Nature, 1975, v. 258, N 5532, p. 199.

*Beck Ch., Rosner B.* Magnitude scales and somatic evoked potentials to percutaneous electrical stimulation.— Physiol. and Behaviour, 1968, v. 3, N 6, p. 947.

*Becker W., Hoehne O., Iwase K., Kornhuber H. H.* Bereitschaftspotential, prämotorische Positivierung und andere Hirnpotentiale bei sakkadischen Augenbewegungen.— Vision Res., 1972, Bd 12, N 3, S. 421.

*Bernardi G., Lieglgänsberger W., Herz A., Püül E. A.* Intracellular studies on the action of L-glutamic acid on spinal neurones of the cat.— Brain Res., 1972, v. 39, p. 523.

*Blakemore C., Mitchell D. E.* Environmental modification of the visual cortex and the neural basis of learning and memory.— Nature, 1973, v. 241, N 5390, p. 467.

*Boddy J.* Evoked potentials in reaction time with a variable foreperiod.— Quart. J. Exper. Psychol., 1973, v. 25, N 3, p. 323.

*Bostock H., Jarvin M. J.* Changes in the form of the cerebral evoked response related to the speed of simple reaction time.— EEG and Clin. Neurophysiol., 1970, v. 29, N 2, p. 137.

*Branston N. M., Fleming Dg.* Efferent fibers in the frog optic nerve.— Exper. Neurol., 1968, v. 20, N 4, p. 611.

*Bridgeman B.* Receptive fields in single cells of monkey visual cortex during visual tracking.— Intern. J. Neurosci., 1973, v. 6, N 3, p. 141.

*Brown A. G., Short A. D.* Effects from the somatic sensory cortex on transmission through the spinocervical tract.— Brain Res., 1974, v. 74, N 2, p. 338.

*Brown P. B.* Response of cat dorsal horn cells to variations of intensity, location and area of cutaneous stimuli.— Exper. Neurol., 1969, v. 23, N 2, p. 249.

*Buchsbaum M., Fedio P.* Visual information and evoked responses from the left and right hemispheres.— EEG and Clin. Neurophysiol., 1969, v. 26, N 3, p. 266.



*Buchwald I. S., Beatty D., Eldred E.* Conditioned responses of gamma and alpha motoneurons in the cats trained to conditioned avoidance.— *Exper. Neurol.*, 1961, v. 4, N 4, p. 91.

*Bullock T. H.* Parameters of integrative action of the nervous system at the neuronal level.— *Exper. Cell Res. Suppl.*, 1958, v. 5, p. 323.

*Bullock T. H.* The origin of pattern nervous discharge.— *Behaviour*, 1961, v. 17, p. 48.

*Buser P., Borenstein P.* Réponses somesthésiques, visuelles et auditives recueillies au niveau au cortex «associatif» suprasylvien chez le chat curarisé non anesthésié.— *EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1959, v. 11, N 2, p. 285.

*Buser P., Borenstein P., Bruner I.* Etude des systèmes «associatifs», visuels et auditifs chez le chat anesthésié au chloralose.— *EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1959, v. 11, p. 305.

*Callaway III, E., Buchbaum M.* Effects of cardiac and respiratory cycles on averaged visual evoked responses.— *EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1965, v. 19, N 5, p. 476.

*Chang H. T.* The evoked potentials.— In: *Handbook of physiology*, sect. I. *Neurophysiology*, v. 1. Washington, 1959, p. 299.

*Chow K. L., Masland R. H., Stewart D. L.* Receptive field characteristics of striate cortical neurons in the rabbit.— *Brain Res.*, 1971, v. 33, N 2, p. 337.

*Chow K. L., Randall W., Morrell F.* Effect of brain lesions on conditioned cortical electropotentials.— *EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1966, v. 20, p. 357.

*Cogquery I.-M., Coulmance M., Leron M. C.* Modifications des potentiels évoqués corticaux somesthésiques durant des mouvements actifs et passifs chez l'homme.— *EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1972, v. 33, N 3, p. 269.

*Cohn R.* Visual evoked responses in the brain injured monkey.— *Arch. Neurol.*, 1969, v. 21, N 3, p. 321.

*Collett T.* The efferent control of sensory pathways.— *Biol. Brains. Proc. Sympos. London*, 1972. London, 1974, p. 11—42.

*Creutzfeldt O., Heggelund P.* Neural plasticity in visual cortex of adult cats after exposure to visual patterns.— *Science*, 1975, v. 188, N 4192, p. 1025.

