

На правах рукописи

БЕЗДЕНЕЖНЫХ БОРИС НИКОЛАЕВИЧ

**ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ
ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ
ПРИ РЕАЛИЗАЦИИ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ**

**Специальность: 19.00.02 - психофизиология
(по психологическим наукам)**

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора психологических наук

Москва - 2004

Работа выполнена в лаборатории
нейрофизиологических основ психики им. В.Б. Швыркова
Института психологии Российской Академии Наук

Научный консультант - доктор психологических наук, профессор
Александров Юрий Иосифович

Официальные оппоненты: Доктор психологических наук,
профессор
Митькин Александр Александрович

Доктор биологических наук,
профессор
Раевский Владимир Вячеславович

Доктор психологических наук,
профессор
Черноризов Александр Михайлович

Ведущее учреждение: **Психологический Институт
Российской Академии Образования**

Защита состоится 30 декабря 2004 г. в 11.00 часов на заседании диссертационного совета Д 002.016.03 при Институте психологии РАН по адресу: 129366, Москва, ул. Ярославская, 13.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института психологии РАН.

Автореферат разослан «.....» ноября 2004 г.

**Ученый секретарь
диссертационного совета**
кандидат психологических наук



Никитина Е.А.

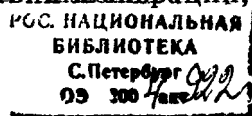
ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы

Любой подход к психологическому исследованию деятельности в силу сложности и многоаспектности последней вынужден ограничиваться анализом лишь определенного круга ее аспектов при абстрагировании от других. Тем не менее, каждый из этих подходов имеет право на существование и дает ценные научные результаты (Ломов, 1984). В психофизиологии основными методами исследования активности мозга, лежащей в основе деятельности, продолжают оставаться электрофизиологические методы. Они направлены на прямое сопоставление импульсной активности нейронов и суммарной электрической активности мозга (ЭЭГ) с гипотетическими процессами, обеспечивающими деятельность. Однако процессы, выделяемые в деятельности, определяются методологическими позициями исследователя. В результате, разные авторы часто соотносят физиологические процессы, проявляющиеся в виде определенной фазы импульсной активности нейронов или в виде определенного потенциала ЭЭГ, с разными предполагаемыми психическими процессами, что приводит к противоречивым трактовкам нейрофизиологических основ этих процессов.

Очевидно, что прямое сопоставление показателей физиологических и психических процессов мало продуктивно (Леонтьев, 1975; Швырков, 1978, Рубинштейн, 1989, Ярошевский, 1998). Мы считаем, что конкретизация поставленного перед психофизиологией вопроса до уровня, решаемого электрофизиологическими методами, зависит от корректности выделения единиц деятельности и описания мозговых механизмов, лежащих в основе реализации этих единиц.

П.К. Анохин считает функциональную систему универсальной единицей поведения. В основе формирования функциональных систем лежат эволюционные и биологические предпосылки, а сами системы представляют собой единство психологического и физиологического (Анохин, 1978; Швырков, 1978; Пономарев, 1982). В структуре деятельности, описанной в отечественной психологии Л.С Рубинштейном и А.Н Леонтьевым, функциональные системы выступают в качестве психофизиологических механизмов реализации ее **действий и операций, или актов** (Асмолов, 1979).



Каждая функциональная система формируется на определенном этапе развития и жизнедеятельности индивида на основе уже существующих систем и во взаимодействии с ними проявляется как вновь приобретенный опыт (Анохин, 1949, 1978; Пономарев, 1982; Швырков, 1982-1995; Александров, 1989). На основании этих утверждений и экспериментальных данных было сделано заключение, что любое поведение или деятельность являются реализацией не какой-либо одной функциональной системы, а одновременно набора систем разного возраста в их взаимодействии. При этом активность любой системы оказывается подчиненной задачам деятельности и детерминирована процессами, обеспечивающими взаимодействие систем (Швырков, 1981, 1995). Идея о том, что каждый навык формируется на основе предшествующего опыта, а поведение и деятельность организма следует рассматривать как реализацию некоторой совокупности навыков, имеет широкое распространение как в нейронауках, так и в психологии (Ухтомский, 1927; Лешли, 1933; Бернштейн, 1966; Рубинштейн, 1989; Найссер, 1981; Tulving, Thomson, 1973; Sara, 2000).

В деятельности внешние проявления взаимодействия систем, или межсистемные отношения, можно зарегистрировать в виде объективных показателей последовательных действий, направленных на достижение наблюдаемых результатов, и связанной с ними активности нейронов и суммарной электрической активности мозга - электроэнцефалограммы. Внутреннее же проявление этой организации взаимодействующих систем определяется как психические аспекты деятельности (Ломов, 1984; Швырков, 1987, 1995). Поскольку внутренние психические процессы у человека обнаруживают то же строение, что и внешнее действие (Рубинштейн, 1989), то и задача психологии заключается в том, чтобы, изучая внешние проявления деятельности, раскрыть ее внутренний аспект, и понять роль психического в деятельности (Ломов, 1981). Следовательно, одной из важнейших проблем в рамках изучения соотношения мозговых и психических процессов является изучение взаимодействия систем, развивающихся при реализации поведения или деятельности и, с одной стороны, определяющих соотношение организма со средой, а, с другой стороны, лежащих в основе психических процессов.

В настоящее время сторонники системного подхода в

психологии определяют проблему межсистемных отношений как одну из важнейших при исследовании психических процессов (Абульханова-Славская, 1980; Сергиенко, 1997). Актуальность изучения взаимодействия между системами была подчеркнута на виртуальном симпозиуме в интернете, организованном Бразильским обществом по нейронаукам и поведению (Baddeley et al., 2000). Подразумевая под системой комплекс объединенных через синаптические связи нейронов, ответственных за содержание определенной памяти, участники симпозиума выразили единодушное мнение, что эти системы находятся во взаимодействии друг с другом. Из этого следовало, что проблемы памяти тесно связаны с проблемой взаимодействия этих систем. Существуют теоретические разработки возможных вариантов взаимодействия нейронных систем для обеспечения поведения (Turvey et al., 1978). В этологических исследованиях имеет место существенный прогресс в решении проблемы отношений между двигательными фрагментами (pieces-relations) в координированных видовых формах поведения (Fentress, 1984).

Цель исследования

В цели данного исследования входило: 1) выявление механизмов, позволяющих функциональным системам вовлекаться в межсистемные взаимодействия; 2) выявление психофизиологических закономерностей этих взаимодействий в осуществляемой деятельности на основании анализа показателей контролируемых изменений этой деятельности.

Предмет исследования - механизмы включения функциональных систем в обеспечение деятельности и динамика взаимодействия функциональных систем в структуре деятельности при изменениях условий ее реализации.

Объекты исследования - 1) импульсная активность нейронов, подвергаемых действию микроионофоретически подводимых веществ, у кроликов, выполняющих пищедобывательное поведение, 2) внешние (регистрируемые) проявления таких видов деятельности человека, как печатание предложения одним пальцем на клавиатуре и выполнение задач выбора, 3) отчеты испытуемых о разных этапах деятельности.

Задачи исследования

1. Разработать экспериментальную процедуру, основанную на базе регистрации импульсной активности отдельных нейронов у животных в свободном поведении, и исследовать с ее помощью нейрофизиологические и нейрохимические механизмы, обеспечивающие включение функциональной системы во взаимодействие с другими системами.

2. Разработать экспериментальную модель деятельности, представленную последовательностью точностных действий, которые подробно исследованы как в нейрофизиологических, так и в психологических исследованиях. Исследовать межсистемные отношения на основании анализа динамики регистрируемых показателей данной деятельности при воздействии на нее экспериментально контролируруемыми факторами (научение, изменение смысловой нагрузки деятельности при сохранении ее внешнего проявления, прерывание деятельности на контролируемых этапах межсистемных отношений).

3. В специально разработанных задачах сенсомоторного выбора исследовать компоненты в связанных с отчетной деятельностью электрических потенциалах мозга, которые отражают межсистемные отношения. Исследовать межсистемные отношения на основании анализа динамики этих потенциалов в разных областях мозга при изменении условий выполнения задачи выбора.

4. Исследовать динамику межсистемных отношений в процессе совершенствования выполнения деятельности.

5. Исходя из того, что алкоголь избирательно блокирует активность нейронов, вовлекаемых в реализацию нового опыта («новых» нейронов), в экспериментах на испытуемых, находящихся в состоянии алкогольного опьянения, исследовать особенности динамики межсистемных отношений в процессе тренировки выполнения деятельности.

6. Исследовать субъективное восприятие (оценку) деятельности на разных этапах межсистемных отношений.

Методологической основой исследования являются принципы системного подхода в биологии и психологии (П.К. Анохин, Б.Ф. Ломов, В.Б. Швырков) и принципы деятельностного подхода в психологии (А.Н. Леонтьев, С. Л. Рубинштейн)

Теоретической основой исследования явились теория функциональных систем П.К. Анохина и системно-эволюционный подход В.Б. Швыркова.

Положения, выносимые на защиту

1. В основе активности нейронов, вовлеченных в функциональную систему, лежит системный метаболизм, который обеспечивает устойчивую эффективную связь между нейронами системы. Это обусловлено тем, что под контролем системного метаболизма находятся гомеостатические функции, направленные на сохранение участия нейронов в системе. Системный метаболизм имеет некоторый диапазон (норму реакции), который позволяет системе в зависимости от ситуации устанавливать с помощью своих нейронов синаптические связи с нейронами других систем.

