

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

**Труды
Института психологии РАН
Том I**

Москва, 1995

99/220
Труды Института психологии РАН
Том I. Москва. Институт психологии РАН. 1995.
ISBN-5-201-02179-4

В сборнике представлены результаты исследований сотрудников ИП РАН, доложенные на ежегодной научной сессии Института и рекомендованные к публикации. Статьи посвящены проблемам социальной психологии, психологии личности, когнитивной психологии и других направлений психологической науки. В них изложены материалы плановых и инициативных НИР, научные обзоры и методические рекомендации. Книга рассчитана на психологов, педагогов, социологов, философов, а также других специалистов, интересующихся исследованиями в области фундаментальной психологии.

Редакционная коллегия:

*А.В.Брушлинский, В.А.Бодров, В.Н.Дружинин,
Н.В.Крылова, Е.Д.Дорофеев*

Подготовка издания:

В.А.Бодров, А.К.Боковиков, В.Н.Дружинин, Н.В.Крылова



ISBN-5-201-02179-4

©Институт психологии РАН, 1995.

13. Jamieson D.G., Petrusie W.H. Feedback versus an Musion in time // Perception. — 7. — P. 91—96.
14. John J.D. A common mechanism mediating the time order error and the cross-over effect in comparative judgments of Rondness // Australian Journal of Psychology. — 1975. — 27. — P. 51—60.
15. Luce R.D., Galanter E. Discrimination. In: R.D. Luce, R. Bush, Galanter (Eds). Handbook of mathematical psychology. — N.Y.: Willy, 1963. — Vol. 1. — P. 191—243.
16. Parducci A. Category judgment : a rangfrequency model // Psychol. Rev. — 1965. — V. 72. — P. 407—418.
17. Restle F. Psychology of judgment and choice. — N.Y.: Wiley, 1961.
18. Sandusky. A. Memory processes and judgment // In: Cartoretta E.D., Friedman H.P. (Eds.). Handbook of perception. v. 11. — N.Y.: Academic press, 1974. — P. 61—81.

ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ДЕТЕРМИНАЦИИ ПОВЕДЕНИЯ*

В.Б.Швырков,

*А.Г.Горкин, Д.Г.Шевченко, А.В.Корпусов,
И.О.Александров, Н.Е.Максимова*

Общебиологическая очевидность того факта, что поведение живых организмов детерминировано активностью их генов и служит их выживанию, размножению и распространению соответствующих “успешных” генов в генофонде [1] легко принимается, когда речь идет об одноклеточных организмах и низших животных. Последовательные превращения личинки в гусеницу, куколку и бабочку с соответствующими видами поведения или жизненный цикл угря, или даже сезонные миграции животных легко связываются с активностью соответствующих генов.

Труднее принимается идея детерминации активностью генов повседневного поведения млекопитающих и тем более человека, хотя всем очевидно, что, например, сексуальное поведение человека детерминировано продукцией половых гормонов, что в свою очередь определяется экспрессией на определенном этапе жизни соответствующих генов.

Между экспрессией генов и поведением высших животных лежит активность нервных клеток. Как и любая живая клетка, нервная клетка в своем метаболизме реализует генетическую программу своего жизненного цикла — от рождения до смерти — поэтому нуждается в определенных метаболитах, поступающих от других клеток. Потребности разных нейронов индивидуальны, т.к. в них экспрессируются разные наборы генов, причем изменяющиеся на разных этапах жизни и под воздействием некоторых метаболитов, таких как гормоны.

Импульсная активность нервных клеток изменяется при несоответствии определяемого генетической программой метабо-

* Это исследование поддержано Российским фондом фундаментальных исследований.

лизма клеток и реально поступающих к ним метаболитов из крови и от других клеток. Через влияние на другие клетки нейроны могут вызывать определенное внешнее поведение, т.е. изменение соотношения организма со средой. Это может привести к изменению синаптического притока к этим клеткам и получению необходимых метаболитов и (или) прекращению поступления "раздражающих" веществ и прекращению или нормализации их импульсной активности. При этом окажется выполненной часть генетической программы как данных нейронов, так и организма в целом.