*Creutzfeldt O., Rosina A., Ito M., Probst W.* Visual evoked response of single cells and of the EEG in primary visual area of the cat.— *J. Neurophysiol.*, 1969, v. 32, N 2, p. 127.

*Creutzfeldt O., Sakmann B.* Neurophysiology of vision.— *Annual Rev. Physiol.*, 1969, v. 31, p. 499.

*Curtis D. R., Crawford I. M.* Central synaptic transmission — microelectroforetic studies.— *Annual Rev. Pharmacol.*, 1969, v. 9, p. 209.

*Cynader M., Berman N., Hein A.* Cats reared in stroboscopic illumination: effects on receptive fields in visual cortex.— *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 1973, v. 70, N 5, p. 1353.

*Daniel R., Thiery J.-C., Buser P.* Cortical control of superior colliculus in awake non-paralyzed cats.— *Brain Res.*, 1973, v. 58, N 2, p. 524.

*Darian-Smith J.* Somatic sensation.— *Annual Rev. Physiol.*, 1969, v. 31, p. 417.

*Darian-Smith J., Rowe M. J., Sessle B. J.* «Tactile» stimulus intensity: information transmission by relay neurons in different trigeminal nuclei.— *Science*, 1968, v. 160, N 3829, p. 791.

*Debecker J., Desmedt J.-E.* Decision component parameters.— *Arch. intern. physiol. et biochim.*, 1974, v. 82, N 5, p. 929.

*Deecke L., Scheid P., Kornhuber H.* Distribution of readiness potential, pre-motion positivity and motor potential of the human cerebral cortex preceding voluntary finger movements.— *Exper. Brain Res.*, 1969, v. 7, p. 158.

*Denny D., Adorjani C.* Orientation specificity of visual cortical neurones after head tilt.— *Exper. Brain Res.*, 1972, v. 14, p. 312.

*Disterhoft J. F., Olds J.* Differential development of conditioned unit changes in thalamus and cortex of rat.— *J. Neurophysiol.*, 1972, v. 35, p. 665.

*Doti E.* Centrifugal impulses in rabbit's retina.— *J. Neurophysiol.*, 1965, v. 19, p. 301.

- Donaldson I. M. L., Nash J. R. G.* Variability of the relative preference for stimulus orientation and direction of movement in some units of the cat visual cortex (areas 17 and 18).—*J. Physiol.*, 1975, v. 245, N 2, p. 305.
- Donchin E., Lindsley D. B.* Visually evoked response correlates of perceptual masking and enhancement.—*EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1965, v. 19, N 4, p. 325.
- Donchin E., Lindsley D. B.* Averaged evoked potential and reaction time to visual stimuli.—*EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1966, v. 20, N 3, p. 217.
- Dubner R.* Interaction of peripheral and central input in the main sensory trigeminal nucleus of the cat.—*Exper. Neurol.*, 1967, v. 17, N 2, p. 186.
- Dustman R., Beck E.* The visually evoked potential in twins.—*EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1965, v. 19, N 6, p. 570.
- Eason R. G., Oden D., White C. T.* Visually evoked cortical potentials and reaction time in relation to site of retinal stimulation.—*EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1967, v. 23, p. 213.
- Ellison G. D., Konorsky I.* Separation of the salivary and motor responses in instrumental conditioning.—*Science*, 1964, v. 146, N 3647, p. 1071.
- Elul R.* Specific site of generation of brain waves.—*Physiologist*, 1964, v. 7, p. 125.
- Elul R.* The genesis of the EEG.—*Intern. Rev. Neurobiol.*, 1972, v. 152, p. 227.
- Evarts E. V.* Pyramidal tract activity associated with a conditioned hand movement in the monkey.—*J. Neurophysiol.*, 1966, v. 29, N 6, p. 1014.
- Evarts E. V.* Contrasts between activity of precentral and postcentral neurons of cerebral cortex during movement in the monkey.—*Brain Res.*, 1972, v. 40, N 1, p. 25.
- Felix D., Wiesendanger M.* Cortically induced inhibition in the dorsal column nuclei of monkeys.—*Pflügers Arch.*, 1970, Bd 320, N 3, S. 285.
- Fishman M. C., Michael C. R.* Integration of auditory information in the cat's visual cortex.—*Vision Res.*, 1973, v. 13, N 8, p. 1415.
- Fox R., Blake R., Bourne J. R.* Visual evoked cortical potentials during pressure-blinding.—*Vision Res.*, 1973, v. 13, N 2, p. 501.
- Fox S. S., Rudel A. P.* Operant controlled neural event: functional independence in behavioural coding by early and late components of visual cortical evoked response in cats.—*J. Neurophysiol.*, 1970, v. 33, N 4, p. 548.
- Fromm G. H., Glass J. D.* Influence of cortical steady potential on evoked potentials and neuron activity.—*Exper. Neurol.*, 1970, v. 27, N 3, p. 426.
- Frost J. D., Gol A.* Computer determination of relationships between EEG activity and single unit discharges in isolated cerebral cortex.—*Exper. Neurol.*, 1966, v. 14, N 4, p. 506.
- Garcia-Austt E., Bagacz I., Vanzulli A.* Effects of attention and inattention upon visual evoked response.—*EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1964, v. 17, p. 136.
- Garcia-Rill E., Dubrovsky B.* Organization of visual input in cat motor-sensory cortex.—*Exper. Neurol.*, 1971, v. 33, N 3, p. 597.
- Garcia-Rill E., Dubrovsky B.* Responses of motor cortex cell to visual stimuli.—*Brain Res.*, 1974, v. 82, N 2, p. 185.
- Ghelarducci E., Pisa M., Pompeiano O.* Transformation of somatic afferent volleys across the prethalamic and thalamic components of the lemniscal system during the rapid eye movements of sleep.—*EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1970, v. 29, N 4, p. 348.
- Gilden L., Vaughan H. G., Costa L. D.* Summated human EEG potentials with voluntary movement.—*EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1966, v. 20, N 5, p. 433.
- Glickstein M.* Brain mechanisms in reaction time.—*Brain Res.*, 1972, v. 40, N 1, p. 33.
- Gordon B.* Receptive fields in deep layers of cat superior colliculus.—*J. Neurophysiol.*, 1973, v. 86, N 2, p. 157.
- Hamasaki D. I., Winters R. W.* A review of the properties of sustained and transient retinal ganglion cells.—*Experientia*, 1974, v. 30, N 7, p. 703.

