

874.207
БУБ

Ю.И. Александров

СИТАМ

**ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ
ЗНАЧЕНИЕ
активности
центральных
и периферических
нейронов
в поведении**

« НАУКА »

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
ИНСТИТУТ ПСИХОЛОГИИ

Ю.И. Александров

**ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ
ЗНАЧЕНИЕ
активности
центральных
и периферических
нейронов
в поведении**

Ответственный редактор
доктор медицинских наук
В. Б. ШВЫРКОВ



МОСКВА «НАУКА» 1989

14441

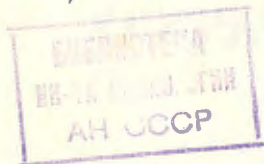
ББК 88
А46

Рецензенты:

доктор медицинских наук; профессор Ю. А. Фадеев,
доктор психологических наук А. А. Митькин

Редактор издательства Т. В. Саркитова

14441



Александров Ю. И.

А46

Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении. — М.: Наука. 1989. — 208 с.

ISBN 5-02-013354-X

В монографии проанализирована активность нервных элементов моторной, зрительной, соматосенсорной областей коры, ретикулярной формации, тригеминального мезенцефалического ядра и оптического тракта кролика, волокон лучевого нерва человека при изменении среды, движений и целей поведения. Развивается представление о поведенческом акте как об иерархии функциональных систем, уровни которой отражают последовательные стадии становления поведения: врожденные subsystemы, базовые и дифференцированные системы.

Для психофизиологов, психологов, физиологов, биологов.

А 0303020000-213
042(02)-89 13-89 Доп.

ББК 88

ISBN 5-02-013354-X

© Ю. И. Алекса

«Не из имен нужно изучать и исследовать вещи, но гораздо скорее из них самих... несвойственно разумному человеку, обратившись к именам, улаживать свою душу и, доверившись им и присвоителям, утверждать будто он что-то знает»

Платон

«Разделение неокортекса на области, обозначаемые как «сенсорные», «моторные» и «ассоциативные», потеряло свою первоначальную полезность. Можно ожидать в связи с удобством этих терминов как анатомических обозначений, что они будут употребляться и впредь... остается только пожелать, чтобы эти старомодные термины не принимались всерьез... новыми поколениями исследователей»

Р. Б. Мастертон, М. А. Беркли

«Противопоставление центральных и периферических процессов и связанное с ним разделение систем на сенсорные и моторные несовместимо с тем, что известно о процессах, лежащих в основе поведения... и поэтому должно быть устранено»

Е. С. Рид

ВВЕДЕНИЕ

Поведение живых организмов является предметом исследования многих наук, в каждой из которых изучаются особые аспекты поведения. Ключевое значение для понимания принципов нейронального обеспечения поведения имеет развитие представлений о соотношении функций организма и морфологии мозга. Эти представления оказываются необходимыми для контакта между нейрофизиологией, психофизиологией, общей психологией, нейропсихологией — контакта, определяющего развитие названных и других дисциплин.

Традиционно различие роли отдельных структур мозга в обеспечении поведения рассматривалось в рамках локализационистских представлений и связывалось с реализацией соответствующими структурами сенсорных, моторных, активационных и других функций, с участием этих структур в специальных центральных или периферических процессах, а механизмы поведения понимались как осуществление этих функций и процессов. Локализационистское направление, удовлетворяя запросы топической диагностики, было, как отмечает Н. П. Бехтерева, весьма полезным практически, — что как бы компенсировало его теоретическую неполноценность. Однако развитие этого направления приводило ко все большему его несоответствию реальной сложности обнаруживаемых фактов, в том числе и клинических [50].

Критика локализационизма ведется в настоящее время с позиций получающего все большее распространение системного подхода [4; 35; 39; 49; 134; 189; 203; 209; 214]. Тем не менее системная методология не распространяется, как правило, на трактовку конкретных результатов исследования различия роли отдельных структур мозга в обеспечении поведения. Как справедливо отмечает В. А. Полянцев, если на уровне макроподхода системные представления можно считать общепринятыми, то при переходе к анализу конкретных механизмов мозга, его отдельных структур продолжает господствовать подход, в рамках которого мозг рассматривается как совокупность переключательных элементов. Приходящий извне сигнал проходит через множество переключательных элементов (афферентная сенсорная функция), чтобы найти адекватный выходной элемент, возбуждение которого (эфферентная исполнительная функция) и является итогом этого процесса [154, с. 155—156]. Результатом такого анализа оказывается приписывание одним областям мозга сенсорных, а другим — исполнительных функций.

Дело в том, что само представление о существовании сенсорных и исполнительных (например, моторных) функций, а также специальных центральных и периферических процессов предполагает их локализацию в структурах, относящихся к соответствующим

щим морфологическим группам: афферентных и эфферентных, центральных и периферических. Очевидно, в связи с тем, что для последовательно системного анализа проблемы соотношения функция—морфология мозга прежде всего необходимо системное же определение понятия функции.

Один и тот же термин «функция» может обозначать два различных понятия. Многими авторами он применяется для обозначения непосредственного отправления той или иной ткани, специфических функциональных проявлений какого-либо, в том числе и нервного, субстрата [15; 133]. Оценивая работы, основанные на подобном понимании функции, П. К. Анохин [15] писал, что они выигрывают в простоте и четкости постановки вопроса. Этот выигрыш может быть существенным для решения ряда частных проблем аналитической физиологии.

Однако такие представления о функции имеют серьезные недостатки. Во-первых, к ситуации, складывающейся при использовании именно этих представлений, может быть отнесена справедливая и по сегодняшний день характеристика, данная Б. С. Матвеевым: «... среди биологов, а также среди медиков нет единого, ясного понимания самого понятия функции, и отсюда следует ряд важнейших методологических ошибок» [138, с. 19]. Так, несмотря на то что «функция» является ключевым понятием в исследовании мозга [319], ее определение, как правило, не дается и роль структуры в функционировании организма описывается в терминах той переменной, с которой имеет дело исследователь. С одной стороны, функция данной области может рассматриваться как способность нейронов этой области генерировать спайки до или во время определенного поведенческого события, а с другой — как способность выделять соответствующий трансмиттер, регулировать температуру, давление крови и т. д. [519].

Во-вторых, выигрывая в простоте и четкости постановки вопроса, рассматриваемое направление исследований структурно-функциональных отношений теряет, однако, в другом: место и роль избранного индикатора в выполнении целостной функции организма почти никогда не ясны [15, с. 30]. Эта проблема может быть решена с системных позиций, в рамках которых под функциями понимаются основные проявления организма в его приспособительных отношениях к внешнему миру [15, с. 31; 133, с. 37].

Важнейшей характеристикой литературы, посвященной теоретическому анализу проблемы соотношения структуры и функции, является рассмотрение функции данного объекта только при включении его в систему [93; 263; 305; 559]. Понятие функции с необходимостью связывается с понятием результата: функция рассматривается как роль структуры в «достижении определенного конкретного результата» [173; 356]. Следовательно, под функцией понимается не любое свойство, а то, наличие которого обеспечивает достижение цели, ради которой была сформирована данная система [164].

Таким образом, системное определение понятие «функция» должно отвечать следующим требованиям: 1) функция не может принадлежать части как таковой, она проявляется только в системе; 2) функция — не любое свойство, а такое, наличие которого обеспечивает достижение результата системы.

Одним из наиболее разработанных системных представлений о функциях живых организмов является теория функциональной системы, развитая П. К. Анохиным (1935—1974). Под функциональной системой он понимал «круг определенных физиологических проявлений, связанных с выполнением какой-то определенной функции» [23, с. 94]. Компоненты различной анатомической принадлежности вовлекаются в функциональную систему в меру их содействия получению запрограммированного результата [23]; понятие функциональной системы охватывает множество структур и процессов, подчеркивает интегративный характер этих процессов, направленных на выполнение определенной функции [24]. С точки зрения теории функциональной системы Анохина функционирование мозга может быть исследовано только в связи с избирательным вовлечением нейронов различных областей мозга в специфические функциональные системы [189].

Таким образом, в теории П. К. Анохина под функцией понимается достижение конкретного приспособительного результата, осуществляемое путем организации активности элементов различной анатомической принадлежности в функциональной системе, направленной на достижение результата. Понимание функции в теории функциональной системы полностью отвечает указанным выше требованиям: функция появляется только в системе и выступает как достижение результата системы.

Такое представление о функции разделяют не только физиологи [34; 35], но и зоологи [138], психологи [212], нейропсихологи [134], эволюционисты [170]. Следовательно, приведенное определение функции не только соответствует результатам разработки этого понятия в теоретических исследованиях, но и становится широко принятым, междисциплинарным.

Выше упоминались основные морфо-функциональные дихотомии, в соответствии с которыми традиционно рассматривается специфика участия отдельных структур нервной системы в обеспечении поведения: сенсорные и моторные функции, центральные и периферические процессы. Разработанное в теории функциональной системы представление о функции предполагает новую формулировку проблемы различия роли отдельных областей мозга в обеспечении поведения: в какие именно функциональные системы вовлекаются нейроны «сенсорных» и «моторных», центральных и периферических структур при реализации разных форм поведения?

Поскольку организация нейронных отношений в функциональной системе является внутренним психическим отражением соотношения организма и среды, то закономерности системной де-

терминации активности нейронов в поведении оказываются психофизиологическими [214; 218]. Следовательно, решение сформулированной проблемы можно рассматривать как определение психофизиологического значения активности центральных и периферических нейронов в поведении.

Большое значение для настоящей работы имели теоретические разработки и критические замечания В. Б. Швыркова, которому я приношу благодарность. Автор искренне благодарен всем сотрудникам лаборатории нейрофизиологических основ психики Института психологии АН СССР, а также С. Н. Хаютину, Н. А. Швырковой, Л. И. Александрову, Н. Г. Гладкович и Н. А. Чернышевской, оказавшим ему разностороннюю помощь в проведении исследования и подготовке рукописи к печати.

Особенно существен вклад, внесенный в эту работу Ю. В. Гринченко, И. О. Александровым, А. В. Корпусовой, Т. Ярвилехто, М. Самсом и К. Остренд, совместно с которыми выполнены отдельные части экспериментального исследования. Всем им я глубоко признателен.

ОБЩЕМОЗГОВОЕ И СПЕЦИФИЧЕСКОЕ В ФУНКЦИОНИРОВАНИИ ОТДЕЛЬНЫХ ОБЛАСТЕЙ МОЗГА И СИСТЕМНАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ НЕЙРОНОВ

До начала 50-х годов основными в исследовании мозга были методы стимуляции и разрушения [549]. Данные, полученные при использовании этих методов, заложили фундамент знаний о мозге, предопределили задачи нейрофизиологических исследований и продолжают широко использоваться в современной науке. К феноменам, вошедшим в учебники и во многом определяющим понимание работы мозга, относятся результаты, полученные при раздражении и удалении в основном классических «сенсорных», «моторных» и «мотивационных» структур. При разрушении моторных структур выявляется нарушение движений, а при стимуляции этих структур — возникновение движений [43; 102; 243; 525]. При разрушении сенсорных структур отмечается соответствующий «сенсорный дефицит». Так, при разрушении зрительных структур наблюдаются нарушения зрения [39; 128; 289; 418]. Раздражение первичных областей зрительной коры человека приводит к появлению у него «элементарных ощущений»: светящихся точек, пятен, пламени [462]. Стимуляция латерального гипоталамуса, связываемого с реализацией мотивационных функций, вызывает развитие разных форм пищевого поведения, а его разрушение приводит к нарушению данного поведения [124; 157; 185; 205; 455].

Хотя раздражение и разрушение как способы выявления особенностей функционирования локальных участков мозга неоднократно подвергались критике [см. 39], а представление о том, что в эксперименте с раздражением мозга, как и в клинике, можно локализовать скорее симптом, чем функцию, является практически общепринятым [134; 200; 351; 477], но очевидность и воспроизводимость описанных феноменов и их соответствие традиционной схеме (сенсорные структуры реализуют функцию обработки информации о стимуле, моторные — регуляции движений, мотивационные — формирования мотивов, активации и т. д.) настолько велики, что многие авторы рассматривают стимуляцию и экстирпацию как адекватные методы исследования функции. Однако сам отбор именно этих феноменов как основных для понимания функционирования мозга в целом, выбор анализируемых параметров деятельности организма при воздействии на ту или иную структуру определяются исходными теоретическими представлениями исследователей о работе мозга и о роли, выполняемой данной структурой в этой работе. Поскольку в методологии науки «факт»

понимается не как объект материального мира, а как элемент эмпирического уровня научного знания, который является проверяемым утверждением, выраженным в терминах той или иной концепции [149], постольку нет ничего удивительного в соответствии основных, выделяемых в литературе феноменов рефлекторным представлениям о функциях соответствующих структур мозга. Считается, что убедительные доказательства существования и локализации двигательных и чувствительных функций дает медицинская практика. Однако ведь и «клинические наблюдения», подобно всем другим наблюдениям, являются интерпретациями в свете теорий, и только по этой причине их склонны рассматривать как подтверждения тех теорий, в рамках которых они интерпретируются» [158, с. 247].

В основе традиционного понимания структурно-функциональной организации мозга лежит представление о рефлекторной дуге, и в том числе теория И. П. Павлова, являющаяся ярким и последовательным развитием рефлекторной концепции Декарта [16]. Конечно, со времени Декарта, а затем и Павлова рефлекторные представления о работе мозга значительно модифицировались, но приписывание сенсорным структурам несенсорных функций, а моторным — немоторных, постоянное усложнение схем рефлекторных дуг и даже введение понятия «цель» принципиально не меняет самой сути подхода. П. К. Анохин в связи с этим писал: «Опять это сакраментальное „теперь уж так никто и не смотрит“... Ни одной попытки авторы не предприняли, чтобы объяснить: ну, а как теперь смотрят на рефлекс? Что введено нового в характеристику его параметров, хорошо сформулированных в свое время Декартом, Прохаска, Сеченовым, Павловым... Один факт признания рефлексологами наличия «цели» и «целесообразного» говорит о прогрессе в дискуссии... Однако упорство рефлексологов во что бы то ни стало все эти новые для физиологии понятия втиснуть в прокрустово ложе рефлекторной теории прямо поразительно» [25, с. 186—187].

Действительно, несмотря на разнообразные концептуальные модификации, методологической базой многих, если не большинства, исследований мозга, в значительной степени задающей их результаты, остается традиционный рефлекторный подход. Тем не менее сложившаяся к настоящему моменту реальная картина феноменов, полученных при изучении структурно-функциональных отношений, сложна, противоречива и не укладывается в исходные представления о механизмах поведения как реализации отдельными областями мозга сенсорных, мотивационных, моторных и других функций. Это определяется и развитием физиологических и нейрофизиологических методов, и тем, что все больше авторов исследуют функционирование организма с системных позиций, и, наконец, тем, что хотя мозг и отвечает экспериментатору на том языке, на котором формулируется вопрос, но часто дает ответ, выходящий за рамки вопроса. В ходе дальнейшего изложения будет сделана попытка проанализировать сложную

картину имеющихся феноменов с позиций системного подхода к проблеме различия роли отдельных областей мозга в обеспечении функционирования организма.

1.1. Исследование отдельных областей мозга методами разрушения, стимуляции и функционального выключения

В 1957 г. А. Е. Уолкер [541] отмечал, что знания о моторной системе накапливаются в основном в результате экспериментов со стимуляцией, а о сенсорных системах — в экспериментах с разрушением мозга. В настоящее время для изучения моторной коры и других «двигательных» структур широко используются оба метода, а для изучения сенсорных структур преобладающей методикой остается разрушение.

Уже К. С. Лешли [128; 396] на основании экспериментов с удалением прецентральных областей коры у обезьян сделал вывод, что моторные области не необходимы для реализации «сенсомоторных» навыков. Впоследствии в результате целого ряда экспериментов была доказана возможность совершения движений и после разрушения моторной коры или кортикоспинальных путей, хотя различные характеристики этих движений могли отличаться от нормы [76; 102; 348].

При разрушении моторной коры считается наиболее выраженным нарушение сложных, точностных, локальных движений [102; 348]. Доказано, что разрушение кортикоспинальных путей к мотонейронам грудных мышц не сказывается на использовании этих мышц для дыхания, но они уже не могут быть использованы в продуцировании речи [242].

Описание поведения животного в терминах движений является одним из многих возможных способов описания поведения, лишь одной из характеристик изменения соотношения организма и среды. Приведенные выше факты при рассмотрении их с системных позиций скорее говорят именно о нарушениях организации сложного «произвольного» поведения, чем о выпадении функции специфических групп мышц. Это заключение согласуется с выводом, сделанным Г. Е. Григоряном [76] на основании экспериментов с удалением моторной коры у собак: «двигательный компонент» оборонительного поведения восстанавливается, но поведение остается лишенным адаптивности, трансформируется в более примитивное.

Нарушение движений наблюдается при разрушении не только моторной, но и других областей мозга: ассоциативной, слуховой, зрительной коры, структур лимбической системы [14; 39; 384; 525]. В соответствии с этими фактами обнаруживается, что раздражение всех областей коры и других мозговых структур, а не только моторной области может вызывать моторные эффекты [320; 398]. Описывая распределение «моторной функции» в коре, Дж. С. Лилли приходит к выводу: «Каждая область продуцирует

движения» [398, р. 937]. При раздражении зрительной и слуховой коры у приматов, собак и кроликов наблюдаются не только «специфические сенсорные движения» (глаз, ушей), но также движения головы, туловища, конечностей и сокращение лицевых мышц [см. 525].

Раздражение немоторных зон провоцирует реализацию даже довольно сложных синергий, например движение руки к открывающемуся рту [320]. При стимуляции 17 и 18 поля у обезьян могут быть отмечены сложные акты, имитирующие «ловлю бабочек» [89]. По-видимому, потому что стимулировались зрительные области коры, автор описывает эффект стимуляции в терминах появления иллюзорных «бабочек». Можно думать, что, если бы точно такой же эффект проявился при стимуляции моторной коры, он был бы описан как координированное движение руки и глаз.

Очевидным следствием разрушения сенсорных структур считается нарушение соответствующих «сенсорных функций». Характерным для «сенсорного дефицита», если таковой вообще обнаруживается, является неполнота и обратимость соответствующих нарушений поведения. Так, после удаления соматосенсорных областей I и II обезьяны и кошки могут быть обучены дифференцировке тактильных стимулов, хотя пороги остаются повышенными [314; 500].