В предыдущих исследованиях нашей лаборатории [2, 3] было установлено, что отдельные нервные клетки специализированы относительно элементов субъективного опыта, или функциональных систем поведенческих актов, формирующихся на разных этапах филогенеза и индивидуального развития и обучения. Обучение происходит при специализации нейронов запаса относительно новой функциональной системы, формируемой в обучении. При этом разные структуры мозга содержат нейроны различной поведенческой специализации, что отражает проекцию субъективного опыта на мозг. В таких древних структурах, как мозжечок, гипоталамус, латеральное коленчатое тело и оптический тракт содержатся главным образом элементы, специализированные относительно древних, врожденных актов, в то время как в коре мозга имеются нейроны как врожденных, так и приобретенных специализаций.

Поведенческая, или системная, специализация нейронов означает, что появление спайков у какого-либо нейрона является свидетельством активации соответствующей функциональной системы. Чем больше таких нейронов активировано и чем чаще их импульсная активность, тем в большей степени соответствующий элемент субъективного опыта извлечен из памяти. Нейроны, специализированные относительно какого-либо акта, где они дают постоянные максимальные активации, могут давать непостоянные и менее выраженные активации и в других актах исследуемого пигеодобывательного поведения. Изучение этих непостоянных активаций специализированных нейронов может привести к пониманию соотношений между элементами субъективного опыта. Эти соотношения, в свою очередь, и определяют конкретное поведение животного.

Для исследования межсистемных отношений была зарегистрирована активность 333 нейронов лимбической коры у 4-х кроликов при пицедобывательном поведении в клетке с двумя кормушками и двумя педалями по углам. Для получения пищи из кормушки кролик должен был нажимать на педаль в соседнем углу экспериментальной клетки. Эффективность педали менялась экспериментатором через 10—20 побегов кролика вдоль каждой стенки от педали к кормушке и обратно. Для анализа было отобрано 180 нейронов, которые удалось зарегистрировать

достаточно продолжительное время и при хорошем качестве регистрации. Анализ состоял в определении средней частоты спайковой активности нейрона на каждом этапе поведения и вероятности наличия активации на этом этапе.

Этот анализ показал, что даже одинаково специализированные относительно одного и того же приобретенного поведенческого акта нейроны могут давать активации в самых разных других поведенческих актах. Например, некоторые нейроны, специализированные относительно подхода к левой педали, дают непостоянные активации также и при подходе к правой кормушке. В этих двух поведенческих актах, совершающихся в разной среде и для разных целей, оказываются сходными движения (направо). У других же нейронов, также специализированных относительно подхода к педали, непостоянные активации наблюдались при подходе к противоположной педали, а у одного нейрона — при нажатии на противоположную педаль. У актов подхода к двум педалям сходны только цели, так как эти акты осуществляются движениями в разные стороны и в разной среде. Эти наблюдения позволяют предполагать, что прасистемы врожденного опыта, активируемые со стороны потребностей — целей, среды или состояния тела могут оказать облегчающее влияние на те функциональные системы индивидуального опыта, при формировании которых они были использованы, и тормозящие влияния — на другие.

Поскольку индивидуальные картины активности нейронов даже одной и той же специализации сильно варьируют, то для статистического сравнения активности по всем актам строились суммарные для всех нейронов одной специализации усредненные картины активности. Например, для 17 нейронов, специализированных относительно подхода к педали, суммарная усредненная картина показала помимо выраженной активации в специфическом акте подхода к педали, относительно которого эти нейроны специализированы, достоверное уменьшение активности в актах подхода к кормушке на стороне "специфического" акта и добывания пищи из нее по сравнению с актами нажатия на педаль и подхода к педали и к кормушке другой стороны. Для нейронов же, специализированных относительно доставания пищи из кормушки, усредненная картина активности показала достоверное увеличение "фона" в актах подхода к своей кормушке и добывания пищи также и из другой кормушки по сравнению с актами поворота к кормушке и отхода от нее. Эти наблюдения позволяют предполагать, что между приобретенными актами пищедобывательного поведения имеются как облегчающие, так и тормозные взаимовлияния.