*Handwerker H. O., Sassen M.* Neural representation of hair movements in primary afferent fibres and in cortical units of the cat.— *Pflügers Arch.*, 1972, Bd 338, N 1, S. 81.

*Hernandes-Péon R.* Reticular mechanisms of sensory control.— In: *Sensory communication*. New York, 1961, p. 497.

*Hernandes-Péon R., Brust-Carmona H., Penalora-Rojas I., Bach-y-Rita G.* The efferent control of afferent signals entering the central nervous system.— *Ann. N. Y. Acad. Sci.*, 1960—1961, v. 89, p. 866.

*Hess R., Murata K.* Effects of glutamate and GABA on specific response properties of neurones in the visual cortex.— *Exper. Brain Res.*, 1974, v. 21, N 3, p. 285.

*Hirano T., Best P., Olds J.* Units during habituation, discrimination learning and extinction.— *EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1970, 28, N 1, p. 127.

*Horn G., Stechler G., Nill R. M.* Receptive fields of units in the visual cortex of the cat in the presence and absence of bodily tilt.— *Exper. Brain Res.*, 1972, v. 15, N 2, p. 113.

*Hsiao S., Isaacson R.* Learning of food and water position by hippocampus damage rats.— *Physiol. and Behaviour.*, 1971, v. 6, N 1, p. 81.

*Hubel D., Wiesel T.* Receptive fields of single neurons in the cat's striate cortex.— *J. Physiol.*, 1959, v. 148, p. 579.

*Hubel D., Wiesel T.* Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cats visual cortex.— *J. Physiol.*, 1962, v. 160, N 1, p. 106.

*Huttunen M. O.* General model for the molecular events in synapses during learning.— *Perspect. Biol. and Med.*, 1973, v. 17, N 1, p. 103.

*Iggo A.* Electrophysiological analysis of afferent fibers in primate skin.— *Acta neuroveget.*, 1963, v. 24, p. 225.

*Ikeda T.* Reaction times and early negative components of evoked potentials.— *Folia psychiatr. et neurol. japon.*, 1973, v. 27, N 3, p. 241.

*Imbert M., Buisseret P.* Receptive field characteristics and plastic properties of visual cortical cells in kittens reared with or without visual experience.— *Exper. Brain Res.*, 1975, v. 22, N 1, 25.

*Jasper H. H., Stefanis C.* Intracellular oscillatory rhythms in pyramidal cells of the cat.— *EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1965, v. 18, p. 541.

