

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
Институт психологии АН СССР

МОЗГ *и психическая деятельность*

Советско-финский симпозиум

Ответственные редакторы
В. Б. ШВЫРКОВ, М. В. БОДУНОВ,
Т. ЯРВИЛЕХТО, М. САМС



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
Москва 1984

Раздел первый

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ПСИХИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ СТРУКТУРЫ ПСИХИКИ

В. Б. ШВЫРКОВ

Психика, часто определяемая как субъективное отражение объективного мира, при любых чисто психологических исследованиях может изучаться только в процессах общения испытуемого и экспериментатора (непосредственно или через объекты среды), поэтому не только интроспекция, но и объективные психологические исследования оказываются неизбежно ограниченной сферой сознания. Принимая во внимание социальную природу сознания, приходится констатировать, что такие исследования характеризуют психику только с одной стороны, «обращенной к обществу». Глубинные явления психики человека и вся психика животных именно в силу субъективности психического отражения могут быть изучены, по нашему мнению, только в психофизиологических исследованиях, в которых о скрытых «движениях души» можно было бы судить по объективным феноменам активности мозга.

Эта задача всегда стояла перед психофизиологией, однако попытки ее решения наталкивались на многочисленные методические, теоретические и методологические трудности. Мы рассмотрим эти трудности со стороны нейрофизиологии.

Основная методическая трудность состояла в том, что долгое время активность нервных клеток можно было изучать только у паркетизированных или медикаментозно обездвиженных животных.

Это привело к тому, что представления о нейрофизиологических «механизмах» поведения конструировались на основе данных, полученных в условиях отсутствия поведения, когда все нейрофизиологические феномены возникают лишь как реакции на стимулы, наносимые экспериментатором. Хотя первое сообщение о регистрации нейрональной активности в поведении появилось в 1957 г. [25], до сих пор эксперименты такого рода весьма трудны и часто проводятся на животных, ограниченных в движении. Все же к настоящему времени накоплен значительный материал, касающийся активности нейронов в поведении.

При попытках анализа этого материала сразу выявились огромные теоретические трудности, так как основные понятия, разработанные при аналитическом исследовании нейрональной активности на препаратах животных, оказались непригодными в этой новой области. Вместо теоретически пассивного или имеющего постоянный «фон» нейрона, лишь «реагирующего» на раздражение соответствующего «рецептивного поля» при проведении возбуждения по определенным «путям» и с определенными «синаптическими задержками», исследователи столкнулись с огромным разнообразием связей активности различных центральных нейронов с различными формами поведения. Даже оставаясь в рамках старых методик, нанося «стимулы» и регистрируя «реакции» животного, нельзя было не видеть таких фактов, как вариабельность связи активности нейронов со стимулами, одновременность и однотипность активаций нейронов различных структур и их связь с поведением, что не укладывалось в рефлекторную схему «стимул—реакция».

Кроме трудностей в объяснении нейрофизиологических феноменов в терминах «реакций» на те или иные «стимулы», рефлекторный подход оставлял возможность только «корреляций» между физиологическими и психологическими явлениями. Например, коррелятом зрительного восприятия или «обработки информации» считалось проведение возбуждения от рецепторов до коры, коррелятом мотивации — «мотивационное возбуждение», поступающее из гипоталамических центров в кору, и т. п. Рефлекторный подход принципиально не мог привести ни к какому иному решению психофизиологической проблемы, кроме параллелизма или интеракционизма, так как с самого начала опирался на картезианский дуализм души и тела и был как бы специально создан именно для того, чтобы отделить «божественную» душу от «машиннообразного» тела. В. В. Давыдов и Е. Э. Иллеш [8] отмечают, что рефлекс до сих пор привлекает психологов и физиологов «строгим» материализмом, «но при этом игнорируется то обстоятельство, что в системе самого Декарта определения собственно человеческого поведения и характеристики духа на основе понятия рефлекса описаны быть не могут». В признании внешнего воздействия причиной поведения состояла основная методологическая трудность решения задачи исследования психических явлений на основе объективных мозговых феноменов.

Нам представляется, что методологически непротиворечивое решение психофизиологической проблемы становится возможным только при отказе от целого ряда догм и предрассудков, и в первую очередь при отказе от представления о поведении как рефлексах или реакциях организма на внешние стимулы. Именно это представление, идущее от Декарта и сейчас многим кажущееся само собой разумеющимся, обусловило формирование и длительное существование всей рефлекторной «парадигмы», т. е., согласно Куну [11], не только круг проблем и трактовку экспериментальных данных, но и методические приемы и

даже аппаратуру. В действительности нет никаких оснований рассматривать поведение, т. е. соотношение организма со средой, как реакции на стимулы. Напротив, активность, целенаправленность и целеобусловленность активности организмов в поведении вытекают из самой природы жизни и лежащего в основе жизни метаболизма как «такого сочетания отдельных (химических) реакций, которое в своей совокупности является целенаправленным к постоянному самосохранению и самовоспроизведению живых систем в данных условиях внешней среды» [12, 28]. И дальнейшая эволюция живых организмов есть эволюция приспособлений к среде для выживания, т. е. для сохранения метаболизма.

Поведение отдельного организма служит в конечном итоге удовлетворению потребностей метаболизма и вызывается этими потребностями.

Именно принятие тезиса о целенаправленности всех процессов в организме позволяет предложить конструктивное решение психофизиологической проблемы, свободное от картезианского противопоставления души и тела. Введенное теорией функциональной системы [2—4] положение о целевой детерминации всех процессов в поведении создает основу для новой научной парадигмы в психофизиологии, включающей как новые теоретические подходы и проблематику, так и новые методы экспериментирования и оценки данных.

Результаты наших исследований активности мозга в отдельном поведенческом акте, которые были проведены с позиций теории функциональной системы и послужили основой для общего решения психофизиологической проблемы, можно суммировать в следующих основных положениях.

1. В поведении имеют место качественно специфические общемозговые системные процессы организации функций отдельных нейронов в единое целое — функциональную систему.

2. Организация активности нейронов в функциональной системе, с одной стороны, информационно соответствует определенной организации элементов среды, а с другой — организации активности элементов организма.

2. Организация активности нейронов в системе является «информационным эквивалентом результата» [4, с. 287], т. е. будущего события, а не предшествовавшего, или «предъявленного».