Между врожденными прасистемами также существуют сложные как облегчающие, так и тормозящие влияния, как показывают известные со времен Шеррингтона реципрокность мотонейронов флексоров и экстензоров и всевозможные синергии.

Кроме того, при длительном циклическом поведении у специализированных нейронов может повышаться фоновая активность и развиваться предваряющие активации, феноменологически не отличимые от “условных”. Например, у нейрона, специализированного относительно захвата пищи в одной из кормушек, могут появиться предваряющие активации уже при подходе к этой кормушке; неподкрепление в этой кормушке приводит к “угашению” таких активаций.

По-видимому, кроме специализации определенных нейронов запаса при формировании действительно новых навыков существуют еще и специальные процессы ассоциации, в том числе и “условного рефлекса”, в основе чего лежит установление определенных отношений между специализированными нейронами.

Таким образом, в структуре памяти элементы индивидуального опыта находятся в сложных отношениях между собой и с врожденными системами, причем структура отношений между системами приобретенного опыта отражает, вероятно, последовательность этапов обучения; отношения же между конкретной системой приобретенного опыта и врожденными отражают историю успешных проб данного приобретенного акта, так как в индивидуальном обучении новая система специализированных нейронов в коре может сложиться и реализоваться во внешнем поведении, только избирательно вовлекая системы всех предыдущих “временных” уровней — именно тех, взаимодействии которых таким образом изменяло соотношение со средой, что достигался полезный результат новой системы.

Состояние каждой системы определяется как “изнутри” организма, т.е. в конечном итоге потребностями генетической программы, выполнению которой и служит поведение, так и “снаружи”, т.е. в конечном итоге текущими соотношениями организма со средой. Изнутри организма, например, при пищевой депривации, как показывают многочисленные данные, активация начинается с древнейших филогенетических систем, нейроны которых расположены в древних структурах, таких как гипоталамус, и захватывает все более молодые системы, вплоть до специализированных относительно индивидуально приобретенного опыта и расположенных в коре. Это состояние, обычно обозначаемое как мотивация, по нашему мнению, не представляет собой какого-либо особого мотивационного возбуждения, распространяющегося по особым морфологическим путям. Поведенческая специализация нейронов заставляет принять, что мотивация — это движение активации от филогенетически древних и более новым системам, о чем и говорит “движение активации от подкорковых центров к коре” и активация не только центральных, но и периферических элементов соответствующих систем, проявляющаяся в настройке рецепторов, двигательном беспokoйстве, голодном слюнотечении и т.д. При этом активируются мно-

гие “лишние” системы пищедобывательного опыта, которые не могут быть использованы в экспериментальной ситуации.

Проекция более древних элементов субъективного опыта на древние периферические и подкорковые структуры и приобретенных элементов — на различные области коры означает, что и любое внешнее воздействие на организм активирует прежде всего наиболее древние элементы памяти. Известное увеличение латентных периодов ответов нейронов на внешние воздействия от периферии к центру отражает поэтому “движение возбуждения” по структуре памяти от древнейших : новейшим ее элементам.

Любой приобретенный поведенческий акт осуществляется при активации не только системы нейронов, специализированных относительно этого акта, но и нейронов, специализированных относительно предыдущих этапов обучения и клеток многих структур мозга, специализированных относительно эволюционно древних актов, включая клетки спинного мозга, прямо связанные с регуляцией телесных процессов. Выученный поведенческий акт, таким образом, осуществляется как рекапитуляция в течение нескольких сотен миллисекунд всей долгой истории его формирования, подобно тому как онтогенез повторяет филогенез в редуцированной форме.