Рассматривая результаты исследований, в которых проводилось удаление слуховой коры у животных, принадлежащих к разным видам, Р. Б. Мастертон и М. А. Беркли [418] отмечают сохранение возможности дискриминации физических характеристик звуковых сигналов, но нарушение локализации источников звука и идентификации сложных, в том числе видоспецифических, паттернов. Однако авторы считают, что и отмеченный дефицит является скорее не специфическим «слуховым», а проявлением нарушения целостного поведения.

Особенно обширный материал накоплен по анализу последствий разрушений зрительной коры (в эксперименте) и ее поражения (в клинике).

В экспериментах К. С. Лешли [396] было показано, что при удалении стриарной коры у крыс навык дифференцировки яркости пропадает, но может быть восстановлен, причем для этого требуется столько же реализаций, сколько необходимо интактным крысам. У кошек после разрушения 85 % оптического тракта и зрительной коры и дегенерации тел нейронов наружного коллатерального тела остается ранее приобретенный навык различения яркостей и фигур; разрушение 90 % элементов наружного коллатерального тела и оптического тракта устраняет оба навыка, но они могут быть вновь восстановлены [293].

Считается, что кошки, кролики и землеройки способны к почти нормальному «зрительному поведению» после удаления стриарной коры, тогда как у обезьян наблюдаются глубокие нарушения предметного зрения [264; 418; 544]. Однако и обезьяны после тотального удаления геникулостриарной системы или после удале-

ния стриарной коры и последующей дегенерации нейронов наружного колеччатого тела могут обучаться локализовывать предметы в пространстве, совершать к ним саккады без существенных ошибок, точно выполнять захват объектов под контролем зрения и различать сложные фигуры [317; 324; 431].

При анализе изменений поведения после удаления зрительной коры обычно сравнивается с нормой зависимость поведения оперированных животных от тех или иных параметров «зрительной среды». Таким образом тестируется нарушение постулируемой зрительной функции. Тем не менее еще экспериментами Лешли [128] было показано, что при разрушении зрительной коры могут иметь место изменения поведения, которые трудно связать с нарушением реализации зрительной функции; утрата лабиринтного навыка после разрушения стриарной коры у крыс, которые были уже следы в период обучения. Эти результаты подтверждаются и в настоящее время [344]. Более того, в серии экспериментов, проведенных Дж. Ф. Любаром и соавторами [404—406], было обнаружено, что нарушение активного избегательного поведения, в котором как пусковой стимул используется гудок, имеет место после разрушения стриарной коры, даже несмотря на сохранение возможности зрительной дифференцировки паттернов. Этот эффект обнаруживается и при сравнении поведения интактных и оперированных животных в условиях прекращения контакта со «зрительной частью» среды.

Полученные результаты свидетельствуют о том, что подчеркивание именно «зрительного дефицита» при разрушении зрительных структур (как и, например, слухового при разрушении слуховых структур, [см. 651]) во многом объясняется предопределенным исходной установкой анализом изменений целостного поведения со стороны соотношения организма со зрительной (или акустической) средой.

Если удаление зрительных структур не означает потерю возможности осуществления зрительно направляемого поведения разной степени сложности, то интактность данных структур не означает сохранение этой возможности.

При унилатеральном удалении всей коры, кроме стриарной, перистриарной, нижней височной и лимбической (контралатеральный оптический тракт и передняя комиссура перерезаны), обезьяны полностью слепнут [442]. При локальных разрушениях (височной или теменной коры) у обезьян и кошек также наблюдаются нарушения зрения, несмотря на сохранность зрительной коры [14; 302]. Серьезные нарушения зрения при разрушении моторной коры отмечены еще в работах В. М. Бехтерева и Гитцига [см. 4]. Эти результаты подтверждаются и сейчас. У собак нарушения зрения при удалении моторной коры отмечены И. С. Беритовым [42], М. Е. Иоффе [102] и О. С. Адриановым [4]. Нарушение зрительных дифференцировок (вертикальных от горизонтальных полос) после одностороннего разрушения моторной коры наблюдается и у кроликов [370a]. Нарушение зрительных

дифференцировок геометрических фигур после одностороннего удаления моторной коры у кошек описано А. С. Батуевым [31]. Более того, автор отмечает, что если у тех же животных удаляли моторную кору и другого полушария, то примерно через месяц двигательные расстройства исчезали, но дифференцирование фигур оставалось нарушенным.

Следовательно, нарушения зрительно направляемого поведения имеют место не только при разрушении геникуло- и экстрагеникулостриарных структур, но и при разрушениях незрительных структур, в том числе моторной коры.

Одним из четко воспроизводимых феноменов, возникающих при поражении зрительной коры, является феномен «психической слепоты», описанный Мунком в 1890 г. Он обнаружил, что собаки после удаления зрительной коры были способны к детекции зрительных стимулов, но не оценивали их значения, усвоенного до операции [438]. Применительно к людям этот феномен описывается как способность детектировать, локализовать или дискриминировать зрительные стимулы, которые предъявляются в область, определенную как «слепая» на основе отчета, и которые пациент не осознает. Общим симптомом для больных с психической слепотой являются жалобы на слепоту и вместе с тем сохранение возможности обходить имеющиеся на пути препятствия [273].

Руководствуясь объективными показателями (движения глаз, КГР и т. д.), авторы, исследовавшие психическую слепоту, продемонстрировали достаточную сложность и разнообразие операций, производимых со стимулами, предъявляемыми в области скотомы: различение цвета, движений, вспышек, локализации, ориентации объектов, дискриминацию паттернов и т. д. [289; 467; 550].

Психическая слепота довольно частое явление при корковых поражениях. Вейскранц [550] обнаруживал ее более чем в половине случаев медицински констатированной абсолютной слепоты. Он отмечает также, что не существует качественных различий между проявлениями психической слепоты у людей и животных. Сходные с психической слепотой изменения поведения наблюдаются при разрушении соматосенсорной [458; 564], слуховой [463] и так называемой вкусовой коры [275]. Дж. Дж. Браун с соавторами [275] после разрушения вкусовой области коры у крыс обнаружили вкусовую агнозию (утрата приобретенной перед операцией вкусовой аверсии). Пороги детекции основных вкусовых веществ оставались неизменными.

Мы уже отмечали, что удаление моторной области коры оказывает наибольшее влияние на сложное, «произвольное» поведение. Результаты экспериментов с разрушением сенсорных областей коры, в том числе зрительной (феномен психической слепоты), также показывают, что при поражении коры мозга соотношение между организмом и средой нарушается на уровне наиболее высокоорганизованного поведения: отчет у человека, индивидуально

специализированные формы поведения (поведенческая значимость) у животных.

При воздействиях на данную структуру мозга из всего широкого спектра реально имеющихся эффектов внимание обращается лишь на те немногие из них, которые представляют интерес в рамках обычно формулируемых при исследовании этой структуры задач [274]. Выше мы описывали результаты экспериментов с разрушением и стимуляцией сенсорных и моторной областей коры. Количество функций, приписываемых этим структурам, ограничено, и в связи с этим ограничен набор описываемых феноменов. В экспериментах, объектом которых служили структуры со сложными, интегративными, неочевидными функциями и в которых, следовательно, не было настолько же, как и в случае с сенсорными и моторными корковыми областями, ясно, что, собственно, анализировать, получено значительно большее разнообразие феноменов.

При стимуляции миндалины и коркового отдела лимбической системы разные авторы наблюдали следующие изменения: прекращение движений, тонические движения, жевание, глотание, вокализация, изменение ритма и амплитуды дыхательных движений, модификация движений желудка, сокращение матки, сокращение желчного пузыря, изменение диаметра зрачка, давления крови, частоты пульса, саливация, повышение концентрации сахара в крови, дефекация, пилоэрекция, изменение температуры тела, sniffing, настораживание, изменение пищевого поведения, сексуальное и агрессивное поведение [см. 340; 384]. Большинство описанных феноменов было свойственно как корковой области, так и миндалине. При разрушении структур лимбической системы наблюдаются различные поведенческие эффекты: изменение эмоциональности, памяти, торможение или фасилитация ответов [486]. Ясно, что перечисленные эффекты означают изменение всего поведения, функционирования организма в целом. Следует отметить, что приведенный выше перечень значительно сокращен. При суммировании результатов исследований разных авторов только один эффект в этом ряду — агрессивное поведение — может быть представлен таблицей феноменов, занимающей семь страниц [см. 30].

А. И. Лакомкин [123; 124] и другие исследователи, оценивая попытки конструирования «карт» поведенческих актов при стимуляции лимбических структур, приходят к выводу, что их составление в большинстве случаев оканчивается неудачами, а имеющиеся карты имеют очень относительную ценность. Стимуляция различных локусов может приводить к реализации однотипного поведения, а стимуляция одних и тех же — к появлению резко отличных форм поведения.

Сходная ситуация складывается и при рассмотрении не только лимбической системы в целом, но и отдельной ее структуры — гиппокампа. На основании феноменов, получаемых при стимуляции и разрушении, гиппокамп рассматривается как область обонятельных воспоминаний, детектор временных параметров, меха-

низм оценки ошибок, детектор прагматической неопределенности; он связывается с эмоциональными функциями, пищедобывательным и питьевым поведением, страхом и яростью, висцеральными функциями, регуляцией мотиваций, сенсорным анализом, ориентировочным рефлексом и вниманием, генерацией произвольных движений, обучением и памятью [63]. О. С. Виноградова отмечает в связи с этим: «Нет такой реакции, которую при достаточной изобретательности и настойчивости экспериментатора нельзя было бы вызвать с гиппокампа и связанных с ним структур» [63, с. 82].

Структуры лимбической системы не являются уникальными продуцентами феноменов. При исследовании базальных ганглиев авторы, изучающие регуляцию движений, обнаруживают у них свойства, указывающие на участие в этом процессе, специалисты в области сенсорной физиологии связывают функцию базальных ганглиев с анализом афферентной информации, психологи — с организацией поведения, причем не обязательно двигательного; кроме того, базальным ганглиям приписывается роль в процессах узнавания, мотивационных процессах и т. д. [412].

Таким образом, если при изучении сенсорных и моторных корковых структур возникают затруднения с локализацией «специфических функций» в соответствующих областях, то при переходе к стимуляции и разрушению различных подкорковых структур, как правило, обнаруживаются изменения большинства, если не всех, параметров функционирования организма, и даже выделение специфических функций становится проблематичным.

Выявление того или иного эффекта при разрушении или раздражении определенной структуры мозга зависит, конечно, не только от установки экспериментатора, но и от целого ряда объективных факторов, которые будут рассмотрены ниже.

Известно, что в значительной степени эффекты раздражения зависят от параметров стимулирующего тока [359; 366]. Однако изменение эффектов стимуляции данного локуса может иметь место и при постоянных параметрах стимуляции. Ни одна точка моторной коры, как отмечал К. С. Лешли, не дает одних и тех же движений при ее стимуляции в течение нескольких дней. В связи с этим он заключает: «Видимая специфичность точек в данное время — выражение временной физиологической организации» [128, с. 164]. В. Райз и Е. С. Хофф также подчеркивают, что «функциональная топография возбудимой коры должна быть выражена не только в терминах пространства, но и времени» [477, р. 447]. Такой вывод может распространяться и на другие мозговые образования (см. выше [123, 124]).

С чем может быть связано изменение эффекта стимуляции данного локуса при постоянстве параметров стимулирующего тока? Еще А. А. Ухтомский [193] заметил, что движение конечности, которое возникает при раздражении определенной точки моторной коры, может и не появляться, если животное подготавливается к акту дефекации. В последнее время факты, указывающие на зависимость эффекта стимуляции от поведения животного, полу-

чены при раздражении латерального гипоталамуса. Показано, что в ситуации, проводящей реализацию животным оборонительного поведения, стимуляция латерального гипоталамуса усиливала оборонительное поведение, а когда та же обстановка после обучения приобретала «пищевое значение», стимуляция латерального гипоталамуса вызывала инструментальное пищедобывательное поведение [157]. Таким образом, непостоянство эффектов стимуляции данного локуса может определяться наличием у бодрствующего животного той или иной мотивации, реализацией им того или иного поведения.

Эффекты стимуляции зависят также от индивидуальных особенностей. Известно, что раздражение одних и тех же участков мозга у разных индивидов дает различный эффект [см. 320]. Наблюдается значительная межиндивидуальная вариативность функциональной топографии моторной коры [126; 477], эффектов, вызываемых стимуляцией глубоких структур [286]. Эти данные не вызывают удивления, если учесть, что в зависимости от специфики индивидуального развития, особенно ранних его этапов, функциональная топография, например величина области представительства конечности в коре, может существенно изменяться [516].

Влияние индивидуального опыта обнаруживается и при разрушении структур. Показано, что зрительные дифференцировки после разрушения зрительной коры лучше выполняются крысами, если до операции они обучались другим видам зрительного различения [352]. Удаление различных структур (wulst у птиц, дорсальной коры у черепах) мало отражается на поведении животных, имевших длительный опыт обучения экстраполяционным задачам, и приводит к существенным нарушениям поведения при отсутствии такого опыта [419]. Разрушение гиппокампа по-разному влияет на способность к обучению в зависимости от того, на какой стадии становления оборонительного поведения было произведено разрушение [487].

Эффекты стимуляции и разрушения в значительной степени определяются тем, на каком этапе онтогенеза эти воздействия производятся [347; 475; 487]. При различно локализованных поражениях мозга у ребенка и взрослого человека могут наблюдаться одни и те же симптомы, и, наоборот, одинаково локализованные поражения могут привести к совершенно различной симптоматической картине [69]. Несмотря на многочисленные подобные данные, некоторые авторы отрицают влияние возраста на эффекты разрушения структур [см. 380; 461; 519]. В действительности же «возрастное влияние» может обнаруживаться или нет в зависимости от целого ряда причин.

При разрушении различных структур влияние возраста животного может сказываться в разной степени [353]. Существенным оказывается также возраст, в котором следует тестировать поведение при разрушении разных структур [519], выбор тестируемой формы поведения [610]. Наконец, проявление возрастного эффекта зависит от вида животных [440; 475].

Таким образом, данные исследований указывают, что возраст животного влияет на последствия удаления структур, хотя это влияние может проявляться или нет или проявляться по-разному, в зависимости от того, какая структура удалена, какие формы поведения или вид животных исследуются.

Совершенно очевидна зависимость последствий разрушения и раздражения мозга у взрослых животных от их положения в эволюционном ряду [92; 134; 137; 538].

Если у низших млекопитающих при раздражении моторной коры возникают довольно грубые движения в крупных сочленениях, то у обезьян выявляются значительно более тонкие, особенно дистальных частей конечностей; легко вызываются движения пальцев рук и ног. Разрушение передних отделов мозга вызывает у человека полный и стойкий паралич, у собак — паралич, претерпевающий обратное развитие, у птиц не обнаруживается изменений движений. Разрушение задних отделов коры у человека приводит к глубокому нарушению отдельных форм чувствительности, у собак — к нарушению «реакций на экстероцептивные стимулы» и не изменяет ориентирования у птиц. Таким образом, видовая история, как и индивидуальная, оказывает влияние на последствия раздражений и удалений различных областей коры. Дефицит, возникающий после удаления, возрастает в эволюционном ряду.

На основании анализа данных, указывающих на зависимость эффектов раздражения и разрушения мозговых структур от целого ряда факторов, можно сделать вывод, что роль данной структуры в обеспечении поведения различна у животных разных видов, у отдельных животных одного вида и у животного на разных этапах его индивидуального развития, и при реализации им различных поведенческих актов.

Кроме разрушения и раздражения, для изучения отдельных структур мозга используются методики функционального блока, из которых наиболее продуктивным является метод охлаждения структур, разработанный Тренделенбургом [277], дающий возможность повторного локального и обратимого продуцирования дисфункций. Этот метод позволяет исследовать изменение функционирования организма в момент, непосредственно следующий за нетравмирующим «выключением» структуры, т. е. в ситуации отсутствия тех компенсаторных перестроек, которые имеют место после разрушений. Наконец, в этом случае появляется уникальная возможность изучить различия в активности одних и тех же нейронов до, во время и после выключения определенной области мозга.

Несмотря на все эти преимущества, применение метода локального охлаждения хотя и привело к уточнению целого ряда уже имеющихся представлений о функционировании мозга, но в целом не дало фактов, новизна которых соответствовала бы возможностям и преимуществам метода, т. к. набор выявленных феноменов опять-таки был задан исходными представлениями об отправлении

структурами сенсорных, моторных или других специфических функций. В результате таких исследований были сделаны выводы о влиянии зрительной коры на латеральное коленчатое тело в процессе обработки зрительной информации; нисходящем контроле соматических путей; тормозном контроле, осуществляемом мозжечковой корой над ядрами мозжечка; участии мозжечка в генерации движений путем фазических и тонических влияний на кору и т. д. [см. 277].

Существенно отличаются от работ этого направления исследования Н. Ю. Беленкова с сотрудниками [39], которые использовали метод локального охлаждения для изучения функционирования мозга с позиций системного подхода. Они обнаружили, что при холодовом отключении височной области коры кошки имеет место полное нарушение поведения: голодые животные не едят мясо, даже вложенное в рот, не изменяют поведения при появлении собаки или мыши, не реализуют пищедобывательное поведение как при звуковом, так и при световом пусковом стимуле. При выключении зрительной коры также отмечено нарушение поведения в целом: как и при отключении височной, нарушается «анализ» и зрительных, и слуховых стимулов. Серьезно «страдают» движения. Кошки пошатываются при ходьбе, у них отмечается атаксия. Как и при разрушении моторной коры, в наибольшей степени расстраиваются локальные, точностные движения передних лап. При отключении сенсомоторной коры отмечается нарушение пищедобывательного поведения, локомоции, зрительно контролируемого поведения.

На основании этих результатов Н. Ю. Беленков делает справедливое заключение: отмеченные нарушения не могут быть объяснены выпадением или расстройством «специфической функции» данной области. Каждая область включается в организацию целостного поведения, разных его сторон.

1.2. Исследование отдельных областей мозга методом регистрации активности нейронов

Методы разрушения и раздражения оставались до начала 50-х годов основными в изучении мозга. Однако с появлением новых методических возможностей у исследователей мозга постепенно сформировалось убеждение, что «реальная физиология мозга может быть построена только на основании изучения активности нервной системы» [541, р. 447].