В аспекте психофизиологической проблемы первое положение означает, что прямое сопоставление психических и физиологических явлений принципиально невозможно, так как «перескакивает» через качественно специфические системные процессы, образующие высшие формы движения материи из низших. Жизнь и физиологические процессы можно определить «как особую качественно новую» форму организации и движения материи» [13, с. 4] по сравнению с химическими процессами, а поведение и психику — как специфическую форму организации физиологических процессов. Психические явления могут быть поэтому непосредст-

венно сопоставлены не с самими элементарными физиологическими процессами, а только с процессами их организации.

Второе положение содержит утверждение, что в организации активности нейронов отражается не «энергия внешнего стимула», а именно организация элементов среды, т. е. определенный объект; поскольку же каждый нейрон имеет еще и специфическую физиологическую функцию, так или иначе связанную с регулированием соматических и вегетативных процессов в организме, то организация активности нейронов в системе означает еще и определенную организацию физиологических процессов в организме. Таким образом, в поведении между организмом и средой осуществляется обмен организацией или информацией; энергетический обмен, осуществляющийся в процессах питания, в поведении существует лишь «в снятом виде». В этом пункте картезианское противопоставление души и тела уже наполовину снимается, поскольку единые системные процессы одновременно являются и «психикой», так как в своей организации отражают организацию элементов объективного мира, и «физиологией», так как это отражение осуществляется в организации активности отдельных нейронов и физиологических процессов. Психическое уже выступает как свойство исключительно системной организации физиологических процессов.

Однако, если бы организация активности нейронов в системе отражала организацию элементов среды, относящуюся к прошлому событию, или «предъявленному стимулу», параллельное течение психических и физиологических процессов все еще можно было бы допустить, так как элементы «стимула» могли бы непосредственно активировать соответствующие элементы нервной системы и далее вызывать отдельные физиологические «реакции», как это постулировалось учением о высшей нервной деятельности. «Механизмы» поведения при этом оказались бы исключительно физиологическими, и организация этих «механизмов», даже отражая организацию элементов «стимула», осуществлялась бы пассивно и «параллельно» с чисто физиологическими процессами детерминации поведения. Соответственно сохранились бы все методологические трудности и теоретические парадоксы рефлекторного подхода, такие, как «временной парадокс», состоящий в невозможности объяснить соответствие двигательной активности будущему событию — цели, если эта активность считается детерминированной предшествующим событием — стимулом; парадокс «гомункулюса» (внутри которого придется снова предполагать «гомункулюса» и т. д.), считывающего закодированную информацию о стимуле и перекодирующего ее в моторную программу; «парадокс памяти», состоящий в неопределенности: то ли «механизмы памяти» лежат в основе временных связей, то ли временные связи — в основе памяти и т. д.

Тот факт, что организация активности нейронов в системе является информационным эквивалентом, или образом результата, т. е. будущего события, полностью исключает возможность «чисто

физиологического» понимания поведения. Образ еще отсутствующего события по необходимости может быть извлечен только из памяти, в которой все образы, естественно, являются субъективным отражением объективного мира. При этом образ будущего результата не только является «опережающим отражением» определенного события, но и регулятором определенного поведения. По мысли П. К. Анохина, принцип опережающего отражения «начинает действовать уже с первых этапов формирования живой материи» [4, с. 21], сначала в форме опережающих изменений метаболизма, а затем во все более сложных формах. Эволюция опережающего отражения с философских позиций недавно подробно рассмотрена В. И. Кремянским [10].

Положение о детерминации активности организма в поведенческом акте опережающим отражением будущего события снимает все рефлекторные парадоксы: «временной парадокс» не возникает, так как соответствие активности организма в поведенческом акте определенной цели, т. е. образу результата, естественно объясняется детерминацией активности именно этой целью; необходимость в «гомуникулусе» отпадает, так как образ результата, т. е. отражение определенной организации элементов среды в соответствующей организации нейрональной активности, определяет и соответствующую организацию физиологических процессов в организме, т. е. «действие», и никакого «перекодирования» информации о стимуле в моторную программу не нужно. Память же приобретает значение категории, равной по значению категории отражения: память — это запасаемое или накопленное отражение, причем необходимо разделять два вида совершенно различных по структуре процессов: накопление отражения — прогрессивная эволюция вида и обучение отдельного организма и использование накопленного отражения для сохранения организма и вида — дефинитивное поведение. В поведении образ будущего события может быть извлечен только из памяти за счет внутренних связей между всеми образами в структуре субъективного опыта организма, т. е. в структуре «всей возможной психики». В этом смысле психику можно определить еще, вероятно, как динамику взаимоотношений образов в структуре памяти.

Говоря об образах, мы отдаем дань психологической традиции и обозначаем только соответствие организации процессов в системе определенной организации элементов внешней среды. Однако организация процессов в функциональной системе одновременно соответствует и определенной потребности и активности самого организма, приводившей в прошлом к этой организации элементов внешней среды. Поэтому мы считаем более продуктивным для психофизиологии определять психику как «субъективное отражение объективного соотношения организма со средой» и говорить о структуре психики не только как о «системе взаимосвязанных образов», но и как о системе взаимосвязанных функциональных систем». Эта система, с одной стороны, отражает все потребности метаболизма, с другой — существующие двигательные возможно-

