

АКАДЕМИЯ НАУК СССР  
ИНСТИТУТ ПСИХОЛОГИИ

# НЕЙРОНЫ В ПОВЕДЕНИИ СИСТЕМНЫЕ АСПЕКТЫ

Ответственный редактор  
доктор медицинских наук  
В.Б. ШВЫРКОВ



МОСКВА "НАУКА"

1986

## ПРЕДИСЛОВИЕ

Мозг обеспечивает все формы деятельности и все стороны жизни человека. Процессы, происходящие в мозге, и регулируют физиологические функции организма и лежат в основе психики и сознания; эти процессы являются продуктом и всей биологической эволюции и усвоения культуры отдельным человеком; они включают и метаболизм тканей и отдельных клеток и взаимодействие всех элементов мозга как целого; они являются и биохимическими, и физиологическими, и энергетическими, и информационными и т.д. Поэтому мозг изучается самыми разными науками, выработавшими специфические задачи и методы исследования. Среди этих задач одной из самых интригующих всегда была задача выяснения нейрофизиологических основ поведения.

Представления о нервных процессах в поведении сначала складывались только на основе клинических наблюдений и экспериментов с раздражением и разрушением различных структур мозга. Результаты, полученные этими методами, создали основу для "морфофункционального" понимания деятельности мозга, в рамках которого шла долгая дискуссия между "локализационизмом" и "эквипотенциализмом". Естественно, что методы экстирпации и стимуляции не могли дать сведений о реальных взаимодействиях нервных клеток в поведении.

Прямая регистрация активности нейронов долгое время была возможна только у животных под наркозом или на препаратах, т.е. в условиях отсутствия поведения. Результаты, полученные в таких экспериментах, дали основания для представлений о нейроне как о сумматоре, о нервных сетях, об афферентных и эфферентных процессах и т.д. Эти исследования позволили уточнить сведения об анатомических связях между элементами мозга, но принципы функционирования мозга в поведении не могли быть вскрыты на основе феноменов, обнаруживаемых именно в отсутствие поведения.

В такой ситуации теоретикам по необходимости приходилось и приходится привлекать для объяснения деятельности мозга самые разнообразные аналогии и метафоры. Мозг рассматривался и рассматривается и как механическая машина, и как телефонная станция, как демократическое государство и как фурье-преобразователь, как компьютер и как голографическая картина и т.д.

Представления о поведении, т.е. о том, что должно быть объяснено деятельностью мозга в отсутствие сведений об этой деятельности в поведении и, следовательно, возможности верификации и фальсификации конкретных гипотез всегда были весьма неопределенны и различны в различных науках и сферах практической деятельности: зоология и клиника, интроспективная психология и физиология, "рефлексология" и педагогика и т.д. используют свои собственные понимания поведения. Значительную роль в таких представлениях играет и "здравый смысл".

С появлением возможности регистрировать активность нейронов в реальном поведении задачи и методы исследования сначала вытекали в основном из рефлекторных и морфофункциональных представлений о поведении и о деятельности мозга. Как и в экспериментах на наркотизированных животных, по-прежнему наносились стимулы и регистрировались реакции, выяснялись механизмы кодирования информации и регуляции движений, процессы в отдельных структурах и взаимодействия структур и т.д. Однако все новые данные, получаемые во все более "свободном" поведении, постепенно приводили к осознанию того факта, что в поведении имеют место во многом иные нейрональные феномены, чем в условиях аналитических экспериментов. В поведении нервная система оказалась внутренне активной, и эта активность оказалась организованной в соответствии как с процессами в организме, так и с различными аспектами целенаправленных соотношений организма со средой. Это, в свою очередь, привело к тому, что традиционные для нейрофизиологии представления стали не только использоваться для постановки экспериментальных задач, но и проверяться. Перестали казаться "бессмысленными", например, сопоставление по одним и тем же критериям процессов в разных структурах, теоретически выполняющих совершенно разные "функции", или изучение активной интегративной деятельности отдельного нейрона, теоретически лишь "реагирующего на приход возбуждения" и т.д. И здесь были получены и продолжают накапливаться с большой скоростью совершенно неожиданные результаты, которые проливают новый свет как на проблему принципов организации активности мозга в поведении, так и на генез импульсной активности, и на проблему самой природы поведения, т.е. активного соотношения организма со средой. Настало время подвести некоторые итоги изучения нейрональной активности в поведении.

Эту задачу и призван решить настоящий сборник, составленный на основе материалов симпозиума, проведенного 26—27 января 1983 г. Институтом психологии АН СССР, Институтом нормальной физиологии им. П.К. Анохина АМН СССР и Московским физиологическим обществом. Симпозиум был посвящен 85-летию юбилею П.К. Анохина, которому мы обязаны созданием теории функциональной системы, на наш взгляд, наиболее адекватной задачам изучения нейрофизиологических основ поведения. Доказав, что единицей интегративной деятельности мозга является избирательное объединение активности элементов различной морфологической принадлежности, приводящее к приспособительному результату в соотношениях организма со средой,

эта теория делает понятной эволюцию поведения и нейрофизиологических основ поведения и позволяет видеть "место" любого локального или элементарного процесса в системных процессах, обеспечивающих приспособительность поведения целостного организма.

Статьи сборника представляют основные современные направления поисков: от изучения нейрохимических основ активности до обеспечения этой активностью всего поведенческого континуума и от изучения относительно "простой" нервной системы моллюсков до нейрональных основ сознательной деятельности человека. Теоретические позиции авторов также представляют широкий спектр современных точек зрения на происхождение и значение импульсной активности нейронов, на соотношение активности отдельных нейронов с системной деятельностью мозга в поведении и на само поведение и его детерминанты. Является ли поведение последовательностью реакций, детерминировано ли оно внешними стимулами или оно представляет собой целенаправленные акты, реализующие (в конечном итоге) генетическую программу жизненного цикла организма? Локализованы ли функции мозга или они осуществляются системами нейронов, расположенных в разных структурах? Если поведенческие акты осуществляются как функциональные системы, то эти системы образуют иерархию или "добавки" друг к другу? Что является информативным в активности нейрона: частота, паттерн или что-то еще? Соответствуют ли активации нейрона отдельным функциям или "узловым механизмам" функциональных систем поведенческих актов, или реализации систем этих актов? Происходит ли при обучении образование новых рефлексов или обучение — это системогенез? Является ли нейрон "сумматором", "кодирующим элементом", или живой клеткой, "организмом в организме"? Каковы нейрохимические основы нервной активности и поведения? По всем этим вопросам в статьях высказываются самые разные точки зрения. Сборник, таким образом, должен явиться достаточно полным обзором уже достигнутого в изучении нейрональных основ поведения и вместе с тем будет способствовать сопоставлению и отбору наиболее перспективных направлений в исследовании этой важнейшей проблемы.

*В.Б. Швырков*



## СИСТЕМНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ АКТИВНОСТИ НЕЙРОНОВ

ИЗУЧЕНИЕ АКТИВНОСТИ НЕЙРОНОВ КАК МЕТОД  
ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ИССЛЕДОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ*В. Б. Швырков*

Новые данные о нейрональной активности бодрствующих животных, полученные за последние десять лет, показывают, что нейроны млекопитающих многообразно специализированы. В самых различных областях мозга описаны, в частности, клетки, активные только при сокращении определенных мышц [36] и при определенных движениях конечности [34], при движениях глаз [9] и нижней челюсти [1], при жевании [54] и дыхании [11], при определенных элементарных изменениях среды [2, 40], при "восприятии сложных объектов" [37, 50, 53] и "иллюзорных контуров" [48], при "внимании" [43] и "новизне" [19], при использовании "когнитивных карт" [46], при голоде [47] и агрессии [49], в состоянии сна и бодрствования [38], при достижении конкретных целей [25], при ошибках [53], в связи с продолжительными отрезками поведенческого континуума и отдельными конкретными актами [28] и т.д. Поняв, что означает эта специализация, мы тем самым приблизимся и к пониманию нейрональных основ поведения.