Представление об отграничении различными областями мозга специфических функций в значительной степени определило проблемы и методы нейрофизиологии. Согласно этому представлению, началось исследование связи характеристик реакций¹ нейронов сенсорных структур с параметрами стимулов, а моторных — с параметрами движений. Причем отмечалось, что «исследовать про-

¹ Термин «реакция», «ответ на стимул» используется здесь только в методиче-

извольные движения надо у бодрствующих животных, тогда как изучать сенсорные системы можно у наркотизированных животных» [240, с. 25]. В соответствии с этой позицией изучение активности нейронов сенсорных структур производилось (во всяком случае, до последнего времени) в основном на препаратах. В многочисленных исследованиях такого рода была установлена зависимость реакций нейронов разных уровней слуховой, зрительной, соматической, обонятельной «систем» от параметров модальностеспецифического стимула. Однако уже в аналитических экспериментах было обнаружено, что нейроны сенсорных «систем» отвечают и на неспецифические стимулы, хотя характеристики ответов на специфические и неспецифические стимулы могут различаться [245; 417; 439; 476 и др.]. Реакции на сенсорные (соматические, звуковые, зрительные) стимулы появляются не только в сенсорных структурах, но и в моторной коре [482; 285]. Более того, оказалось, что нейроны моторной коры могут иметь локальные дирекционально- и ориентационно-избирательные зрительные рецептивные поля и отвечать на сложные звуковые паттерны видоспецифической вокализации [122; 335; 526].

На неспецифические стимулы отвечали не все нейроны. Известно, однако, что полисенсорность нейронов увеличивается в результате целого ряда воздействий: поляризации и тетанизации коры, применения электрокожного или другого болевого стимула, подведения к нейрону биологически активных веществ, хлоралозового наркоза и др. [38; 68; 165]. Например, у кошек под хлоралозовым наркозом почти все нейроны моторной коры отвечают на соматические, звуковые и зрительные стимулы [68].

При переходе от аналитического эксперимента к изучению даже элементарного поведенческого акта типа «стимул—реакция» сразу обнаруживается, что поведенчески значимый стимул вызывает активации нейронов во всех областях мозга. Об этом свидетельствуют материалы исследований, посвященных анализу нейронной активности в процессе выработки и реализации условного рефлекса. Реакции на условный стимул появляются не только у нейронов структур, проекционных по отношению к подкрепляющему или условному стимулам, но и в «незаинтересованных» областях коры, в ретикулярной формации, в структурах лимбической системы, в гипоталамусе, спинном мозге [240; 282; 290; 399; 561; 504].

При регистрации активности нейронов моторных структур (моторная кора, мозжечок и т. д.), как правило, изучается зависимость этой активности от разных характеристик движения: сила, скорость, направление, величина нагрузки на движущуюся конечность, латеральность конечности относительно регистрируемого локуса, точностный или баллистический характер движения

ском смысле: для изложения данных, полученных в результате процедуры нанесения стимулов и последующего анализа изменений активности, связанных во времени со стимулами.

и т. д. Ответ на стимул определенной модальности появляется у нейронов многих, если не всех, структур мозга. Также и активации нейронов, связанные с движением, присущи не только нейронам «моторных» структур. Они характерны для нейронов лобной, зрительной и других областей коры, гиппокампа, гипоталамуса, ретикулярной формации, базальных ганглиев и других структур [250; 251; 253; 311; 508; 509].

Таким образом, феномены, позволяющие авторам связывать активность данной области с постулируемыми процессами «обработки информации» или «регуляции движений», обнаруживаются при изучении не только сенсорных и не только моторных структур соответственно, но и самых разных областей мозга.

К общемозговым характеристикам активности нейронов также относится зависимость от цели поведения паттерна активации или самого ее наличия. Показано, что ответ нейронов «проекционных» и «непроекционных» областей коры, гиппокампа, ретикулярной формации, спинного мозга и других структур на неизменный по физическим параметрам стимул изменяется при привлечении к нему внимания, изменении его поведенческой значимости [6; 225; 279; 515; 535].

Активации нейронов различных областей мозга, появляющиеся при предъявлении пускового для поведенческого акта стимула, не только зависят от поведенческого значения стимула, но и возникают в этих областях синхронно [12; 456]. Это позволяет сделать вывод об участии нейронов различных центральных областей мозга во всех стадиях формирования и реализации поведенческого акта [186; 214; 222].

Несмотря на наличие общемозговых закономерностей, между структурами имеются и существенные различия по критерию участия составляющих эти структуры нейронов в обеспечении поведения. Ранее нами были проанализированы различия в отношении активации нейронов сенсомоторной и зрительной областей коры к разворачиванию системных механизмов условного и безусловного оборонительных поведенческих актов [6; 7]. Эти данные затем были сопоставлены с результатами, полученными при анализе активности нейронов ретикулярной формации в тех же поведенческих актах [230]. Оказалось, что число нейронов, активирующихся в условном акте, отличалось от числа активирующихся в безусловном в зрительной коре и ретикулярной формации; их числа были равны в сенсомоторной коре. Процентное распределение нейронов, участвующих в отдельных системных процессах (структура интеграции), также изменялось в зависимости от исследованных областей. Оказалась различной для них и степень сходства интеграции, определявшаяся как отношение количества нейронов, одинаково используемых в интеграции двух актов, к общему числу активирующихся нейронов: степень сходства была максимальной в сенсомоторной коре, минимальной в зрительной. Ретикулярная формация занимала промежуточное положение. Оценивая эти данные как указание на несомненные различия

участия нейронов разных структур в обеспечении поведения, следует, однако, учесть, что использованная в приведенных выше экспериментах методика (акты типа «стимул—реакция») не позволяет фиксировать реальные приспособительные результаты поведения и выделить функциональные системы, с обеспечением которых связана активность нейронов.

В настоящее время имеется много работ, посвященных анализу активности нейронов различных областей мозга у животных, реализующих приспособительное, как правило, пищедобывательное, поведение. Для нас особый интерес представляют данные, по которым можно судить о различиях связи активности нейронов моторной и сенсорных (в особенности зрительной) областей коры с поведением. Но здесь складывается парадоксальная ситуация. Именно потому, что авторы подходят к нейронам этих областей как к выполняющим различные (моторные и сенсорные) функции в поведении, различия в отношении нейронов данных областей к целостному поведению трудно извлечь из материалов литературы. Дело заключается в том, что если с позиции представления о механизмах поведения как о реализации сенсорных и моторных процессов подобный подход к анализу активности нейронов может казаться оправданным, то с точки зрения системного подхода для выявления различий роли отдельных областей мозга в обеспечении поведения необходимо исследовать специфические системные процессы организации активности нейронов в поведенческих актах, направленных на достижение конкретных приспособительных результатов, связь активности различно локализованных нейронов с реализацией целостных функциональных систем. Таким образом, системный анализ данных, полученных при регистрации активности нейронов в поведении, затруднен потому, что *поведение в большинстве работ является не специальным объектом исследования, а используется лишь как методический прием*. При изучении нейронов моторных структур оно необходимо, как уже отмечалось, чтобы получить то или иное произвольное движение, с которым можно сопоставить активность нейронов. А при изучении сенсорных структур — для того, чтобы фиксировать внимание, состояние животного при стимуляции, фиксировать положение глаза для стабилизации условий стимуляции [429; 430; 431].

В исследованиях подобного рода может быть изучена связь активности нейронов конкретной структуры только с предполагаемой функцией; возможная связь других нейронов с той же функцией и связь активности одного и того же нейрона с другими функциями, а главное, само существование изучаемой функции остаются принципиально непроверяемыми [221]. Ясно, что при различных подходах к анализу активности нейронов, зависящих от локализации регистрируемого локуса, сопоставление данных, полученных при исследовании активности нейронов моторной и сенсорных областей коры с целью выявления специфики связи этой активности с реализацией целостных функциональных систем, оказывается затруднительным.

Рассматривая проблему сопоставления свойств активности различных областей мозга в поведении, Э. Э. Фетц [325] подчеркивает ограниченность подхода, при котором разные области мозга исследуются в различных условиях и роль данной области изучается только в связи с определенной функцией. Он считает, что направлением будущих исследований должно быть изучение активности «различных областей в одном и том же поведении» [325, р. 521]. Это условие является необходимым, но недостаточным. Даже в одном и том же поведении активность нейронов сенсорных структур может сопоставляться с изменениями среды, а моторных — с движениями. Следовательно, необходимо еще сопоставление связи активности нейронов разных структур с одними и теми же параметрами изменения соотношения организма и среды.

В настоящее время имеются лишь единичные исследования активности корковых нейронов, в которых проводилось такое сопоставление. Так, в работе А. С. Батуева с соавторами [37] на основании сравнения свойств активаций нейронов моторной и лобной областей коры выявлено, что нейроны моторной области коры наиболее активны в течение пускового этапа, их активации не связаны с местоположением сигнала, а активации нейронов лобной области зависят от местоположения условного сигнала, направления предстоящего движения, эффективности его выполнения.

Следует отметить, однако, что различия в активности нейронов отдельных областей коры, выявляемые в одном поведении, могут не обнаруживаться в другом. Например, А. П. Георгопулос с соавторами [336] не нашли принципиальных различий в связи активности нейронов поля 4 и 6 обезьян с этапами реализации целенаправленного поведения, а Б. Коби и Р. Портер [296] в другой экспериментальной ситуации обнаружили существенные различия. Таким образом, для выявления закономерных различий между областями сопоставление активности составляющих эти области нейронов, по-видимому, следует производить, используя разнообразные формы поведения.

Анализ данных, полученных в результате регистрации активности нейронов, структур, относительно функции которых нет определенного мнения, обнаруживает ситуацию, в значительной степени напоминающую описанную выше при обсуждении данных, полученных в экспериментах с разрушением и стимуляцией интегративных структур. При исследовании активности структуры с «неочевидной» функцией результаты экспериментов сильно зависят от исходной концептуальной установки [378]. Разные авторы, в зависимости от исходных позиций, связывают одну и ту же область с разными функциями. Как отмечал Ю. Хюваринен [379], «традиционно физиологические исследования коры мозга разделялись на две части: изучение сенсорных систем и изучение моторных систем. Эта дихотомия сказывается и на изучении задней парietальной коры. В. Б. Маунткастл с соавторами (1975) и Дж. С. Линч с соавторами (1977) считают, что нейроны задней

парietальной коры действуют как командная система для осуществления движений в экстраперсональном пространстве, в то время как К. Робинсон с соавторами [1978] рассматривают все функции области 7 как сенсорные» [379, р. 166].

Еще более разнообразные функции приписываются префронтальной коре. Разные авторы на основании изучения активности ее нейронов в поведении приходят к выводу о реализации ею следующих функций: обработка сенсорной информации, оценка ситуации и значения стимула, моторный контроль, мотивационные влияния, внимание, память, организация временной структуры поведения, поведенческая интеграция, регуляция ориентировочного рефлекса [83; 254; 333; 342; 390; 545].

При изучении активности нейронов глубоких структур, например ретикулярной формации, в зависимости от того, с чем сопоставляется активность нейронов, авторы выявляют ее связь с движением глаз, ушей, мелкими движениями тела, локомоцией, обонянием, слухом, зрением, дыханием, страхом, болью, привыканием, агрессивным поведением и др., причем связь с совершенно различными функциями демонстрируется в одних и тех же стереотаксических координатах. При суммировании чисел нейронов, отвечающих за разные функции, получается величина, значительно превышающая 100% [508; 509; 510]. Аналогичная ситуация складывается при изучении активности нейронов базальных ганглиев [484].

Произвол в изучении сложных структур, объясняющийся отсутствием жестких исходных представлений об их функциях, имеет и положительные стороны. Результаты исследования этих структур с очевидностью демонстрируют невозможность однозначно связать активность нейронов данной структуры с отдельными параметрами соотношения организма и среды. Эта активность оказывается сопоставимой с реализацией целостного поведения. Особенно четко связь активности нейронов именно с целостными поведенческими актами была продемонстрирована исследованиями группы Дж. Б. Ренка [323; 471], а также Ю. В. Гринченко с соавторами [80]. Активации, появляющиеся при реализации определенного поведения, обнаружены и у нейронов зрительной, соматосенсорной и моторной областей коры [77; 150; 195; 196; 217], обонятельной луковицы [107].

Связь активаций нейронов с целостными поведенческими актами и отражение в активности нейронов различных структур ряда «общемозговых» закономерностей не говорит об эквипотенциальной роли этих структур в поведении. Выше уже отмечались различия ряда характеристик участия нейронов сенсорных и моторных областей мозга в обеспечении поведения. Такие различия обнаруживаются и при анализе данных, полученных при изучении сложных структур. Так, для гиппокампа можно считать характерным наличие нейронов «места» [452; 453]. Хотя такие нейроны обнаруживаются и в гипоталамусе [229], и в различных корковых областях, но в этих структурах они единичны, а в полях CA1,

САЗ и FD гиппокампа, как считает Дж. О'Киф [453], составляют большинство клеток.

Исследование активности нейронов гипоталамуса и орбито-фронтальной коры в пищедобывательном поведении показало очевидную избирательность активаций многих нейронов в отношении определенного вида пищи [482; 483; 530]. Такая избирательность показана и для нейронов хвостатого ядра [448], и для нейронов коры [78]. Но опять-таки если в гипоталамусе свойство избирательности присуще многим нейронам, то в коре оно отмечено лишь у двух из 90 проанализированных клеток.

При исследовании мозга человека также обнаруживаются как общие для различных подкорковых структур характеристики участия нейронов в поведении (например, наличие «опережающих настроечных» активаций), так и выраженная специфика активности нейронов отдельных образований при реализации одних и тех же функциональных тестов [160].

1.3. Общемозговое и специфическое в функционировании отдельных областей мозга: феномены и трактовки

Анализ данных литературы показывает, что наиболее определенными являются представления о связи моторных структур с реализацией движений, а сенсорных — с обработкой сенсорной информации. Однако появление или нарушение движений и сенсорный дефицит — обшемозговые феномены, выявляющиеся при раздражении и разрушении многих структур мозга, хотя отдельные характеристики этих феноменов при воздействии на разные области могут различаться. Реализация движений нарушается при разрушении или функциональном выключении не только моторной, но и других областей коры, в том числе зрительной. Движения, причем довольно сложные, наблюдаются при стимуляции не только моторной, но и других, в том числе сенсорных, областей коры. При разрушении сенсорных структур может быть сохранена или восстановлена способность к дифференцированию не только простых, но и сложных паттернов (тонкие тактильные дифференцировки, зрительное опознание фигур и т. д.). Если удаление зрительных структур не означает потерю возможности осуществления зрительно направляемого поведения, то их интактность не означает сохранение этой возможности. Зрительный дефицит наблюдается и при разрушении или функциональном выключении «незрительных» структур, в том числе моторной коры, в условиях сохранности геникуло- и экстрагеникулостриарных образований. Специфический сенсорный дефицит является лишь одной из характеристик нарушения целостного поведения, имеющего место при разрушении сенсорных структур. Эти нарушения обнаруживаются после разрушения зрительной коры и в условиях исключения контакта организма со зрительной средой. С другой стороны, нарушения поведения после разрушения зрительной коры могут

иметь место и при сохранении возможности зрительной дискриминации паттернов.

При стимуляции и разрушении различных подкорковых структур мозга выявляются изменения большинства, если не всех, параметров функционирования организма, поэтому не только локализация, но даже выделение какой-либо определенной специфической функции становится проблематичным.

Несмотря на то что при анализе конкретных видов поведения обнаруживаются обшемозговые феномены, каждый из которых является следствием удаления, раздражения или функционального выключения различных областей мозга, отчетливо выделяется также превалирующая, характерная именно для поражения данной области симптоматика, которая оказывается в определенной степени возрастающей в эволюционном ряду, локализованной и соответствующей топической организации этой области.

Эффекты раздражения или удаления данной структуры зависят от наличия у животного той или иной мотивации; обстановки эксперимента; поведения, реализуемого животным; индивидуальных особенностей; положения животного в эволюционном ряду. Таким образом, индивидуальная и видовая история оказывают влияние на последствия раздражения и удаления структур. Роль данной структуры мозга в обеспечении поведения у животных разных видов, у разных животных одного вида и у одного и того же животного на разных этапах его индивидуального развития и при реализации этим животным разных поведенческих актов различна.

Возможность получения при изучении функционирования мозга обшемозговых феноменов и вместе с тем очевидная специфичность симптоматики при поражении определенных областей мозга требуют объяснения.

Можно было бы полагать, что наличие обшемозговых феноменов при удалениях обусловлено фактором раневой поверхности, диашизом, дегенерацией (в том числе транснейрональной) и т. д., а при стимуляции — активацией многих областей мозга. Однако обшемозговые феномены выявляются и при функциональном отключении мозговых структур, а также при регистрации активности нейронов. Во Введении отмечалось, что термин «функция» может обозначать два разных понятия. Попытки локализации моторных, сенсорных (например, зрительной) функций определялись тем, что традиционно авторами использовались первое из этих понятий, в соответствии с которыми функция — специфическое проявление определенного нервного субстрата. Поэтому очевидным путем решения первой проблемы — «общего» в функционировании мозга — была разработка представления о том, что, кроме главной, специфической функции, данная область может отправлять и другую или другие функции, т. е. афферентные корковые области не строго сенсорные, а эфферентные не полностью моторные [558], стриарная кора не только зрительная, гигантопирамидное поле не только моторное [201]. Такое решение

проблемы находилось в тесной логической связи с пониманием механизмов компенсации, имеющей место при поражении отдельных областей мозга.

Одним из наиболее известных объяснений возможности восстановления данной функции при разрушении специфичной по отношению к этой функции области или нарушения этой функции при разрушении «неспецифических» областей было представление о том, «что в коре полушарий, кроме специальных областей разных анализаторов, имеются еще, так сказать, запасные элементы их, рассеянные по всей массе полушарий» [148, с. 330]. Казалось бы, это представление подтверждается и морфологически, например обнаружением прямых путей от сетчатки и латерального колленчатого тела не только к зрительной, но и к моторной, слуховой областям коры [86; 191], или наличием в составе пирамидного тракта волокон не только из прецентральной, но и из лобной, теменной, затылочной и височной областей коры [85].

Еще в 1935 г., критически анализируя представление о рассеянных элементах, П. К. Анохин четко сформулировал проблему следующим образом: «... происходит ли компенсация за счет рассеянных элементов или вся оставшаяся масса мозга, какими бы элементами она ни располагалась, принимает участие и достигает компенсации потерянной функции» [23, с. 76]. На основании имевшихся в то время экспериментальных данных П. К. Анохин пришел к выводу о правильности второй точки зрения. Существующие в настоящее время концепции и данные, касающиеся проблемы восстановления после повреждений мозга, подтверждают этот вывод. При поражении мозга происходит не переход выполнения утраченной специфической функции к «неспецифическим» областям, а такая перестройка «объединенной мозговой системы», которая обуславливает возможность адаптивной модификации целостного поведения, изменения набора способов достижения результатов [39; 343; 391; 519].