*Jennes D.* Auditory evoked response differentiation with discrimination learning in humans.— *J. Compar. and Physiol. Psychol.*, 1972a, v. 180, N 1, p. 75.

*Jennes D.* Stimulus role and gross differences in the cortical evoked response.— *Physiol. and Behaviour*, 1972b, p. 141.

*John E. R.* Switchboard versus statistical theories of learning and memory.— *Science*, 1972, v. 177, N 4052, p. 850.

*John E. R., Shimokochi M., Bartlett F.* Neural readout from memory during generalization.— *Science*, 1969, v. 164, N 3887, p. 1534.

*John E. R., Herrington R. N., Sutton S.* Effects of visual form on the evoked response.— *Science*, 1967, v. 155, N 3768, p. 1439.

*John E. R., Morgades P. P.* Neural correlates of conditioned responses studied with multiple chronically implanted moving microelectrodes.— *Exper. Neurol.*, 1969, v. 23, N 3, p. 412.

*John E. R., Morgades P. P.* The pattern and anatomical distribution of evoked potentials and multiple unit activity elicited by conditioned stimuli in trained cats.— *Commun. Behavioural Biol.*, pt A, 1969, v. 3, N 4, p. 181.

*Jung R., Kornhuber H. H., Da Fonseca J. S.* Multisensory convergence on cortical neurons.— In: *Progress in brain research, v. I. Brain Mechanisms*. Amsterdam, 1963.

*Kamp A., Da Silva L., van Leeuwen St.* Hippocampal frequency shifts in different behavioural situations.— *Brain Res.*, 1971, v. 31, N 2, p. 287.

*Kasprzak H., Mann M. D., Tapper D. N.* Pyramidal modulation of responses of spinal neurons to natural stimulation of cutaneous receptors.— *Brain Res.*, 1970, v. 24, N 1, p. 121.

*Keidel W. D.* Information processing in the higher parts of the auditory pathway.— *Communications and Cybernetic*, v. 8, 1974, p. 226.

*Klee M. R., Offenloch K., Tigges J.* Cross-correlation analysis of electroencephalographic potentials and membran transients.— *Science*, 1965, v. 147, p. 519.

*Klinke R., Galley N.* Efferent innervation of vestibular and auditory receptors.— *Physiol. Revs.*, 1974, v. 54, N 2, p. 316.

*Krnjević K.* Glutamat and  $\gamma$ -aminobutyric acid in brain.— *Nature*, 1970, v. 228, p. 119.

*Leander J. D.* Shock intensity and duration interactions of free-operant avoidance behaviour.— *J. Exper. Analysis and Behaviour*, 1973, v. 19, N 3, p. 481.

*Li Gh. L.* The facilitatory effect of stimulation of an unspecific thalamic nuclei on cortical sensory neuronal responses.— *J. Physiol.*, 1956, v. 131, p. 115.

*Libet B., Alberts W. W., Wright E. W. Jr.* Responses of human somatosensory cortex to stimuli below threshold for conscious sensation.— *Science*, 1967, v. 158, N 3808, p. 1597.

*Lidsky T. I., Levine M. S., MacGregor S., Jr.* Tonic and phasic effects evoked concurrently by sensory stimuli in hippocampal units.— *Exper. Neurol.*, 1974, v. 44, N 1, p. 130.

*Liege B., Galand G.* Single unit visual responses in the frog's brain.— *Vision Res.*, 1972, v. 12, N 4, p. 609.

*Lifshitz K.* The averaged evoked cortical responses to complex visual stimuli.— *Psychophysiology*, 1966, N 3, p. 55.

*Livingston R. B.* Central control of receptors and sensory transmission system.— In: *Handbook of Physiology*, v. I. Washington, 1959, p. 741.

*Mackworth J. F.* *Vigilance and habituation.* London, 1969.

*Marsden C. A.* The histochemical mapping of «chemical pathways» in the central nervous system.— *Tidsskr. Norske laegeforening*, 1973, bd 93, N 17, s. 1291.

*Massaro D. W., Kahn B. J.* Effects of central processing on auditory recognition.— *I. Exper. Psychol.*, 1973, v. 97, N 1, p. 51.

*Mathies H.* The biochemical basis of learning and memory.— *Life Sci.*, 1974, v. 15, N 12, p. 2017.

*Mathies H., Lössner B., Ott T. e. a.* The intra neuronal regulation of neuronal connectivity.— In: *Pharmacology and future man.* Basel, v. 4, 1973, p. 29.