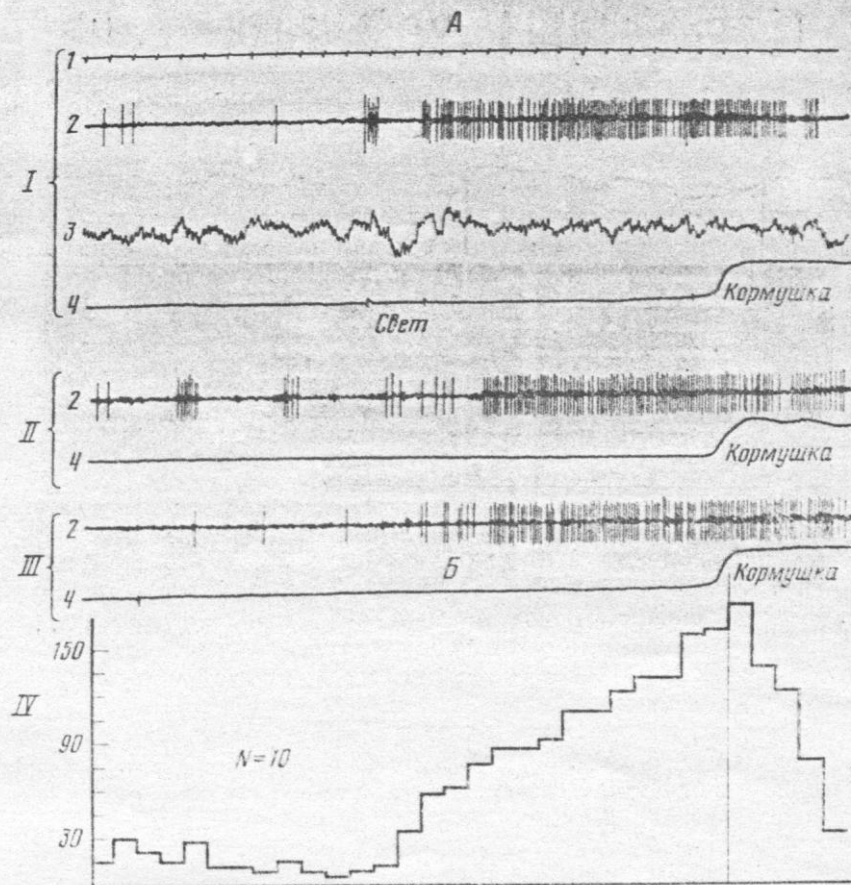


Рис. 1. Активации нейрона зрительной коры, связанные с подходом к кормушке

1 — отметка времени — 100 мс; 2 — нейрограмма; 3 — ЭЭГ зрительной коры; 4 — отметка появления света, появляющейся при нажатии кроликом на педаль, и опускания морды в кормушку.

I — после появления света нейрон дает короткую активацию, соответствующую негативному компоненту МП, и активацию, соответствующую подходу кролика к кормушке справа и прекращающуюся при захвате пищи; II — активность нейрона при подходе к кормушке справа; III — слева, без нажатия на педаль. В двух последних случаях в кормушке отсутствует пища, поэтому активации прекращаются не сразу; IV — предрезультатная гистограмма, построенная от момента опускания морды кролика в кормушку в 10 актах.

По оси абсцисс — время (ширина канала 100 мс); по оси ординат — число импульсов в канале

сти организма и с третьей — структуру среды, установленную с помощью двигательной активности для удовлетворения определенных потребностей.

Очевидно, что в любом поведении из памяти извлекается лишь

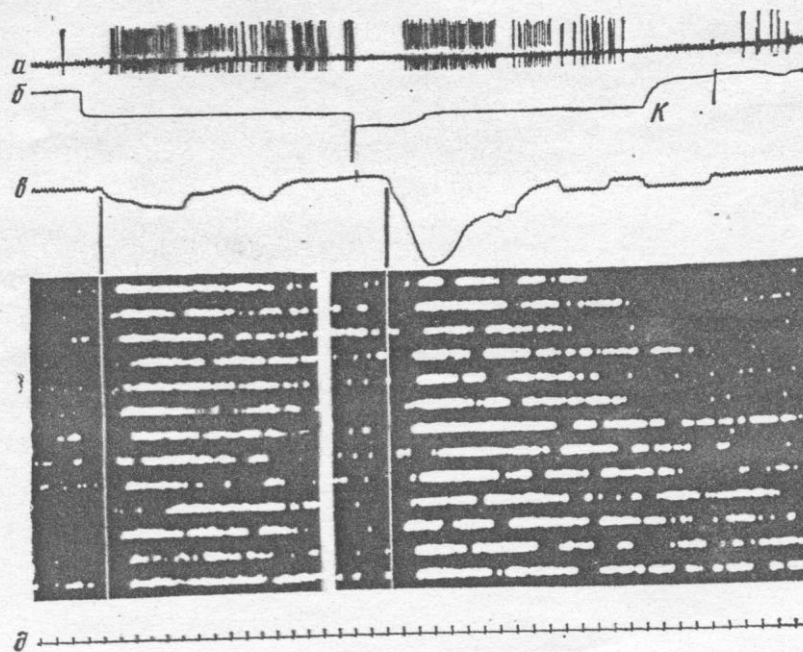


Рис. 2. Нейрон зрительной коры, активный во время движений кролика
 а — нейрограмма; б — отметка нажатия кроликом на педаль № 2 и опускания морды в кормушку (К); в — отметки движений, регистрируемых с помощью лампочки на голове кролика и фотоэлектрических пластинок на стенках экспериментальной клетки; г — растры, построенные от моментов начала движений от кормушки (слева) и от педали (справа). Каждая точка — отдельный импульс, каждая строчка — один акт; ж — отметка времени 100 мс

незначительная часть имеющихся функциональных систем, которые составляют «текущее содержание» психики. Для того чтобы по нейрональной активности можно было судить о динамике этого содержания, сначала необходимо выяснить принципы соотношения активности отдельных нейронов с функциональными системами, реализующимися во внешненаблюдаемом поведении.

Мы исследовали нейроны нескольких областей мозга кролика в различных видах поведения [17–19, 27, 28]. Наиболее общий вывод, который может быть сделан на основе этих наблюдений, состоит в том, что нейроны активируются и тормозятся во время определенной формы активности животного. Несколько примеров. На рис. 1 представлен нейрон зрительной коры, активный исключительно во время подхода кролика к кормушке. При этом не имеет значения, после какого события кролик идет к кормушке и подходит ли он к ней слева или справа. На этом рисунке очень демонстративно выступает именно активный, а не реактивный характер активации нейронов в поведении: эти активации связаны именно с будущими событиями, наступление которых они