Такое представление о компенсации согласуется с системным пониманием функции как достижения результата системы, осуществляемого организацией активности элементов самой разной анатомической принадлежности в рамках общемозговых системных процессов. С этой точки зрения существуют не особые зрительные или моторные функции, которые могут быть более или менее строго локализованы, а специальные характеристики целостной функциональной системы, описывающие зависимость реализации этой системы от свойств зрительной среды или параметров совершаемых движений соответственно. В рамках такого представления общемозговые феномены могут быть поняты следующим образом. Изменение характеристик реализации одной и той же (по критерию достигаемого результата) функциональной системы при воздействии на многие области мозга объясняется участием этих областей в обеспечении достижения результата системы. Рассмотрение реализации данной функциональной системы со стороны контакта организма и среды или со стороны совершаемых движе-

ний приводит к выявлению общих для разных областей мозга феноменов — сенсорный дефицит или изменение двигательных характеристик реализации системы.

Вторая проблема — «специфического» в функционировании отдельных областей мозга — может быть рассмотрена с двух сторон: нейроморфологической (аналитической) и системной. П. К. Анохин отмечал [23], что если мы при раздражении какого-либо участка коры получаем тот или иной моторный эффект, а при разрушении — нарушение движений или при удалении зрительной коры — потерю зрения, — это не говорит о том, что мы стимулировали или исключили центр моторной или зрительной функции. Это свидетельствует лишь о перерыве циркуляции импульса в определенных звеньях, и ни о чем больше, хотя такие данные и могут помочь невропатологу диагностировать очаг разрушения. Автор указывал также, что если даже при раздражении сетчатки в зрительной коре возникают колебания, отличные от таковых в других областях, «то это говорит только о том, что зрительная область имеет более интимное, более близкое отношение к прохождению светового импульса, чем другие области» [23, с. 67].

В последнее время выдвигаются точки зрения, которые соответствуют представлению о специфике сенсорной или моторной симптоматики как о специфике нейроморфологической. Так, У. Наута и М. Фейртраг [144] считают, что некоторые структуры в нервной системе имеют такое «расположение», которое склоняет к определению их как «сенсорных» (например, латеральное колленчатое тело), а другие, находящиеся на расстоянии не очень большого числа переключений от мотонейронов, заманчиво назвать «моторными». И это «единственный способ разумного использования данных терминов» [144, с. 101, 102]. Таким образом, нейроморфологическое объяснение специфики симптоматики является, во всяком случае для сенсорных и моторных областей, довольно простым, основывающимся на различии морфологических связей отдельных областей мозга. Специфика симптоматики, свидетельствуя в пользу зависимости проявления того или иного симптома от особенностей морфологических связей пораженного (или стимулируемого) участка мозга, не дает, однако, прямого ответа на вопрос о роли различных областей в обеспечении поведения, в «выполнении целостной функции организма» [15]. Необходимым условием для получения такого ответа, т. е. для рассмотрения проблемы специфического с системной точки зрения, является исследование активности нейронов различных областей мозга в поведении.

1.4. Исследование активности нейронов в поведении и их системной специализации как путь решения проблемы различия роли отдельных областей мозга в обеспечении поведения

Анализ имеющихся данных литературы показывает, что активации, связанные с изменением среды и движениями, появляются у нейронов практически всех областей мозга. Паттерн и само наличие активаций нейронов зависят от поведенческого значения пускового стимула. Нейроны различных областей мозга синхронно вовлекаются во все процессы организации и реализации поведенческого акта. Таким образом, общемозговые феномены выявляются и при изучении нейрональной активности. Отражение в активности нейронов общемозговых закономерностей не говорит об эквивалентности структур, которым принадлежат эти нейроны. Данные литературы свидетельствуют о том, что организация активности нейронов различных структур в поведении различается по целому ряду характеристик. Эти различия указывают на существование специфики роли отдельных областей мозга в обеспечении поведения. Однако при анализе активности нейронов в поведении их активации сопоставляются с теми или иными параметрами целостного соотношения организма и среды, в зависимости от представлений автора о специфической функции той области, где локализованы данные нейроны. Естественно, в наибольшей степени этот подход выражен при исследовании областей с очевидными функциями: сенсорных и моторных структур. В таких экспериментах решение проблемы специфики роли данной области в обеспечении поведения в целом имеет уже перед экспериментом: участие в организации движений или обработке информации, т. е. в процессах, которые рассматриваются с точки зрения традиционных представлений как механизмы поведения. При этом активации нейронов моторной коры сопоставляются с особенностями движений, а сенсорных областей — с теми или иными изменениями среды. С точки зрения теории функциональных систем поведение осуществляется за счет реализации функциональных, а не сенсорных или моторных систем. Поэтому использование данных литературы для целей системного анализа специфики участия нейронов отдельных областей мозга в обеспечении целостного поведения оказывается затруднительным. Таким образом, для системного анализа проблемы специфического в функционировании мозга исследование активности нейронов различных областей в поведении — необходимое, но недостаточное условие.

Подход к анализу фактов постоянной связи активности отдельных нейронов с будущими событиями (результатами), наступление которых обеспечивают активации этих нейронов, с позиций представления о функции как достижении результата функциональной системы, позволил В. Б. Швыркову [216; 218; 220; 221] сформулировать системную концепцию специализации нейронов. В рамках этой концепции специализация нейрона рассматривает-

ся как его участие в системе, осуществляющей соответствующую функцию. Постоянная связь активности отдельных нейронов с определенными формами активности организма означает принадлежность нейронов разным системам и позволяет говорить о системоспецифичности * нейронов. Данные, полученные при анализе активности нейронов в поведении, а также аргументы, приведенные автором, дают основания для утверждения, что системная принадлежность нейронов постоянна.

Из концепции системоспецифичности следует, что активность нейрона в поведении — показатель его вовлечения в конкретную функциональную систему. Поэтому по активности нейрона можно судить об извлечении данной системы из памяти. Поскольку системоспецифичность нейрона означает его участие в обеспечении качественно специфического соотношения организма со средой — результата, постольку роль данной области мозга в обеспечении поведения может быть определена путем выявления того набора систем, по отношению к которым специфичны нейроны данной области. Следовательно, системное решение проблемы специфического в функционировании мозга может быть получено в результате исследования системоспецифичности нейронов центральных и периферических структур.

Проведенное обсуждение показывает, что эффекты раздражения и разрушения данной структуры зависят от ее морфологических связей и от истории формирования поведения. Основываясь на концепции системоспецифичности, можно предположить, что морфологические связи и история формирования поведения — факторы, определяющие роль структуры в обеспечении поведения через детерминацию системоспецифичности нейронов. Иначе говоря, от этих факторов зависит системоспецифичность нейронов, а от того, по отношению к каким системам они специфичны, зависит роль структуры в обеспечении поведения. С этой точки зрения анализ детерминант системоспецифичности нейронов является необходимым компонентом решения проблемы специфического в функционировании мозга.

Выше рассматривались данные, полученные при исследовании центральных структур мозга. Однако для ответа на вопрос, сформулированный во Введении, необходимо сопоставление роли в обеспечении поведения не только нейронов различных центральных структур, но также центральных и периферических нейронов.

С точки зрения традиционного подхода, сенсорные элементы рассматриваются как преобразователи различных видов энергии в электрические сигналы, несущие нервным центрам информацию о действующем агенте. В связи с этим вопросы о периферических элементах сводятся обычно к выяснению механизмов реализации

* В зависимости от контекста данный термин используется автором как указание на постоянство принадлежности нейрона конкретной системе, в более широком смысле: для обозначения такого свойства нейронов, как специализация относительно функциональных систем.

функций: правил «периферического кодирования» или обработки информации, передаваемой в ЦНС.

Четкая зависимость активности периферических сенсорных элементов от параметров стимула — очевидный феномен, который подтверждается и нашими экспериментами. Однако в рамках представления о «единстве центра и периферии» активность периферических сенсорных элементов должна быть рассмотрена не просто как ответ на то или иное воздействие, а как активность, обеспечивающая реализацию тех или иных систем. Представление о том, что «воспринимающие периферические аппараты и рабочие ответные органы составляют вместе с центральной нервной системой динамическое единство» [23, с. 64], было одним из центральных пунктов теории, выдвинутой П. К. Анохиным в 1935 г. Это единство достигается в той или иной функциональной системе, с необходимостью достижения результата которой связана активность центральных и периферических элементов. Важно подчеркнуть, что даже сама идея функциональной системы о том, что «в каждый данный момент динамически складывается широкая система из разнородных образований, *все части которой* (курсив мой. — Ю. А.) содействуют получению определенного полезного результата», возникла именно при анализе проблемы центра и периферии в физиологии нервной деятельности [26, с. 114, 221].

Следовательно, системный подход к изучению роли периферических нейронов в обеспечении поведения делает правомерной постановку вопроса о том, по отношению к каким системам периферические нейроны специфичны, диктуя в связи с этим необходимость анализа активности периферических, как и центральных, нейронов при реализации функциональных систем, направленных на достижение определенных приспособительных результатов.

1.5. Иерархия систем

Постановка проблемы сопоставления роли центральных и периферических структур в обеспечении разных функций, как правило, приводит авторов к введению понятий об уровнях организации поведения, регуляции движения, обработки информации, с одной стороны, уровнях нервной системы — с другой, и к сопоставлению этих уровней.

Анализ проблемы роли различных структурных образований в целостном функционировании организма и в рамках теории функциональных систем привел к формулировке принципа иерархии систем. «В связи с вопросом структурного состава системы возникает... вопрос об иерархии систем, который становится в последние годы все более и более актуальным, — писал П. К. Анохин, — мы никогда не имеем по-настоящему изолированные функциональные системы организма, можно только с дидактической целью выбрать определенную систему, обеспечивающую какой-то результат на данном уровне иерархии систем» [22, с. 37]. С этих позиций при сопоставлении системоспецифичности

центральных и периферических нейронов необходимо не просто изучение их активности в поведении, но с учетом иерархической организации поведения. Чтобы использовать иерархический подход как инструмент для сопоставления системоспецифичности центральных и периферических нейронов, необходимо вначале проанализировать представление об иерархии, существующее в рамках этого далеко не гомогенного подхода, используемого авторами, находящимися на самых разных методологических позициях.

Принцип иерархии относится к числу «основных принципов системного исследования» [53] и находит широкое применение в современной науке в самых разных областях естественнонаучного и теоретического исследования: кибернетике, биохимии, генетике, биологии развития, физиологии, психологии [см. 11]. Можно было бы ожидать, что широкое использование этого принципа как необходимого инструмента исследования приведет к его глубокой разработке. Однако, характеризуя положение с разработкой принципов иерархической организации систем, П. К. Анохин был вынужден заключить, что «современная естественнонаучная и философская литература ограничивается лишь простой констатацией факта наличия субсистем («малые системы») и суперсистем («большие системы») без попытки вскрыть конкретные механизмы их консолидации в целом организме» [21, с. 111]. К такому же выводу приходят М. Месарович с соавторами [139].

Почему же, несмотря на всеобщее признание важности разработки проблемы иерархии, прогресс в этой области в целом настолько невелик, что оказываются возможными подобные выводы? Это обусловлено несколькими причинами и, по-видимому, в первую очередь историей формирования иерархических представлений.

Понятие об иерархичности имеет по меньшей мере 5000-летнюю историю [554]. Сам же термин «иерархия» начал использоваться в науке более 100 лет назад для обозначения «иерархии наук» [Комте, 1854], «иерархии патологических состояний» [Вирхов, 1858], «иерархии нервных центров» [Джексон, 1881], а после 1900 г. — уже многими авторами при анализе физических, биологических и социальных систем [Стерн, Вейс, Берталанфи, Джерард, Новикофф и мн. др.] [552].

Таким образом, история бытового использования данного понятия является, безусловно, значительно более длительной, чем его научная разработка. Как отмечал К. К. Платонов [151], в истории человечества под иерархией понимали прежде всего субординационные отношения между молодыми и старшими в племени и затем — подчинение низших по чину или другим признакам высшим. Подобное, хотя и отражавшее реальные отношения в обществе людей, так сказать, «племенное» представление об иерархии было привнесено и в науку, в частности в теорию систем. Ярким примером использования такого подхода в научном исследовании может служить обширный круг работ, посвященных изучению складывающихся в группах отношений, носящих характер

доминирования-подчинения или исследования, в которых под иерархической организацией поведения понимается «предпочтительность», «большая сила» одного поведения по сравнению с другим или другими [308; 374]. Если для решения части задач, которые ставят авторы работ такого рода, указанное представление может считаться оправданным, то, как нам кажется, одинаковый подход к отношениям, складывающимся между людьми в обществе или животными в стаде, и к отношениям между различными биохимическими, физиологическими процессами, поведенческими системами и даже морфологическими образованиями является проявлением упрощенного понимания иерархии как совершенно очевидных отношений высших и низших, главенствующих и подчиненных. Тем не менее, именно такое понимание иерархии свойственно многим авторам, разрабатывающим иерархические представления.

На основании подробного обзора работ, в которых применяется иерархический принцип, Д. Уилсон [554] делает вывод о том, что многие авторы используют его имплицитно. Очевидно, что подобное использование любых представлений обуславливает их смутный и ненаучный характер [59]. Использование таким образом представлений об иерархии в значительной мере определяет бытовой характер понимания иерархии как отношений между высшим и низшим, главенствующим и подчиненным, решающим и исполняющим, управляющим и управляемым.

В последнее время некоторые авторы отказываются от подобного понимания иерархии. Так, И. В. Круть считает, что понятие «системной иерархии принципиально отличается от иерархий в церковном, этологическом или кибернетическом смысле, где речь идет о прерогативах и превосходстве одних индивидов над другими или о системах управления» [117, с. 31]. М. Бунге [283] и Л. Л. Уайт с соавторами [553] подчеркивают, что, в то время как общепринятое понимание иерархии требует отношений доминирования-подчинения между уровнями или постулирования управляющих и управляемых уровней, для самого представления об иерархических уровнях эти отношения не являются обязательными. Иерархия может быть определена как «набор (ряд) упорядоченно организованных уровней» [553, р. VII]. Одним из направлений разработки иерархических представлений, отвергнувшим принцип доминирования или управления «субординированных систем» какой-либо системой или «центром», является развитая в рамках системного подхода концепция гетерархических² функциональных структур [62; 74; 536; 547]. В настоящее время эта концепция, во-первых, вместо «диктаторского» управления низших уровней высшими рассматривает «коалиционное» объедине-

² Исходно термин «гетерархия» (власть чужестранцев), предложенный в 1945 г. У. С. Мак-Каллоком, применялся для обозначения «распределенного управления» [172], т. е. вместо единого управляющего центра предполагалось наличие многих.

ние высших и низших уровней в единую систему действия. Во-вторых, вместо представления о структурах низшего уровня, отвечающих на инструкции структур высшего уровня, вводится представление о том, что соотношение со средой, имеющееся на высшем уровне, воспроизводится и на низшем, но на «языке» низшего уровня. То есть каждый уровень соотносится со средой в рамках целостного соотношения организма и среды, но со специфическими для каждого уровня свойствами среды [536].

С нашей точки зрения, гетерархический подход в его современном виде является более последовательно системным, чем иерархический в общепринятом понимании. Гетерархическое понимание уровневой организации систем согласуется с представлением, развитым в теории функциональных систем, согласно которому результат поведенческого акта достигается за счет взаимодействия систем, составляющих иерархию, за счет «контакта результатов» систем разного иерархического уровня [22]. Положительно характеризуя гетерархический подход, отметим, однако, что далее мы будем продолжать использовать термин «иерархия», так как, во-первых, отношения доминирования-подчинения не обязательно включаются в иерархические представления, и, во-вторых, для автора, придерживающегося методологических позиций теории функциональной системы, существенно то, что П. К. Анохин назвал концепцию, обладающую всеми положительными чертами гетерархических представлений, концепцией иерархии функциональных систем [21; 22]. Но, употребляя термин «иерархия», мы будем иметь в виду многоуровневую «коалиционную» или «кооперационную» иерархию взаимодействия, а не иерархию доминирования и управления.

Очевидное соответствие этапов формирования нервной системы и функций организма может вести к прямому сопоставлению уровнево ранжированных «функций» с отдельными образованиями («уровнями») нервной системы, т. е. к морфологизации иерархии. Морфологизация иерархии свойственна с теми или иными оговорками многим концепциям, развиваемым как авторами, анализирующими проблему иерархических уровней в терминах «вход—выход», «сенсорное—моторное», так и авторами, решающими вопросы организации поведения и движения с точки зрения теории управления, требующей обязательного выделения управляющих и управляемых субстратов.

Еще Дж. Х. Джексон [381] выделял в соответствии с иерархией движений иерархию нервных центров. Он считал, что на всех уровнях представлены все мышцы, но количество и разнообразие движений возрастает снизу вверх. Активность высших уровней сопоставлялась с психическими процессами, характеризующимися как формирование «образа движения».

В этологии морфологизируется целостный поведенческий континуум. Н. Тинберген [532] утверждает, что развертывание поведения от наиболее сложных appetentных форм до консумматорного акта обеспечивается последовательным включением цент-

ров ЦНС от высших до низших. Функциональность, а не «ограниченная анатомическая локализация» центров в тинберговской схеме иерархической организации поведения, подчеркиваемая некоторыми авторами [529], относится только к вариативности форм appetentной фазы, так как при анализе механизмов реализации поведения оказывается, что центры обладают признаками анатомических образований: импульсы идут от высшего центра к низшему, причем низшие центры консумматорного поведения располагаются в спинном мозге, а appetentное поведение вызывается центрами, находящимися в гипоталамусе [531, р. 311].

Морфологизация крайне выражена в концепции П. Вейса [551]: имеет место не только сопоставление определенного поведения или движения с определенными структурами, но и само выделение уровней иерархии основано на морфологии.