*McKenzie J. S., Gilbert D. M.* Hippocampal and neostriatal inhibition of medial thalamic unit responses to somatic and brain stem stimulation.— *Brain Res.*, 1972, v. 38, N 1, p. 202.

*Meulders M., Goldfraind I.* Influence du réveil d'origine réticulaire sur l'étendue des champs visuels des neurones de la région genouillée chez le chat avec cerveau intact ou avec cerveau isolé.— *Exper. Brain Res.*, 1969, v. 9, N 3, p. 201.

*Michael Ch. R.* Retinal processing of visual images.— *Scient. Amer.*, 1969, v. 220, N 5, p. 105.

*Miller J. M., Stebbins W. C.* Evoked potentials and auditory reaction time in monkey.— *Science*, 1969, v. 163, N 3867, p. 592.

*Miller J. M., Sutton D., Pfingst B. e. a.* Single cell activity in the auditory cortex of rhesus monkeys: behavioural dependency.— *Science*, 1972, v. 177, N 4047, p. 449.

*Miller J. M., Beaton R. D., O'Connor T., Pfingst B. E.* Response pattern complexity of auditory cells in the cortex of unanesthetized monkeys.— *Brain Res.*, 1974, v. 69, N 1, p. 101.

*Morrell F.* Visual system's view of acoustic space.— *Nature*, 1972, v. 238, p. 44.

*Mountcastle V. B., Poggio G. F., Werner G.* The relation of thalamic cell response to peripheral stimuli varied over an intensive continuum.— *J. Neurophysiol.*, 1963, v. 26, N 5, p. 807.

*Mountcastle V. B., Lynch J., Georgopoulos A. e. a.* Posterior parietal association cortex of the monkey: command function for operations within extrapersonal space.— *J. Neurophysiol.*, 1975, v. 38, N 4, p. 871.

- Murata K., Cramer H., Bach-y-Rita P.* Neuronal convergence of noxious, acoustic and visual stimuli in the visual cortex of the cat.— *J. Neurophysiol.*, 1965, v. 28, N 6, p. 1223.
- Niki H.* Prefrontal unit activity during alternation in the monkey. I. Relation to direction of response.— *Brain Res.*, 1974a, v. 68, p. 185.
- Niki H.* Prefrontal unit activity during delayed alternation in the monkey. II. Relation to absolute versus relative direction of response.— *Brain Res.*, 1974b, v. 68, p. 197.
- Nunokawa Shigeki.* Effect of background illumination on the receptive fields organization of single cortical cells in area 18 of the immobilized cat.— *Japan. J. Physiol.*, 1973, v. 23, N 1, p. 13.
- Olds J., Hirano T.* Conditional responses of hippocampal and other neurons.— *EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1969a, v. 26, N 2, p. 159.
- Olds J., Mink W. D., Best Ph. J.* Single unit patterns during anticipatory behaviour.— *EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1969b, v. 26, N 2, p. 144.
- Olds J., Disterhoft J. F., Segal M. e. a.* Learning centers of rat brain mapped by measuring latencies of conditioned unit responses.— *J. Neurophysiol.*, 1973, v. 35, N 2, p. 202.
- O'Keefe J.* Place units in the hippocampus of the freely moving rat.— *Exper. Neurol.*, 1976, v. 51, p. 78.
- Penfield W., Milner B.* Memory deficit produced by bilateral lesions in the hippocampal zone.— *AMA Arch. Neurol. and Psychiatry*, 1958, v. 79, p. 475.
- Pettigrew J. D.* The effect of selective visual experience on stimulus trigger features of kitten cortical neurons.— *Ann. N. Y., Acad. Sci.*, 1974, v. 228, p. 393. Discuss, p. 405.
- Pettigrew J. D., Olson C., Hirsh H. V. B.* Cortical effect of selective visual experience: degeneration or reorganization? — *Brain Res.*, 1973, v. 51, p. 345.
- Phillips M. J., Olds J.* Unit activity: motivation-dependent responses from midbrain neurons.— *Science*, 1969, v. 165, N 3899, p. 61.
- Poon L. W., Thompson L. W., Marsh G. R.* Average evoked potential changes as a function of processing complexity.— *Psychophysiology*, 1976, v. 13, N 1, p. 43.
- Prichard J. Wn., Chimienti J., Galambos R.* Evoked response from extracranial sites in the cat.— *EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1965, v. 18, p. 493.
- Ramos A., Schwartz E., John E. R.* Stable and plastic unit discharge patterns during behavioural generalization.— *Science*, 1976a, v. 192, p. 393.
- Ramos A., Schwartz E., John E. R.* Evoked potential — unit relationships in behaving cats.— *Brain Res. Bull.*, 1976b, v. 1, p. 69.
- Ramos A., Schwartz E., John E. R.* An examination of the participation of neurons in readout from memory.— *Brain Res. Bull.*, 1976c, v. 1, p. 77.
- Ranck J.* Studies on single neurons in dorsal hippocampal formation and septum in unrestrained rats.— *Exper. Neurol.*, 1973, v. 41, N 2, p. 461.
- Ricci G., Doane B., Jasper H.* Microelectrode studies of conditioning technique and preliminary results. IV Intern. Congr. Electroencephalogr. et neurophysiol. clin. Bruxelles, 1957, p. 401.
- Ritter W., Simson R., Vaughan H. G. Jr.* Association cortex potentials and reaction time in auditory discrimination.— *EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1972, v. 33, N 6, p. 547.
- Rosenfeld J. P., Owen R. L.* Instrumental conditioning of photic evoked potentials: mechanisms and properties of late component modification.— *Physiol. and Behaviour*, 1972, v. 9, N 5, p. 851.
- Rosetto M., Vandercar D.* Lightweight FET circuit for differential or single-ended recording in free-moving animals.— *Physiology and Behaviour*, 1972, v. 9, p. 105.
- Rosner B. S., Goff W. R.* Electrical responses of the nervous system and subjective scales of intensity.— In: *Contributions to sensory physiology*, v. 2. New York, Acad. Press, 1967, p. 169.
- Ruchkin D. S., Jonn E. R.* Evoked potential correlates of generalization.— *Science*, 1966, v. 153, N 3732, p. 87.
- Ruchkin D. S., Sutton S., Tueting P.* Emitted and evoked P300 potentials