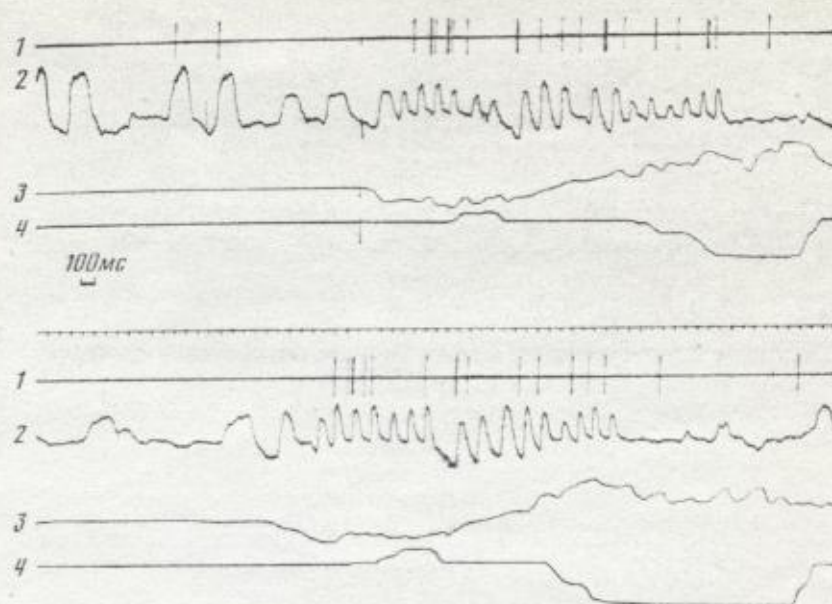


Рис. 3. Нейрон парietальной коры, активный во время sniffinga

1 — нейрограмма; 2 — отметка дыхательных движений с помощью датчика, помещенного в трахею; 3 — движений головы кролика; 4 — опусканий морды кролика в левую (вверх) и правую (вниз) кормушки

обеспечивают, естественно, через активность всего организма. Вопрос о вовлечении мышечных элементов в функциональную систему поведенческого акта мы рассмотрели недавно в специальной публикации [18]. На рис. 2 представлен также нейрон зрительной коры, активирующийся при любых движениях кролика, как налево, так и направо, как к педали, так и к кормушке, и замолкающий во время пауз в движении. На рис. 3 представлен пример нейрона парietальной коры, активирующийся при принюхательных движениях животного. На рис. 4 показан элемент ретикулярной формации мозга, активирующегося при открывании рта и тормозящийся при его закрывании, а на рис. 5 — нейрон, активирующийся при закрывании рта.

С позиций теории функциональной системы поведение представляется обычно как «грандиозная иерархия систем» [4, с. 82]. Тогда постоянная связь активности отдельных нейронов с определенными формами активности организма означает их принадлежность к системам разного уровня иерархии и позволяет говорить о системоспецифичности отдельных нейронов. Хотя в одной и той же структуре мозга можно встретить нейроны, относящиеся как к системам целостных поведенческих актов с результатами в виде внешних событий, так и к системам движений с результатами в

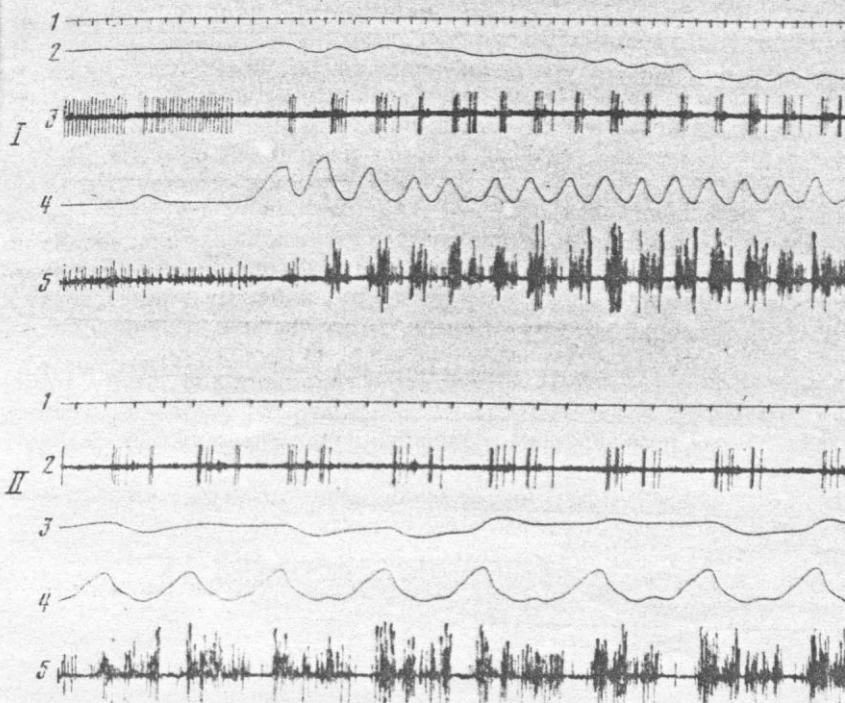


Рис. 5. Нейрон ретикулярной формации, активный при закрывании рта
Отметки и обозначения те же, что на рис. 4.

ник хотя бы один спайк, необходима конвергенция к нему многих гетерогенных влияний; другими словами, разряд у нейрона может появиться только одновременно с разрядами большого числа различно локализованных элементов. Такая система одновременно активных центральных нейронов не может быть создана каким-либо локальным «источником» или «очагом» возбуждения; она может возникнуть только в результате межсистемных отношений во всем мозге и во всем жизненном опыте. Межсистемные отношения на отдельном нейроне проявляются уже как межнейронные тормозящие и активирующие влияния. В конечном итоге активность любого нейрона оказывается детерминирована всем видовым и приобретенным жизненным опытом, что и обеспечивает целостность психики во всех самых «элементарных» феноменах поведения.

С самого начала зарождения жизни организм и среда взаимодействовали как целые [9]; лишь дифференциация организмов и усложнение среды привели в эволюции к появлению специализированных видов взаимодействия, в которых организация активности только определенных элементов организма направлена на создание определенной организации элементов среды. Поскольку «мелкая система» могла появиться только как, с одной стороны, результат

специализации части «большой системы» и, с другой стороны, как результат интеграции «меньших» систем, то системоспецифичность нейрона не означает его исключение из «высших» или «низших» систем. Здесь, может быть, более адекватным является представление не об иерархии в смысле соподчиненности систем и неизбежности в таком случае «главного» нейрона, а об уровнях или степенях специализации систем при отсутствии «высших» и «низших» элементов. Тогда нейроны, активные при определенной мотивации вне зависимости от ситуации и формы двигательной активности, можно рассматривать как менее, а нейроны активные только при открывании рта — как более специализированные клетки, принадлежащие соответственно системам разной степени специализации с результатами различной степени дробности.

Хотя тому или иному результату информационно соответствует именно организация всех процессов в системе, появление активации у целеспецифических нейронов означает, с одной стороны, извлечение из памяти системы именно данного уровня специализации, с другой — наличие извлеченной из памяти менее специализированной цели (или «суперсистемы») и с третьей — возможность извлечения из памяти еще более специализированных систем («субсистем»), достижение субрезультатов которых необходимо для достижения общей цели системы.