2. Эффективные синаптические связи между нейронами разных систем устанавливаются во время общего для всех этих систем афферентного синтеза. В реализующейся деятельности афферентный синтез осуществляется для каждого действия, причем в последовательных действиях деятельности афферентный синтез очередного действия развивается на фоне реализации текущего действия. В процессе афферентного синтеза во взаимодействие друг с другом вступают системы всех актов, составляющих действие, а также системы, извлеченные из памяти в связи с особенностями выполняемой деятельности и в связи с экспериментальной ситуацией, и системы текущего действия, связанные с оценкой его результата. Активность мозга, отражающая процесс афферентного синтеза, проявляется в виде позитивного компонента Р300 в связанном с текущим действием электрическом потенциале мозга.

3. При несовершенном выполнении деятельности связь между системами последовательных действий проявляется в виде эффекта последовательности, то есть влияния предшествующих событий на характеристики текущего действия и на характеристики связанного с ним Р300. Эффект последовательности носит индивидуальный характер и по мере совершенствования навыка выполнения деятельности исчезает.

4. Совершенствование выполнения деятельности заключается в том, что во время афферентного синтеза из межсистемных отношений исключаются системы, которые не играют крити-

ческой роли в достижении результата действия, например, системы когнитивных актов. Оставшиеся системы могут быть вовлечены в последующее действие осуществляемой деятельности. По мере исключения «лишних» систем в межсистемные отношения включаются нейроны резерва или «новые» нейроны, которые участвуют в согласовании последовательности активирования систем в действиях. Связи систем с «новыми» нейронами определяются системным метаболизмом объединяющихся в афферентном синтезе систем.

5. При введении в организм алкоголя включаются гомеостатические механизмы, которые ограничивают норму реакции системного метаболизма и, следовательно, ограничивают формирование новых синаптических связей между системами действий и «новыми» нейронами, что блокирует совершенствование деятельности.

Алкоголь подавляет формирование связей между «новыми» нейронами и системами в афферентном синтезе действия и таким образом препятствует совершенствованию нового опыта.

6. Межсистемные взаимодействия чувствительны к внешним воздействиям только во время афферентного синтеза. Сформированные в афферентном синтезе связи между системами обеспечивают выполнение действия без произвольного (осознанного) контроля. Субъекты осознанно оценивают действие и те внешние события, которые имели место во время действия, только по его завершению. По мере исключения «лишних» систем из межсистемных отношений субъект начинает ощущать легкость в выполнении двигательного этапа действия. Вовлечение в афферентный синтез дополнительных систем приводит к ощущению субъектом повышения трудности выполнения двигательного этапа действия

Научная новизна результатов исследования

- Для понимания механизмов взаимодействия функциональных систем в осуществляемой деятельности в работе был получен ответ на вопрос, поставленный в нейронауке еще в 1960-е годы, это-почему в процессе обучения, сопровождающегося морфохимическими изменениями в нейронах и окружающей их ткани, нейроны, ранее вовлеченные в обеспечение индивидуального опыта, сохраняют свою активность, связанную с обеспечением этого опыта? Установлено, что каждая функциональная система имеет системный метаболизм,

который контролирует эффективность синаптических входов нейронов системы и обеспечивает гомеостатическую защиту этих нейронов от несанкционированных системой влияний на рецепторные участки мембраны нейрона. Системный метаболизм обеспечивает устойчивую эффективную связь между нейронами системы.

- Экспериментально доказано, что системный метаболизм имеет некоторую норму реакции, что позволяет системе в зависимости от ситуации устанавливать с помощью своих нейронов синаптические связи с нейронами тех или иных систем.

- Установлено, что эффективные синаптические связи между нейронами разных систем устанавливаются каждый раз заново во время общего для всех этих систем афферентного синтеза.

- Экспериментально доказано, что афферентный синтез осуществляется для каждого действия выполняемой деятельности.

- Доказано, что в процессе афферентного синтеза в связи между собой вступают системы поведенческих актов действия, а также некоторые системы предшествующего действия и системы индивидуального опыта, извлеченные из памяти в связи с инструкцией или в связи с экспериментальной ситуацией.

- Установлено, что в афферентном синтезе доминируют системы, связанные с оценкой результата текущего действия.

- Межсистемные взаимодействия чувствительны к внешним воздействиям только во время афферентного синтеза.

- Выявлен электроэнцефалографический коррелят системных процессов, а именно: экспериментально доказано, что афферентному синтезу соответствует развитие позитивного компонента РЗОО в связанном с действием электрическом потенциале мозга.

- На основании анализа потенциала РЗОО было впервые экспериментально доказано, что системы двух последовательных действий не только перекрываются во времени, но и взаимодействуют друг с другом. Показателем этого взаимодействия оказался эффект последовательности.

- Расширены представления об известном еще с работ И.П. Павлова феномене эффекта последовательности (закон индукции). Во-первых, показано, что этот феномен проявляется в регистрируемых показателях деятельности только при несовершенных межсистемных отношениях. Во-вторых, эффект последовательности носит индивидуальный характер.

- Выявлен системный механизм совершенствования деятельности. Суть его заключается в том, что в процессе тренировки из межсистемных отношений некоторых действий исключаются системы, не играющие ключевой роли в достижении результата («лишние» системы).

- Показано, что действия с «лишними» системами субъективно переживаются как трудные действия.

- Из действий могут исключаться системы, связанные с когнитивными поведенческими актами. Оставшиеся системы объединяются в афферентном синтезе последующего действия с его системами и образуют многоактное действие.

- После совершения ошибочного действия системы, исключенные из межсистемных отношений, вновь включаются в эти отношения. Следовательно, «лишние» системы не разрушаются, когда исключаются из афферентного синтеза.

- Дана оригинальная трактовка роли «новых» нейронов или нейронов резерва в совершенствовании навыка выполнения деятельности. «Новые» нейроны, включаясь во взаимодействие с системами, обеспечивают согласование последовательности активирования этих систем в действиях.

- Предлагается оригинальная трактовка действия алкоголя на межсистемные отношения. Под действием алкоголя усиливается гомеостатическая защита систем, проявляющаяся в сокращении диапазона нормы реакции системного метаболизма. Это приводит к тому, что системы теряют способность образовывать новые синаптические связи, в том числе с «новыми» нейронами. В результате, снижается или даже блокируется динамика межсистемных отношений в деятельности при тренировке ее выполнения.

Обоснованность и достоверность полученных в экспериментах результатов и обоснованность сделанных выводов. Для каждого эксперимента, описанного в диссертации, проведено планирование экспериментальной процедуры, количества испытуемых - добровольцев, регистрируемых показателей и методов их статистического анализа, а также выдвинуты гипотезы ожидаемых результатов. Полученные после статистической обработки фактического материала результаты проанализированы, сопоставлены с результатами исследований других авторов и теоретически проинтерпретированы с позиций теории функциональных систем,

системно-эволюционного подхода в психофизиологии и деятельностного подхода в психологии. Новые и наиболее важные факты, а также результаты теоретического анализа полученных данных резюмированы в виде логически связанных друг с другом выводов.

Теоретическая значимость работы

Для объяснения устойчивости сформированных функциональных систем к постоянно происходящим морфохимическим перестройкам в мозге в связи с формированием нового опыта введено понятие системного метаболизма.

Доказано, что функциональные системы, обеспечивающие выполнение деятельности, объединяются друг с другом во время афферентного синтеза каждого ее действия.

Конкретизированы психофизиологические особенности действий и актов, составляющих деятельность. Развитие действия начинается с афферентного синтеза, коррелятом которого в мозговой активности является позитивный компонент РЗОО в связанном с этим действием электрическом потенциале мозга. В афферентном синтезе происходит объединение систем актов, входящих в действия.

Показано, что эффект последовательности может быть показателем степени совершенства выполняемой деятельности: чем меньше этот эффект выражен, тем совершеннее деятельность.

Предложена концепция совершенствования навыка.

Описаны закономерности в динамике межсистемных отношений реализующейся деятельности.

Предложена концепция влияния алкоголя на межсистемные отношения.

Выявлена достоверная прямая связь между субъективным ощущением трудности выполнения деятельности и количеством систем, вовлеченных в афферентный синтез составляющих ее действий.

Практическая значимость работы заключается в том, что в ней разработаны экспериментальные процедуры для дальнейших фундаментальных исследований межсистемных отношений как на уровне мозговой активности, так и на уровне поведения:

1. Печатающие разные предложения по одной траектории было применено для изучения смысловой стороны движений.

2. Процедура прерывания деятельности вторичным дифференцированным ответом использовалась для выявления доминирования определенных систем на тех или иных этапах реализации деятельности.

3. Задача выбора с разными формами отчетных действий применялась для выявления особенностей взаимодействия между системами последовательных актов внутри действия и между системами последовательных действий.

4. Задача выбора, позволяющая экспериментально контролировать прогнозирование субъектом альтернативных сигналов, предъявляемых с равной вероятностью.