Обычно специфичность нейронов выявляется при сопоставлении их активности с теми или иными заранее предполагаемыми функциями или процессами, в нейрональной же активности считаются информативными самые разные показатели: частота разрядов и паттерн, форма постстимульной и интервальной гистограмм и т.д.

Задача настоящей работы состояла в том, чтобы попытаться выяснить, как могут быть поняты деятельность мозга, нейрональная активность и поведение на основании самих нейрональных феноменов в поведении.

Феноменология нейрональной активности  
в поведении и ее анализ

Поведение животных в самом общем, биологическом плане можно определить как реализацию организмом генетической программы динамических соотношений со средой, а в более узком плане, особенно при изучении поведения на коротких временных интервалах, — как активное изменение этих соотношений для удовлетворения обусловленных генетической программой и индивидуальным опытом потребностей в тех или иных факторах среды. Двигательная активность при этом

появляется только в том случае, когда текущие и нужные соотношения со средой не совпадают, что может иметь место при изменении как потребностей в факторах среды, так и самой среды.

Из этого определения следует, что для внешнего описания поведения на любом временном отрезке необходимо использовать триаду терминов, обозначающих потребность (цель), движение и среду. В движении изменяется соотношение животного с объектами среды: приближаясь к одним, оно одновременно удаляется от других. Поэтому внешнее описание поведения может быть дано как последовательность движений, приводящих животное от контакта с одним объектом среды к контакту с другим. Будущий контакт (цель) в процессе движения постепенно становится текущим (результатом) и средой для следующего движения.

Этот метод описания мы использовали при составлении протоколов поведения кроликов в экспериментальной клетке, которая содержала две педали и две кормушки, расположенные по углам. Кроликов сначала обучали нажимать на педаль и получать пищу в кормушке в левой половине клетки, а затем — в правой. Эффективной для подачи пищи делали то одну педаль 10—20 раз подряд, то другую, и кролик соответственно "пасся" то в левой, то в правой половине клетки. Это поведение записывалось на видеомэгнитофон вместе с записью активности нейрона. Анализ данных проводился при многократных воспроизведениях записей на экране телевизора. Отдельный акт записывался в протоколе как триада, например, "пространственный контакт с левой pedalю (среда или прошлый результат), поворот головы направо (движение), визуальный контакт с кормушкой (цель)". На этом примере легко показать, что исключение любой составляющей триады делает описание акта неопределенным, так как, например, то же движение и в той же среде могло иметь целью "тактильный контакт морды с боком" (комфортное поведение), а одна и та же цель одним и тем же движением может достигаться из разных мест клетки.

Все наблюдаемое поведение описывалось как линейная последовательность таких триад. Выученное поведение в идеальном случае на каждой стороне выглядело как линейная последовательность актов: поворот головы, подход к педали, подъем лапы, нажатие, поворот и подход к кормушке, наклон, захват пищи. Обычно же эта последовательность часто прерывалась повторными актами, ошибками, копрофагией, комфортным поведением и т.д.

Триадное описание поведения вполне однозначно соответствует последовательности событий, происходящих с точки зрения наблюдателя в экспериментальной клетке, и является, вероятно, тем обычным и кажущимся вполне объективным описанием поведения, из которого исходят все концептуальные построения.

Во многих работах процедура сопоставления активности нейронов с поведением начинается с анализа поведения и выделения временных отрезков, на которых в соответствии с той или иной концепцией предполагается осуществление той или иной функции или процесса, а уже затем активность нейронов сопоставляется с отрезками

поведения, где имеется и отсутствует эта функция. Очевидно, что при таком анализе может быть изучена связь активности нейрона только с предполагаемой функцией; возможная связь активности того же нейрона с другими функциями и само существование этой функции остаются принципиально непроверяемыми.

Чтобы избежать такой односторонности в экспериментах, проведенных в нашей лаборатории, активность нейронов сопоставлялась с исходным протоколом поведения, т.е. со всей совокупностью актов, наблюдавшихся в экспериментальной ситуации, и процедура сопоставления нейрональной активности с поведением состояла сначала в установлении всех активаций и всех тормозных пауз нейрона, затем в отыскании отрезков поведения, где наблюдались эти активации или тормозные паузы, и уже затем в выявлении "общей характеристики" таких отрезков, отсутствующей во всем остальном поведении.

К настоящему времени проанализирована активность около 3000 элементов, зарегистрированных в моторной, соматосенсорной, зрительной и лимбической областях коры, гиппокампе, гипоталамусе, ретикулярной формации, обонятельной луковице, зрительном тракте и латеральном коленчатом теле [28].

Первый важный факт, установленный в этих исследованиях, — поразительное разнообразие специализации нейронов. Например, связь с движениями могла состоять у одних нейронов в том, что они активировались при любых движениях, у других — только при вертикальных движениях как головы, так и лап, у третьих — при любых движениях головы, а у четвертых — только при поворотах головы направо и т.д. Этот феномен мы назвали "иерархией дробности". Он наблюдается и у нейронов, активность которых связана со средой, и у "нейронов цели" [28].

Наряду с нейронами, активными только в таких актах, общей характеристикой которых было или движение, или среда, или цель, мы обнаружили также самые различные "смешанные" типы, т.е. нейроны, активации которых наблюдались только при определенных движениях и целях, или определенных движениях в определенной среде, или достижении определенной цели в определенном месте. Например, при подходах к любой кормушке, но только при движении налево; или при поворотах головы направо, но только в левой половине клетки; или в углу правой педали при нажатии на нее как левой, так и правой лапой или обеими лапами, но не при других движениях.

Были также нейроны "конкретного поведения". Некоторые из них давали активации только в одном акте, другие были активны в нескольких актах подряд.

Наблюдали мы также нейроны, для обозначения связи активаций которых с поведением приходилось привлекать самые разные термины, такие, как "внимание", если нейрон давал активации только в первых после смены эффективной педали актах и затем постепенно замолкал. Если же активации имели место, например, только при наклонах в кормушку, когда там была пища, и отсутствовали при проверочных опусканиях головы в пустую кормушку, то активации такого нейрона выглядели как "коррелят уверенности" или "надежды" животного.



Противоположный случай, когда нейрон активен только при проверочных опусканиях головы и не дает активаций при наклоне за пищей, выглядит соответственно как "коррелят сомнений".

Приведенный перечень специализации нейронов показывает, что описываемые в литературе функциональные типы нейронов, выделяемые при сопоставлении их активности только с одним из аспектов поведения, например движением, в действительности могут быть и нейронами "движения и цели", "движения и среды", и "нейронами конкретного поведения". Таким образом, соотношения организма со средой феноменологически проецируются на различные нейроны значительно более разнообразными способами, чем те, которые могут быть обнаружены при изучении только рецептивных полз-ей, только организации движений или только мотивации.

Второй факт состоит в том, что в одной и той же структуре регистрировались нейроны различных типов, а одинаковые типы были обнаружены в разных структурах. Это не означает, что структуры не различаются по составу нейронов, так как процентное содержание различных типов в разных структурах было различным [30], но показывает, что феноменологически одинаково специализированные нейроны распределены по всем структурам.

Если принять, что специализация нейрона означает его "функцию", то приведенные наблюдения, как нам представляется, в корне противоречат морфофункциональному пониманию организации мозговых процессов.

Наличие одинаково специализированных нейронов в различных структурах и нейронов различной специализации в одной и той же структуре показывает, что любая "функция" обеспечивается избирательной совокупностью элементов различных структур, а любая структура состоит из элементов, обеспечивающих различные "функции". Эти данные хорошо согласуются с положением теории функциональной системы [4] о том, что поведение обеспечивается функциональными системами, избирательно включающими элементы "различной морфологической принадлежности". Подтверждается также вывод, сделанный нами ранее на основании других данных, о том, что в поведении не существует "зрительных процессов" в "зрительной" коре или "моторных" — в "моторной", а существуют лишь единые общемозговые системные процессы [23].