and variation in stimulus probability.—*Psychophysiology*, 1975, v. 12, N 5, p. 591.

*Salmoiraghi G. C., Stefanis C. H.* A critique of ionophoretic studies of central nervous system neurons.—*Intern. Rev. Neurobiol.*, 1967, v. 10, p. 1.

*Sandeman D. C., Rosenthal N. P.* Efferent axons in the fish optic nerve and their effect on the retinal ganglion cells.—*Brain Res.*, 1974, v. 68, N 1, p. 41.

*Schmidt J.* Durch Zahnpulpareizung im Kaninchenhirn ausgelöste Potentiale und deren Abhängigkeit von der Reizintensität und Reizfrequenz.—*Acta biol. et medica germanica*, 1968, v. 21, p. 475.

*Schwartz E. L., Ramos A., John E. R.* Single cell activity in chronic unit recording: a quantitative study of the unit amplitude spectrum.—*Brain Res. Bull.*, 1976, v. 1, p. 57.

*Schwartzkroin P. A.* The effect of body tilt on the directionality of units in cat visual cortex.—*Exper. Neurol.*, 1972, v. 36, p. 498.

*Sillito A. M.* Effect of the ionophoretic application of bicuculine on the receptive field properties of simple cells in the visual cortex of the cat.—*J. Physiol.*, 1974a, v. 242, p. 101.

*Sillito A. M.* Modification of receptive field properties of neurons in the visual cortex by bicuculline, a GABA antagonist.—*J. Physiol.*, 1974b, v. 239, N 1, p. 36.

*Sillito A. M.* The contribution of inhibitory mechanisms to the receptive field properties of neurones in the striate cortex of the cat.—*J. Physiol.*, 1975, v. 250, p. 305.

*Skinner B.* The behaviour of organisms. New York, 1938.

*Smith J. D., Marg E.* Zoom neurons in visual cortex: receptive field enlargements with near fixation in monkeys.—*Experientia*, 1975, v. 31, N 3, p. 323.

*Sovtjåkvil A. K. A., Hyvåkinen J.* Auditory cortical neurons in the cat sensitive to the direction of sound source movement.—*Brain Res.*, 1974, v. 73, p. 455.

*Sparks D. L., Travis R. P.* Patterns of reticular unit activity observed during the performance of a discriminative task.—*Physiol. and Behaviour*, 1968, v. 3, N 6, p. 961.

*Spehlmann R., Downes K.* The effects of acetylcholine and of synaptic stimulation on the sensorimotor cortex of cats. I. Neuronal responses to stimulation of the reticular formation.—*Brain Res.*, 1974a, v. 74, N 2, p. 229.