Апробация и внедрение результатов исследования

Результаты экспериментальных и теоретических исследований, вошедших в данную диссертацию, многократно обсуждались на заседаниях лаборатории нейрофизиологических основ психики им. В.Б. Швыркова и на итоговых сессиях Института психологии РАН. Основные результаты работы обсуждались также на российских и международных научных форумах: 25-е, 26-е и 27-е Совещания по ВВД (Ленинград, 1977, 1981, 1984), XXII Международный психологический конгрессе (Лейпциг, 1980), VI и VII Всесоюзные съезды Общества психологов СССР (Москва, 1983, 1989), Всесоюзный симпозиум "Нейрохимические механизмы регуляции памяти" (Пушино, 1984), Советский - Финский симпозиум по психофизиологии (Москва, 1988), IV Конференция международной организации по психофизиологии «Психофизиология - 88» (Прага, 1988), VI Международный симпозиум по моторному контролю (Албена, Болгария, 1989), VI Международный конгресс по психофизиологии (Берлин, 1992), Вторые международные научные ломовские чтения (Москва, 1994), I Всероссийская научная конференция по психологии Российского психологического общества "Психология сегодня" (Москва, 1996), Международный симпозиум "Развитие общей теории функциональных систем в научной школе П.К. Анохина» (Москва, 1996), 8-й Международный конгресс по психофизиологии (Тампере, Финляндия, 1996), Юбилейная научная конференция, посвященная 30-летию Института психологии РАН и 75-летию Б.Ф. Ломова (Москва, 2002), Научная конференция, посвященная памяти А.В. Брушлинского «Психология. Современные направле-

ния междисциплинарных исследований» (Москва, 2002), Ш Всероссийский съезд психологов (Санкт-Петербург, 2003).

Кроме того, в учебнике по психофизиологии (под редакцией Ю.И. Александрова), выдержавшем три издания, на основании результатов, вошедших в данную работу, с позиции теории функциональной системы и системно-эволюционного подхода к проблемам психологии рассмотрен феномен внимания, как отражение уровня согласованности во взаимодействии между системами. Результаты работы включены в курс лекций по системной психофизиологии для студентов психологических факультетов ГУГН и МГУ (лектор, профессор Ю.И. Александров) и в курс лекций по физиологии ВВД и по психофизиологии для студентов психологического факультета ГУГН, факультета практической психологии Университета Натальи Нестеровой, Института практической психологии и психоанализа, Высшей школы психологии (лектор Б.Н. Безденежных).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 50 работ, общий объем которых составляет около 40 п.л.

Структура диссертации. Диссертация состоит из введения, четырех глав, заключения и списка цитированной литературы. Объем работы составляет 292 страницы, в ней 11 таблиц и 31 рисунок. Список цитированной литературы представлен 516 публикациями, их них 356 на иностранных языках.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

Во введении представлены эволюционные, биологические и психологические основания для выделения функциональных систем в качестве единиц анализа психофизиологических механизмов, обеспечивающих реализацию деятельности. Обосновывается актуальность исследования взаимодействия функциональных систем в реализующейся деятельности как одного из важных этапов на пути решения психофизиологической проблемы. Формулируется цель и задачи исследования.

Глава 1

Нейрофизиологические и нейрохимические предпосылки для межсистемных взаимодействий

Прежде чем исследовать межсистемные взаимодействия (отношения) на психофизиологическом уровне, необходимо было решить вопрос о нейрофизиологических и нейрохимических процессах, которые лежат в основе связей между системами. Исходными для постановки экспериментальной процедуры, направленной на решение этого вопроса были факты, рассмотренные в обзоре литературы. Во-первых, между нейронами, включенными в систему, образуются устойчивые синаптические связи, в результате чего каждый нейрон системы становится системоспецифичным. Во-вторых, реализация любой формы поведения обеспечивается активностью множества систем, которые взаимодействуют друг с другом через синаптические связи между включенными в них нейронами (Швырков, 1984; Балабан, Максимова, 1986; Nargeot, 2001). В-третьих, одна и та же система может включаться в разные межсистемные отношения, сохраняя свою специфичность.

Экспериментальная работа заключалась в выяснении того, какие возможности есть у вовлеченных в систему нейронов для установления эффективных синаптических связей с нейронами других систем? Поскольку эффективность тех или иных синаптических связей нейрона контролируется его метаболическим состоянием, то использовалась методика, позволяющая косвенно определять метаболическое состояние нейрона, принадлежащего функциональной системе, которая вовлекается в связи то с одним, то с другим набором систем.

Эксперименты проводились на кроликах, обученных совершать сложное пищедобывательное поведение. Во время осуществления этого поведения у них регистрировали импульсную активность отдельных нейронов. Принадлежность нейрона к какой-либо системе оценивалась по учащению его импульсной активности (активации) на определенном этапе этого поведения: подход к педали, нажатие педали, подход к кормушке, захват пищи из кормушки. Эти этапы поведения были названы поведенческими актами (Швырков, 1978). Для оценки метаболического состояния нейрона к нему микроионофоретическим методом подводили нейромедиатор (ацетилхолин или L-глутамат). Данный

метод позволяет воздействовать на метаболизм отдельного нейрона, вовлеченного в функциональную систему поведенческого акта, но не изменять самой системы. Изменение частоты импульсной активности нейрона под действием подводимого вещества зависит от метаболического состояния этого нейрона (Кругликов, 1978, 1981; Schmidt, 1977). Таким образом, оценивая изменение исходной частоты импульсной активности нейрона под действием вещества в том или ином поведенческом акте, мы косвенно могли судить о метаболическом состоянии нейрона в этих актах.

Проанализировано изменение импульсной активности под действием микроионофоретически подводимых веществ у 21 нейрона зрительной и 43 нейронов моторной коры, зарегистрированных у 12-ти кроликов во время пищедобывательного поведения. Результаты исследований показали, что паттерны активности корковых нейронов у животных в пищедобывательном поведении устойчивы к действию подводимых нейромедиаторов. Это проявлялось в том, что эти вещества не устраняли активации и тормозные паузы в активности нейрона ни на одном из этапов поведения и не создавали новых фаз активации или тормозных пауз. В некоторых случаях с помощью высокой концентрации подводимого вещества удавалось разрушить структуру активности нейрона. Однако в течение нескольких реализаций поведения эта структура активности восстанавливалась, несмотря на то, что вещество продолжали подводить к нейрону в такой же высокой концентрации. Следовательно, постоянство специализации отдельного нейрона относительно определенной функциональной системы обеспечивается устойчивыми метаболическими процессами, определяющими его принадлежность данной системе. Эти метаболические процессы были названы *системным метаболизмом* (Безденежных, 1986). Предполагается, что системный метаболизм контролирует гомеостатические функции, направленные на сохранение участия нейрона в системе. Каждая функциональная система имеет свой системный метаболизм, который представлен метаболизмом, включенных в нее нейронов и контролируется набором генов, которые были экспрессированы в этих нейронах при обучении.

Хотя вещества не изменяют паттернов импульсной активности нейронов, соответствующих реализации всего поведения, они

изменяют форму или длительность активации в рамках поведенческого акта, с которым данная форма активности нейрона была исходно связана. Так как системный метаболизм нейрона остается устойчивым к действию подводимых веществ, то изменение активации указывает на то, что этот метаболизм имеет некоторый диапазон (норму реакции), в рамках которого он меняется. На основании сопоставления полученных нами данных с данными разных авторов об изменении рецептивных полей нейронов подводимыми к ним веществами и общепринятого объяснения этого феномена сделаны следующие заключения.

1. Изменение формы или длительности активации исследованных нейронов связано с тем, что подводимое вещество через изменение метаболического состояния нейрона оказывает влияние на набор его активных синаптических входов.

2. Поскольку эти изменения в активации происходят в рамках поведенческого акта, с которым она связана, постольку, вещество не влияет на эффективность синаптических входов, обеспечивающих нейрону связь с другими нейронами данной системы.

Следовательно, расширяя активации с помощью ионофоретически подводимого вещества, мы вскрываем потенциальные возможности нейрона -устанавливать эффективные синаптические связи с нейронами, не принадлежащими данной системе, т.е. с нейронами других систем или с нейронами, ранее не вовлекавшимися в системные процессы. Сужение активации под действием вещества, по-видимому, связано с устранением тех синаптических входов, которые обеспечивали нейрону связь с нейронами, не принадлежавшими данной системе.

Эти выводы оказались важными для объяснения действия веществ на разные фазы активности нейрона, связанные с разными поведенческими актами. Подводимое к нейрону вещество, не изменяя общего паттерна его активности в поведении, оказывают разное влияние на его активность, связанную с разными актами. Следовательно, при реализации системы в разных поведенческих актах, метаболическое состояние включенных в нее нейронов меняется. Причем, поскольку структура импульсной активности нейронов, указывающая на их системную принадлежность, сохраняется, то, следовательно, изменение метаболического состояния каждого нейрона системы происходит в рамках системного метаболизма. В результате, сохраняя синаптические связи между собой (внутрисистемные связи), нейроны

системы, при одном метаболическом состоянии устанавливают эффективные синаптические связи с нейронами одних систем и участвуют в обеспечении одного поведенческого акта; при другом метаболическом состоянии нейроны данной системы устанавливают связи с нейронами других систем и участвуют в обеспечении другого поведенческого акта.

Глава 2

Межсистемные отношения в деятельности, реализующейся в виде последовательных точностных действий.

Согласно теории функциональных систем формирование системы начинается с афферентного синтеза. На основании предшествующих экспериментов мы предположили, что афферентный синтез осуществляется одновременно у всех систем, обеспечивающих определенный поведенческий акт, и проявляется как переходный процесс от предшествующего акта к данному акту. Именно во время афферентного синтеза происходит согласование синаптических связей нейронов разных систем акта, обеспечивающее определенное взаимодействие между этими системами во время его реализации. После реализации поведенческого акта межсистемные связи разрушаются и формируются связи между системами нового акта, причем в набор этих систем могут входить некоторые системы из набора систем, которые обеспечивали реализацию предшествовавших актов.