Возникает, однако, вопрос, можно ли отождествлять специализацию нейрона с какой-либо отдельной "функцией"? В соответствии с точкой зрения В. Маунткастла о существовании "распределенной системы, предназначенной для обслуживания распределенной функций" [14, с. 17], можно было бы допустить, что именно нейроны, активирующиеся в связи с определенным текущим соотношением организма со средой, "воспринимают" или "кодируют" информацию об этой среде вне зависимости от того, где они расположены. Нейроны, активность которых связана с определенным движением, "двигают" ту или иную часть тела или "генерируют" моторную программу; а разнообразные нейроны "новизны" выполняют "психическую функцию внимания" и т.п.

Эти представления, однако, сталкиваются с теми же трудностями,



что и представления о "функциях" структур. Во-первых, существуют нейроны конкретного поведения и нейроны смешанных типов, остающиеся без какой-либо отдельной функции, а, скорее, участвующие во всех сразу. Во-вторых, если предположить, что именно специализированные нейроны осуществляют своей активностью соответствующие функции, то придется предполагать существование "внутреннего кролика", который, подобно экспериментатору, декодирует значение активности каждого нейрона для организации целостного поведения. В-третьих, и самое важное, даже при сопоставлении со всем поведением связь активности конкретного нейрона с какой-либо "функцией" в действительности может быть выявлена только как связь со многими разными отрезками поведения; обобщение этих отрезков по одной определенной "функции", как мы видели, — работа экспериментатора, стремящегося увидеть связь активности нейрона с "общей характеристикой" этих отрезков, т.е. только с одной функцией или с одним процессом, причем таким, для которого экспериментатор имеет то или иное название, взятое из психологии, неврологии, теории информации, кибернетики или здравого смысла.

Субъективность операции нахождения "общей характеристики" разных отрезков поведения, с помощью которой устанавливаются "функции" той или иной структуры или нейрона, делает функциональное описание соотношений организма со средой не адекватным самой реальности этих соотношений и, как нам представляется, полностью дискредитирует морфофункциональный подход как методологическую основу изучения деятельности мозга в поведении.

Распределенность феноменологически однотипных нейронов по разным структурам и наличие разных нейронов в одной и той же, показавшее во многих лабораториях [39, 42—45, 50, 52], говорят о системной деятельности мозга в поведении. Следовательно, эта деятельность может быть понята при сопоставлении нейрональной активности с системным же описанием поведения.

#### Системное описание поведения

Феномены связи активаций нейронов с "функциями", как мы пытались показать, вытекают из определенной трактовки протокола, который принимается за "объективный репортаж" о поведении. Однако этот репортаж при попытках определить используемые в нем термины оказывается весьма субъективным, так как описание поведения кролика дается на "человеческом языке", созданном потребностями человеческой практики и для этой практики, и все термины оказываются весьма условными. В действительности, любое "движение" из тех, которые фигурируют в протоколе, например, "подъем лапы", осуществляется как организация активности всего тела, а не только лапы, причем, с одной стороны, это "одно и то же" движение каждый раз в деталях осуществляется по-разному, а с другой — подъем лапы как физическое событие входит в любые перемещения кролика по клетке. "Среда" и "цели" протокола также обозначают в действительности текущие и будущие контакты кролика в соответствующую

шем месте клетки не только с выделенными экспериментатором объектами, но со всей средой и во всех "сенсорных модальностях", причем, например, "визуальный контакт с кормушкой" не предполагает каждый раз одной и той же проекции кормушки на сетчатку или желания такой проекции. Более того, даже в течение "одного и того же" акта детали соотношения организма со средой постоянно изменяются, и в континууме поведения вообще нет двух совершенно одинаковых миллисекунд, как "нельзя дважды войти в одну и ту же реку".

Даже выделение самих "аспектов" поведения, т.е. среды, целей и движений, оказывается субъективным, так как на любом отрезке поведенческого континуума имеет место лишь единый процесс изменения соотношений организма со средой, и аспекты рассмотрения этого процесса выделяются экспериментатором в силу необходимости дать различное описание различным с точки зрения экспериментатора отрезкам поведения.

Из всего вышесказанного ясно, что при внешнем наблюдении поведения описание его может быть дано только "на языке экспериментатора". Задача же состоит в том, чтобы выяснить, из чего "состоит" поведение "с точки зрения кролика" и установить правила соответствия "внутреннего" и "внешнего" описаний динамики соотношений кролика со средой, а для этого прежде всего необходимо выяснить, что и по какому критерию кролик "считает" в поведении "одним и тем же", причем отличным от всего остального. Такая возможность открывается при рассмотрении поведения с позиций теории функциональной системы [4].

С этих позиций животное преследует в поведении собственные цели. Очевидно, что целенаправленное поведение может быть только поведением, извлеченным из памяти организма (врожденной и приобретенной), так как сведения, в какой среде и какая именно активность приведет к той или иной цели и даже о том, какие именно цели необходимо достигать, могут быть добыты только в прошлом опыте путем проб и ошибок (генетических и в индивидуальном обучении). Эта память и является "психикой", т.е. тем субъективным (пристрастным, диктуемым генетической программой) отражением объективных соотношений организма и среды, которое зафиксировано в прошлом опыте как история проб, ошибок и удач. Поведение, таким образом, представляет собой единую психофизиологическую реальность динамики соотношений определенного целостного организма, имеющего индивидуальную историю, со средой, имеющей определенные объективные закономерности.

Для того чтобы представить себе, что может служить единицей или элементом этого субъективного опыта, необходимо рассмотреть вопрос о том, что может фиксироваться в одиночной успешной пробе. Поскольку субъективный опыт является продуктом естественного отбора, действующего на протяжении жизни животного, то фиксироваться в этом опыте могут такие пробные изменения соотношений со средой, которые дают организму селективные преимущества или, в терминах теории функциональной системы, "полезный приспособительный эффект", который состоит в переводе неприемлемых или неопреде-

ленных соотношений организма со средой в нужные в данный момент соотношения. Следовательно, память может состоять только из функциональных систем поведенческих актов, и ни "среда", ни "движение", ни "цель", ни "внимание" и т.д. фиксироваться и существовать в памяти не могут. Критерий "полезного результата" для выделения системы является эволюционным и поэтому объективным.

По определению П.К. Анохина, "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" [2, с. 77]. Динамический, не жестко фиксированный состав элементов функциональных систем объясняется тем, что "нужные соотношения" являются не точным перечислением элементов этих соотношений, а лишь конкретизацией какой-либо потребности и генетической программы в целом. Поэтому в качестве цели и результата могут выступать, как мы видели, самые разнообразные конкретные соотношения элементов среды и организма, лишь бы они были достаточным условием будущего удовлетворения потребности, и активность конкретных элементов организма может быть какой угодно, лишь бы она в совокупности обеспечивала достижение цели.

Это означает, что все разнообразные в деталях конкретные пробные акты, приводившие к результату, фиксируются как "один и тот же" удачный акт, отличный от всех ошибочных проб, которые также могут считаться "одним и тем же" неудачным актом.

Поскольку мозг и организм в любой момент существуют как целое, то поведенческий акт — это изменение предыдущего целостного состояния путем активации части прежде пассивных элементов и торможения части прежде активных. Эти части или "добавки" к предыдущему целостному состоянию и формируются в пробах и ошибках как функциональные системы, обогащая жизненный опыт и делая тем самым соотношения организма со средой все более подробными. Память или жизненный опыт в целом можно представить как совокупность всех функциональных систем, добавленных в эволюции и в индивидуальной истории к основной системе, которую можно обозначить как "существование и размножение".

Пробный акт, осуществляемый в условиях неопределенности соотношений со средой, окажется удачным, если его результатом будет уже знакомое, т.е. уже имеющееся в памяти соотношение организма со средой. Следовательно, непосредственным системообразующим фактором, фиксирующим формирующуюся систему и устраняющим неопределенность, является уже имеющийся жизненный опыт (генетический и приобретенный). Отсюда структура приобретенного в экспериментальной ситуации жизненного опыта может быть представлена как врожденная основа, обогащенная различными приобретенными системами.