Е. А. Седов [171] считает, что разграничение иерархических уровней сформировалось в чисто субстанциональном аспекте, но соответствие градаций субстанциональных и функциональных уровней не проявляется как всеобщий закон. М. И. Сетров [176], характеризуя различные виды иерархий, отмечает, что физиологическая иерархия не обязательно соответствует морфологической. Однако принятие этого положения не означает отказ от морфологизации иерархии при переходе от общетеоретических положений к конкретным механизмам поведения. Л. фон Берталанфи, анализируя соотношение морфологии и иерархии физиологических процессов, приходит к заключению, что «организм не может быть сведен к единственной иерархии, полностью описываемой в морфологических терминах» [266, р. 42]. Тем не менее иерархические уровни организации движения по Берталанфи [266] не отличаются по принципу их выделения от уровней в концепции Вейса.

Морфологизации подвергаются не только иерархии движений или поведения, но и обучения. Так, например, иерархия процессов обучения: 1 — классическое обусловливание, 2 — инструментальное, 3 — латентное обучение сопоставляется с иерархией уровней нервной системы: уровень 1 — ствольные структуры, 2 — подкорковые структуры и уровень 3 — кора соответственно [276].

С нашей точки зрения, морфологизация иерархии предопределена традиционным пониманием функции и, как следствие, сопоставлением с уровнями нервной системы соответствующим образом иерархизированных специфических функций, каждая из которых рассматривается как отправление определенной или определенных структур: регуляция простых рефлекторных и сложных произвольных движений, периферическое кодирование и центральная интеграция информации и т. д. Конструирование на базе подобных функций иерархической организации поведения неизбежно ведет к морфологизации ее уровней. Ясно, что для системного анализа отношений различных структур мозга к иерархической организации поведения принципиальным становится вопрос об уровнях, которыми она представлена.

Анализ литературы показывает, что общепринятые критерии для выделения уровней иерархии отсутствуют. Характеризуя эту проблему, К. У. М. Смит [513] отмечает, что о ней можно сказать словами Августина, относящимися к определению понятия «время»: «Пока меня никто не спрашивает, я знаю; будучи спрошен — не знаю». Возможность выделения иерархий по разным основаниям является особенностью, присущей универсуму [117], поэтому возражения может вызывать не эта возможность сама по себе, а ее «генерализация», т. е. использование критериев для выделения уровней иерархии без специального обоснования.

Существенной характеристикой иерархического подхода, определяющей, казалось бы, логическую правомерность помещения на разные уровни иерархии совершенно разных процессов, например, периферического кодирования или организации поведения, является подчеркивание специфики иерархических уровней. Поскольку специфичность законов функционирования на разных уровнях представляется очевидной, постольку акцент на специфике, присущий концепции структурных³ уровней, присутствует в работах многих авторов [61; 108; 115]. Направление основного внимания на специфику иерархических уровней объясняется и тем, что существующее наряду со структурными уровнями представление об уровнях организации значительно менее разработано и понятие организации еще не определено однозначно [2]⁴. Сам же термин «уровень организации» подвергается критике именно за отвлечение внимания от специфики уровней [115].

Анализ специфических свойств отдельных иерархических уровней, безусловно, полезен для решения многих вопросов, сформулированных в терминах конкретных дисциплин, для разработки методологии системного подхода. Однако учет только специфики уровней является неоправданным упрощением. Концепция иерархии П. К. Анохина позволяет одновременно учесть и специфические, и изоморфные свойства различных иерархических уровней. Он считал совершенно верным положение о том, что с каждым иерархическим уровнем связаны специфические качественные характеристики, но мы не продвигаемся глубоко в анализе уровней, беря только специфику. Рассмотрение общепсихологических закономерностей зарождения и развития жизни прицело П. К. Анохина к выводу об универсальности принципов функционирования, реализующихся на разных уровнях иерархии [21, с. 109]. Эта универсальность состоит в том, что иерархия функций организма представляет собой *иерархию функциональных систем, причем все функциональные системы независимо от иерархического уровня*

³ В связи с традиционностью естественнонаучного понимания структуры как структуры материализованной [168], подчеркнем, что при методологических разработках общей теории систем под структурой понимается устойчивая связь и отношения между элементами, законы их функционирования.

⁴ В общем смысле понятие организации предлагается определить как ту «степень упорядоченности действительности, для которой уже имеют место системы» [117, с. 30].

имеют одну и ту же функциональную архитектуру, в которой результат является доминирующим фактором [22, с. 39]. Следовательно, изоморфность уровней заключается в том, что они представлены функциональными системами, причем системообразующим фактором для всех этих систем независимо от иерархического уровня является результат. Специфичность же функциональных систем разного уровня состоит, с точки зрения П. К. Анохина, в качественно различном «заполнении» их системных механизмов [21; 22; 24]. Специфичность заполнения, в свою очередь, связана с различиями «дробности» среды, с которой соотносится организм на разных иерархических уровнях.

Следовательно, при системном подходе к исследованию роли в обеспечении поведения образований, принадлежащих к различным уровням нервной системы, речь должна идти не об иерархии специальных периферических и центральных процессов и механизмов, а об иерархии функциональных систем. Специфика роли центральных и периферических образований в обеспечении иерархически организованного поведения может быть, следовательно, выявлена при анализе специфичности нейронов этих образований по отношению к функциональным системам разного иерархического уровня.

Выше мы приводили свободное от субординационного элемента общее определение иерархии, данное Л. Л. Уайтом и соавторами: набор (ряд) упорядоченно организованных уровней [553]. После того как стало ясно, что иерархическая организация поведения представляет собой иерархию функциональных взаимодействующих систем, остается ответить на вопрос, что значит «упорядоченная организация» этих систем? Иначе говоря, каким образом они «ранжированы» в целостном поведении?

В настоящее время вряд ли может вызывать сомнение то, что ответ на этот вопрос должен быть сформулирован в рамках развивающего традиции эволюционного анализа иерархических уровней исторического подхода [103], который квалифицируется как наиболее общий методологический принцип современного научного познания [71], необходимый компонент системного исследования [13; 174].

Идея иерархического порядка, являющаяся стержневым понятием в системном анализе, выражает суть процесса развития, который предполагает иерархичность строения системы [163, с. 24]. Я. А. Пономарев [156] считает закон трансформации этапов развития системы в структурные уровни ее организации одним из ведущих принципов развития; изучение явления с позиций уровневого подхода, основывающегося на историческом анализе, в настоящее время может быть оценено как высшая ступень научного познания.

Формирование новых иерархических уровней в процессе развития не отменяет предыдущих [47]. Новые уровни сосуществуют вместе с ними, но не вступают с предыдущими уровнями в отношения доминирования-подчинения. М. Бунге [283] считает, что

более новый, т. е. произошедший из предыдущего, уровень означает не «главный» или «верховный», а более «поздний». Происхождение и продолжающееся существование этого уровня зависит от существования «старого» уровня. Между новыми и старыми уровнями складываются отношения взаимодействия или «сосредоточения функций» — по терминологии М. И. Сетрова [175], с точки зрения которого каждая новая из них, соответствующая новому уровню, всегда остается частью уже имевшейся более общей функции. Это значит, что в прогрессивном развитии каждая новая функция служит другой, более общей.

Исторический анализ иерархии, понимаемой как иерархия функциональных систем, по нашему мнению, с необходимостью приводит к представлению об уровневой организации поведения как об организации функциональных систем, связанных историей своего происхождения. Для обозначения совокупности систем (как сформированных в прошлом, так и вновь образованных в процессе усложнения поведения), реализуемых на каком-либо отрезке поведения, В. Б. Швырков предложил понятие «состояние субъекта поведения», понимая под этим всю совокупность функциональных систем, из которых состоит память данного организма.

С позиций исторического подхода можно ответить на вопрос о том, что значит «упорядоченная организация» функциональных систем разного иерархического уровня. Упорядоченная — значит определяющаяся историей формирования систем.

В заключение выделим положения, которыми мы будем руководствоваться, применяя иерархический анализ.

1. Под иерархией будет пониматься многоуровневая коалиционная иерархия взаимодействия, а не доминирования и управления.

2. Под иерархией будет пониматься иерархия функциональных систем, а не специальных центральных и периферических процессов и механизмов.

3. Под упорядоченной организацией уровней иерархии в целостном поведении будет пониматься исторически обусловленное ранжирование функциональных систем.

* * *

Подводя итог проведенному обсуждению, отметим, что основным его результатом является новая формулировка проблемы специфического в функционировании мозга и выдвижение следующих положений, проверка которых может рассматриваться как путь решения этой проблемы. Роль определенной структуры мозга в обеспечении поведения обусловлена тем, по отношению к каким функциональным системам специфичны ее нейроны. Системоспецифичность нейронов, в свою очередь, определяется морфологическими связями структуры и историей формирования поведения. В соответствии с этим общая задача исследований, результаты которых будут изложены далее, состояла в том, чтобы на основании сопоставления особенностей организации активности нейро-

нов центральных и периферических структур в различных поведенческих актах определить, по отношению к каким системам эти нейроны специфичны, а также выяснить зависимость их системоспецифичности от морфологических связей структуры и истории формирования поведения.

Выделим из представлений, изложенных выше, те, которые мы рассматривали как ключевые для решения поставленной задачи.

Под *функцией* понимается достижение полезного приспособительного эффекта в соотношении организма и среды, т. е. конкретного результата функциональной системы. *Функциональная система* — это динамическая организация активности избирательно вовлеченных элементов различной анатомической принадлежности, взаимодействие которых приобретает характер взаимодействия в обеспечении полезного для организма результата. Достижение приспособительного результата в процессе соотношения *предметной среды и организма как целого* обеспечивается организацией активности организма в поведенческом акте, который может быть выделен как отрезок поведенческого континуума (континуума результатов) от одного результата до другого. Поведенческий акт реализуется как *иерархия систем*, причем все функциональные системы независимо от уровня организации имеют принципиально одну и ту же функциональную архитектуру, в которой результат является доминирующим фактором. Вовлечение нейрона в обеспечение достижения результата поведенческого акта определяется тем, входит ли в состав поведенческого акта система, по отношению к которой данный нейрон специфичен. *Системоспецифичность* или *системная специализация* нейрона означает постоянную принадлежность данного нейрона конкретной функциональной системе, т. е. его участие в системе, осуществляющей соответствующую функцию.

В рамках традиционного подхода к анализу специфического в функционировании мозга наиболее полно разработаны представления о функциях «обработки информации о среде», «сенсорного анализа» и «регуляции движений». Особенно многочисленны исследования, посвященные изучению функций моторной (регуляция движения) и зрительной (обработка зрительной информации) областей коры. Эти структуры и были выбраны нами в качестве основных объектов для исследования активности центральных нейронов. Подход с позиций системоспецифичности к анализу роли в обеспечении поведения именно этих наиболее «ясных» структур, связываемых в рамках традиционного подхода с реализацией сенсорных и моторных специфических функций, может, с нашей точки зрения, максимально подчеркнуть различия этих подходов и тем самым способствовать их последовательному развитию.

Зрительная и моторная области коры были выбраны как основные локусы для регистрации и на основании морфологических данных. В то время как границы между различными полями коры у кроликов, которые были основным объектом наших экспери-

ментов, нечетки и определяются в литературе неоднозначно, гигантоклеточное поле прецентральной области и стриарная область выделяются отчетливо и могут быть уверенно гомологизированы: моторная область коры — с полем 4, а зрительная — с полем 17 [54; 82; 386]. Известно также, что в пределах всего класса млекопитающих гомологии полей новой коры имеют чрезвычайно условный характер, за исключением именно полей 4 и 17 [200].

Если сравнение зрительной и моторной областей коры показывает, что они являются морфологически полярными корковыми структурами, то границы между моторными и соматосенсорными отделами сенсомоторной⁵ коры кролика нечетки. В наших экспериментах исследовалась в основном часть сенсомоторной коры, лежащая впереди от брегмы, которая классифицируется Х. Ганглофом и М. Монье [334], С. М. Блинковым с соавторами [54] и М. О. Гуревичем с соавторами [82] как моторная кора (СМ), прецентральное гигантопирамидное поле. Регистрация активности нейронов моторной коры производилась в антеролатеральном ее участке, при стимуляции которого у бодрствующих и наркотизированных кроликов отмечаются движение нижней челюсти, лицевых мышц и глотательные движения [125; 161; 522]. Кроме того, в главах 3 и 4 представлены результаты, полученные при регистрации активности нейронов в отделе коры, расположенном позади брегмы и классифицируемом как CSI [334], в котором обнаружено региональное распределение нейронов, имеющих рецептивные поля на голове, туловище и конечностях [60].

В главе 2 представлены результаты, полученные при регистрации активности нейронов мезенцефалической ретикулярной формации.

Что касается периферических элементов, выбор в качестве объектов регистрации тригеминального мезенцефалического ядра, лучевого и зрительного нервов определялся конкретными задачами соответствующих серий экспериментов.

⁵ С. Н. Вулси [558] предложил обозначать моторные области как моторносенсорные, а соматосенсорные как сенсомоторные. Однако в настоящее время эта классификация используется далеко не всегда даже применительно к приматам. Что касается работ, выполненных на животных с менее четкой границей между указанными областями, авторы этих работ называют, как правило, сенсомоторными и те области мозга крыс, кошек и в особенности кроликов, которые считаются соматосенсорными, и те, которые рассматриваются как моторные, и участки мозга, относящиеся к зонам перекрытия полей 3 и 4 [29; 39; 56; 68; 122; 198; 241].

АКТИВНОСТЬ ЦЕНТРАЛЬНЫХ И ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ НЕЙРОНОВ В ПОВЕДЕНЧЕСКОМ АКТЕ И ЕГО ИЕРАРХИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ

2.1. Иерархическая организация систем в поведенческом акте захвата пищи

Перед тем как сопоставить отношение к иерархической организации поведения активности центральных и периферических нейронов, следовало сначала проанализировать с точки зрения иерархического подхода поведенческий акт, на модели которого предполагалось провести это сопоставление.

В качестве экспериментальной модели был использован поведенческий акт захвата пищи, являющийся общим актом для пищедобывательного поведения различной сложности.

Мягко фиксированным за лапы кроликам подавали куски моркови, надетые на подвижной штифт (рис. 1а, 1) специального устройства. В исходном положении пища находилась на недостижимом для кролика расстоянии. Пищу подавали в том случае, когда кролик занимал требуемое исходное положение (рис. 1, а). Вначале такой, казалось бы, простой акт требовал довольно много времени: кролик дожидался, пока подаваемый штифт завершит движение, опускал голову и продвигал ее вперед, совершал движения головой вблизи моркови или застыл на несколько секунд, часто обнюхивал пищу, затем в несколько попыток добивался ее захвата. Через несколько (3—10) «тренировок» поведение существенно автоматизировалось: кролик быстро приближал голову к моркови и без многократных «пристрочечных» движений совмещал ротовое отверстие с пищей и захватывал ее. Движение головы к месту, где должна была оказаться морковь, начиналось до остановки штифта (рис. 1, б). Визуально последовательные акты почти не отличались друг от друга. На этом этапе обучение заканчивалось и переходили к экспериментам с регистрацией движений и активности мышц. Хронические эксперименты проведены на семи кроликах.

Момент достижения результата пищедобывательного акта определяли посредством регистрации шумов, возникающих при захвате кроликом пищи, с помощью контактного микрофона, регистрировавшего также и звуки, сопровождающие подачу пищи (см. рис. 1, А). Щелчок, синхронный с включением подающего устройства, и шум подачи штифта наряду с видом приближающейся моркови, служили пусковым сигналом к реализации акта.

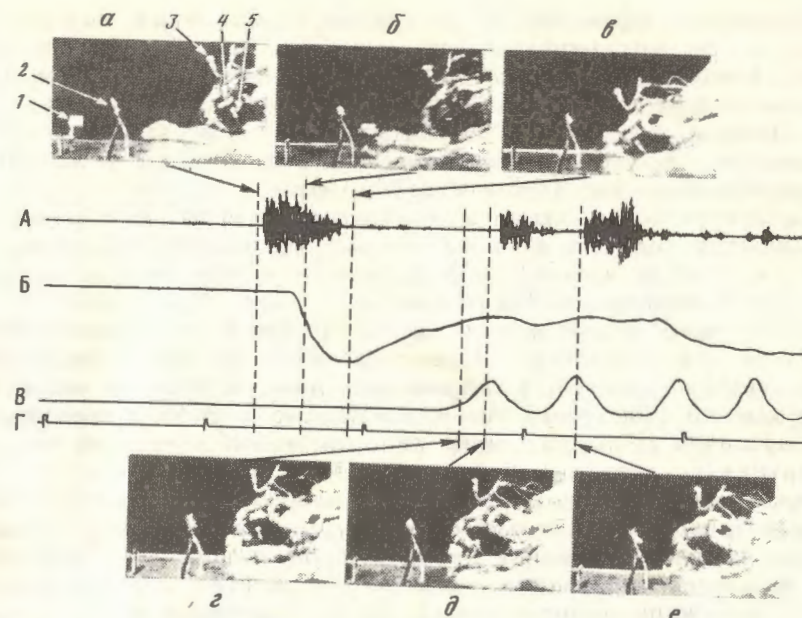


Рис. 1. Регистрация двигательных компонентов акта захвата пищи с помощью синхронных кино- и фотоэлектрической записи

А — запись шумов, возникающих при подаче пищи (слева) и ее захвате (справа); Б — запись движений головы (отклонение пера вниз — быстрая фаза движения, вверх — медленная; между ними соответствующий прекращению движения головы горизонтальный участок кривой — «плато»); В — запись вертикальной составляющей движений нижней челюсти (опусканию челюсти соответствует смещение пера вверх); Г — отметка времени на записи, соответствующие кинокадру, от которого проведена шкала. Изображение на б размыто в связи с большой скоростью движения; на в, соответствующем «плато», — изображение четкое. На нижних кадрах следует обратить внимание на расстояние между ФЭП (4) и ИС (5). Непосредственно после д достигается максимальное открывание рта и происходит первый захват пищи; после е, соответствующего второму захвату, развивается грызение

Движения нижней челюсти регистрировали с помощью разработанной нами методики бесконтактной фотоэлектрической регистрации отдельных составляющих движений нижней челюсти [9].

Движение головы регистрировали с помощью фотоэлектрической пластинки, помещенной около подающего пищу устройства (рис. 1, а, 2). На черепе укреплялся источник света (рис. 1, а, 3), приближение и удаление которого от фотоэлектрической пластинки отмечалось по изменению ее ЭДС (рис. 1, Б). В части опытов производили синхронную кинорегистрацию движений (рис. 1, а—е). Скорость съемки — 32 кадра в секунду.