С учетом результатов описанных экспериментов мы конкретизировали проблему взаимодействия между системами, или межсистемных отношений, в виде ряда вопросов, для решения которых можно было бы провести экспериментальные исследования на человеке. Это следующие вопросы.

В какой момент деятельности происходит объединение систем для их реализации?

Как эти межсистемные отношения проявляются в действиях и актах, составляющих деятельность?

Какие системы выбираются для последующего объединения?

Есть ли при объединении систем доминирование какой-либо одной системы или группы систем?

Какова динамика взаимодействия систем при тренировке выполнения навыка?

Какой механизм лежит в основе совершенствования навыка выполнения деятельности?

В начале главы дан обзор литературы, посвященной исследованиям движений. Движение в деятельности является внешним проявлением межсистемных взаимодействий. Оно отражает содержание психических процессов, поскольку обеспечивает активное взаимодействие человека со средой, опосредованное психикой и сознанием (Сеченов, 1952; Леонтьев, 1945; Бернштейн, 1966; Рубинштейн, 1982; Гордеева, Зинченко, 1982; Запорожец, 1986). Следовательно, анализ двигательных характеристик деятельности является важным этапом в исследовании закономерностей во взаимодействии между системами. Особое внимание в обзоре уделено исследованиям точностных движений, которые всегда представлены саккадическими движениями глаз на мишень, фиксацией на ней взора и быстрым движением руки на эту мишень. В многочисленных исследованиях импульсной активности нейронов, связанной с точностными движениями, показано, что перед саккадическим движением глаз регистрируется активность нейронов, которые вовлечены в обеспечение саккадических движений глаз, в обеспечение фиксации взора, в движение руки. Причем эта активность модулируется такими факторами, как исходное положение глаз и руки, вероятность появления мишени в том или ином месте, структура окружающей среды и т.д.. На основании этих данных было сделано заключение, что перед саккадическим движением глаз развивается афферентный синтез, во время которого устанавливаются связи между нейронами разных систем, обеспечивающих разные этапы точностного движения, а само точностное движение относится к целенаправленному действию.

В собственных исследованиях в качестве экспериментальной модели деятельности было выбрано быстрое печатание предложения на клавиатуре одним пальцем без пропуска между словами. Напечатание каждой буквы в этой процедуре носило характер точностного действия, т.е. оно начиналось с акта саккадических движений глаз на букву (клавишу), затем имел место акт фиксации взора на этой букве, и завершалось действие актом движения руки и нажатием буквы. Таким образом, деятельность печатания предложения была представлена последовательностью точностных действий. В экспериментах использовались специальные

клавиатуры, в которых на клавиши наклеивали буквы, и за счет этого испытуемые в разных сериях печатали по одной и той же траектории разные предложения: «нарежь букет алых роз», «паренёк сбежал утром», «светлый бот увёз меха», «волк бежит к морю слёз». Такая процедура дает возможность оценивать влияние смысла печатаемого предложения на двигательные характеристики деятельности.

В экспериментах участвовало 54 испытуемых: 6 испытуемых участвовало в пробной серии и 48 испытуемых - в основной. Выявлено, что в основе формирования каждого точностного действия лежит афферентный синтез, представляющий собой процесс синаптического объединения систем, которые обеспечивают движение глаз и руки. Этот процесс развивается примерно за 100 - 150 миллисекунд до первого внешне наблюдаемого проявления действия - саккадического движения глаз на букву. На основании анализа электроокулограммы и актограммы, зарегистрированных во время печатания, было выявлено, что в афферентном синтезе для обеспечения действия в синаптические соединения включаются не только системы движений глаз и руки, но и целый ряд систем, не связанных с этими актами. Так, выявлено, что время нажатия каждой клавиши, т.е. временная структура печатания предложения, зависит от его содержания. Это указывает на то, что в афферентный синтез каждого действия включаются системы, связанные со смысловой стороной деятельности, и в этом плане действие как единица деятельности сохраняет специфику деятельности. От том, что смысловая сторона печатаемого предложения оказывает влияние на реализацию деятельности, говорит и тот факт, что разные испытуемые неоднозначно переживают печатание того или иного предложения. Одни испытуемые чувствовали, что им труднее печатать одно предложение по сравнению с другими, другие отмечали, что им больше всего нравится печатать какое-то определенное предложение. Важно отметить, что субъективное переживание прошлого опыта, активированного печатаемым предложением, испытуемые в своих отчетах трансформируют в оценку степени трудности печатания.

В афферентный синтез включается акцептор результатов предшествующего действия, связанный с оценкой точности нажатия буквы, поскольку именно эта оценка оказывает влияние

на характеристики последующего действия. Так, ошибочное нажатие буквы приводит к увеличению времени напечатания следующей буквы. Связи систем двух последовательных действий обеспечиваются за счет того, что афферентный синтез очередного действия начинается во время завершения реализации текущего действия. Оценка результата текущего действия играет доминирующую роль в межсистемных отношениях, развивающихся в афферентном синтезе. По мнению П.К. Анохина, оценка результата действия оказывает важное влияние на процессы обучения. Эта гипотеза была подтверждена демонстрацией того, что рассогласование ожидаемого результата с реально достигнутым при ошибочном напечатании сопровождается восстановлением той структуры деятельности, которая имела место до тренировки. Иными словами, межсистемные отношения возвращаются в исходное состояние для последующего «исправления ошибки» в этих отношениях.

Доминирование оценки результата текущего действия в афферентном синтезе будущего действия было подтверждено в специальных экспериментах, направленных на быстрое распознавание буквы в ответ на сигнал, который предъявлялся случайно во время печатания предложения. В ответ на этот сигнал испытуемый должен был как можно быстрее распознать либо букву, которую напечатал, либо букву, которую планирует напечатать. Было показано, что субъект быстрее распознает именно напечатанную букву. Следовательно, системы, связанные с оценкой результата (нажатия буквы) завершеного действия, более доступны для осознанного восприятия, чем системы планируемого действия.

В афферентный синтез включаются системы, связанные с выполнением инструкций, которые получают испытуемые, причем активность этих систем может полностью изменить взаимодействие систем в афферентном синтезе. Например, решение о прекращении выполнения действия осуществляется в афферентном синтезе этого действия. Так, если сигнал, требующий прекращения деятельности (стоп - сигнал), предъявлялся до афферентного синтеза или во время его, то это действие прерывалось. Если же стоп - сигнал предъявлялся после завершения афферентного синтеза, то действие реализовалось полностью, но прекращалось следующее действие. Причем момент предъявления стоп - сигнала в этих случаях испытуемые субъективно относили

именно на время афферентного синтеза этого следующего действия. Таким образом, системы, связанные с восприятием внешних событий, включены в афферентный синтез, и субъект воспринимает внешние события во время этого процесса.

В процессе тренировки, сопровождающейся совершенствованием выполнения деятельности, взаимодействия между системами меняются. В частности, это проявляется в том, что некоторые действия дифференцируются на поведенческие акты. Этот процесс проявляется в постепенном ослаблении связей между системами когнитивных и двигательных актов, в результате чего исчезает устойчивая временная последовательность в их реализации. В дальнейшем системы, не связанные непосредственно с движением руки (системы движений глаз), при каждом печатании предложения то исчезают, то снова восстанавливаются. И, наконец, дифференциация завершается исключением этих систем из действий. Вслед за дифференциацией происходит процесс интеграции, который заключается в том, что, оставшиеся от действия системы, которые обеспечивают движение руки, включаются в межсистемные связи с системами последующего действия, и это действие становится многоактными. Объединение всех систем, участвующих в реализации многоактного точностного действия, осуществляется в афферентном синтезе этого действия, развивающемся перед саккадическим движением глаз на последнюю букву, печатаемую в этом действии. Возможно, что данный механизм лежит в основе перехода от сукцессивного (последовательного) к симультанному (одномоментному) восприятию. Эксперименты с прерыванием печатания стоп-сигналом показали, что многоактные точностные действия, так же как и двухактные, после их формирования в афферентном синтезе являются неделимыми. Так, если стоп-сигнал был предъявлен после афферентного синтеза действия, в котором осуществляются два акта нажатия букв, то испытуемые пропечатывают обе буквы и прекращают выполнять только следующее действие.

Глава 3

Электроэнцефалографический анализ межсистемных отношений **при** выполнении задач **выбора**

Выявленный нами факт, что афферентный синтез очередного действия развивается во время реализации текущего действия и тесно взаимодействует с системами этого действия, требует ответа на следующие вопросы. На каком этапе реализации текущего действия развивается афферентный синтез последующего действия и в чем проявляется взаимодействие систем этих действий? На основании анализа литературных данных делается заключение, что ответ на этот вопрос можно получить из анализа фрагментов ЭЭГ, связанных с изучаемыми этапами деятельности, которые получили название связанные с событием потенциалы, или ССП. Анализ компонентов ССП играет важную роль при сопоставлении мозговых и психических процессов. Известно, что многие компоненты ССП могут иметь разную амплитуду и латентный период своего пика в разных участках мозга. Отсюда возникает следующий вопрос, можно ли на основании топографических особенностей выявленных нами компонентов ССП судить о межсистемных отношениях?