*Spehlmann R., Samthers C. C. Jr.* The effects of acetylcholine and of synaptic stimulation on the sensorimotor cortex of cats. II. Comparison of the neuronal responses to reticular and other stimuli.—*Brain Res.*, 1974b, v. 74, N 2, p. 243.

*Spinelli D. M., Pribram K. H.* Neural correlates of stimulus response and reinforcement.—*Brain Res.*, 1970, v. 17, N 3, p. 377.

*Spinelli D. M., Weingarten M.* Afferent and efferent activity in single units of the cat's optic nerve.—*Exper. Neurol.*, 1966, v. 15, N 3, p. 347.

*Stein B. E., Arigbede M. O.* Unimodal and multimodal response properties of neurons in the cats superior colliculus.—*Exper. Neurol.*, 1972, v. 36, N 1, p. 179.

*Sutton S., Brarar M., Subin J., John E. R.* Evoked potential correlates of stimulus uncertainty.—*Science*, 1965, v. 150, N 3700, p. 1187.

*Sutton S., Tuetting P., Zubin J.* Information delivery and the sensory evoked potential.—*Science*, 1967, v. 155, N 3768, p. 1436.

*Tayal O. P.* Visual processing schema: a theory of perception.—*J. Genet. Psychol.*, 1971, v. 85, N 1, p. 3.

*Taylor T. J., Shaw C., Thompson R. F.* Unit responses to moving visual stimuli in the motor cortex of the cat.—*Science*, 1972, v. 176, N 4036, p. 811.

*Thompson R., Bettinger L., Birch H., Groves Ph.* Comparison of evoked gross and unit responses in association cortex of waking cat.—*EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1969, v. 27, N 2, p. 146.

*Tolman E. C.* A psychological model.—In: *Toward a general theory of action*. N. Y., 1951.

*Torii H., Endo M., Shimazono Y., Ihara S., Narukawa H., Matsuda M.* Neuronal responses in the cerebral cortex to electrical stimulation of the non-specific thalamic nuclei in cats.—*EEG and Clin. Neurophysiol.*, 1965, v. 19, N 6, p. 549.

*Towe A. L., Morse R. W.* Dependence of the response characteristics of somatosensory neurons on the form of their afferent input.—*Exper. Neurol.*, 1962, v. 6, N 5, p. 407.

*Toyama K., Maecawa K., Takeda T.* An analysis of neuronal circuitry for two types of visual cortical neurones classified on the basis of their responses to photic stimuli.—*Brain Res.*, 1973, v. 61, p. 395.

*Travis R. P., Sparks D. L.* Changes in unit activity during stimuli associated with food and shock reinforcement.—*Physiol. and Behaviour*, 1967, v. 2, p. 171.

*Wall P. D.* The laminar organization of dorsal horn and effects of descending impulses.—*J. Physiol.*, 1967, v. 188, N 3, p. 403.

*Wall P. D., Freeman J., Major D.* Dorsal horn cells in spinal and in freely moving rats.—*Exper. Neurol.*, 1967, v. 19, N 4, p. 519.

*Wallingford E., Ost Dahl R., Zarzecki P. e. a.* Optical and pharmacological stimulation of visual cortical neurones.—*Nature, New Biol.*, 1973, v. 242, N 120, p. 210.

*Weingarten M., Spinelli D.* Retinal receptive field changes produced by auditory and somatic stimulation.—*Exper. Neurol.*, 1966, v. 15, N 3, p. 363.

*Werner G., Mountcastle V. B.* Neural activity in mechanoreceptive cutaneous afferents: stimulus—response relations, Weber functions, and information transmission.—*J. Neurophysiol.*, 1956, v. 28, N 2, p. 359.

*Werner G., Whitsel B.* Stimulus feature detection by neurons in somatosensory areas I and II of primates.—*IEEE Trans. on Man-Machine Systems*, 1970, v. 11, N 1, p. 36.

*Whitsel B., Pappolo J., Werner G.* Cortical information processing of stimulus motion on primate skin.—*J. Neurophysiol.*, 1972, v. 35, N 5, p. 691.

*Wicke L., Donchin E., Lindsay D.* Visual evoked potentials as a functions of flash luminance and duration.—*Science*, 1964, v. 148, p. 395.

*Wiersma C., Yamaguchi T.* Integration of visual stimuli by the crayfish central nervous system.—*J. Exper. Biol.*, 1967, v. 47, p. 409.

*Wita C. W.* Measurement of information transfer in retinal ganglion cells of cat.—*Intern. J. Neurosci.*, 1972, v. 4, N 3, p. 121.