Выученное поведение реализуется при извлечении сформированных в обучении систем из памяти; следовательно, адекватным описанием континуума поведения на "языке кролика" может быть опи-



сание его в терминах реализуемых функциональных систем, составляющих структуру памяти. Это описание по необходимости может быть только психофизиологическим, так как любая функциональная система поведенческого акта и объективно соотносит организм со средой, и субъективно отражает это соотношение (подробнее см. [26, 27]).

Функциональные системы в принятом нами определении формируются и реализуются как "добавки" к предшествующему целостному состоянию мозга, образованному другими такими "добавками". Внешне наблюдаемое поведение является, следовательно, не реализацией какой-либо одной из этих систем, а многих одновременно. Для обозначения всей совокупности систем, реализуемых на каком-либо отрезке поведения, мы считаем целесообразным ввести термин "состояние субъекта поведения", понимая под "субъектом поведения" всю совокупность функциональных систем, из которых состоит видовая и индивидуально приобретенная память данного животного.

В силу субъективности памяти ее структура при внешнем наблюдении поведения остается, естественно, скрытой. Поскольку же материальным носителем этой памяти является активность мозга, то для выяснения соотношений внешнего описания поведения и событий субъективной реальности кролика может быть использована специализация его нейронов. Для этого, однако, сначала необходимо выяснить соотношение активности мозга и отдельного нейрона.

#### Системное описание активности нейрона в поведении

Представления о происхождении и судьбе спайков отдельного нейрона в поведении долгое время формировались на основе данных, полученных на наркотизированных животных или на препаратах, при использовании коммутаторной или компьютерной метафор. Эти представления кажутся нам совершенно неприменимыми к анализу нейрональной активности в поведении.

Как известно, к центральному нейрону конвергируют тысячи окончаний; аксон этого нейрона также может иметь тысячи контактов с нейронами, расположенными в различных областях мозга. Ситуация на "входе", т.е. на мембране нейрона, меняется каждую миллисекунду, и, как показывают микроионофоретические исследования, два соседних "выходных" спайка могут иметь совершенно различное происхождение "по входу" и медиаторному обеспечению [24]. Поступая к постсинаптическому нейрону, два соседних спайка пресинаптического нейрона войдут в состав разных состояний на мембране, созданных тысячами других "входов", а один и тот же спайк пресинаптического нейрона застанет разные ситуации на двух разных постсинаптических. Нам представляется очевидным, что в такой ситуации какое-либо "кодирование номером канала" и какая-либо "передача" информации или возбуждения через "нейронные цепи" совершенно невозможны.

Невозможно представить себе и "кодирование" нейроном "сообщения" частотой импульсов или их распределением во времени, так как для генерации каждого спайка постсинаптический нейрон даже



по традиционным представлениям суммирует сиюмиллисекундные эффекты всего синаптического притока, а не ждет какой-либо последовательности спайков конкретного пресинаптического нейрона, игнорируя все остальные влияния, так же как пресинаптический нейрон лишен возможности сформировать какую-либо собственную последовательность спайков, отличающуюся от динамики синаптического притока в целом. Если же учесть, что генерация спайков нейронов находится по крайней мере в значительно более сложных отношениях с синаптическим притоком, чем предполагается суммационной гипотезой, и зависит от синтеза рецепторных белков мембраны и других внутриклеточных метаболических процессов [3, 10], то можно согласиться с тем, что, с точки зрения инженера, от нервной системы "нечего надеяться получить что-либо, кроме шума" [15, с. 97].

Широко распространенное убеждение в том, что нейрон "реагирует" на синаптический приток, в действительности вытекает лишь из картезианской парадигмы и так же не обосновано, как и убеждение в том, что поведение целого организма представляет собой "реакции" на "стимулы". Изменения "реакций" нейрона на один и тот же синаптический приток при изменении его состояния с помощью микроионофоретического подведения различных веществ [6] и очевидная эндогенность активности "нейронов-пейсмекеров", в том числе даже изолированных [20, 31], как нам представляется, прямо противоречат этому убеждению.

Более оправданным может быть такой же "целевой" подход к описанию активности нейрона, как и к поведению целостного организма. Как любая клетка, нейрон имеет генетическую программу, причем различные нейроны генетически идентичны в том смысле, что имеют происхождение из одной зиготы. Однако у разных нейронов оказываются заблокированными и активированными различные части генома, что, во-первых, обуславливает их дифференциацию и специфичность, а во-вторых, позволяет считать всю совокупность их геномов "комплементарным общим геномом" мозга и организма в целом. Это означает, с одной стороны, что генетические программы различных нейронов согласованы и представляют собой единое целое, а с другой — что каждая клетка реализует в своем метаболизме только часть генетической информации общего генома и, следовательно, участвует в удовлетворении только части потребностей генетической программы организма в целом. Потребности организма, таким образом, "составлены" из потребностей геномов его клеток.

Аналогом внешней среды для нейрона в аспекте настоящей работы можно считать совокупный синаптический приток, который является специфическим для каждого нейрона отражением соотношений со средой организма в целом. Специфические динамические потребности геномов различных нейронов в определенных метаболитах и, следовательно, в определенных динамических составах синаптического притока, проявляющиеся, возможно, в динамике синтеза соответствующих внутриклеточных ферментов и рецепторов мембраны [21], обуславливают во взаимодействии потребности организма в тех или иных факторах среды.

Генерация спайков нейроном может рассматриваться как аналог двигательной активности организма и средство изменить синаптический приток; она появляется в том случае, когда состав синаптического притока не совпадает с потребностями генетической программы нейрона, что имеет место как в связи с динамикой считывания программы, так и при изменениях синаптического притока. Это предположение требует, конечно, специальной экспериментальной проверки; существующие данные, однако, оно объясняет не хуже условнорефлекторной теории.

Через связи с другими нейронами спайки приводят к изменению телесных процессов и через них — к изменению соотношения организма со средой. В связи с индивидуальностью проекционных отношений с телом роль каждого нейрона в организации телесных процессов оказывается специфической. Изменение соотношения организма со средой, вызванное активностью тела, поступает к нейрону в виде изменения синаптического притока, и, таким образом, активность нейрона через изменение соотношения организма со средой переводит нужное и отсутствующее соотношение программы нейрона и синаптического притока в нужное и текущее соотношение. Процессы соотношения генетической программы нейрона, синаптического притока и его спайков образуют функциональную систему, изоморфную функциональной системе поведенческого акта [24].

В этом пункте, однако, аналогия между всем организмом и нейроном заканчивается, так как, во-первых, в отличие от многочисленных форм интегральной активности организма нейрон может только давать или не давать спайки; во-вторых, активность нейрона всегда имеет место во взаимодействии с активностью других нейронов, в-третьих, селективная ценность активности нейрона может быть установлена только на уровне соотношений всего организма со средой, что исключает возможность фиксации "индивидуального" приспособительного эффекта отдельного нейрона.

Тот факт, что в импульсном выражении на выходе нейрона имеются только два состояния (наличие или отсутствие спайка) означает, что все многообразие соотношений генетической программы нейрона и синаптического притока в конечном итоге классифицируется только на две группы: "одно и то же" состояние, когда имеется рассогласование и нужно давать спайк, и отличное от него также "одно и то же" состояние, когда имеется согласование и спайк давать не нужно. Из этого следует, что и все многообразие соотношений организма со средой делится нейроном на две части по критерию удовлетворения его индивидуальных потребностей.