Электрическую активность ременной, глубокой части собственной жевательной мышцы (СЖ), двубрюшной, челюстно-подъязычной и латеральной крыловидной мышцы отводили посредством

биполярных проволочных электродов, вживляемых внутримышечно по модифицированной методике Дж. В. Басмаджана и Г. Стеко [262]. При выборе мышц для регистрации и при введении электродов руководствовались описаниями топографии шейных и жевательных мышц кролика и результатами анатомических и электромиографических исследований роли этих мышц в обеспечении движения [см. 10].

Электрическую активность мышц, отметки движений головы и нижней челюсти, а также отметку «достижения результата» (захват пищи зубами) регистрировали с помощью восьмиканального полиграфа «Нихон-Коден».

Строение челюстного аппарата грызунов и зайцеобразных обуславливает у них четкое разделение процессов грызения и жевания [см. 10]. Без движений нижняя челюсть занимает достаточно фиксированное положение покоя. В этом положении у кроликов режущие концы нижних резцов находятся позади верхних в контакте или отделены небольшой щелью от малой пары задних верхних резцов. Нижняя челюсть располагается симметрично относительно сагиттальной плоскости. При грызущих движениях челюсть движется вниз и вперед до тех пор, пока нижние и верхние резцы не совместятся конец к концу. Затем нижние резцы скользят позади верхних и челюсть возвращается в исходное положение. Латеральные движения во время грызения у кроликов отсутствуют. После грызения совершаются транспортные движения, в результате которых кусочки пищи попадают на коренные зубы; нижняя челюсть производит значительное движение назад для совмещения поверхностей нижних и верхних коренных зубов, и начинается собственно жевание [257].

Как показал анализ кинематограмм, первым компонентом акта захвата пищи был быстрый наклон головы вниз и вперед (рис. 1, б). Движение начиналось еще во время смещения штифта и иногда заканчивалось раньше полной его остановки. По достижении минимального расстояния между пищей (или местом, где она впоследствии окажется) и головой, движение последней резко замедлялось; при этом на уровне моркови оказывался, как правило, нос животного, а не его рот (рис. 1, в). В некоторых актах морда кролика оказывалась справа или слева, а не прямо перед штифтом. Нижняя челюсть, как правило, не выходила во время этого движения из положения покоя.

Затем в большинстве актов после остановки головы («плато») развивалась следующая фаза акта — фаза медленного движения. Медиана распределения величин плато составляла 40 мс, при интерквартильном интервале варьирования от 30 до 80 мс.

Фаза медленного движения заключалась в открывании рта, одновременно с медленным пристроенным движением головы, при котором ротовое отверстие приближалось к моркови (рис. 1, г). При максимальном в данном акте открывании рта положение головы стабилизировалось и происходил захват пищи (рис. 1, д).

Далее происходило либо грызение захваченного куска и его пережевывание, либо повторение захвата (рис. 1, е).

При рассмотрении иерархии систем пищедобывательного акта как «иерархии результатов» [22] оказывается, таким образом, что конечный результат — контакт зубов с пищей, делающий возможным ее захват, достигается за счет координации следующих субрезультатов: максимальное приближение головы животного к пище, сопоставление с ней ротового отверстия, максимальное в данном акте открывание рта и затем сжатие зубов для собственно захвата пищи.

Руководствуясь основным положением теории функциональных систем о выделении систем по результату и представлением об иерархической организации поведения как иерархии функциональных систем и в соответствии с субрезультатами, «составляющими» результат акта захвата пищи, необходимо выделить следующие подсистемы. Подсистема «быстрого движения к пище» с результатом — максимальное приближение к пище; достижение результата прерывает реализацию данной подсистемы и делает возможным реализацию следующих. Подсистема «медленного движения» с результатом — ориентация ротового отверстия относительно пищи и подсистема «движения нижней челюсти» с результатом — соответствующее по амплитуде размеру пищи открывание рта, необходимое для собственно захвата пищи зубами.

Почему же, выделяя подсистемы по результату, мы называем их по тем движениям, которыми характеризуется их реализация? Одно и то же движение может характеризовать поведенческие акты, направленные на достижение разных результатов, и, наоборот, один и тот же поведенческий акт может быть описан как разные движения. Для врожденных же систем, к которым, несомненно, относится подсистема движения нижней челюсти [129; 169; 375], а также подсистемы, обеспечивающие за счет движений головы контакт с пищевыми объектами, лизание и т. д. [1; 41; 237; 238; 375], характеристики со стороны цели (например, цель жевания пищи — ее измельчение для последующего глотания), среды (ротовая полость) и движений (движения нижней челюсти) оказываются очень тесно связанными. А именно, результат подсистемы достигается в относительно постоянной среде, и достижение этого результата характеризуется достаточно фиксированным репертуаром движений [218]. Поэтому описание таких подсистем в терминах одной из характеристик — движения — оказывается возможным.

Называя вслед за П. К. Анохиным [21; 22] системы, субрезультаты которых составляют результат «большой» системы уровня поведенческого акта захвата пищи, подсистемами, мы не только следуем традиции иерархического подхода в теории функциональных систем, но и выделяем из «грандиозной иерархии систем» [22], безусловно не исчерпывая ее, две принципиально отличающиеся группы: система поведенческого акта захвата пищи и подсистемы. Система акта захвата пищи представляет группу

систем уровня «поведенческого акта», формирование которых, в отличие от группы врожденных субсистем, в процессе индивидуального развития проходит стадию самостоятельного целенаправленного поведенческого акта (см. гл. 8). Названные группы систем располагаются заведомо «выше» (позже) и «ниже» (раньше) соответственно в исторически ранжированном наборе систем, составляющих иерархию систем данного поведенческого акта захвата пищи.

Для выяснения принципов организации субсистем в акте захвата пищи тщательному анализу было подвергнуто соотношение как активности мышц, так и отдельных двигательных компонент данного поведенческого акта.

Нижняя челюсть во время быстрой фазы акта не выходила из положения покоя (за исключением случаев наличия «микрожевок»). Тем не менее при анализе ЭМГ в этом интервале постоянно отмечалась тоническая активация в жевательных мышцах, которая начиналась до или одновременно с началом движения. Подробный анализ полученных нами результатов и данных литературы [см. 10] позволил заключить, что сбалансированный тонус в жевательных мышцах-антагонистах необходим для фиксации нижней челюсти в положении покоя. При этом передние мышцы шеи могут участвовать в обеспечении наклона головы вперед.

При анализе последовательности включения отдельных мышц в обеспечение достижения результата исследуемого поведения мы обнаружили, что эта последовательность изменяется от акта к акту. Тот или иной порядок вовлечения мышц в обеспечение поведения может служить выражением того или иного варианта объединения мышечных элементов для достижения результата, т. е. «степени свободы» системы. Термин «степень свободы» мы употребляем здесь в соответствии с определением П. К. Анохина: для обозначения одного пути достижения результата, который формируется в порядке выбора из многих других возможных путей [23]. Поскольку мы судили о различии степеней свободы системы по активности элементов жевательных и шейной мышц, можно полагать, что эти различия характеризуют различные способы объединения в поведенческом акте захвата пищи выделенных нами субсистем.

Закономерности изменения порядка включения мышц от реализации к реализации мы исследовали методом ранжировок [см. 11]. Для этого каждой мышце присваивали номер, и порядок включения мышц в акте представлялся как комбинация из пяти цифр — «ранжировка». Анализ распределения ранжировок показал, что степени свободы системы оказываются различными, но не любыми. Число реально реализуемых ранжировок меньше теоретически возможного. Степени свободы не равновероятны: существуют предпочтительные и редко реализуемые. Характеристики поведенческого акта (время достижения результата, степень автоматизации) зависят от того, какие степени свободы реализуются данным животным.

Для оценки изменения связи субсистем в процессе реализации поведения использовался динамический анализ степеней свободы системы. Он проводился путем сопоставления коэффициентов вариации времени развертывания последовательных этапов поведенческих актов захвата пищи кроликом и нажатия испытуемым кнопки в ответ на вспышку света [136]. Проведенный анализ позволил выявить общую для животных и человека закономерность: уменьшение вариативности времени реализации последовательных этапов поведенческого акта к моменту достижения результата. Исследование динамики связи движений головы и нижней челюсти кролика и сопоставление полученных данных с данными литературы [см. 10; 11] приводят к следующему заключению. Уменьшение вариативности организации поведенческого акта обеспечивается уменьшением вариативности связи субсистем по мере приближения к конечному результату данного акта. Принцип уменьшения количества степеней свободы по мере приближения к результату характеризует организацию как отдельного поведенческого акта, так и сложного поведения (человека и животных), состоящего из серии актов.

2.2. Активации центральных и периферических нейронов в поведенческом акте захвата пищи как показатель реализации систем разного иерархического уровня

В поведенческом акте захвата пищи регистрировали активность нейронов антеролатеральной части моторной коры (в координатах А 2—4, L 3—5 по атласу Х. Ганглофа и М. Монье [334]), клеток тройничного мезенцефалического ядра (ТМЗ) и рядом расположенных нейронов мезенцефалической ретикулярной формации (РФ).

Клетки ТМЗ — группа монополярных сенсорных нейронов первого порядка, гомологичных периферическим проприоцептивным нейронам спинальных ганглиев. Это единственная группа первичных сенсорных нейронов, локализованная в ЦНС позвоночных. ТМЗ, располагающиеся по краю серого вещества, тянутся узким тяжем клеток от оральной части среднего мозга до уровня моторного ядра тройничного нерва. Клетки ТМЗ посылают периферический отросток к веретенам жевательных мышц, прессорецепторам зубов и, возможно, к некоторым другим рецепторам. Центральные отростки этих нейронов направляются к мотонейронам тригеминального моторного ядра; некоторая часть волокон идет в ядра лицевого, подъязычного, блуждающего нерва, в мозжечок и некоторые другие структуры [40; 81; 130; 260; 301; 369].

Импульсную активность корковых и мезенцефалических нейронов регистрировали стеклянными микроэлектродами со стекловолокон, заполненными 2,5 М раствором КСl, с помощью модифицированного микроманипулятора Ю. В. Гринченко и В. Б. Швыркова [79]. Положение ТМЗ реконструировали по

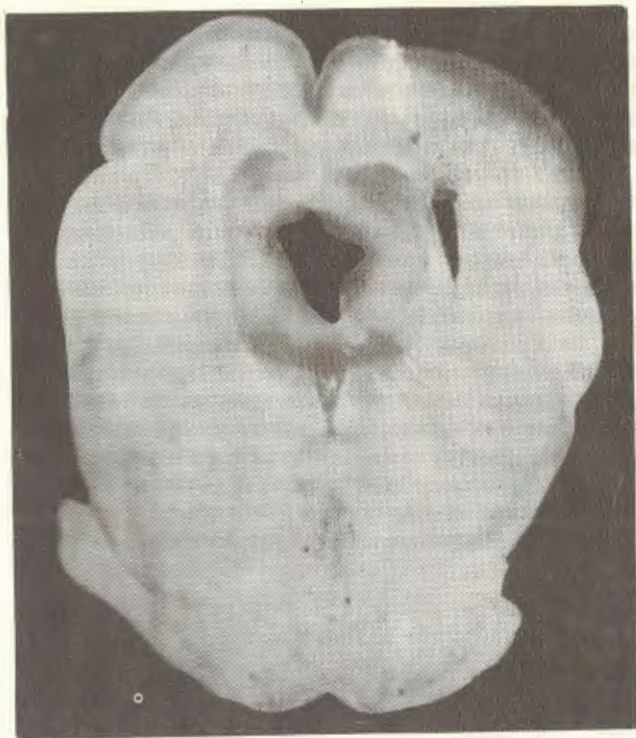


Рис. 2. Локализация электрода в тригеминальном мезенцефалическом ядре
На фото фронтального среза мозга виден след хода электрода: деструкция ткани в области расположения тригеминального мезенцефалического ядра

атласу И. Фифковой и Дж. Маршала [328] и цитоархитектоническому атласу Х. Мэссена и Дж. Ольшевского [425]. Координаты реконструированного участка (P 10—12, H 13, L 1,5—2,5) определяли по стереотаксическому атласу Р. Л. Мак Брайда и У. Р. Клемма [423]. После экспериментов производили морфоконтроль локализации микроэлектродного трека⁶ (рис. 2).

Клетки, регистрировавшиеся в соответствующих координатах, идентифицировались нами как элементы ТМЗ на основе связи их активности с жевательными циклами, а также по наличию ответов на пальпацию жевательных мышц и на прямое раздражение СЖ мышцы [подробнее об идентификации клеток ТМЗ см. 10]. Критериям идентификации отвечала активность шестнадцати мезенцефалических нейронов, которые могли быть классифицированы как афференты веретен. Большинство ТМЗ-нейронов

⁶ Морфоконтроль проведен старшим научным сотрудником Н. Г. Гладкович (Институт ВНД и НФ АН СССР).

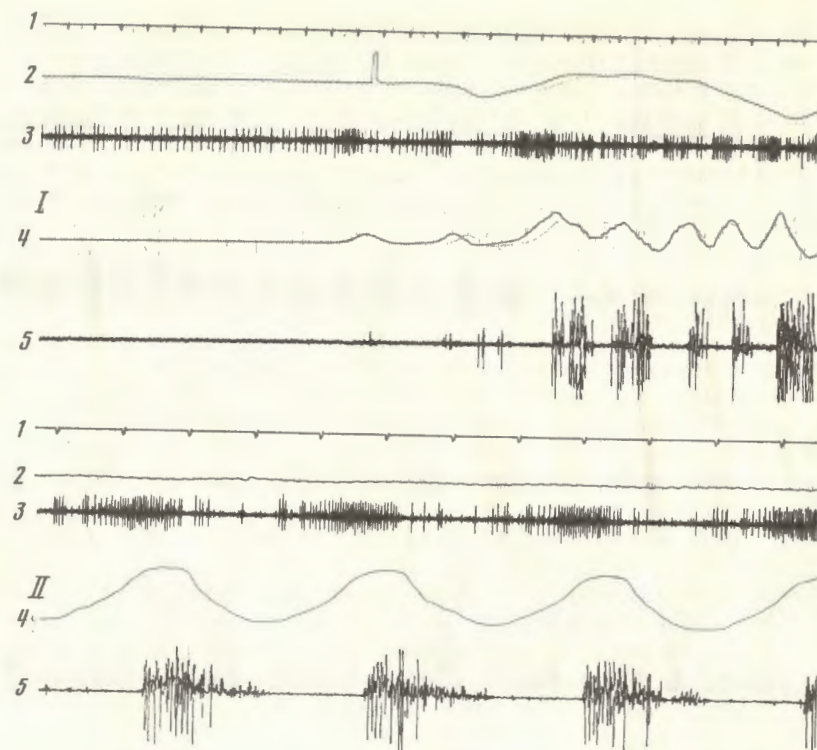


Рис. 3. Нейрон тригеминального мезенцефалического ядра, активирующийся при открывании рта в акте захвата пищи (I) и при регулярном жевании (II)
1 — отметка времени 100 мс, 2 — движения головы, 3 — нейрограмма, 4 — отметка движения нижней челюсти, 5 — ЭМГ мышцы СЖ

активировались в жевательных циклах при открывании рта или при его открывании и закрывании (рис. 3; см. далее рис. 8, 9, 11). Лишь один ТМЗ-нейрон активировался только при закрывании рта (рис. 4). Эти факты согласуются с данными целого ряда экспериментов, авторы которых наряду с выделением преимущественной связи активаций афферентов веретен с фазой растяжения соответствующей мышцы, указывают на возможность появления активаций веретен как мышц конечности [284; 469], так и жевательных мышц⁷ [346; 422] в фазе сокращения этих мышц.

Тот факт, что в принятых нами для регистрации координатах локализовались нейроны ТМЗ, являющиеся афферентами веретен,

⁷ У кошек, в отличие от обезьян [346; 422] и кроликов, активации веретен в фазе сокращения мышцы не обнаружены [297], хотя и у этих животных наблюдается сохранение связанных с открыванием рта активаций ТМЗ-нейронов в начальной фазе ЭМГ-активаций мышц — «поднимателей» челюсти при жевании [523] и при дыхании [306].

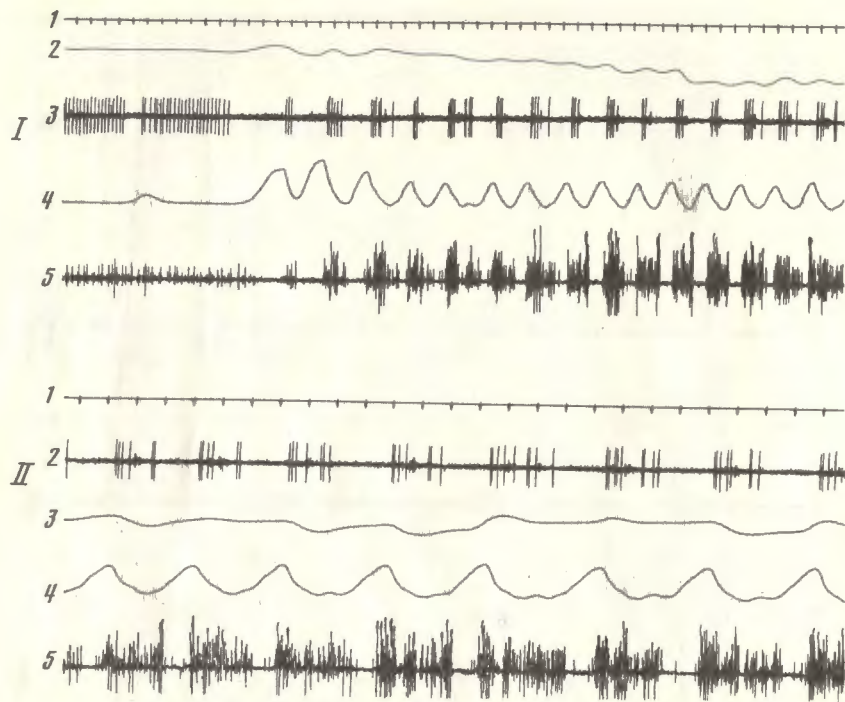


Рис. 4. Нейрон тригеминального мезенцефалического ядра, активирующийся при закрывании рта в акте захвата пищи, поданной экспериментатором с руки (I), и при регулярном жевании (II)

Обозначения 1—5 см. рис. 3

находится в полном соответствии с результатами недавно опубликованных аналитических исследований ТМЗ кролика [460]: в ростральной части ядра, включающей область нашей регистрации, обнаружены только афференты веретен, в каудальной — только механорецептивные единицы.