Постоянство связи активности отдельных нейронов с реализацией в поведении определенных систем позволяет нейрофизиологически изучать самые различные аспекты психических явлений. Мы рассмотрим только три таких аспекта.

Во-первых, объективное изучение соотношения структуры среды и структуры субъективного опыта организма. Другими словами, это проблема «перевода» описания среды с языка экспериментатора на «язык» экспериментального животного или субъекта и обратно. Хотя давно известно, что восприятие зависит от индивидуального опыта и знаний [6], в настоящее время в сенсорной физиологии, психофизиологии и психофизике для трактовки результатов, полученных даже на животных, обычно используют описание среды, которое дает современная наука. Например, зрительный мир предполагается состоящим из геометрических линий, углов, точек и т. п. и световых волн различной длины, соответствующих цветам спектра. При этом не учитывается, что такое концентуальное описание является результатом многовековой истории цивилизации. Лягушка или кошка, которым предъявляются движущиеся линии или чистые цвета, не могут, естественно, иметь «детекторов», настроенных на «выделение концептов», которые используют геометрию или оптику. Тот факт, что в огромном числе работ в центральных структурах обнаружены детекторы самых разнообразных «свойств стимула», означает только, что применяемые стимулы в чем-то совпадают с теми элементами, на которые действительно «дробит» мир экспериментальное животное в соответствии с видовым и индивидуальным жизненным опытом. Однако в настоящее время это совпадение уже перестает создавать иллюзию успеха.

Как отмечают Б. Бернс и В. Уэбб, «к сожалению, было обнаружено, что отдельные зрительные нейроны имеют предрасположенность к столь многим различным формам стимуляции, что функциональные классы, важность которых постулируется, скоро могут сравниться в своем числе с количеством возможных путей активации сетчатки» [5, с. 122]. Очевидно, что в силу различий видового и индивидуального опыта «дробление» среды и «когнитивные карты» [22, 29] экспериментального животного и экспериментатора не могут полностью совпадать.

Анализируя активность отдельных нейронов в определенном поведении, можно убедиться, например, что кролик выделяет во внешней среде такие объекты, как кормушка (рис. 1) и конкретная педаль (рис. 6). На рис. 6 представлен нейрон, активный исключительно при подходе кролика только к одной из четырех педалей, имеющихся в экспериментальной камере. При этом не имеет значения, подходит ли кролик к этой педали для того, чтобы нажать на нее, или проходит мимо нее для того, чтобы нажать на другую педаль, или возвращается мимо этой педали к кормушке. Во всех случаях нейрон активируется, когда кролик приближается к педали, и тормозится, когда он оказывается перед ней.

Можно убедиться также, что кролик в этой ситуации выделяет как «различные события» одну и ту же вспышку света, которая появляется при нажатии на разные педали (рис. 7). На рис. 7 представлен нейрон зрительной коры, активный только перед вспышкой света, которая появлялась как результат нажатия на одну из четырех педалей. Этот нейрон не давал спайков при нажатиях на другие педали, которые сопровождалась точно такой же вспышкой света (0,3 дж, 50 мкс) той же самой лампы, расположенной на потолке экспериментальной клетки.

Поскольку в любой функциональной системе организация активности нейронов не только соответствует определенному будущему событию — результату, но и обуславливает активность организма, приводящую к этому результату, то «дробление» среды в общем должно соответствовать иерархии организаций двигательных возможностей организма. В памяти среда должна быть представлена как иерархия результатов функциональных систем, когда-либо достигнутых в конкретной экологической обстановке или экспериментальной клетке. Этот опыт и создает конкретного «индивидуального» кролика или субъекта со своим «дроблением» среды.

Рассмотренный аспект изучения психики нейрофизиологическими методами только начинает разрабатываться. В настоящее время неясно, как может выглядеть «полная естественная таксономия функциональных систем организма», но в некоторых конкретных формах поведения исследования иерархии систем успешно проводятся [1].

Другим весьма интересным аспектом изучения психических явлений с помощью нейрональной активности является изучение закономерностей общей динамики «текущего содержания психи-

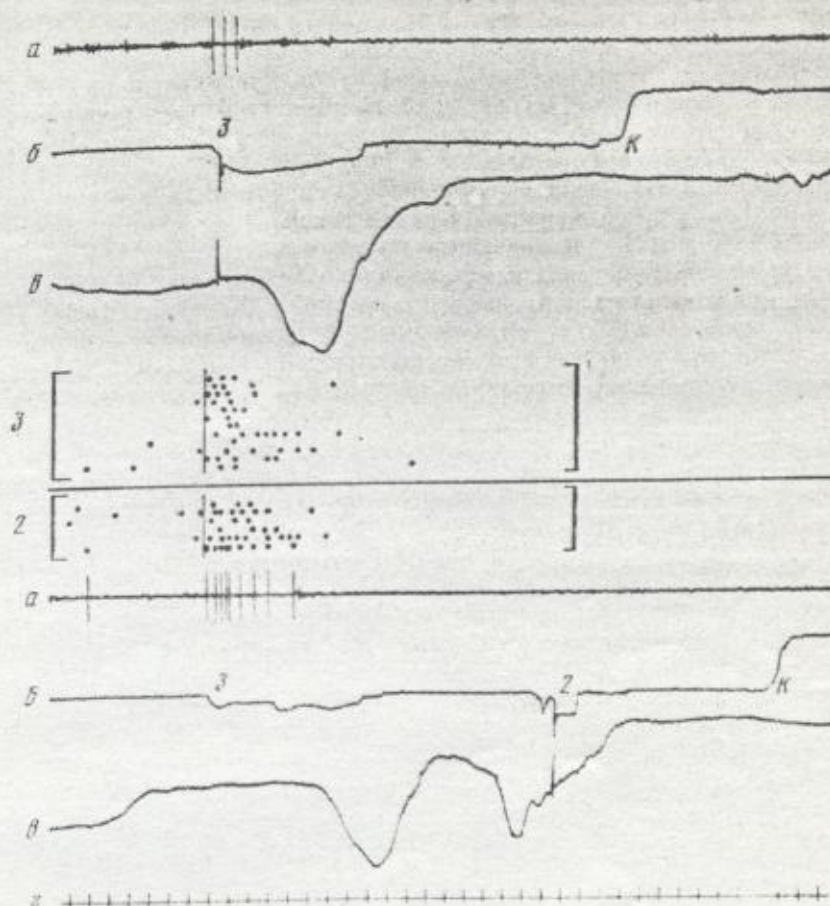


Рис. 7. Сходные активации нейрона зрительной коры в циклах с эффективными педалями № 3 (вверху) и № 2 (внизу)