Невозможность индивидуальной пробы и индивидуального приспособительного эффекта означает невозможность индивидуального обучения. Будучи генетически специализированными относительно потребностей в определенном синаптическом притоке, т.е. в определенных состояниях связанных с ними элементов, нейроны тем самым оказываются как бы генетически специализированными и относительно определенных поведенческих актов. Это означает, что поведенческая специализация нейронов генетически предопределена и в памяти

организма могут быть зафиксированы только такие акты, которые допускаются исходным генетическим разнообразием специализаций его нейронов. Фиксация в памяти нового акта есть, по существу, отбор из всего исходного разнообразия возможных сочетаний активных и заторможенных элементов той совокупности сочетаний, которая дает приспособительный результат.

В пользу предположения о генетической фиксированности поведенческой специализации нейронов говорят следующие факты. Из самого наличия поведенчески специализированных нейронов следует, что их системная принадлежность, во всяком случае в отсутствие процессов обучения, постоянна. Специализация части нейронов соответствует древним, генетически фиксированным актам, таким, как открывание рта или вдох, что говорит о генетически фиксированном характере, по крайней мере такой специализации. Разнообразие специализаций и феномен "иерархии дробностей" показывают, что каждый нейрон специализирован лишь однажды. И наконец, невозможность изменения поведенческой специализации нейронов в обучении [25, 29] и при форетическом подведении биологически активных веществ [7] также указывает на врожденный характер любой специализации нейрона, даже и соответствующей приобретенному опыту организма.

Это предположение, с одной стороны, соответствует основному положению современной эволюционной теории о невозможности направленного изменения генетической программы клетки, а с другой — переводит проблему обучения из статуса "индивидуально-клеточной" в статус "популяционной". По аналогии с клонально-селекционной теорией иммунитета, преодолевшей "ламаркистскую ересь" [5, с. 109] в иммунологии, и в отличие от "инструктивно-селекционной" теории обучения отдельного нейрона [35], предлагаемую гипотезу можно назвать "системно-селекционной".

Таким образом, многолетние и многочисленные поиски механизмов обучения на отдельном нейроне, в которых и мы принимали активное участие, приходится признать бесперспективными. Условные "реакции" нейронов, появляющиеся при сочетании стимулов [22], демонстрируют обучение животного, а не регистрируемого нейрона и могут иметь системное объяснение [25]. К индивидуальному обучению не способны, вероятно, не только нейроны, но, по-видимому, даже свободно живущие простейшие [18], что связывают еще и с высоким темпом деления у этих организмов. Как принято считать, нейроны взрослого мозга окончательно дифференцированы и не делятся; вероятно, поэтому прогрессивная эволюция пошла по пути увеличения их количества, что давало селективно ценную возможность установления все более дифференцированных отношений со средой путем создания систем из исходно имеющихся клеточных специализаций. Часть таких систем фиксирована генетически, другие образуются в процессах проб, ошибок и удач, третьи не образуются вообще, хотя возможности для этого есть.

Тот факт, что генетически фиксированные системы используют только часть нейронов, означает, что в индивидуальном обучении новые системы формируются из нейронов "запаса". Проба представ-

ляет собой "добавку" к предшествующему состоянию, т.е. активацию части прежде молчавших и торможение части прежде активных элементов. Поэтому "запас" должен был бы состоять из постоянно молчащих и постоянно активных клеток, и проба состояла бы в торможении части ранее активных и активации части ранее молчащих элементов "запаса". Однако постоянная активация означает постоянное неудовлетворение потребностей генома, что, вероятно, несовместимо с жизнью клетки. Возможно, поэтому, что такие постоянно неудовлетворенные нейроны отмирают или сокращают количество связей, чем можно объяснить гибель значительного процента нейронов и исчезновение отростков уже в пренатальном онтогенезе [12].

Постоянное же молчание нейрона означает, что все вариации синаптического притока, возникающие при реализации уже имеющихся систем, оказываются удовлетворяющими потребности его генома. По некоторым оценкам молчащих нейронов, например в коре мозга, насчитывается около 98% [8, 13]. Экспериментальные данные показывают, что в различных формах поведения используются разные нейроны, поэтому у взрослого животного запас неиспользованных молчащих клеток, вероятно, значительно меньше 90%, но все же может быть значителен.

Формирование новой системы из нейронов запаса можно представить приблизительно следующим образом. При осуществлении выученного поведения без помех, т.е. в отсутствие проб, у молчащих нейронов имеет место согласование потребностей генома и синаптического притока и удовлетворение метаболических потребностей за счет работы нейронов, обеспечивающих выученное поведение. При введении новой ситуации, когда выученное поведение осуществиться не может, что ведет к постепенному нарастанию метаболических потребностей, должно постепенно нарастать рассогласование у все большего числа прежде молчавших нейронов. За счет межнейронных связей это приводит, вероятно, к удовлетворению потребностей геномов и "торможению" части нейронов, обеспечивавших прежде эффективное поведение. Состояние мозга в целом, таким образом, изменяется, и когда сочетание всех активных и заторможенных элементов становится относительно непротиворечивым, т.е. принципиально возможным для реализации в изменении телесных процессов, возникает пробный акт. Если он не приведет к уже знакомому соотношению организма со средой, рассогласование усилится и появится уже у большего числа и иной совокупности прежде молчавших нейронов, что приведет к новой пробе.

В случае удачи, т.е. достижения уже знакомого соотношения организма и среды, активные в пробе нейроны, естественно, снова замолкают, так как оказывается достигнутым то соотношение генома и притока, которое для них является согласованием. При многократных повторениях данной пробы вызвавшее ее неопределенное соотношение организма со средой становится определенным, т.е. частью опыта, а нейроны, составившие "добавку", оказываются систематическими.

Вопрос о том, каким образом результат фиксирует найденное в



пробах приемлемое сочетание потребностей миллиардов нейронов, составляет сущность проблемы обучения и выходит за рамки настоящей работы. Нам важно лишь отметить, что с момента образования системы любой спайк ставшего системоспецифичным нейрона означает не только рассогласование его программы и синаптического притока, но и извлечение из всей памяти организма определенной конкретной системы поведенческого акта. Чем больше рассогласование на данном районе и чем выше частота его разрядов, тем, следовательно, в большей степени соответствующая система извлечена из памяти.

Очевидно, что если какой-либо повторяющийся и, следовательно, извлекаемый из памяти отрезок поведенческого континуума образовался с помощью добавки к предшествующему опыту системы, обеспечиваемой и активацией регистрируемого нейрона, то эта активация должна наблюдаться при всех без исключения реализациях данного акта. Постоянное торможение нейрона на том или ином повторяющемся отрезке континуума означает несовместимость системы регистрируемого нейрона с системой, обеспечивающей соответствующий акт

#### Структура субъективного опыта и динамика состояний субъекта поведения

Регистрация нейронов в поведенческих экспериментах обычно начинается тогда, когда исследуемое поведение полностью сформировано и осуществляется как линейная последовательность дискретных поведенческих актов, заранее запланированная экспериментатором. Вся история обучения и все драмы проб, ошибок и удач самого животного оказываются скрыты и обычно не учитываются.

Системоспецифичность нейронов позволяет, во-первых, по их специализации узнать, что именно добавлялось в различных пробах, и, следовательно, из каких систем состоит память кролика; во-вторых, какие из этих систем и в каком сочетании извлекаются из памяти, обеспечивая наблюдаемую последовательность актов протокола.

Проще всего поддаются трактовке нейроны, активные только в одном акте, например только при нажатии на одну педаль или только при захвате пищи в определенной кормушке. Они, очевидно, свидетельствуют о наличии в структуре памяти систем соответствующих актов.

Часть нейронов, активных в нескольких актах подряд вне зависимости от того, по какому аспекту они объединяются, отражают, вероятно, существование "прасистем", образовавшихся на разных этапах обучения. В частности, нейроны, активные в дефинитивном поведении при "наклоне, захвате, жевании и повороте головы к педали", отражают, вероятно, такой этап в обучении, когда "пребывание у кормушки" подкреплялось подачей пищи и существовало как система, добавившаяся к прасистеме "получение пищи". Нейроны, активные при "подходе к педали, подъеме лапы и нажатии", соответствуют, вероятно, системе "пребывания в углу педали", добавившейся к системе "подход к кормушке, наклон и захват" и служившей,

в свою очередь, прасистемой, к которой затем добавились системы отдельных актов.