Для ответа на эти и целый ряд других вопросов были выбраны экспериментальные модели деятельности в виде выполнения испытуемыми задач сенсомоторного выбора. В обзорной части главы показано, что последовательные дифференцированные отчетные действия (ответы) в этой деятельности состоят из двух идентифицируемых перекрывающихся актов - распознавания сигнала и движения, носящего баллистический характер и завершающего отчетное действие. Акты во время своей реализации защищены от интерферирующих воздействий извне. А наиболее чувствительным к этим воздействиям является переходный период от когнитивных актов к двигательным. Между последовательными отчетными действиями осуществляется взаимодействие, которое проявляется в виде эффекта последовательности, то есть влияния предшествующих действий на характеристики текущего действия. Иными словами, в афферентный синтез очередного отчетного действия включаются системы текущего действия. Если это так, то данный афферентный синтез может осуществляться только во время переходного периода

между системами последовательных актов текущего отчетного действия. На основании анализа литературы сделан вывод, что в этот переходный период в связанном с отчетным действием потенциале развивается компонент Р300, это - позитивный компонент с латентным периодом пика 300 мсек. (рисунок 1).

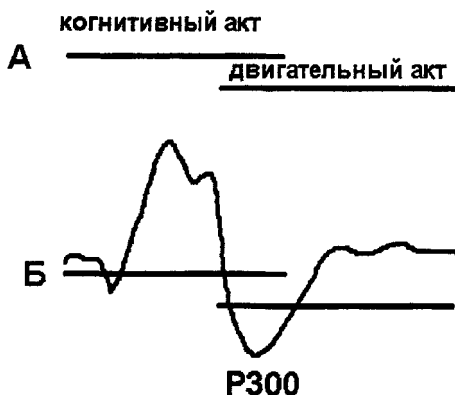


Рисунок 1. Предполагаемая связь между системными процессами действия и развитием компонента Р300.

А - перекрытие когнитивного и двигательного актов, включенных в действие.

Б - связанный с действием электрический потенциал мозга.

Р300 является устойчивым компонентом в связанных с отчетными действиями потенциалах. Выявленная разными авторами связь характеристик Р300 с прогнозированием очередного действия, его зависимость от объема извлекаемой памяти, от уровня мотивации и факторов внешней среды дают основание утверждать, что развитие Р300 отражает процесс афферентного синтеза очередного действия. Таким образом, сделан вывод, что афферентный синтез очередного отчетного действия осуществляется в переходный период между системами когнитивных актов и системами двигательного акта текущего отчетного действия и в этот период между системами последовательных действий осуществляется взаимодействие.

Для проверки этого вывода необходимо, чтобы альтернативные отчетные действия отличались друг от друга, то есть не были однообразными. С этой целью были созданы специальные экспе-

риментальные задачи сенсомоторного выбора. В одном эксперименте альтернативные отчетные действия отличались друг от друга формой исполнительных актов, а акты распознавания сигналов были одинаковыми. В другом эксперименте альтернативные отчетные действия отличались актами распознавания сигналов, а исполнительные акты у них были одинаковыми. Предполагалось, что благодаря этим экспериментальным процедурам мы регистрируем в отчетных действиях на альтернативные сигналы явные различия, как в наборах функциональных систем, реализующих эти действия, так и различия во взаимодействии между системами текущего и последующего действий, и в, частности, различия во времени переходных периодов от когнитивных актов к двигательным.

В первой задаче выбора из двух альтернатив участвовало 15 испытуемых. Им предъявляли с равной вероятностью зрительные сигналы в виде вертикальной или горизонтальной полосок на экране. В ответ на один сигнал нужно было как можно быстрее нажать соответствующую клавишу в момент появления сигнала. В ответ на другой - нужно как можно быстрее нажать соответствующую клавишу после исчезновения сигнала с экрана. Данную модель задачи выбора из двух, представленную разными формами отчетных действий, мы назвали «быстрый ответ / задержанный ответ» (БО/30). БО представлен актом распознавания сигнала и быстрым нажатием клавиши, 30 представлен актом распознавания сигнала, периодом ожидания длительностью 900 миллисекунд и быстрым нажатием клавиши.

При выполнении задач выбора «БО/30» были выявлены следующие факты: во-первых, что латентный период (л.п.) пика P300, связанного с 30 больше, чем л.п. пика P300, связанного с БО; во-вторых, амплитуда P300, связанного с 30 больше, чем амплитуда P300, связанного с БО. Из результатов исследований других авторов известно, что л.п. пика P300 имеет прямую зависимость от сложности когнитивных процессов, а его амплитуда имеет прямую зависимость от числа активных систем в переходный период. С учетом данных других авторов первый факт подтверждает предположение о том, что афферентный синтез будущего отчетного действия осуществляется во время переходного периода от систем когнитивных актов к системам двигательного акта текущего отчетного действия. Второй факт дает

основание утверждать, что все эти системы перекрываются во времени, что является необходимым условием для их взаимодействия.

В процессе тренировки выполнения задачи выбора наблюдается зависимость времени отчетного действия и л.п. связанного с ним Р300 от предшествующего отчетного действия, то есть имеет место эффект последовательности. Было выявлено, что один и тот же предшествующий сигнал оказывает разный эффект на время отчетных действий и на л.п. Р300 у разных испытуемых. Следовательно, эффект последовательности носит индивидуальный характер. Индивидуальность эффекта последовательности объясняется прогнозированием будущего сигнала на основании субъективной оценки распределения вероятностей ранее предъявленных альтернативных сигналов. Предполагается, что это прогнозирование проявляется в формировании набора связанных между собой систем для реализации отчетного действия на ожидаемый сигнал.

Совершенствование деятельности, проявляющееся в сокращении времени отчетных действий и в уменьшении числа ошибочных действий, сопровождается уменьшением дисперсии л.п. пика Р300 и стабилизацией этого пика на характерном для данной формы ответа интервале. При этом амплитуда Р300 имеет выраженную тенденцию к уменьшению, что подтверждает наш вывод о том, что одним из механизмов совершенствования навыка является устранение некоторых систем из процесса афферентного синтеза действия. Одновременно с этими изменениями показателей действий в процессе совершенствования деятельности исчезает и эффект последовательности. Таким образом, эффект последовательности отражает несовершенство взаимодействия, как между системами текущего действия, так и между этими системами и системами, активирующимися в афферентном синтезе очередного действия.

Во второй задаче выбора структура альтернативных сигналов, предъявляемых с равной вероятностью, была такова, что один из этих сигналов испытуемый мог прогнозировать с более высокой степенью вероятности, чем другой, за счет скрытой подсказки в одном из сигналов. Альтернативные сигналы «А» и «Б» имели определенную структуру. Каждый сигнал состоял из предупреждающего сигнала (ПрС) - появление светлой вертикальной полосы

в центре экрана на мониторе, который через определенный интервал времени (Инт) заменялся пусковым сигналом (ПуС) - быстрым изменением длины полоски. ПрС являлся общим для обоих сигналов. Интервал (Инт) для сигнала «А» составлял 700 мсек, а для сигнала «Б» - 950 мсек. Разница между этими интервалами в 250 мсек превосходила средний порог различения длительности сигналов, что могло служить подсказкой испытуемым для готовности отвечать на сигнал «Б». ПуС для одного из альтернативных сигналов было увеличение длины ПрС, а для другого - уменьшение длины ПрС. В ответ на предъявление сигнала испытуемые должны были как можно быстрее нажать клавишу отчета (КО), соответствующую предъявленному ПуС.

Одна группа испытуемых (36 человек) была информирована о свойствах сигналов, и им предлагалось использовать это знание для того, чтобы научиться давать быстрые и точные отчетные действия. Испытуемые в другой группе (34 человека) не знали об этих различиях в сигналах. На основании предшествующего исследования было выдвинуто предположение, что субъекты, выполняя задачу выбора, в каждом отчетном действии прогнозируют только один из альтернативных сигналов. Если это так, то при выполнении данной задачи, они чаще будут ошибаться при прогнозировании сигнала «А», чем сигнала «Б». Очевидно, что время отчетного действия на сигнал «А» будет больше, чем время отчетного действия на сигнал «Б», а связанные с этими действиями потенциалы будут отличаться.

Данные подтвердили предположение: время отчетного действия на сигнал «Б» было короче такового на сигнал «А». Л. п. пика Р300, связанного с отчетным действием на сигнал «Б» был меньше такового при отчетном действии на сигнал «А». Более того, у Р300, связанного с отчетным действием на сигнал «А», передний фронт был более негативным, а л. п. пика больше, чем у Р300, связанного с отчетным действием на сигнал «Б». Наблюдаемая негативация переднего фронта Р300 сопоставима с «волной рассогласования», появляющейся в ответ на неожиданный сигнал, для которого нет его «нервной модели» (Наатанен, 1998). Таким образом, данные подтверждают предположение о том, что при выполнении задачи выбора в каждом афферентном синтезе формируются связи между определенными системами, обеспечивающими конкретное отчетное действие. Если исходить из того, что Р300 отражает

активацию перекрывающегося набора систем, то данный негативный сдвиг переднего фронта Р300 и увеличение л.п. его пика, по-видимому, отражают задержку переходных процессов от когнитивных систем распознавания к системам движения и задержку начала активаций систем следующего действия для объединения их в афферентном синтезе.