З — растр активаций в циклах с эффективной pedalью № 3; 2 — растр активаций в циклах с эффективной pedalью № 2; вертикальные линии обозначают моменты, от которых построены растры (слева — от света, справа — от опускания морды в кормушку). Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

ки». Обязательная связь активности нейрона с конкретной формой активности организма существует, так сказать, только в одну сторону: при определенной активности всегда есть активация нейрона, но активность нейрона может наблюдаться и в отсутствие соответствующего внешнего поведения. Кроме активаций, приуроченных к определенной форме активности организма, обычно нейроны дают редкие спайки или регулярную активность. Эти спайки также означают извлечение из памяти соответствующей системы, но на короткое время или с меньшей степенью яркости.

Этот факт отражает большее богатство внутренней психической динамики, чем внешне наблюдаемого поведения.

Общая динамика «текущего содержания психики» должна зависеть от динамики метаболических потребностей и от изменения соотношения организма со средой в процессе поведения. Извлеченные из памяти в рамках какой-либо мотивации функциональные системы находятся в различных отношениях друг с другом, в том числе и в реципрокных. Пример такой реципрокности представлен на рис. 4 и 5, сравнение которых показывает, что реципрокное отношение систем открывания и закрывания рта реализуется на отдельных нейронах как взаимное торможение. Поэтому реализация какой-либо определенной функциональной системы возможна только при «вытормаживании» нейронов с антагонистическими функциями, т. е. при запрете на реализацию многих других систем. В континууме поведения достижение какой-либо цели приводит к дезинтеграции соответствующей системы, что снимает часть запретов и позволяет реализоваться другим системам в соответствии со структурой жизненного опыта, извлеченного из памяти той или иной мотивацией.

Многие факты говорят о том, что мотивация извлекает из памяти все поведенческие акты, приводившие в прошлом к удовлетворению этой мотивации [4, с. 392]. Вероятно, именно межсистемные «взаимные запреты» не позволяют реализоваться всем этим актам одновременно. Однако в стабильном поведении часть нейронов из системы будущего акта может активироваться заранее, во время осуществления предыдущего поведения. Пример такого типа активаций, которые мы называем «предваряющими», приведен на рис. 8. Нейрон, всегда активировавшийся при захвате пищи и тормозившийся при подходе к кормушке от одной педали, при работе кролика с другой педалью постепенно стал давать предваряющие активации и при подходах к педали, и при подходах к кормушке.

Наблюдая активность нейронов известной «системной принадлежности» в различных поведенческих ситуациях, можно изучать условия извлечения из памяти соответствующих образов и зависимость динамики «текущего содержания психики» от различных факторов.

Частным, но очень важным случаем динамики текущего содержания психики являются процессы смены реализуемых систем в континууме поведения, изучение которых можно выделить как самостоятельный аспект.

Как можно видеть на многих приведенных рисунках, достижение результата реализуемой системы прекращает активность соответствующих центральных нейронов; возникает активация могут и без видимой связи с одним определенным внешним событием. Одним из следствий теории функциональной системы является, таким образом, концепция внутреннего активного мозга. Источником этой внутренней активности в конечном итоге должны быть потребности метаболизма, реализующие генетические

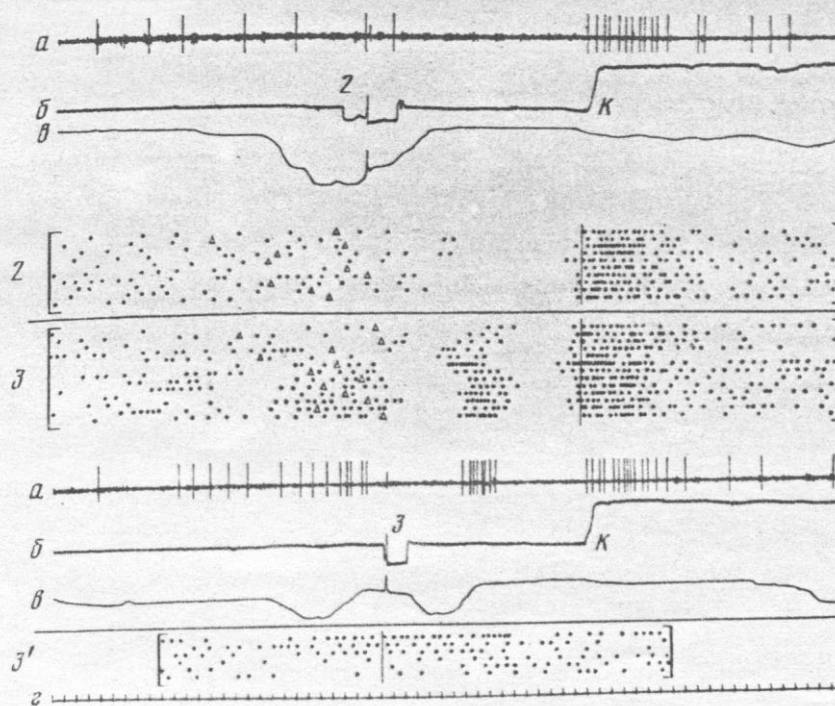


Рис. 8. Различные активации нейрона зрительной коры в циклах с эффективной pedalю № 2 (вверху) и № 3 (внизу)

2 — растр активности нейрона в цикле с эффективной pedalю № 2; 3 — растр активности нейрона в цикле с эффективной pedalю № 3. Оба растра построены от момента опускания морды в кормушку, треугольниками отмечены моменты нажатия на педаль; 3' — растр активности нейрона при нажатиях на неэффективную педаль № 3, построен от момента нажатия. Остальные обозначения те же, что на рис. 2.