Существуют, однако, нейроны, также активные в нескольких актах подряд, но не допускающие объяснения их специализации наличием прасистем, соответствующих последовательности процедур обучения. Например, нейроны, активные от момента поворота головы к педали до звука подаваемой кормушки, или нейроны, активные в течение всего пищедобывательного поведения на одной стороне экспериментальной клетки и молчащие на другой. По-видимому, такие нейроны отражают системы, возникающие в процессе усвоения поведения и "смены стратегий" и как бы объединяющие несколько актов. В пользу этого предположения говорят и косвенные данные о перестройке системных процессов последовательного поведения при его усвоении и сокращении времени достижения результата [6].

Таким образом, специализация нейронов относительно одного или нескольких актов, осуществляемых подряд, отражает как процесс дифференциации прасистем и усложнения и увеличения подробности соотношений организма со средой, так и последующую интеграцию элементов памяти и создание из них новых интегральных систем.

Все клетки, которые при "процессуальном" или "функциональном" анализе выглядят как связанные с тем или иным аспектом описания поведения (среда, движение, цель), при системном анализе оказываются обычными нейронами прасистем, к которым, однако, добавлялись различные системы дефинитивного поведения. Например, поворот головы к кормушке на определенном этапе обучения представляет собой "один и тот же" поведенческий акт с результатом "визуальный контакт с кормушкой" вне зависимости от места, где он осуществляется и способа осуществления (налево или направо). Дальнейшее обучение приводит к дифференцировке этой прасистемы с помощью соответствующих добавок и появлению систем дефинитивного поведения, в которых поворот налево к кормушке осуществляется только в одном месте клетки, а направо — только в другом. Наличие нейронов, обеспечивающих эти более конкретные системы, создает впечатление связи нейрона, обеспечившего общую для них прасистему, только с их целью.

Нейроны "места" также, по-видимому, представляют прасистемы. Например, "нейрон угла левой педали" свидетельствует о существовании в структуре памяти соответствующей системы, так как в свое время пребывание в углу педали вело к подаче кормушки. Дифференциация этой прасистемы с помощью соответствующих добавок на системы дефинитивного поведения и наличие соответствующих нейронов создают впечатление связи прасистемного нейрона только с "местом" всех актов, добавившихся к "его" прасистеме.

Те же рассуждения применимы и к "нейронам движения" с той разницей, что обеспечиваемые такими нейронами прасистемы специализировались, вероятно, уже в раннем пре- и постнатальном онтогенезе и входят в ту исходную структуру памяти, с которой кролик впервые попадает в экспериментальную клетку.



Наконец, нейроны, активность которых кажется связанной с вниманием, уверенностью, сомнением и т.п., необходимо разделить на клетки, которые дают активации только в правильных актах или после правильных актов, т.е. при уверенности и т.п., и клетки, активные, напротив, только в ошибочных актах или после ошибочных актов, т.е. при сомнении и т.п.

Нейроны первой группы постоянно связаны с осуществлением того или иного акта в правильном поведении и, следовательно, обеспечивают соответствующую систему. Внешне "тот же самый" акт оказывается недостаточным (например, слабое нажатие на педаль и отсутствие подачи кормушки), вероятно, именно в силу того, что соответствующая система недостаточно извлечена из памяти, свидетельством чего и является отсутствие активаций у нейрона "правильных актов" при ошибках. Отсутствие результата (или одного из его параметров — звука кормушки) приводит к неполной реализации последующего акта и выпадению из него соответствующей системы, о чем, вероятно, и свидетельствует отсутствие в этом случае активаций у "нейрона уверенности".

Нейроны второй группы, не будучи связанными постоянно с какими-либо актами, не обеспечивают и какой-либо добавки в истории формирования поведения в экспериментальной клетке, а некоторые — и в жизненном опыте вообще. Часть из них, активирующаяся только в поисковом поведении и при обследовании новых объектов, является, вероятно, "запасом" для осуществления в этих ситуациях неудачных и, следовательно, нефиксируемых проб. Другие, активирующиеся при ошибках и после ошибок, представляют, вероятно, системы из состава "постороннего" жизненного опыта, поведение которых в целостном состоянии субъекта поведения связано с исключением из них правильных систем, что и приводит к реализации дефектных актов.

Таким образом, нейроны, активные в некотором акте только при определенных условиях, отражают состояние всего субъекта поведения в этом акте и наличие или отсутствие в составе этого состояния "лишних" систем. По-видимому, такое же объяснение может иметь непостоянная активность в некоторых актах и тех нейронов, которые дают постоянные активации в "своих" актах и, следовательно, являются системоспецифичными относительно одной из систем выученного поведения.

Системоспецифичность нейронов позволяет с системных позиций подойти и к проблеме "проекции" структуры памяти на различные морфологические структуры мозга. Во-первых, эти структуры имеют различный эволюционный возраст. Разным возрастом и соответственно различными предельными уровнями системной специализации нейронов таких структур, как, например, гипоталамус и кора, можно объяснить и большую связь активности нейронов гипоталамуса с "пищевым значением", а нейронов коры — с "детальными" предъявляемых объектов [32, 33, 51, 53], и специфические эффекты стимуляции или разрушения этих структур, которые можно трактовать как реализацию в поведении или, напротив, исключение из памяти "глобальных" и эволюционно древних (в случае гипоталамуса) или весьма диф-

ференцированных и индивидуально приобретенных (в случае коры) систем.

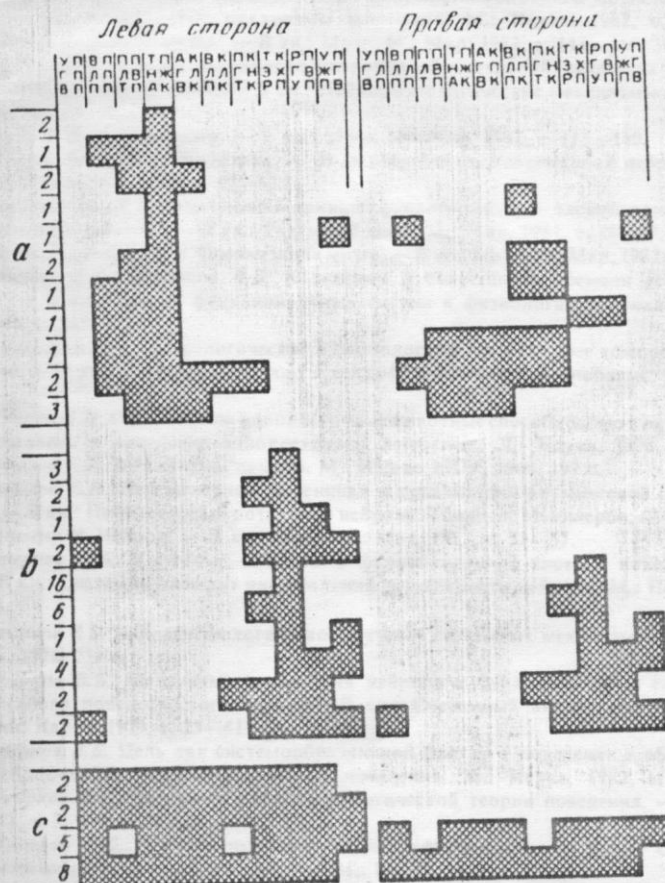
Во-вторых, даже эволюционно одновременно возникшие структуры имеют различные проекционные отношения с телом, что обуславливает их участие в одних и неучастие в других конкретных системах, поскольку любой результат достигается той или иной организацией телесных процессов. Участием нейронов разных структур в перекрывающихся, но различных совокупностях систем можно объяснить и большую связь активности нейронов зрительной коры с разнообразными движениями, а моторной коры — с целями [30], что при других подходах выглядит парадоксом, и некоторую специфичность дефектов поведения при повреждениях этих структур, хотя любые повреждения, естественно, поведут и к "эффекту массы", обнаруженному К. Лешли.