Импульсная активность, отметки движения головы и нижней челюсти, а также активность СЖ мышцы, регистрируемые с помощью описанных выше методик, и ЭЭГ антеролатеральной области коры записывались на магнитную ленту и после опыта воспроизводились с редукцией скорости в 10 раз на бумагу. В хронических экспериментах на десяти кроликах зарегистрирована активность 103 нейронов: 53 — моторной коры и 50 — среднего мозга.

Из 53 нейронов моторной коры 26 (49 %) и из 34 нейронов РФ 27 (79 %) активировались в поведенческом акте захвата пищи. За активацию во всех сериях экспериментов, проведенных на модели элементарного поведенческого акта захвата пищи, принималось повышение частоты на 50 % и более над «фоновой» частотой. За

фоновую принималась активность в интервале от прекращения жевания до подачи следующей порции пищи. Активации нейронов обеих областей мозга могли быть приурочены к реализации всего пищедобывательного акта (рис. 5, А; сверху) или возникали на других его этапах (рис. 5, Б; 6, снизу). У большинства из активирующихся нейронов моторной коры (17) активации возникали в пищедобывательном поведении при собственно захвате пищи (из них у 14 только при открывании рта и захвате пищи зубами) в стандартном акте захвата и при захвате пищи, поданной экспериментатором с руки, когда животное совершало движение головой вверх, вниз, или вообще вне движений головы, если пища подносилась прямо к ротовому отверстию.

Большинство нейронов РФ активизировались в связи с определенным движением в самых разных поведенческих актах. На рис. 6 снизу дан репрезентативный пример для клеток РФ. Нейрон активировался в связи с опусканием и подъемом головы в разных поведенческих ситуациях: в стандартном акте захвата пищи (а), при «фоновом» движении головы (б) и даже при насильственном опускании и подъеме головы кролика экспериментатором (в), т. е. в ситуации оборонительного поведения. Для сравнения на рис. 5Б представлен нейрон моторной коры, который не активировался при собственно захвате пищи, но разряжался при наклоне головы к пище в стандартном пищедобывательном акте (рис. 5, Б, слева). Однако при наклоне головы к пище, поданной экспериментатором с руки, активация нейрона отсутствовала (рис. 5, Б, справа).

Обнаруженный в наших экспериментах феномен-связь активаций нейронов РФ с определенными движениями в различных поведенческих ситуациях соответствует данным литературы, полученным при регистрации активности нейронов РФ у крыс и кошек [392; 408; 508; 510]. Именно этой связью Дж. М. Сигел [508] объясняет выявленное рядом исследователей участие клеток РФ в реализации множества «сложных поведенческих функций».

Для сопоставления количества нейронов, активирующихся в акте захвата пищи, характеризующимся разными движениями или активирующихся в связи с данным движением, но только в определенной поведенческой ситуации (группа 1), с количеством нейронов, активирующихся в связи с данным движением в разных поведенческих актах (группа 2), были отобраны только те клетки, при регистрации которых, кроме достаточного количества стандартных пищедобывательных актов, отмечались «фоновые» («пищевые» «ориентировочные») движения головы и были проведены тесты. Тесты включали насильственные смещения головы животного экспериментатором и провоцирование нестандартного пищедобывательного поведения: захваты пищи, поданной экспериментатором с руки сверху, снизу, сбоку от морды животного, и пищи, поднесенной непосредственно к ротовому отверстию. Достоверность различий количеств нейронов, относящихся к разным группам, в этой и последующих сериях экспериментов оцени-

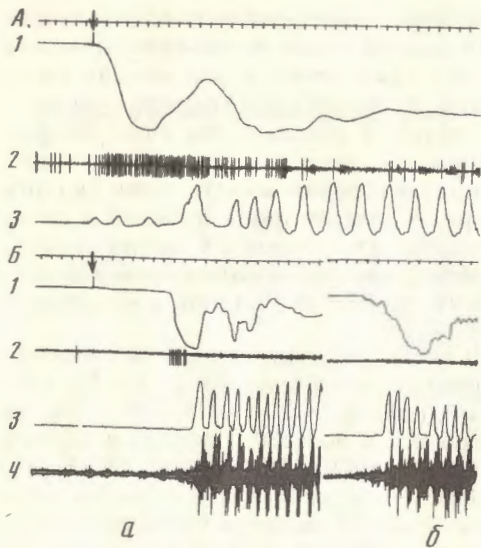
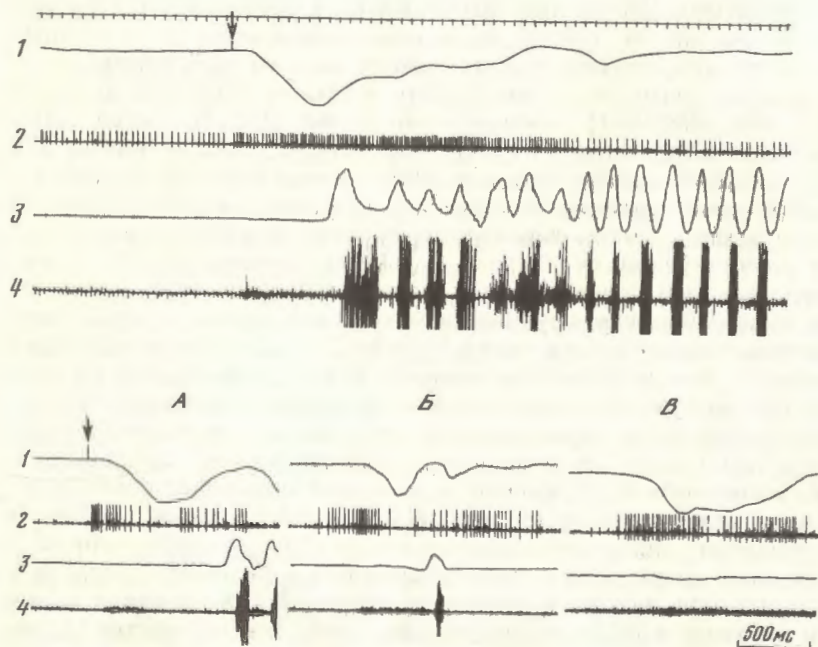


Рис. 5. Связь активности нейронов моторной коры с осуществлением всего поведенческого акта (А) и с отдельным его этапом (Б)

На *Б* слева — «стандартный» акт захвата пищи, справа — захват пищи при подаче ее с руки. 1 — отметка движения головы, 2 — нейрограмма, 3 — отметка движения нижней челюсти, 4 — ЭМГ мышцы СЖ. Отметка времени на *А* — 100 мс, на *Б* — 250 мс. Момент включения подающего устройства отмечен стрелкой

Рис. 6. Связь активности нейронов мезенцефалической ретикулярной формации с осуществлением всего поведенческого акта (сверху) и с отдельными его этапами (снизу)

Снизу: *а* — «стандартный» акт захвата пищи; *б* — «фоновое» и *в* — насильственное движение головы. Обозначения 1—4 см. рис. 5. Отметка времени — 100 мс



валась по критерию χ^2 и точной формуле Фишера. Различия считались достоверными при $p < 0,05$.

Из общего числа активизирующихся в поведении клеток тех нейронов, которые на основании анализа их активности в стандартных актах при различных видах тестирования могли быть классифицированы как относящиеся к первой или второй группе, 19 были в РФ и 15 — в моторной коре. Из них 15 нейронов-РФ и лишь 4 нейрона моторной коры относились ко второй группе (различие достоверно, $p < 0,05$). Подчеркнем, что, хотя большинство нейронов РФ, в отличие от нейронов коры, принадлежали ко второй группе, в этой структуре имелись и клетки, принадлежащие к первой группе. В РФ обезьян также обнаружены нейроны, активизирующиеся при движении руки к пище, но не при «фоновых» движениях [499].

Задачу сопоставления специфики отношения корковых и ТМЗ-нейронов к системам различного иерархического уровня мы решали путем сравнения особенностей связи активаций этих нейронов с движениями нижней челюсти в поведенческом акте захвата пищи, при жевании и при «микродвижениях» нижней челюсти — движения с амплитудой $2-5^\circ$, наблюдавшиеся в части актов во время движения головы к пище, которые были идентифицированы нами как начальный консуматорный акт, по У. Крейгу [304], и связаны с неполной актуализацией подсистемы «движения нижней челюсти» [10].

Как уже отмечалось, 14 нейронов моторной коры активировались исключительно на этапе собственно захвата, т. е. при открытии и/или закрывании рта для захвата пищи зубами. Из них только у 2 нейронов обнаружена подтвержденная построением гистограмм связь активности с ритмическими движениями нижней челюсти при жевании (рис. 7). Таким образом, большинство корковых нейронов активировались в связи с «поведенческими» движениями нижней челюсти при захвате пищи, но не при жевании. Эта особенность особенно ярко демонстрируется на примере той группы нейронов (7 клеток) активации которых были приурочены исключительно к движению нижней челюсти при захвате пищи и не появлялись больше ни на каких этапах поведенческого акта; ни при жевании. На рис. 8. представлен пример такого нейрона. Видно, что его активность появляется только во время открывания рта в акте захвата пищи (А, Б), зависит от характеристик этого открывания (В) и не возникает при всех разнообразных движениях нижней челюсти (см. движения при грызении и жевании на В) вне захвата пищи и при движениях головы в актах, не сопровождающихся захватом пищи (Г).

Все ТМЗ-нейроны, в том числе все 12 ТМЗ-нейронов, при регистрации которых были проведены и тесты, активировались при движениях нижней челюсти и в поведенческом акте захвата пищи и при грызении и жевании. Активации ТМЗ-нейронов постоянно появлялись как в стандартных актах (рис. 9; см. также рис. 3), так и при захватах пищи, поданной экспериментатором с

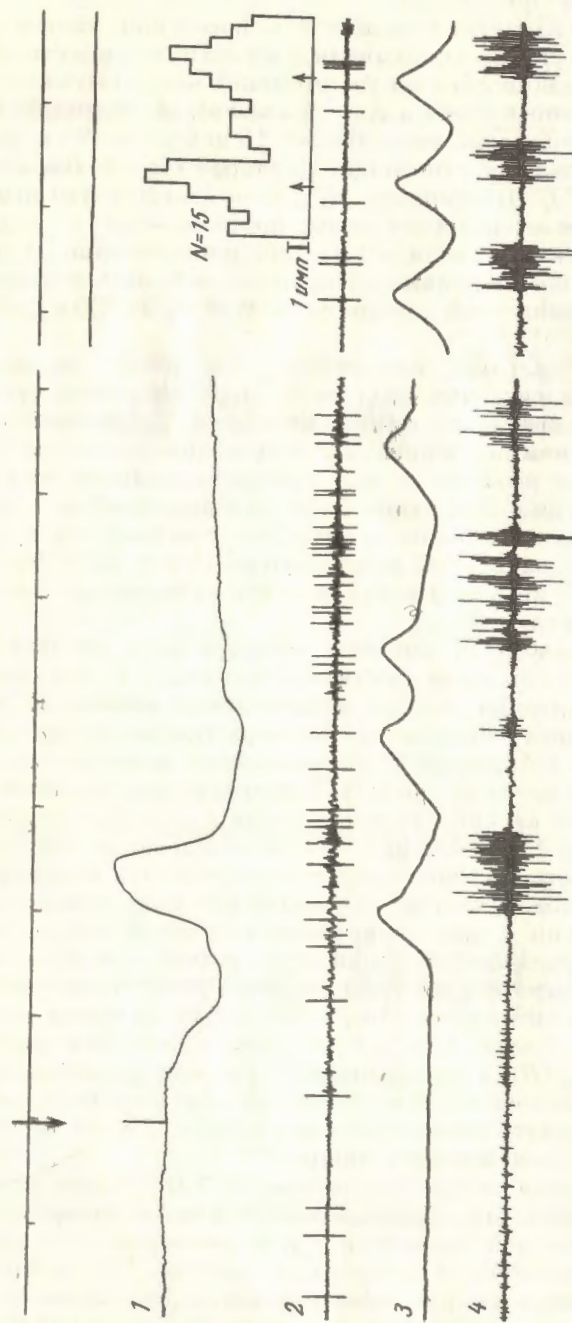


Рис. 7. Связь активности нейрона моторной коры с движениями нижней челюсти в акте захвата пищи (слева) и при жевании (справа)

Справа сверху — гистограмма активности данного нейрона при регулярном жевании. Ширина канала — 30 мс. Здесь и далее: моменты, от которых производилось построение гистограмм, обозначены стрелками; на гистограммах по вертикали — число импульсов в канале, по горизонтالي — время в мс. Обозначения 1—4 см. рис. 5. Отметка времени — 250 мс

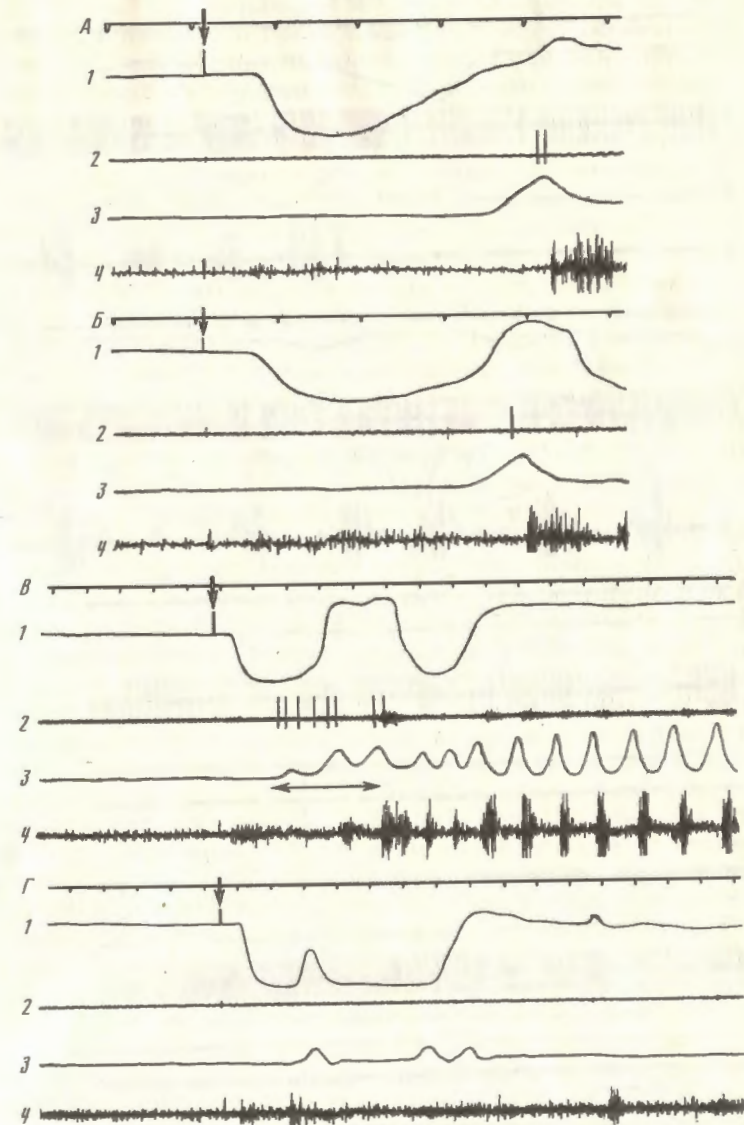


Рис. 8. Приуроченность активации нейрона моторной коры исключительно к моменту открывания рта для захвата пищи

А, В — «стандартные» акты захвата пищи; В — захват пищи с последующим жеванием и регулярным жеванием. «Затянутое» открывание рта для захвата пищи отмечено горизонтальной стрелкой; характерное для захвата пищи зубами движение нижней челюсти и ЭМГ мышцы СЖ наблюдается только после отмеченного интервала. Г — наклон к поданной пище, не сопровождающийся ее захватом. Обозначения 1—4 см. рис. 5. Отметка времени — 250 мс

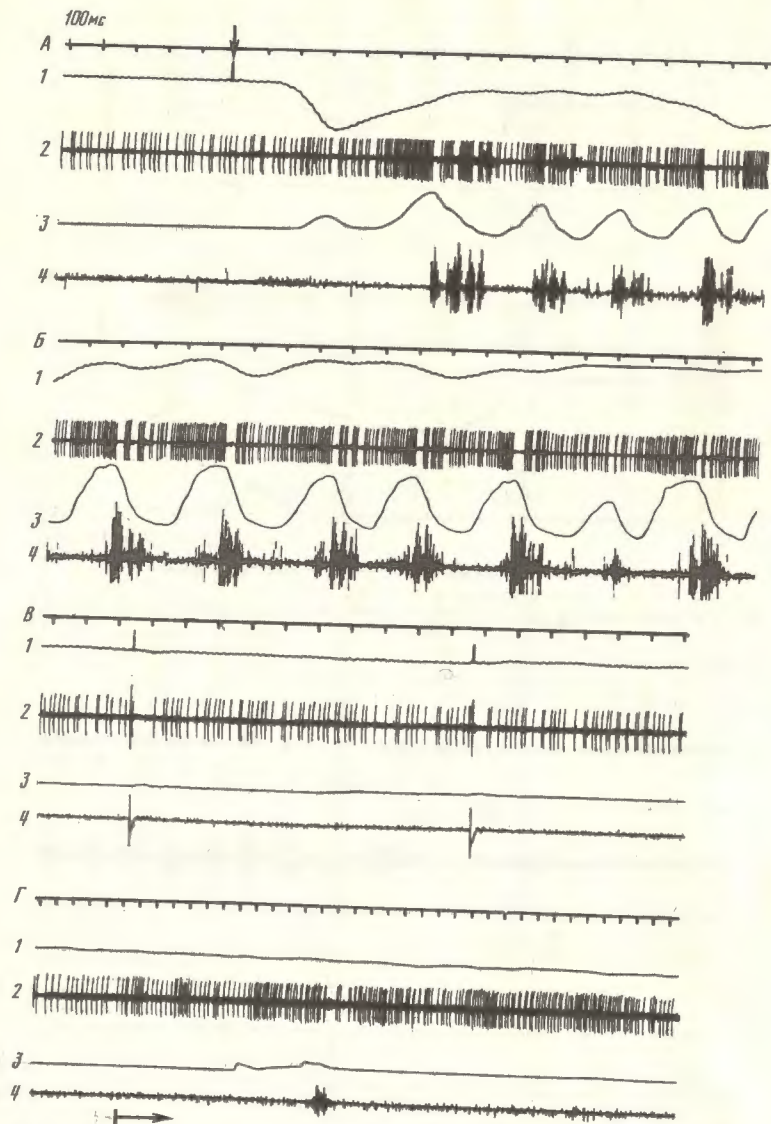


Рис. 9. Сходство характера связи активности нейрона тригеминального мезенцефалического ядра с открыванием и закрыванием рта в поведенческом акте захвата пищи и при жевании

А — «стандартный» акт захвата пищи; В — жевание; В — активность данного нейрона при внутримышечном раздражении (моменту раздражения соответствуют артефакты) и Г — при пальпации контралатеральной мышцы СЖ (начало пальпации, продолжающейся до конца представленной записи, отмечено горизонтальной стрелкой). Обозначения 1—4 см. рис. 5. Отметка времени — 100 мс

руки (см. рис. 4). Нейроны ТМЗ активировались и при насильственных смещениях челюсти животного экспериментатором или движениях нижней челюсти, производимых самим животным в ответ на давление на его челюсти, т. е. и в ситуации оборонительного поведения.