программы соответствующего организма. У высших организмов они могут конкретизироваться в потребностях комфорта, в сексуальной и оборонительной мотивациях и т. д. Любая мотивация извлекает из памяти много систем, в том числе и альтернативных, и на каждом уровне специализации нужны специальные процессы выбора для реализации только одной из них. Мы изучали эти процессы на уровне систем поведенческих актов, когда результат предыдущего акта, например появление вспышки света после нажатия на педаль, является пусковым стимулом для последующего акта — побежки к кормушке. Интервал между вспышкой и началом побежки занимает 100–200 мс и соответствует ранним компонентам вызванного потенциала в суммарной активности [17, 18]. Оказалось, что в момент первичного ответа вызванного потенциала могут давать короткие разряды нейроны, принадлежащие самым разным системам [7] (например, на рис. 1–1), а после вспышки

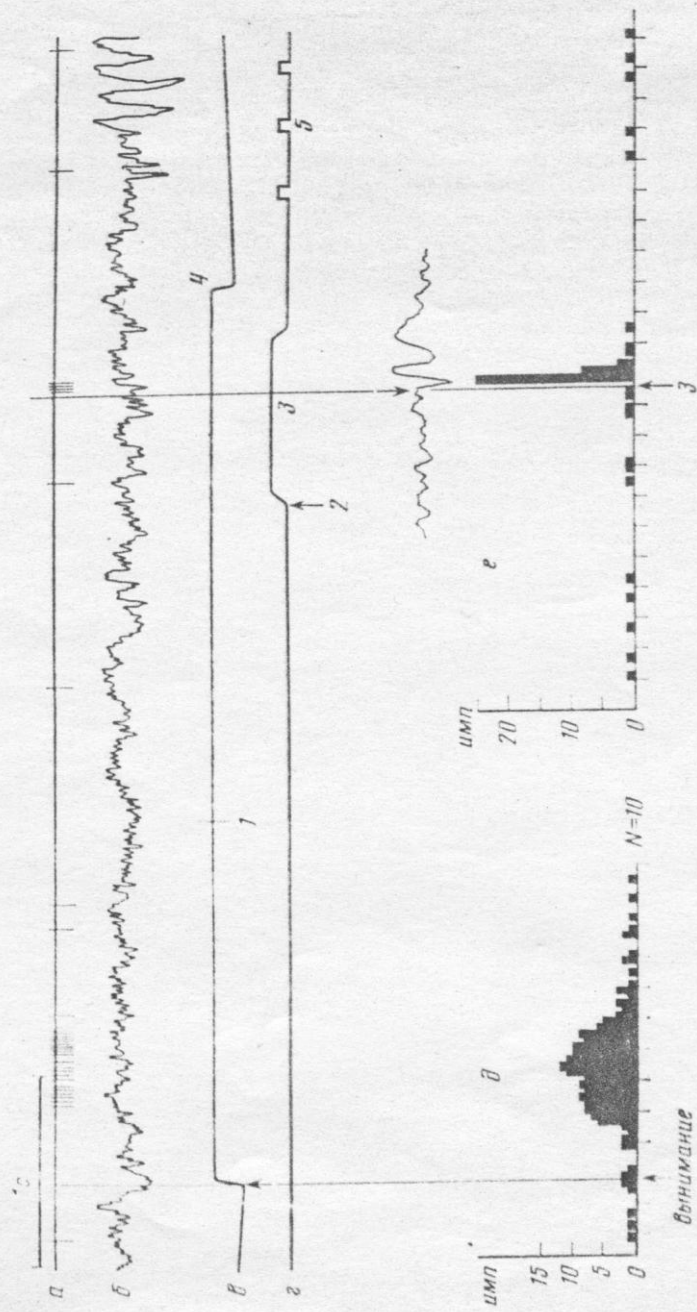


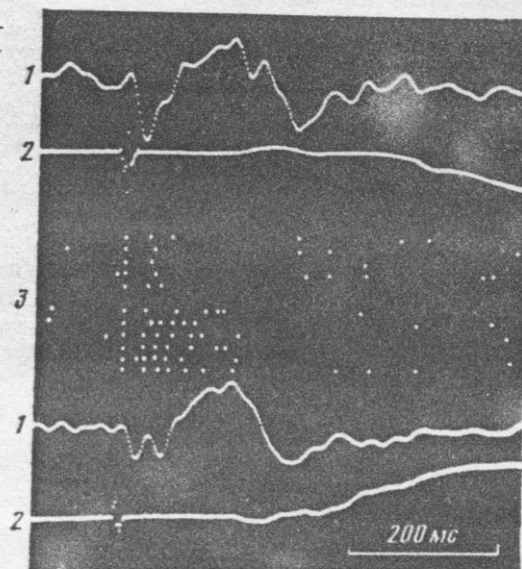
Рис. 2. Нейрон гиппокампа, активирующийся при отходе кролика от кормушки и дающий разряды в момент перемещения ответа ВП после вспышки

а — нейронотрама; б — 33Г; в — ответы внимания морды из кормушки (стрелка), звукового щелчка, разрешающего подход к педали (1), и опускания морды в кормушку (4); г — отсчеты пометки на педаль (2), вспышки света (3) и подачи кормушки (5).

Гистограммы построены от момента внимания морды (в) и от вспышки света (г) в 10 актах. Ширина канала 30 мс.

Рис. 10. Связь разрядов нейрона зрительной коры с выбором стороны поворота

1 — усредненный за 5 реализаций ВП в зрительной коре после вспышки света, появляющейся в результате нажатия кроликом на педаль;
2 — отметка вспышки и поворотов головы кролика направо (вверх) и налево (вниз);
3 — растры (5 верхних пробегов — разряды во время первичного ответа ВП перед поворотами направо; 6 нижних — налево)



света раннюю короткую активацию дает нейрон, принадлежащий системе подхода к кормушке. Однако в это же время разряжаются нейроны, принадлежащие и другим системам. На рис. 9 представлен нейрон гиппокампа, который активировался при отходе от кормушки и тем не менее давал разряды в момент первичного ответа после вспышки света. В момент негативного компонента вызванного потенциала разряжается другая совокупность нейронов, также необязательно входящих в систему будущего акта; началу движения соответствуют разряды главным образом системоспецифичных нейронов, активность которых связана с подходом к кормушке.

Выбор системы одного акта из всех возможных в значительной мере связан и с процессами выбора более специализированных субсистем. В специальных экспериментах Д. Г. Шевченко [27] показала, что от состава нейронов, активных во время негативного компонента вызванного потенциала, зависит и способ достижения результата в последующем поведении. Например, на рис. 10 представлен нейрон зрительной коры, активность которого в момент негативного компонента вызванного потенциала коррелировала с последующим поворотом кролика к кормушке налево; разряды же в момент первичного ответа имели место как при последующих поворотах налево, так и направо.