Несомненно, что испытуемые с той или иной степенью вероятности угадывают предъявление сигнала "А". Конечно, правильное прогнозирование сигнала «А» бывает реже, чем сигнала «Б». Однако, в случаях правильного прогноза сигнала «А» все характеристики отчетного действия на этот сигнал должны быть похожими на характеристики отчетного действия на сигнал «Б». Мы усреднили ССП на сигнал "А" отдельно для отчетных действий, время которых было меньше медианы - быстрый ответ, и для отчетных действий, время которых было больше медианы - медленный ответ. Оказалось, что у потенциала Р300, связанного с быстрым ответом, л.п. пика короче, а амплитуда имеет тенденцию быть больше, чем у Р300, связанного с медленным ответом.

Как показывает анализ потенциалов, связанных с ответами на сигналы «А» и «Б», после предъявления ПрС в потенциалах развивается негативная волна («волна ожидания»). При предъявлении сигнала «А» его ПуС прерывает нарастание негативной волны, тогда как в случае предъявления сигнала «Б» эта негативная волна переходит в плато примерно за 190 мсек до предъявления его ПуС. По-видимому, переход негативной волны в плато указывает на момент, когда заканчивается выбор систем для обеспечения реализации отчетного действия на этот сигнал.

Таким образом, мы считаем, что испытуемый всегда прогнозирует только один сигнал на основании субъективной оценки вероятностного распределения ранее предъявленных сигналов. В тех случаях, когда испытуемый угадывает предъявленный сигнал, когнитивные акты, связанные с распознаванием, сменяются двигательным актом. В тех случаях, когда испытуемый не угадывает сигнал, в акцепторе результатов происходит рассогласование, приводящее к активации набора систем для альтернативного действия. Рассогласование приводит к задержке переходных процессов от когнитивных актов к двигательному акту и задержке развития афферентного синтеза и акцептора результатов для очередного действия. Внешне эта задержка проявляется в виде

увеличения времени отчетного действия, негативации переднего фронта Р300, уменьшения его амплитуды и увеличения латентного периода его пика.

По-видимому, именно в результате часто встречающегося усложнения во взаимодействии когнитивных систем при отчетных действиях на сигнал «А» испытуемые оценивают эти действия как «трудные». Они объясняют эту трудность не рассогласованием ожидаемого и предъявленного сигналов, т.е. не трудностями в когнитивном акте, а трудностями в двигательном акте. Так, испытуемые утверждали, что клавиша для отчета на сигнал «А» более тугая или на нее нужно сильнее нажимать, чем на клавишу для отчета на сигнал «Б», на которую «палец нажимает сам». Мы объясняем этот феномен следующим образом. Поскольку испытуемые были инструктированы, как можно быстрее нажимать клавишу отчета, соответствующую предъявленному сигналу, то и отчетное действие завершается оценкой правильности движения в акцепторе результатов этого действия. Поэтому все трудности, которые связаны с процессами рассогласования во время когнитивного акта, переносились на оценку в акцепторе результатов завершающего этапа действия, т.е. движения, и испытуемый ошибочно связывает эти трудности с движением. В процессе тренировки выполнения данной задачи исчезновение эффекта последовательности в отчетном действии на сигнал «Б» наблюдается раньше, чем в отчетном действии на сигнал «А». Это указывает на то, что совершенствование межсистемных отношений в отчетном действии на правильно прогнозируемый сигнал наступает раньше, чем на ошибочно прогнозируемый сигнал.

Совершенствование деятельности, как мы обнаружили на модели печатания предложения, проявляется в уменьшении количества систем, включающихся в межсистемные отношения в афферентном синтезе. В данных экспериментах этот вывод подтверждается фактом снижения в процессе тренировки амплитуды Р300, косвенно указывающей на количество систем, вовлеченных в афферентный синтез. По-видимому, исключение из афферентного синтеза тех систем, которые не являются необходимыми для реализации действий, является одним из основных механизмов совершенствования деятельности. Экспериментаторы, которые работают с задачами выбора или с задачами выполнения последовательных действий, отмечают, что даже в тех случаях, когда нет

инструкции, выполнять задачу как можно быстрее, испытуемые, тем не менее, ускоряют свои действия. В наших исследованиях был обнаружен интересный феномен, когда испытуемым, выполнявшим задачу выбора, была дана информация о структуре альтернативных сигналов. Предполагалось, что они будут пользоваться этой информацией для совершенствования деятельности. Однако оказалось, что инструкция мешала им быстро выполнять отчетные действия, и они не стали ею пользоваться. Объясняется это тем, что для осознанного слежения за структурой сигналов, в межсистемные отношения нужно включить дополнительные системы из индивидуального опыта. На объективном уровне это приводит к задержке отчетного действия (см., например, Hale, 1967), на субъективном уровне это проявляется в виде трудности в выполнении задачи. По-видимому, по этой причине испытуемые осознанно или неосознанно избавляются от лишних систем в когнитивных актах, что приводит к более быстрому и эффективному усовершенствованию действий.

Для сокращения набора систем и совершенствования межсистемных отношений заложены возможности в самом механизме межсистемных отношений. Во-первых, это - динамические особенности системного метаболизма. По-видимому, в рамках «нормы реакции» этого метаболизма при каждом повторении афферентного синтеза определенного действия осуществляются модификации синаптических связей между нейронами разных систем, что позволяет включать или не включать те или иные системы в межсистемные отношения. Во-вторых, в соответствии с принципом «опережающего отражения», в процессе тренировки формируется опережающее состояние системного метаболизма, что ускоряет формирование эффективных синаптических соединений между активными системами. В третьих, есть все основания считать, что в процессе тренировки в эти межсистемные отношения включаются нейроны, которые ранее не были включены в системы индивидуального опыта, то есть «новые» нейроны (Швырков, 1995; Александров и др., 2002; Александров, 2004).

Последний механизм мы проверяли при анализе связанных с отчетными действиями электрическими потенциалами в разных структурах мозга в процессе совершенствования выполнения задачи выбора. Оказалось, что в процессе тренировки выполнения задачи выбора происходит стабилизация латентного периода пика

РЗОО на определенном временном интервале после предъявления сигнала. Эта стабилизация знаменует собой совершенствование межсистемных отношений и, соответственно, навыка выполнения задачи. Стабилизация латентного периода пика РЗОО в лобных областях осуществляется раньше, чем в теменных областях. У тех испытуемых, у которых этой стабилизации не наступило, время отчетных действий не сокращалось при тренировке, и у них часто наблюдались ошибочные отчетные действия. На основании анализа литературы мы пришли к заключению о том, что в лобных областях преобладает количество нейронов резерва или «новых» нейронов, которые вовлекаются в формирование навыка, по сравнению с другими структурами мозга. «Новые» нейроны вовлекаются в первоначальные межсистемные отношения, имеющие место до тренировки, за счет установления связей с отдельными системами (Рис. 2.1). В результате присоединения «новых» нейронов к системам увеличивается возможность изменения отношений между этими системами в рамках их системных метаболических процессов. В последующем между «новыми» нейронами формируются связи (по принципу синапса

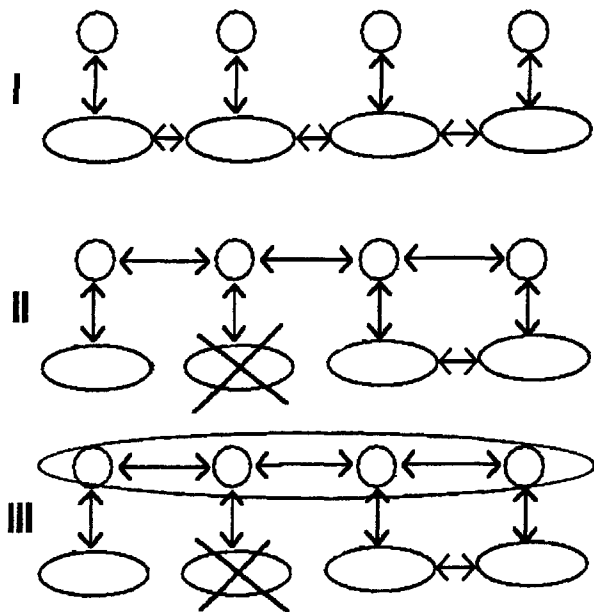


Рисунок 2

Хебба), за счет чего появляется возможность исключить из этих отношений некоторые системы (Рис. 2. II). При дальнейшей тренировке система «новых» нейронов проявляет свою активность в виде новой системы со своим результатом - согласование активностей между системами, вовлеченными в деятельность (Рис. 2. III). Эту систему нейронов можно рассматривать как образ деятельности, который контролирует ее развитие.

Однако на фоне сформировавшейся деятельности важную роль продолжают играть акцепторы результатов последовательных отчетных действий в деятельности. Это проявляется в том, что любое ошибочное действие приводит к той структуре деятельности, которая была до ее совершенствования. Возможно, что таким образом перебираются варианты связей с «новыми» нейронами и выбираются оптимальные варианты, то есть, такие, которые позволяют освободиться от большего количества систем.

Как мы уже отмечали, на субъективном уровне освобождение от «лишних» систем переживается в виде легкости в выполнении деятельности, которую испытуемые описывают, как «палец сам нажимает», «не успеваю следить за рукой», «легко нажимать клавишу». Иными словами, субъект относит степень сложности всего действия, обусловленную количеством «лишних» систем, включенных в реализацию действия, к оценке двигательного акта, который непосредственно закачивается результатом, оцениваемым в акцепторе результатов. Таким образом, оценка каждого результата действия в акцепторе результатов переживается субъектом на осознаваемом уровне.