Наличие зависящих от многих условий непостоянных активаций у специализированных нейронов показывает, что в течение реализации одного внешнего акта наряду с системами и прасистемами, необходимыми для осуществления этого акта, частично активируются и многие “лишние” системы. От того, какие системы активируются на том или ином отрезке поведенческого континуума, зависят как внешние характеристики поведения, в том числе временные, точностные и т.п., так и возможность ошибок вплоть до смены пищедобывательного поведения, например, комфортным.

Во внешнем поведении животные обычно реализуют главным образом индивидуально приобретенный опыт. При пищевой депривации активируются, вероятно, сначала более старые системы приобретенного опыта, такие как захват пищи в определенной кормушке, для реализации которых во внешнем поведении нет адекватных условий среды — пища в кормушке отсутствует, поэтому активация таких систем оказывается лишь частичной. Это ведет к активации все более молодых систем, одна из которых оказывается активированной и со стороны среды — подход в угол педали. Реализация этой системы делает возможным осуществление нажатия педали, результатом чего является подача кормушки с порцией пищи — условие успешности более старых систем — подхода, наклона и захвата пищи. Поскольку старые системы частично активированы при реализации молодых, то во внешнем поведении и наблюдаются разнообразные феномены “предвидения” будущих соотношений со средой.

В общем виде последовательное поведение, таким образом, представляет собой активацию систем индивидуального опыта, соответствующего удовлетворению определенной потребности, сначала от старых систем к новым, а затем от новых систем к более старым, и в конечном итоге к удовлетворению потребностей метаболизма, сформировавшихся на заре жизни. В последовательном поведении сперва активируются, а затем, при достижении их результатов, замолкают нейроны все более древних систем, расположенные в филогенетически древних структурах, что сопоставимо с нарастанием положительной эмоции.

В реальном поведении разные потребности конкурируют друг с другом, и это, вероятно, соответствует конкуренции систем соответствующего жизненного опыта. Чтобы проверить это предположение, мы создавали у кроликов дополнительную мотивацию — алкогольную — путем их хронической (3 месяца) алкоголизации. Предполагалось, что, получая в виварии постоянно алкоголь и поступаая затем в экспериментальную клетку для добывания пищи, кролик имел одновременно две мотивации — пищедобывательную и алкогольную. Задача состояла в том, чтобы выяснить, каким образом наличие алкогольной мотивации повлияет на нейроны и, следовательно, элементы субъективного опыта пищедобывательного поведения, реализуемого в клетке.

В предыдущих экспериментах с острым введением алкоголя интактным кроликам [4] мы обнаружили, что при этом как в моторной коре, содержащей нейроны, специализированные главным образом относительно врожденных актов, так и в лимбической коре, содержащей главным образом нейроны, специализированные относительно приобретенных актов, уменьшается общее число активных нейронов. При этом в лимбической коре еще и изменяется соотношение специализированных нейронов в сторону увеличения нейронов древних систем и уменьшения нейронов индивидуально приобретенных систем.

После трехмесячной алкоголизации как в моторной коре, так и в лимбической число активных нейронов во время пищедобывательного поведения оказалось значительно сниженным (на 30 %). Это означает, вероятно, что конкуренция мотиваций осуществляется как взаимное торможение между нейронами разных мотиваций. Соотношение же нейронов, специализированных относительно врожденных и приобретенных систем у контрольных кроликов и у кроликов с трехмесячной алкоголизацией не различалось, что говорит о сохранности структуры элементов памяти, извлекаемых в пищедобывательном поведении после трехмесячной хронической алкоголизации. Это соотношение у "хронических алкоголиков" не изменялось и после введения этанола, в отличие от интактных кроликов, у которых введение этанола вызвало относительное увеличение нейронов врожденных специализаций и уменьшение нейронов приобретенных специализаций. Кроме того, введение этанола у "алкоголиков" не

изменяло число активных нейронов в коре. Этот факт говорит не только о том, что трехмесячная алкоголизация животных приводит к толерантности к алкоголю, но и о том, что конкуренция мотиваций идет как на уровне врожденных, так и на уровне индивидуально приобретенных элементов памяти.