В любой момент организм соотносится со средой как целое, и организация телесных процессов определяется состоянием мозга как целого. Перечисление всех активных и всех заторможенных нейронов в каком-либо акте есть одновременно описание всех реализуемых и всех исключенных из реализации, но существующих в памяти систем, т.е. описание состояния всего субъекта поведения. Анализ состава системной специализации нейронов, постоянно активных в течение реализации какого-либо акта, показывает (рис. 1), что в это время активны, во-первых, нейроны, обеспечившие конкретную систему и, следовательно, специфичность состояния субъекта поведения, давшую название этому акту; во-вторых, нейроны, обеспечившие прасистемы на различных предыдущих этапах обучения в экспериментальной клетке; и, в-третьих, нейроны, обеспечивавшие прапрасистемы, образованные уже в онто- и филогенезе. Это означает, что реализация внешнего одного акта протокола есть в действительности одновременная реализация огромного числа систем разного возраста.

В континууме поведения состояния субъекта поведения постоянно "перетекают" друг в друга, что выражается в смене состава реализуемых и исключенных систем на каждом отрезке континуума и соответственно в смене составов активирующихся и заторможенных нейронов. Состав реализуемых и исключенных систем изменяется постоянно в связи с динамикой метаболических потребностей разных нейронов, изменениями в среде и в теле.

Закономерности межсистемных отношений необходимо еще изучить. Однако, если даже виды межсистемных отношений ограничиваются лишь реципрокностью систем одного уровня дробности, произошедших из общей прасистемы, и синергичностью данной системы и всех ее прасистем, очевидно, что наличие в памяти множества систем разного уровня дробности должно создавать весьма сложную динамику межсистемных отношений, определяющую состояние в любой момент каждой системы. Например, система "нажатие на левую педаль" должна облегчаться при голоде в экспериментальной клетке и на протяжении всего поведения на левой стороне: дополнительно — в течение пребывания кролика в углу левой педали; она должна тормозиться при реализации других систем в углу левой педали, а облегчающее дей-





Динамика состояния субъекта поведения (кролика) в поведении на левой стороне клетки. Постоянно активные нейроны: *a* — во время нажатия на педаль; *б* — во время захвата пищи в кормушке; *с* — в обоих этих актах на левой и правой сторонах экспериментальной клетки. Расшифровка триадной записи идеальной последовательности актов на левой и правой сторонах экспериментальной клетки: УП — удобная поза (результат предыдущего акта), ГП — поворот головы направо (движение), ВП — визуальный контакт с педалью (цель), ЛП — перенос лап направо, ПП — пространственный контакт с педалью, ЛВ — подъем лапы вверх, ТП — тактильный контакт с педалью, НЖ — нажатие, АК — акустический контакт с кормушкой (звук поворачивающейся кормушки), ГЛ — поворот головы налево, ВК — визуальный контакт с кормушкой, ЛЛ — перенос лап налево, ПК — пространственный контакт с кормушкой, ГН — наклон головы, ТК — тактильный контакт с кормушкой, ЗХ — захват пищи, РП — контакт рта с пищей, ГВ — подъем головы вверх, ЖГ — жевание, глотание, ПВ — пищеварение

ствие ее прасистем должно ослабляться их антагонистами на соответствующих уровнях: системами удовлетворения других потребностей, системой поведения на правой стороне, системой захвата и т.д., причем состояние каждой из систем зависит от всех межсистемных отношений.

Разработка "алгебры" этих межсистемных отношений даст, вероятно, системную математическую теорию поведения. Сейчас нам важно

лишь подчеркнуть, что, поскольку последовательное поведение "состоит" не из последовательных, сменяющих друг друга психических или физиологических процессов, а из последовательности состояний исходно и всегда целостного субъекта, то для осуществления поведения не требуется какого-либо дополнительного гомункулуса, который бы интегрировал отдельные (не существующие) процессы в одно целое.

\* \* \*

Приведенные факты и соображения не претендуют на полноту рассмотрения всех соотношений поведения и нейрональной активности, а лишь определяют методологическую основу и намечают пути исследования этих соотношений. Разработанные в этой работе теоретические построения, конечно, в высшей степени гипотетичны; их задача — наметить общие контуры системного понимания поведения, в рамках которого могут проводиться конкретные проверяющие и уточняющие эксперименты.

Раздельные психологическое и физиологическое описания единой психофизиологической реальности поведения исторически возникли из потребностей различных видов человеческой практики и при использовании различных методов исследования. Как отмечает Я.А. Пономарев, "психологические и физиологические исследования развились или независимо друг от друга, или всяческими способами перекрывая друг друга, составляя конгломерат знаний. Произвол в выборе критериев для расчленения психического и физиологического составлял почву для "борьбы мнений" внутри ложно поставленной проблемы" [17, с. 8]. Изучение нейрональной активности в качестве метода исследования единой психофизиологической реальности соотношений организма со средой позволяет снять эту ложную проблему и создать единое системное психофизиологическое описание поведения.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Александров Ю.И., Гринченко Ю.В. Иерархическая организация физиологических субсистем и нейрональная активность в пищедобывательном поведенческом акте. — В кн.: Нейрофизиологические механизмы поведения. М.: Наука, 1982, с. 186—199.
2. Анохин П.К. Теория функциональной системы как предпосылка к построению физиологической кибернетики. — В кн.: Биологические аспекты кибернетики. М.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 74—91.
3. Анохин П.К. Системный анализ интегративной деятельности нейрона. — Успехи физиол. наук, 1974, т. 5, № 2, с. 5—93.
4. Анохин П.К. Избранные труды: Философские аспекты теории функциональных систем. М.: Наука, 1978. 399 с.
5. Бернет Ф. Целостность организма и иммунитет. М.: Мир, 1964. 256 с.
6. Безденежных Б.Н. Микронофоретическое изучение включения отдельного нейрона в целостную интеграцию оборонительного поведения. — В кн.: Системный анализ механизмов поведения. М.: Наука, 1979, с. 346—357.
7. Безденежных Б.Н. Активность корковых нейронов в пищедобывательном поведении при микронофоретическом подведении к ним ацетилхолина и L-глутамата. — ЖВНД, 1983, т. 23, вып. 3, с. 500—507.
8. Владимирова И.А., Косарева, Сторожук В.М. Попытка оценки числа активных нейронов в первичной сомато-сенсорной коре кошки. — ЖВНД, 1968, т. 18, вып. 2, с. 310—323.