Глава 4

Влияние острого введения алкоголя на межсистемные отношения

В большом цикле работ показано, что алкоголь подавляет активность «новых» нейронов, т.е. тех, которые, как мы предположили, в процессе обучения вовлекаются в связи с системами действий и играют важную роль в совершенствовании деятельности (Александров и др., 1991 - 2003). Причем, как показано авторами, подавляется в основном активность нейронов верхних слоев коры, то есть нейронов, которые не имеют проекционных связей ни с рецепторами, ни с мотонейронами спинного мозга. Если совершенствование выполнения деятельности связано с формиро-

ваниём связей систем с «новыми» нейронами, то алкоголь должен подавлять это формирование и, тем самым, препятствовать совершенствованию навыка.

Мы провели эксперименты по выполнению описанной выше задачи выбора отчетного действия на альтернативные сигналы «А» и «Б», предъявляемые в случайной последовательности и с равной вероятностью. Испытуемые (14 добровольцев в возрасте от 21 до 32 лет, имеющих опыт употребления алкоголя) участвовали в эксперименте дважды: в нормальном состоянии и в состоянии алкогольного опьянения после приема внутрь 30% раствора пищевого спирта из расчета 1 г 96% спирта на 1 кг веса испытуемого. Результаты показали, что данная доза алкоголя не действует на скорость и точность отчетных действий, которые имели место до тренировки выполнения задачи выбора. Следовательно, алкоголь в данных экспериментах не действовал на связи между системами, обеспечивающими прошлый опыт. Эти данные подтверждают вывод, сделанный нами из исследований влияния алкоголя на структуру индивидуального опыта, которые не вошли в настоящую работу (Бодунов и др., 1996, 1997). Вывод заключается в том, что однократное применение алкоголя из расчета 1 г 96% спирта на 1 кг веса не приводит к изменению структуры отношений между шкальными оценками тестовых психодиагностических методик и, следовательно, не изменяет межсистемных отношений, лежащих в основе структуры свойств индивидуальности.

Однако, у испытуемых, находившихся в состоянии алкогольного опьянения в отличие от испытуемых, находившихся в нормальном состоянии, в процессе тренировки не было достоверного сокращения времени отчетных действий даже на сигнал «Б», который имел скрытую подсказку. Такие испытуемые не ощущали разницы в ответах на высоко и низко прогнозируемые сигналы. Более того, оказалось, что алкоголь подавляет эффект последовательности, который является показателем постоянных изменений в несовершенных межсистемных взаимодействиях в процессе тренировки выполнения деятельности.

Алкоголь подавлял амплитуду и увеличивал латентный период пика Р300. Причем в лобных областях этот эффект алкоголя выражен в значительно большей степени, чем в теменной коре. Если исходить из доказанного факта, что в лобных областях

нейронов резерва значительно больше, чем в теменных, то можно считать доказанным, что алкоголь подавляет активность этих нейронов. Таким образом, предположение о том, что из лобных областей в системные процессы вовлекается большее количество «новых» нейронов, чем из других областей мозга подтверждается этими данными. Предлагается следующий механизм подавления активности «новых» нейронов.

Совершенствование межсистемных взаимодействий может быть достигнуто только в том случае, если связи между системами меняются. Для этого включаются «новые» нейроны, которые обеспечивают увеличение возможностей существующих систем к формированию связей с другими системами. Но, по-видимому, под действием алкоголя включается гомеостатический механизм, который блокирует у нейронов, принадлежащих вовлеченным в действия системам, формирование новых связей. В результате «новые» нейроны не могут установить с нейронами систем связей и способствовать исключению из афферентного синтеза «лишних» систем или включения в этот процесс каких-то других систем.

В Заключении кратко изложена суть диссертационной работы и основные выводы

В основе активности нейронов, вовлеченных в функциональную систему, лежит системный метаболизм, который обеспечивает устойчивую эффективную связь между нейронами системы. Системный метаболизм имеет некоторый диапазон (норму реакции), который позволяет системе в зависимости от ситуации устанавливать с помощью своих нейронов синаптические связи с нейронами тех или иных систем. Однако синаптические связи между нейронами разных систем менее устойчивы, чем связи между нейронами внутри системы. Синаптические связи между нейронами разных систем действия устанавливаются каждый раз заново во время общего для этих систем афферентного синтеза. Активность мозга, связанная с процессом афферентного синтеза проявляется в связанном с событием потенциале в виде позитивного компонента P300. В развитии P300 отражаются мозговые процессы, которые связаны с прогнозированием будущих событий, построенном на субъективной оценке вероятностей предьявления предшествующих сигналов. В реализующейся деятельности афферентный синтез осуществляется для каждого действия, причем этот процесс

происходит на фоне реализации текущего действия в переходный период от когнитивных систем к двигательным. В афферентный синтез очередного действия включаются системы самого действия, а также системы, связанные с оценкой результата текущего действия, и системы индивидуального опыта, извлеченные из памяти инструкцией или в связи с экспериментальной ситуацией. В этот период субъект воспринимает и оценивает внешние воздействия. Совершенствование отношений между системами осуществляется за счет включения в межсистемные отношения «новых» нейронов или нейронов резерва, которые, соединившись с системами прошлого опыта, расширяют возможности этих систем как в установлении связей с одними системами, так и в устранении связей с «лишними» системами. Субъект осознанно или неосознанно стремится избавиться от «лишних» систем. Алкоголь подавляет связи между «новыми» нейронами и системами, вовлеченными в выполнение действий, и таким образом препятствует совершенствованию нового опыта.

Общие выводы

1. В основе активности нейронов, вовлеченных в функциональную систему, лежит системный метаболизм, который контролируется набором экспрессированных во время обучения генов всех нейронов системы.

2. Системный метаболизм обеспечивает устойчивую эффективную связь между нейронами системы. Это обусловлено тем, что под контролем системного метаболизма находятся гомеостатические функции, направленные на сохранение участия нейронов в системе.

3. Системный метаболизм имеет некоторый диапазон (норму реакции), который позволяет системе в зависимости от ситуации устанавливать с помощью своих нейронов синаптические связи с нейронами тех или иных систем. Однако синаптические связи между нейронами разных систем менее устойчивы, чем связи между нейронами внутри системы.

4. Эффективные синаптические связи между нейронами разных систем поведенческого акта устанавливаются каждый раз заново во время общего для всех этих систем афферентного синтеза.

5. Активность мозга, связанная с процессом афферентного синтеза, проявляется в связанном с событием потенциале в виде позитивного компонента P300.

6. В реализующейся деятельности афферентный синтез осуществляется для каждого действия, причем этот процесс происходит на фоне реализации текущего действия в переходный период от систем когнитивных актов к системам двигательного акта.

7. Процесс афферентного синтеза является наиболее чувствительным к внешним воздействиям этапом в реализующейся деятельности.

8. В афферентный синтез очередного действия включаются системы самого действия, а также системы, связанные с оценкой результата текущего действия, и системы индивидуального опыта, извлеченные из памяти инструкцией или в связи с экспериментальной ситуацией. В результате этого каждое действие несет специфику всей деятельности.

9. В афферентный синтез действия включается также акцептор результатов предшествующего действия, который оказывает доминирующее влияние на его межсистемные отношения в направлении их совершенствования.

10. В совершенствовании отношений между системами важную роль играют «новые» нейроны, которые включаются во взаимодействие с системами, обеспечивающими реализацию деятельности, и, тем самым, увеличивают возможности каждой системы устанавливать или модифицировать связи с другими системами.

11. В процессе тренировки выполнения деятельности именно с помощью «новых» нейронов осуществляется совершенствование деятельности, проявляющееся, в частности, в согласовании последовательности активирования систем в действиях.

12. Совершенствование также проявляется в дифференциации действий, с исключением «лишних» систем, и интеграции оставшихся систем в сложное многоактное действие. Наличие в межсистемных отношениях «лишних» систем субъект оценивает как трудность выполнения действия или всей деятельности.

13. Алкоголь активизирует гомеостатическую защиту систем, в результате чего подавляются связи между «новыми» нейронами и системами, вовлеченными в выполнение действий, что, в свою очередь, препятствует совершенствованию нового опыта.

Основное содержание работы отражено в следующих публикациях:

Монография

1. Динамика взаимодействия функциональных систем в структуре деятельности. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2004. 270 с.