Приведенные наблюдения позволяют высказать предположение, что в условиях стереотипного последовательного поведения результат предыдущего акта — вспышка света — уже через 20–30 мс активирует нейроны, принадлежащие самым разным системам, в том числе и той, для которой эта вспышка является результатом. За счет реципрокных связей между системами уже в сле-

дующий момент большинство этих нейронов тормозится, что оз- 17.
начает и дезинтеграцию системы предыдущего акта. Это приводит 18.
к воспроизведению другого набора систем, вероятно меньшего и
более согласованного, так как в отличие от первичных ответов 19.
содержащих всего 1—3 спайка, разряды, соответствующие нега-
тивному компоненту, длятся в течение 50—100 мс. В конце концов
«побеждает» только одна система, имеющая, вероятно, наиболее 20.
тесные связи в структуре опыта как с получением пищи, так и с
предыдущей системой.

В информационных терминах процессы, протекающие в момен- 21.
ты первичного ответа и негативности вызванного потенциала, мо-
гут рассматриваться соответственно как процесс сличения (ре- 22.
зультата и акцептора результатов предыдущего акта) и процесс
принятия решения [17]. 23.

Мне хотелось бы закончить это сообщение утверждением, что, 24.
несмотря на гипотетичность многих положений данной работы,
нам кажется доказанной сама возможность нейрофизиологически- 25.
ми методами изучать структуру и динамику межсистемных отно-
шений в памяти и тем самым — структуру и динамику субъектив- 26.
ного отражения объективного соотношения организма со средой. 27.

Литература

1. Александров Ю. И., Гринченко Ю. В., Хвостунов Р. М. Иерархическая 28.
организация поведения. — Успехи физиол. наук, 1980, т. 11, № 4, с. 115—
144. 29.
2. Анохин П. К. Проблема центра и периферии в современной физиологии
первой деятельности. — В кн.: Проблема центра и периферии в физио-
логии первой деятельности. Горький: Авангард, 1935, с. 9—110.
3. Анохин П. К. Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Нау-
ка, 1975, 447 с.
4. Анохин П. К. Философские аспекты теории функциональной системы
М.: Наука, 1978, 340 с.
5. Бернс Б., Уэлб В. Модные концепции и функции корковых нейронов. —
В кн.: Функциональное значение электрических процессов головного
мозга. М.: Наука, 1977, 220 с.
6. Грегори Р. Л. Глаз и мозг. М.: Прогресс, 1970, 270 с.
7. Гринченко Ю. В. Нейрофизиологические механизмы смены отдельных
актов в сложном поведении. — В кн.: Системные аспекты нейрофизиоло-
гии поведения. М.: Наука, 1979, с. 49—72.
8. Давыдов В. В., Плещин Е. Э. Исторические корни психофизического парал-
лелизма. — Вopr. философии, 1979, № 11, с. 139—150.
9. Камшилов М. М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1979, 256 с.
10. Крестьянский В. И. Основные формы опережающего отражения в живой 30.
природе. — Вopr. философии, 1979, № 11, с. 79—90. 31.
11. Кун Т. Структура научных революций. М.: Прогресс, 1977, 288 с. 32.
12. Опарин А. И. Жизнь и ее соотношение с другими формами материи. — 33.
В кн.: О сущности жизни. М.: Наука, 1964, с. 8—32. 34.
13. Опарин А. И. Материя, жизнь, интеллект. М.: Наука, 1977, 204 с. 35.
14. Судakov К. В. Цель поведения как объект системного анализа. — Психол. 36.
журн., 1980, т. 1, № 2, с. 77—99. 37.
15. Шваркова И. А. Активность нейронов стриатной коры в поведении при 38.
изменении зрительного фона. — ЖВНД, 1980, т. 30, вып. 3, с. 534—540. 39.
16. Шварков В. Б., Александров Ю. И. Обработка информации, поведенче- 40.
ский акт и корковые нейроны. — ДАН СССР, 1973, т. 212, № 4, с. 1021—
1024. 41.

17. Швырков В. Б. Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М.: Наука, 1978. 240 с.
18. Швырков В. Б. Системные механизмы целевой детерминации поведения.— Психол. журн., 1980, т. 1, № 2, с. 133—137.
19. Aleksandrov Ju. I., Grinchenko Ju. V. Hierarchical organization of physiological subsystems in elementary food acquisition behavior.— In: Neural mechanisms of goal-directed behavior and learning. N. Y.: Acad. press, 1980, p. 177—188.
20. John E. R., Morgades P. P. Neural correlates of conditioned responses studied with multiple chronically implanted moving microelectrodes.— Exp. Neurol., 1969, vol. 23, N 3, p. 412—437.
21. Mountcastle V. B., Lynch J., Georgopoulos A. et al. Posterior parietal association cortex of the monkey: Command function for operations within extrapersonal space.— J. Neurophysiol., 1975, vol. 38, N 4, p. 871—897.
22. O'Keefe J. Place units in the hippocampus of the freely moving rat.— Exp. Neurol., 1976, vol. 51, p. 78—102.
23. Olds J., Hirano T. Conditional responses of hippocampal and other neurons.— EEG and Clin. Neurophysiol., 1969, vol. 26, N 2, p. 159—174.
24. Ranck J. Studies on single neurons in dorsal hippocampal formation and septum in unrestrained rats.— Exp. Neurol., 1973, vol. 41, N 2, p. 461—555.
25. Ricci G., Doane B., Jasper H. Microelectrode studies of conditioning technique and preliminary results.— In: IV Intern. Congr. electroencephalogr. et neurophysiol. clin. Bruxelles, 1957, p. 401.
26. Rolls E. T., Burton M. J., Mora F. Hypothalamic neuronal responses associated with the sight of food.— Brain Res., 1976, vol. 111, N 1, p. 53—66.
27. Shevchenko D. G. Activity of visual cortex neurons in system processes of behavioral act interchange.— In: Neural mechanisms of goal-directed behavior and learning. N. Y.: Acad. press, 1980, p. 375—385.
28. Shvyrkov V. B. Goal as a system-forming factor in behavior and learning.— In: Neural mechanisms of goal-directed behavior and learning. N. Y.: Acad. press, 1980, p. 199—219.
29. Tolman E. Cognitive maps in rats and men.— Psychol. Rev., 1948, vol. 55, N 4, p. 189—208.