Таким образом, внешнее поведение животных представляет собой проявление динамики состояний различных функциональных систем, определяемой экспрессией генов разных нейронов, структурой межсистемных отношений, отражающей видовую и индивидуальную историю соотношений данного организма со средой и его реальными текущими соотношениями с конкретной средой.

На том основании, что в коре головного мозга человека обнаружены нейроны, специализированные относительно слов [5, 6], т.е. специфически человеческих элементов памяти, а также на основании результатов наших предшествующих исследований, показавших, что актуализация знаний, полученных в разных классах средней школы, сопровождается различными вызванными потенциалами [7], мы высказали предположение, что изучение активности мозга человека в сопоставлении с историей его соотношений с общественными знаниями является адекватным методом изучения структуры индивидуального сознания. Поскольку знание реальной истории соотношений конкретного человека с социокультурной средой предполагало бы знание мельчайших подробностей его биографии, для проверки этого предположения мы решили использовать искусственно созданный опыт, вся история формирования которого могла бы быть под контролем экспериментатора. Для этого была выбрана модель игры в крестики и нолики. При этом предполагалось на основе показателей внешне наблюдаемого поведения разработать количественное описание структуры и динамики конкретной "части" субъективного опыта человека и их отражение в суммарной активности мозга (ЭЭГ). Было проанализировано 76 игр 6 игроков (1806 ходов) в крестики и нолики на поле 15×15. Выигрыш определялся как построение непрерывной цепочки из 5 знаков в любом направлении. Последовательность ходов в игре и движение руки испытуемого регистрировались на видеопленку. Регистрировали также моменты касания поля при написании знака, 4 отведения ЭЭГ и ЭОГ у каждого из игроков. Классификация актов игры была основана на количественной оценке ситуаций на игровом поле. Для объективного описания ситуации были перечислены все возможные перспективные (т.е. дающие возможность продуктивного развития — построения непрерывной цепочки из 5 знаков) варианты развития ситуации в результате очередного хода (т.е. для X и O перечислено количество возможных двоек, троек, четверок и пятерок для каждого из игроков). Акт игры определялся как интервал между двумя последовательными ходами противника. Акты с одинаковой числовой

оценкой трех ситуаций (после хода противника, после хода игрока, после ответного хода противника) приписывались к одному и тому же типу. Рассмотрение последовательности актов в играх позволило выделить повторяющиеся по составу (до 7 актов) комбинации актов, которые, по нашему предположению, отражают реализацию определенных стратегий игрока. У разных игроков было идентифицировано от 20 до 50 стратегий. Анализ вероятностей перехода от акта одного типа к другим позволил предположить, что выбор акта совершается из набора одновременно актуализированных альтернатив. Было выделено 3 типа отношений между актами в наборе: 1 — обязательные конкурентные, 2 — не-обязательные конкурентные, 3 — неконкурентные, или оппонентные. На основании отношений между актами репертуар игрока был разделен на отдельные кластеры, не связанные между собой ни одним из выделенных типов взаимоотношений, т.е. представляющие собой относительно изолированные части структуры опыта и соответствующие таким полярным характеристикам деятельности, как выигрыш—проигрыш, игра крестиками—игра ноликами, принадлежность к началу, середине или концу игры. У разных испытуемых было выделено от 10 до 12 кластеров, каждый кластер мог объединять от 2 до 40 актов. Таким образом, на основе результатов анализа внешне наблюдаемого поведения мы можем предположить, что структура субъективного опыта человека в игре может быть описана через состав актов игры и стратегий как элементов опыта, взаимоотношения между актами и принадлежность к определенным кластерам.