*Wollberg Z., Neuman J.* Auditory cortex of squirrel monkey: response patterns of single cells to species specific vocalizations.—*Science*, 1972, v. 175, N 4018, p. 212.

*Zieglängsberger W., Herz A.* Changes of cutaneous receptive fields of spino-cervical-tract neurones and other dorsal horn neurones by microelectrophoretically administered amino acids.—*Exper. Brain Res.*, 1971, v. 13, N 2, p. 111.

*Zieglängsberger W., Herz A., Bernardi C.* Changes of cutaneous receptive fields and interaction of dorsal horn neurones induced by microelectrophoretic application of amino acids.—*Experientia*, 1971, v. 27, N 9, p. 1120.

# ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	3
----------	---

## *Глава первая*

### СИСТЕМНОЕ ОПИСАНИЕ ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА

Качественное отличие поведения от элементарных физиологических процессов	9
Целенаправленность поведенческого акта	14
Выделение поведенческого акта в континууме поведения	23
Организация физиологических функций в поведенческом акте	28
Операциональная архитектоника функциональной системы элементарного поведенческого акта	33

## *Глава вторая*

### ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ КОРРЕЛЯТЫ СИСТЕМНЫХ ПРОЦЕССОВ В ЭЛЕМЕНТАРНОМ ПОВЕДЕНЧЕСКОМ АКТЕ

Электрическая активность мозга в поведении	38
Синхронность и сходство конфигурации ВП разных структур в поведении	41
Связь ВП с временем поведенческого акта	47
«Эндогенность» ВП в поведении	49
Связь ВП с будущими событиями	52
Компоненты ВП — корреляты системных процессов поведенческого акта	60

## *Глава третья*

### СИСТЕМНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ НЕЙРОНАЛЬНОЙ АКТИВНОСТИ В ПОВЕДЕНИИ

Связь суммарной активности с импульсацией нейронов	79
Связь нейрональной активности с ВП	81
Синхронность и однотипность паттернов разрядов нейронов в различных структурах мозга	83
Обусловленность паттерна разрядов нейронов предпусковой интеграцией	96
Участие нейронов в системных механизмах поведенческого акта	102

## *Глава четвертая*

### МЕХАНИЗМЫ ТРАНСФОРМАЦИИ ВНЕШНЕЙ ИНФОРМАЦИИ В ОРГАНИЗАЦИЮ ПРОЦЕССОВ В ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СИСТЕМЕ ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА

Соотношение прошлого опыта, мотивации и информации о текущем состоянии среды в детерминации целенаправленной активности . . . . .	125
---	-----



Организация памяти .	134
Использование внешней информации для организации целенаправленной активности нейронов в поведенческом акте	141
Роль цели в процессах организации .	158
Вовлечение различных областей мозга в функциональную систему поведенческого акта	171

#### *Глава пятая*

<b>МЕХАНИЗМЫ ВОВЛЕЧЕНИЯ ОТДЕЛЬНОГО НЕЙРОНА В ФУНКЦИОНАЛЬНУЮ СИСТЕМУ ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА</b>	
Механизмы генерации целенаправленного паттерна	188
Соотношение функциональных синаптических полей в преддусковой интеграции	201

#### *Глава шестая*

<b>ТЕОРИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ И ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОБЛЕМА</b>	
Невозможность прямого соотнесения психических и нейрофизиологических процессов .	211
Проблема соотношения системных и психических процессов	214
Соотношение системных и нейрофизиологических процессов	218
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b>	221
<b>ЛИТЕРАТУРА</b>	222

### ВЯЧЕСЛАВ БОРИСОВИЧ ШВЫРКОВ НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СИСТЕМНЫХ МЕХАНИЗМОВ ПОВЕДЕНИЯ

Утверждено к печати Институтом психологии АН СССР

Редактор *В. И. Евсевичев*. Редактор издательства *Т. Б. Чернышева*  
Художник *М. Р. Ибрагимов*. Художественный редактор *С. А. Литвак*  
Технический редактор *Н. П. Кузнецова*. Корректоры *Н. Г. Васильева, П. А. Пирязев*

ИБ 5083

Сдано в набор 4.04.78. Подписано к печати 31.08.78. Т-10776. Формат 60×90<sup>1</sup>/<sub>16</sub>.  
Бумага типографская № 1. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая.  
Усл. печ. л. 15. Уч.-изд. л. 16,7. Тираж 3150 экз. Тип. зак. 363. Цена 1 р. 30 к.  
Издательство «Наука» 117485, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 94а  
2-я типография издательства «Наука» 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10