Статьи в научных журналах и сборниках

2. Изменения фазной вызванной активности корковых нейронов при ионофоретическом приложении глутамата, ГАМК и атропина // *Нейрофизиология*, 1975. № 2. С. 192 - 195.
3. On the relationship of neurophysiological and neurochemical mechanisms of memory // *Studia Psychologica (Bratislava)*, 1977. No 3. С. 207 - 210 (With Shvyrkov V.B.).
4. К вопросу о взаимодействии синаптических влияний на отдельном нейроне // В кн.: Системные механизмы эмоциональных реакций. Москва, 1978. С. 17-19.
5. Микроионофоретическое изучение включения отдельного нейрона в целостную интеграцию // В кн.: Системный анализ механизмов поведения. М.: «Наука», 1979. С. 346 - 357.
6. Соотношение внешних и внутренних факторов в интегративной деятельности нейрона // Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: «Наука», 1979. С. 235 - 265 (Совместно со Швырковым В.Б.)
7. Микроионофоретическое изучение механизмов взаимодействия медиаторных систем в целостной интеграции поведенческого акта // В кн.: Системный подход к психофизиологической проблеме. М.: "Наука", 1982. С. 217-221.
8. Role of single neuron in the mechanisms of the brain neurotransmitter system regulation // In: *Psychophysiology* (Eds. by R.Sinz and M.R.Rosenzweig). Jena: VEB Gustav Fisher, 1983. С 61 - 65.
9. Organization of metabolisms and impulse activities of neurons in rabbit's cerebral cortex during food acquisition behavior // *Actabiologica et medica Germanica*, 1983. № 3. P. 23-32.
10. Активность корковых нейронов в пищедобывательном поведении при микроионофоретическом подведении к ним

- ацетилхолина и глутамата // Журнал высшей нервной деятельности, 1983. Т. 33. Вып.3. С. 500-507.
11. Организация функциональных синаптических полей и метаболизма корковых нейронов // В кн.: Нейроны в поведении: системные аспекты. М.: «Наука» 1986. С. 229 - 240.
 12. Структура ЭЭГ активности при печатании предложения на пишущей машинке // В кн.: ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М. "Наука", 1987. С. 185 - 197. (Совместно с Пашиной А.Х.)
 13. EEG correlates of intersystem relations in attention tasks // Psychophysiology and cognitive processes. Proceeding of III Soviet-Finish Symposium on Psychophysiology. Moscow, 1988. P. 60 - 66.
 14. Отражение в динамике медленных потенциалов ЭЭГ состояния субъекта поведения в процессе выполнения двигательного навыка // Психологический журнал, 1989. Т. 10. № 6. С. 82 -90. (Совместно с Пашиной А.Х.)
 15. The subjects of behavior states in the process of using motor skill, as reflected in the dynamics of EEG slow potentials // Soviet Journal of Psychology, 1989. V.10. P. 81-90 (With Pashina A. Kh.).
 16. Role of frontal and parietal regions in sensorimotor attention tasks // International Journal of Psychophysiology, 1991. V.11.No. 1. P. 14-27.
 17. Динамика ЭЭГ-потенциалов при выполнении задач на внимание // Психологический журнал, 1993. Т. 14. № 1. С. 120-130.
 18. Психофизиологическое изучение образа действия в задаче сенсомоторного выбора // В кн.: Психический образ: строение, механизмы, функционирование и развитие. Вторые международные научные леновские чтения (тезисы докладов) Москва, 1994. Т.1. С. 29-31.
 19. Образ и внимание: психофизиологическое изучение двух аспектов деятельности с позиций системно-эволюционного подхода // Труды Института психологии РАН. Москва, 1995. Т.1. Кн. 1. С.186-206.
 20. Brain potential and eye movement correlates of a fixational load under gaze-free conditions // In: Supercomputing in brain

research: from tomography to neural networks (Proceedings of the Workshop HLRZ, KFA Julich, Germany 21-23 November 1994) (Eds. H.J.Herrmann, D.E.Wolf & E.Poppel), World Scientific, 1995, P.11-116 (With Belopolsky V.I., Lovi O.)

21. Характеристика ответов на тестовые задания психодиагностических методик и структура индивидуального опыта // Психологический журнал, 1996. Т. 17. № 4. С. 87 - 97 (Совместно с Бодуновым М.В. и Александровым Ю.И.).
22. Закономерности формирования и реализации индивидуального опыта // Журнал высшей нервной деятельности, 1997. Т. 47. Вып. 2. С. 243 - 260 (Совместно с Александровым Ю.И., Греченко Т.Н. и др.).
23. Изменения шкальных оценок тестовых психодиагностических методик при воздействии алкоголя // Психологический журнал, 1997, Т. 18, № 5, 95 - 102 (Совместно с Бодуновым М.В. и Александровым Ю.И.).
24. Formation and realization of individual experience // Neuroscience and Behavioral Physiology, 1997. V 27. No 4. P. 441- 454 (With Alexandrov Yu.L, Grechenko T.N. et al.)
25. Formation and realization of individual experience in human and animals: a psychophysiological approach // Conceptual advances in Russian neuroscience (Eds. Ivanitsky A. M. and Balaban P.M.) Harvard Academic Publishers, 2000. P. 181 - 200 (With Alexandrov Yu.L, Grechenko T.N. et al.).
26. Межсистемные отношения в структуре деятельности: исследование эффекта последовательности в задаче выбора / / Психологический журнал, 2001. Т. 22. № 2. С. 36 - 49 (Совместно с Бодуновым М.В.).
27. P300 как показатель системных процессов // Современная психология: состояние и перспективы исследований. Часть 2 (Материалы юбилейной научной конференции ИП РАН, 28-29 января 2002 г.). М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2002, с. 155-166..
28. P300 как показатель содержательной и динамических характеристик в межсистемных отношениях // Психология. Современные направления междисциплинарных исследований. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2003, с. 323 - 329 (Совместно с Бодуновым М.В.,

Медынцевым А.А., Нескородовым Я.Б.).

29. Психофизиологическое изучение межсистемных отношений в структуре деятельности // Ежегодник Российского психологического общества. Материалы III Всероссийского съезда психологов 25-28 июня 2003 г в 8 т. СПб.: Изд-во С. Петерб. Ун-та, 2003. Т. 1. С. 363 - 367 (Совместно с Бодуновым М.В., Медынцевым А.А., Нескородовым Я.Б.).
30. Безденежных Б.Н. Психофизиология внимания // Психофизиология : Учебник для вузов (ред. Александров Ю.И.). СПб.: Питер, 2004. С. 170-179.

Тезисы докладов

31. Нейрохимический анализ взаимодействия межнейронных и внутринеуронных интегративных процессов // Тезисы научных сообщений советских психологов к XXII Международному психологическому конгрессу. Москва, 1980. С. 21- 23.
32. Microiontophoretic study of cortical neuron activity in feeding behavior // Тезисы на XXVIII Международном конгрессе по физиологическим наукам. Будапешт, 1980. С. 325.
33. Neurochemical analysis of the relationship of interneuronal and intraneuronal integrative processes // Тезисы на XXII международном психологическом конгрессе. Лейпциг, 1980. С. 358.
34. Влияние ионофоретически подводимых веществ на активность корковых нейронов у кролика в пищедобывательном поведении // Тезисы XXVI Совещания по проблемам ВНД. Ленинград, 1981. С. 151.
35. Изучение метаболических состояний нейрона в поведении // Материалы к VI Всесоюзному съезду Общества психологов СССР (ч.2). Москва. 1983. С. 164 -166.
36. Микроионофоретическое изучение генеза поведенческой специализации нейронов // Тезисы Всесоюзного симпозиума "Нейрохимические механизмы регуляции памяти". Пущино , 1984. С. 50 - 54 (Совместно со Швырковым В.Б.).
37. Микроионофоретическое изучение метаболизма нейронов, вовлеченных в сложное поведение // Тезисы XXVII Совещания по проблемам ВНД. Ленинград, 1984. С. 32 - 33.
38. The structure of EEG activity during typewriting- print of the sentence // Материалы Финско-Советского симпозиума "ЭЭГ

- и нервная активность в психофизиологических исследованиях". Хельсинки, 1985. С. 30-31 (Совместное Pashina A. Kh.).
39. AcG, EOG, and EEG correlates of intersystem relationship during the execution of complex movement // Psychophysiology 88. Proceedings of the IV Conference of the International organization of Psychophysiology. Prague, 1988. P. 35.
 40. ЭЭГ-корреляты межсистемных отношений при реализации сложного двигательного навыка // Тезисы докладов к VII Всесоюзному съезду Общества психологов СССР. Москва, 1989. С. 12-13.
 41. Sensitivity of neurons to iontophoretically applied neurotransmitters in freely moving rabbits // XXXI International Congress of Physiological Sciences. Helsinki, 1989. P 4503. p. 423.
 42. Slow brain potentials during performance of semantically determined motor sequences // VI International Symposium on motor control. Albena (Bulgaria), 1989. P. 40 (With Pashina A. Kh.).
 43. Acquisition of motor skill and EEG // VI International Symposium on motor control. Albena. (Bulgaria), 1989. P.161 (With PashinaA. Kh.).
 44. Role of frontal and parietal regions in sensorimotor attention tasks // Abstracts the V-th International Congress of Psychophysiology. Budapest, 1990. P. 24.
 45. Relationship between ERPs and RTs in simple and choice reaction // Abstracts International Symposium: Mathematical Approach to Brain Functioning Diagnostics. Prague, 1990. P. 37.
 46. Practice effects on frontal and parietal ERPs in sensorimotor choice reaction tasks // International Journal of Psychology, 1992. V.27. Issues 3 and 4 (XXV International Congress of Psychology. Brussels, 19-24 July, 1992. Abstracts. P.413, IN 083.1)
 47. Sensitivity of neurons to iontophoretically applied neurotransmitters depends on their role in behavior // 3rd International Congress of Comparative Physiology and Biochemistry. Tokio, 1991. P. 18-19.

48. ERPs changes with acquiring good experience in choice reaction tasks // X-th International Conference on Event Related Potentials of the Brain. Eger, Hungary, May 31 - June 5, 1992. P. 97.
49. Practice-dependent changes in sequential effect on the P-3 in a quick go/delay go task // 8th World Congress of Psychophysiology. Abstract. Tampere, Finland, 1996. С 113.
50. Психофизиологические показатели совершенствования межсистемных отношений // Современная психология: состояние и перспективы (тезисы докладов на юбилейной научной конференции Института психологии РАН 28 - 29 января 2002 г.). М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2002. С. 185-187.

Подписано в печать 11.11.2004
формат 60x84 1/16. Усл. печ. лист. 1,5
тираж 100 экз. Заказ 313.
типография Петроруш
Москва, ул. Палиха, 2а.

№ 23044