9. Гольберг М.Е., Робинсон Д.Л. Изменение в поведении зрительной реакции нейронов верхних бугорков и коры больших полушарий головного мозга обезьян. — В кн.: Нейрофизиологические механизмы поведения. М.: Наука, 1982, с. 406—414.
10. Иверсен Л. Химия мозга. — В кн.: Мозг. М.: Мир, 1982, с. 141—166.
11. Карпов А.П. Анализ активности нейронов обонятельной луковицы кролика в пищедобывательном поведении. — В кн.: Нейрофизиологические механизмы поведения. М.: Наука, 1982, с. 290—297.
12. Коуэн У. Развитие мозга. — В кн.: Мозг. М.: Мир, 1982, с. 113—140.
13. Ливанов М.И. Нейрокинетика. — В кн.: Проблемы современной нейрофизиологии. М.: Л.: Медицина, 1965, с. 37—53.
14. Маунткэстл В. Организующий принцип функции мозга — элементарный модуль и распределенная система. — В кн.: Разумный мозг. М.: Мир, 1981, с. 15—67.
15. Навта У., Фейртаг М. Организация мозга. — В кн.: Мозг. М.: Мир, 1982, с. 83—111.
16. Пашина А.Х., Шаярков В.Б. К вопросу о сокращении времени реакции при обучении. — В кн.: Теория функциональных систем в физиологии и психологии. М.: Наука, 1978, с. 347—358.
17. Пономарев Я.А. Психологическое и физиологическое в системе комплексного исследования. — В кн.: Системный подход к психофизиологической проблеме. М.: Наука, 1982, с. 5—10.
18. Серафин Л.Н. Обладают ли одноклеточные животные способностью к обучению? — В кн.: Движение и поведение одноклеточных животных. Л.: Наука, 1978, с. 62—75.
19. Соколов Е.Н. Механизмы памяти. М.: Изд-во МГУ, 1969. 197 с.
20. Соколов Е.Н. Пейсмекерный потенциал в организации ритмической активности нейрона. — В кн.: Пейсмекерный потенциал нейрона. Тбилиси: Мецниерба, 1975, с. 7—13.
21. Стивенс Ч. Нейрон. — В кн.: Мозг. М.: Мир, 1982, с. 31—57.
22. Шаярков В.Б. Кортиковые нейроны в функциональной системе поведенческого акта. — В кн.: Системный анализ интегральной деятельности нейрона. М.: Наука, 1974, с. 93—113.
23. Шаярков В.Б. Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М.: Наука, 1978, 239 с.
24. Шаярков В.Б. Механизмы включения нейрона в функциональную систему целенаправленного поведенческого акта. — В кн.: Системный анализ механизмов поведения. М.: Наука, 1979, с. 23—41.
25. Шаярков В.Б. Цель как системообразующий фактор в поведении и обучении. — В кн.: Нейрофизиологические механизмы поведения. М.: Наука, 1982, с. 164—185.
26. Шаярков В.Б. На пути к психофизиологической теории поведения. — Психол. журн., 1982, т. 3, N 2, с. 70—88.
27. Шаярков В.Б. О системных основах психофизиологии. — В кн.: Системный подход к психофизиологической проблеме. М.: Наука, 1982, с. 10—23.
28. Шаярков В.Б. Системная детерминация активности нейронов в поведении. — Успехи физиол. наук, 1983, т. 14, N 1, с. 45—66.
29. Шаяркова Н.А. Системный подход к проблеме обучения. — В кн.: Нейроны в поведении: системные аспекты. М.: Наука, 1986, с. 254—271.
30. Шевченко Д.Г., Александров Ю.И., Гринченко Ю.В. и др. Сопоставление активности нейронов различных областей коры в поведении. — В кн.: Нейроны в поведении: системные аспекты. М.: Наука, 1986, с. 25—35.
31. Alving B.O. Spontaneous activity in isolated somata of *Aplysia* pacemaker neurons. — J. Gen. Physiol., 1968, vol. 51, p. 29—45.
32. Burton M.J., Mora F., Rolls E.T. Visual and taste neurones in the lateral hypothalamus and substantia innominata: modulation of responsiveness by hunger. — Proc. Physiol. Soc., 1975, July, p. 50—51.
33. Burton M.J., Rolls E.T., Mora F. Effect of hunger in the responses of neurons in the lateral hypothalamus to the sight and taste of food. — Exp. Neurol., 1976, vol. 51, p. 668—677.
34. De Long M., Strick P. Relation of basal ganglia, cerebellum, and motor cortex units to ramp and ballistic limb movements. — Brain Res., 1974, vol. 71, p. 327—335.
35. Eccles J.C. An instruction-selection theory of learning in the cerebellar cortex. — Brain Res., 1977, vol. 27, p. 327—352.
36. Fetz E., Cheney P.D. Muscle fields of primate corticomotoneuronal cells. — J. Physiol. (P.), 1978, vol. 74, p. 239—245.
37. Hyvärinen J., Poranen A. Movement-sensitive and direction and operation-selective



cutaneous receptive fields in the hand area of the post central gyrus in monkeys. — *J. Physiol.* 1978, vol. 283, p. 523—537.

38. *Jacobs B.L., McGinty D.J., Harper R.W.* Brain single unit activity during sleepwakefulness — a review: Brain unit activity during behaviour. N.Y.: Acad. press, 1973, p. 174—198.

39. *Marsden C.* The enigms of the basal ganglia and movements. — *Trends Neurosci.*, 1980, vol. 3, N 11, p. 284—287.

40. *Mikami A., Kubota K.* Inferotemporal neuron activities and colour discrimination with delay. — *Brain Res.*, 1980, vol. 182, p. 65—78.

41. *Mora F., Mogenson G., Rolls E.* Activity of neurons in the region of substantia nigra during feeding in the monkey. — *Brain Res.*, 1977, vol. 133, p. 267—276.

42. *Mountcastle W.B.* Some neural mechanisms for directed attention. — In: *Cerebral correlates of conscious experience*. Amsterdam etc.: North-Holland Publ. Co, 1978, p. 37—52.

43. *Mountcastle W.B., Lynch J., Georgopoulos A.* Posterior parietal association cortex of the monkey: command function for operations within extrapersonal space. — *J. Neurophysiol.*, 1975, vol. 38, N 4, p. 871—908.

44. *Niki H., Watanabe M.* Prefrontal unit activity and delayed response: Relation to cue location versus direction or response. — *Brain Res.*, 1976, vol. 105, p. 79—88.

45. *Nishino H., Ono T., Fukuda M.* et al. Single unit activity in monkey caudate nucleus during operant bar pressing feeding behaviour. — *Neurosci. Lett.*, 1981, vol. 21, p. 105—110.

46. *O'Keefe J.* Place units in the hippocampus of the freely moving rat. — *Exp. Neurol.*, 1976, vol. 51, p. 78—109.

47. *Ono T., Nishino H., Sadaki K.* et al. Monkey lateral hypothalamic neuron response to sight of food, and during bar press ingestion. — *Neurosci. Lett.*, 1981, vol. 21, p. 99—104.

48. *Peterhans E., R. von der Heydt, Baumgartner G.* Neuronal responses in visual cortex and the perception of "illusory contours". — In: *Proc. of the Intern. union of physiol. sci.*, 15, 29th Congr. Sydney, 1983, vol. 15, p. 444.

49. *Pond F., Sinnamon H., Adams D.* Single unit recording in the midbrain of rats during shock-elicited fighting behaviour. — *Brain Res.*, 1977, vol. 120, p. 469—484.

50. *Ranck J.* Studies on single neurons in dorsal hippocampal formation and septum in unrestrained rats. — *Exp. Neurol.*, 1973, vol. 41, p. 461—531.

51. *Rolls E.T., Judge S.J., Sunghera W.K.* Activity of neurones in the inferotemporal cortex of the alert monkey. — *Brain Res.*, 1977, vol. 130, p. 229—238.

52. *Siegel J.* Behavioural functions of the reticular formation. — *Brain Res. Rev.*, 1979, vol. 1, p. 65—105.

53. *Thorpe S.J., Rolls E.T., Maddison S.* The orbitofrontal cortex: neuronal activity in the behaving monkey. — *Exp. Brain Res.*, 1983, vol. 49, p. 93—115.

54. *Wei J.J., Maczinski T.J.* Pulvinar and lateral geniculate neuronal activity in the cat during operantly conditioned appetitive behaviour. — *Brain Res.*, 1979, vol. 166, p. 9—25.

#### СОПОСТАВЛЕНИЕ АКТИВНОСТИ НЕЙРОНОВ РАЗЛИЧНЫХ ОБЛАСТЕЙ КОРЫ В ПОВЕДЕНИИ

*Д.Г. Шевченко, Ю.И. Александров, В.В. Гаврилов,  
А.Г. Горкин, Ю.В. Гринченко*

Активность отдельных элементов в поведении животных объединяется в функциональные системы поведенческих актов общемозговыми системными процессами (П.К. Анохин, 1934—1974). Любая функциональная система реализуется для конкретной цели, в конкретной среде и с помощью конкретных движений животного. При анализе имеющейся литературы по проблеме активности нейронов в поведении мы обнаружили, что имеется большое количество данных о связи активности нейронов с различными аспектами поведения — средой, движением, целью. В большинстве случаев такие исследования проводились в рамках представлений о специфических функциях отдельных областей мозга,