Состав актуализированных элементов субъективного опыта и их взаимоотношения рассчитывались для 4-х следующих интервалов поведенческого акта: 1 — перед ходом противника, 2 — после написания знака противником, 3 — после написания знака игроком, 4 — перед ответным ходом противника. Для каждого интервала оценивались количество и энтропия актуализированных и устранившихся элементов опыта каждого типа, частота использования элемента опыта, характеристики стратегий и характеристики отношений актуализированных актов. Для 3-го интервала специально оценивались характеристики выбираемой совокупности элементов опыта, чтобы описать подробно ситуацию выбора, так что структура и динамика субъективного опыта при реализации акта описывалась 414 переменными.

Для верификации предлагаемого описания структуры опыта выяснялось, можно ли, исходя из характеристик внутренних процессов, обеспечивающих поведение (в соответствии с предлагаемым описанием), достоверно предсказать величину времени выбора акта, а также характеристики суммарной активности мозга? Использовали метод множественной линейной регрессии. Была рассчитана достоверная регрессионная модель ($p < 0,03$, $R = 0,53$) времени выбора акта. Время выбора возрастает: при снижении актуализации выбираемой альтернативы, при

увеличении количества стратегий, соответствующих выбираемой альтернативе, при снижении актуализации стратегий, соответствующих выбираемой альтернативе, при увеличении актуализации всего набора стратегий, при увеличении числа повторений выбираемой альтернативы в составе всего набора стратегий.

Для построения регрессионных моделей ЭЭГ использовались амплитудные значения одиночных потенциалов на 4-х интервалах реализации акта. Найдено, что ход противника приводит к негативизации потенциала, в процессе выбора акта амплитуда негативности возрастает, после написания знака игроком развивается высокоамплитудная позитивность, что соответствует конфигурации усредненных потенциалов. Были рассчитаны 24 регрессионные модели (для 4-х отведений ЭЭГ для всех перечисленных интервалов поведения, а также разницы потенциалов на интервалах 1 и 2, 2 и 3). Коэффициент множественной корреляции варьировал от 0,36 до 0,7 при $p < 0,05$. Следовательно, исходя из описания внутренних процессов, построения по протоколу внешне наблюдаемого поведения, можно предсказывать амплитудные характеристики ЭЭГ при реализации последовательных интервалов поведенческого акта игры. Разумеется, возможно и решение обратной задачи, т.е. оценка по характеристикам ЭЭГ характеристик состава и взаимоотношений актуализированных элементов опыта.

Таким образом, на основе анализа внешне наблюдаемого поведения человека в позиционной игре с полной информацией может быть построено такое описание структуры и динамики внутренних процессов, параметры которого соответствуют феноменологии данной деятельности и достоверно связаны с временем выбора хода и характеристиками ЭЭГ. Это позволяет предполагать, что в основе формирования даже такого искусственного опыта, как опыт игры в крестики и нолики, лежит специализация нейронов запаса и выработка определенных отношений между ними.

Литература

1. Dawkins R. The selfish gene.— Oxford University Press, 1976.
2. Швырков В.В. Психофизиологическое изучение структуры субъективного отражения // Психол. журн. — 1985. — Т. 6, № 3. — С. 22—37.
3. Швырков В.В. Системно-эволюционный подход к изучению мозга, психики и сознания // Психол. журн. — 1988. — Т. 9, № 1. — С. 132—148.
4. Александров Ю.И., Гринченко Ю.В., Светлаев И.А. Влияние острого введения этанола на реализацию поведения и его нейронное обеспечение // Журн. высш. нервн. деят. — 1990. — Т. 40, вып. 3. — С. 456—466.
5. Creutzfeldt O., Ojemann G., Lettich V. Neurosci. Lett., Suppl. — 1985. — № 22. — P. 432.
6. Heit G., Smith M., Halgren E. Nature. — 1988. — V. 333, № 6176. — P. 773—776.
7. Швырков В.В., Гаврилов В.В. В сб: Психофизиология познавательных процессов. — М., 1988, С.