Выше мы отмечали наличие у кроликов в части актов микродвижений нижней челюсти как своеобразный естественный тест на системоспецифичность нейронов, поскольку связь активности нейронов с таким «изолированным» извлечением subsystemы из памяти может служить дополнительным показателем специфичности нейрона по отношению именно к этой subsystemы.

Анализ активности тех нейронов ТМЗ, при регистрации которых наблюдались «микродвижения», обнаружил четкую связь изменений активности с этими движениями. Направленность изменений активности данного нейрона и при микро-, и при макродвижениях нижней челюсти была одинаковой, хотя выраженность этих изменений в первом случае была меньшей (рис. 3, 4, 9). Ни у одного из корковых нейронов не обнаружено изменений активности в связи с микродвижениями нижней челюсти.

Четкая приуроченность к движению нижней челюсти не означает неизменности характеристик активности нейронов ТМЗ, связанной с данным движением в различных ситуациях. Даже при внешне стереотипных жевательных движениях нижней челюсти отмечается вариабельность связи активности ТМЗ-нейронов с этими движениями [297; 523]. Мы специально сопоставили вариативность активаций ТМЗ-нейронов при движении нижней челюсти в последовательных поведенческих актах и в последовательных жевательных циклах. Измеряли величины межспайковых интервалов в активациях от максимумов первого «поведенческого» открывания рта и открывания рта при жевании. Обнаружено, что коэффициент вариации величины межспайковых интервалов при первом открывании в 1,5—2 раза превышает вариацию величин при открывании рта в процессе жевания. Таким образом, в поведенческом акте захвата пищи активность ТМЗ-нейронов связана с движением нижней челюсти более вариабельно, чем при жевании.

При переходе от поведенческого акта захвата пищи к жеванию модификации могла подвергаться не только степень вариативности, но и выраженность активаций [сравним, например, на рис. 9 выраженность активаций при движении челюсти в акте захвата пищи (А) и при жевании (В)]. Более того, было отмечено и изменение паттерна активации: наличие активации в конце открывания и при закрывании рта в процессе жевания и только при закрывании рта в акте захвата пищи (рис. 10). Возможность изменения паттерна разряда афферентов веретен при внешне стереотипных движениях человека уже была отмечена ранее [358].

Изменение характеристик активаций нейронов ТМЗ при переходе от поведенческого акта захвата пищи к жеванию, по-видимому, объясняется, тем, что один и тот же нейрон ТМЗ, активный при открывании рта в поведенческом акте захвата пищи и при

жевании, согласует свою активность в этих двух ситуациях с активностью разных наборов нейронов. Действительно, с первым открыванием рта связана активность нейронов коры, не появляющаяся при всех остальных движениях нижней челюсти (см. рис. 8). Кроме того, во время первого открывания рта работают также нейроны, активации которых приурочены к движению головы и не возникают при жевании (см. рис. 6).

Подводя итог сопоставлению активности корковых и ТМЗ-нейронов, мы можем выделить следующее главное различие: если большинство тех корковых нейронов, активации которых появляются в акте захвата пищи, не активируются в связи с движениями челюсти вне поведенческого акта (группа 1), то активации всех ТМЗ-нейронов оказываются четко приуроченными к движению нижней челюсти в самых разных поведенческих ситуациях: в поведенческом акте захвата пищи, при жевании, в оборонительном поведении, при неполной актуализации субсистемы «движения нижней челюсти» (группа 2).

Различие между количеством нейронов коры и ТМЗ, принадлежащих ко второй группе, статистически достоверно ($p < 0,05$). Принадлежность нейрона к первой группе говорит о том, что, с одной стороны, система, по отношению к которой он специфичен, неизменно реализуется при достижении результата поведенческого акта захвата пищи, характеризующегося разными движениями, а с другой — что реализация этой системы приурочена к данному движению только в определенной поведенческой ситуации. Принадлежность ко второй группе говорит о том, что активации нейрона соответствуют реализации субсистемы (движения нижней челюсти, быстрого или медленного движений), феноменологически характеризующейся данным движением в самых разных поведенческих ситуациях. Как показывают проведенные эксперименты, большинство нейронов моторной области коры принадлежит к первой группе, все нейроны ТМЗ — ко второй, а нейроны мезенцефалической РФ занимают промежуточное положение (ближе к ТМЗ). Рассматривая иерархическую организацию поведения захвата пищи, мы выделили систему, являющуюся представителем группы систем уровня «поведенческого акта» и субсистемы. На основании этой классификации можно сделать следующий вывод. Разряжающиеся на одних и тех же этапах поведенческого акта центральные и периферические нейроны специфичны по отношению к системам разного иерархического уровня: центральные корковые нейроны — преимущественно по отношению к системам уровня «поведенческого акта», а периферические нейроны, нейроны ТМЗ — по отношению к врожденной субсистеме «движения нижней челюсти». По критерию системоспецифичности нейроны РФ занимают промежуточное положение между корковыми и периферическими — большинство клеток этой структуры специфичны по отношению к субсистемам «быстрого и медленного движений», меньшая часть — по отношению к системам уровня «поведенческого акта».

Активность нейронов, специфичных по отношению к врожденной субсистеме, изменяется при ее реализации в различных поведенческих ситуациях. Это изменение, по-видимому, объясняется необходимостью согласования активности «субсистемоспецифичных» элементов с различными в разных поведенческих ситуациях наборами нейронов, активирующихся одновременно с ними.

Фило- и онтогенетические данные свидетельствуют в пользу специфичности нейронов РФ и особенно ТМЗ-нейронов по отношению к врожденным субсистемам. ТМЗ найдено у всех групп позвоночных, причем строение этого ядра, относительное расположение и связи ТМЗ-нейронов отличаются поразительным однообразием у всех представителей позвоночных [40]. В исследованиях Т. И. Беловой [40] показано, что у 9—10-дневного зародыша кролика клетки ЦНС находятся на начальной стадии цитологической дифференцировки. Самые крупные в этом возрасте клетки мозга, обнаруживаемые в оральном его отделе, принадлежат ТМЗ. Помимо клеток ТМЗ, довольно высокой дифференцировкой отличаются ускоренно созревающие нейроны РФ орального отдела ствола — области среднего мозга и орального участка моста. Таким образом, ТМЗ-нейроны и нейроны мезенцефалической РФ созревают первыми или одними из первых клеток мозга, как отмечено автором, а мезенцефалический корешок является наиболее рано созревающим волоконным пучком в ЦНС. Предполагается, что клетки среднего мозга имеют отношение к первоначально развивающимся системам, к самым первым актам новорожденных.

Очевидно, что открывание рта (реализация субсистемы «движения нижней челюсти») невозможно без соответствующего изменения длины собственно жевательной, внутренней крыловидной и других мышц, изменения положения головки височнонижнечелюстного сустава и т. д. Логично полагать, что подобные морфологически фиксированные отношения непосредственно сказываются на активности ограниченных групп нейронов («субсистемоспецифичных»), причем связь между их активностью и этими отношениями наследственно детерминирована [505].

Действительно, активации нейронов ТМЗ, специфичных по отношению к врожденной субсистеме, появляются при движениях нижней челюсти не только у бодрствующих животных. Поскольку при открывании рта неизбежно имеет место растяжение СЖ мышцы, активность афферентов веретен сопровождает движения челюсти у препаратов [297; 341], хотя характеристики этой активности у наркотизированных по сравнению с бодрствующими животными существенно отличаются [307].

В предыдущем разделе было отмечено, что жевательные мышцы участвуют в обеспечении движения головы, фиксируя нижнюю челюсть. В литературе существует точка зрения о важной роли афферентов веретен в фиксации нижней челюсти при движениях животного [341; 345]. В наших экспериментах активации, связанные с быстрым движением головы к пище, были обнаружены

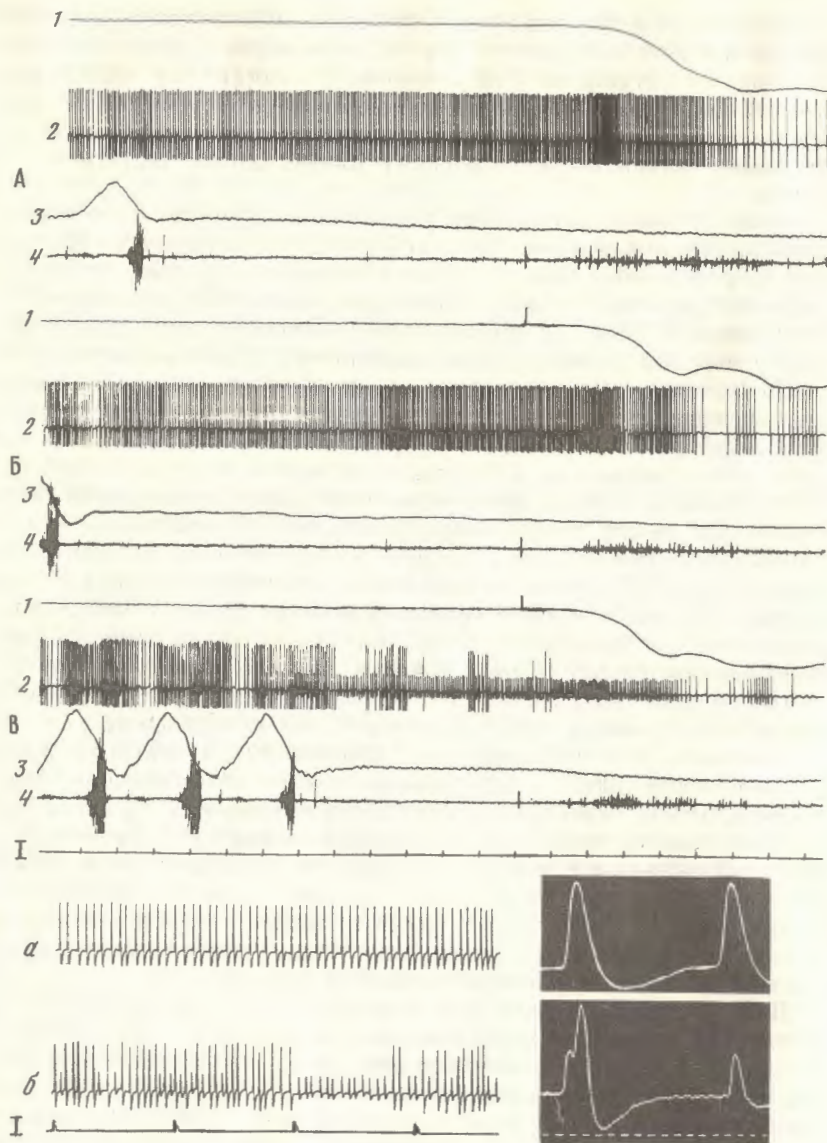


Рис. 10. Сопоставление активности двух рядом лежащих нейронов тригеминального мезенцефалического ядра в поведенческом акте захвата пищи и при жевании. *A, B* — активность первого нейрона в поведенческом акте захвата пищи и при жевательных движениях. *B* — «выпадение» спайков первого нейрона и переход к активности второго. Обозначения 1, 2, 3, 4, как на рис. 5. Калибровка на *B*: по вертикали — 5 мВ для импульсной активности; по горизонтали — отметка времени 100 мс. Слева: *a* — импульсная активность первого нейрона, *b* — переход от импульсной активности первого к импульсной активности второго нейрона (при большей скорости воспроизведения); отметка времени — 100 мс, калибровка амплитуды спайков — 5 мВ. Внизу справа: *a* — отдельные потенциалы действия первого нейрона, *b* — первого нейрона с синхронным потенциалом действия второго и отдельный спайк второго нейрона (фотография с экрана дисплея); отметка времени — 100 мкс

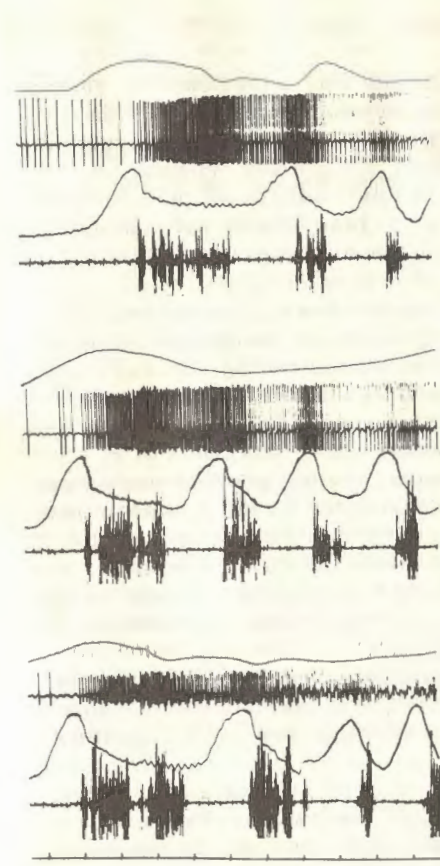


Рис. 10. Продолжение

у 6 ТМЗ-нейронов (см. рис. 10). Поскольку участие жевательных мышц в обеспечении движения головы обусловлено связями между подвижными образованиями — голова, нижняя челюсть, подъязычная кость — внутри того анатомического комплекса, частью которого являются жевательные мышцы, постольку выявленный факт подтверждает специфичность нейронов ТМЗ по отношению к врожденной субсистеме, реализация которой непосредственно связана со строением тела. Эта связь отражается и в морфологии самого ТМЗ-ядра. Известно, что клетки ТМЗ образуют гроздевидные скопления по 2—10 единиц (cluster). Между соседними клетками кластера имеются участки тесного соматического и аксосоматического контакта, которые отвечают критериям идентификации электрических синапсов [369; 370]. Наличие электрической связи между клетками в кластере было подтверждено в специальных аналитических исследованиях [260; 368].

Активность пары нейронов ТМЗ нам удалось зарегистрировать одновременно одним электродом (рис. 10). На рисунке видно, что во время регистрации разрядов первого нейрона появились спайки второго — меньшей амплитуды и синхронные с потенциалами действия первого. Каждому спайку первого нейрона (рис. 10, *B, б*) соответствует синхронный спайк второго нейрона, что приводит к изменению формы потенциала действия (рис. 10, *б*, справа).

Временной интервал между максимумами потенциалов действия первого и второго нейрона, измеренный в период их совместной импульсации, варьировал от 200 до 345 мкс ($M-260$ мкс). Синхронные разряды этих нейронов наблюдались несколько секунд, после чего ритм активности первого нейрона резко изменился. В одновременной регулярной активности двух клеток появились сначала «выпадения» отдельных спайков первого нейрона, затем групп спайков, после чего его активность полностью исчезла. Это исчезновение происходило без изменения положения головы, о чем

можно судить по отметке ее движения (рис. 10, В, 1), и без признаков повреждения нейрона.

Характер активности этих нейронов был идентичен не только в жевательных циклах, но и в пицедобывательном акте. Оба нейрона активировались при появлении тонической ЭМГ-активации и СЖ мышцы, возникающей перед движением головы, и при собственно захвате пищи. Видно, что активность второго нейрона в поведенческом акте отличается от активности первого не более, чем активность первого нейрона в последовательных поведенческих актах (сравним В с Б и А; А с Б на рис. 10).

Нам кажется, что описанный феномен синхронного следования спайков двух нейронов может быть объяснен на основе представления о существовании электрической связи между ними. В пользу этого предположения, кроме указанных выше данных литературы, свидетельствует и тот факт, что минимальная задержка между потенциалами действия двух нейронов (даже полученная измерением между максимумами этих потенциалов) меньше минимальной задержки для синапса с химической передачей и сопоставима с латентным периодом ответа постсинаптического элемента на раздражение связанного с ним электрическим синапсом пре-синаптического элемента [332]. Хотя электрические связи между нейронами имеют низкий фактор надежности для передачи коротких сдвигов потенциала,⁸ они могут иметь функциональное значение при передаче части деполяризующего действия с одного нейрона на другой, соседний, что способствует синхронизации активности групп нейронов [244], превращая кластер ТМЗ в функциональную единицу [368].

С какими особенностями жевательного аппарата может быть связана кластеризация клеток ТМЗ? Хорошо известно, что эти клетки, посылающие периферический отросток к веретенам мышечных поднимающих нижней челюсти, образуют моносинаптические возбудительные контакты с мотонейронами, иннервирующими те же мышцы [255; 443]. Причем считается, что эти контакты могут быть эффективными во время закрывания рта [341]. Известно также, что время сокращения СЖ мышцы крайне мало — 11—16 мс [363; 524]. Можно предположить, что синхронная активность клеток кластера вносит вклад в синхронизацию включения отдельных двигательных единиц СЖ внутри этого короткого временного интервала. Существенным фактором, с которым связана кластеризация и синхронность активности клеток ТМЗ, может быть и необходимость синхронного билатерального сокращения мышц, поднимающих нижнюю челюсть [130]. Таким образом, особенности морфологии нейронов ТМЗ, отражающие

непосредственную связь реализации врожденной subsystemы со строением тела, обуславливают и особенности активности subsystemы специфических нейронов.

Участие центральных и периферических нейронов в процессах организации поведенческого акта

До сих пор мы анализировали активность нейронов при реализации «исполнительных» механизмов поведения. С точки зрения теории функциональной системы в латентном периоде реализации исполнительных механизмов поведенческого акта протекают процессы организации — афферентный синтез и принятие решения [20; 24]. Ранее В. Б. Швырковым было обосновано предположение о том, что позитивный и негативный компоненты вызванного потенциала, регистрирующиеся в латентном периоде поведенческого акта и совпадающие с этими компонентами ранние активации нейронов, коррелируют с разворачиванием общемозговых процессов организации поведенческого акта [213; 214; 222].

При анализе активности как корковых, так и мезенцефалических нейронов были выявлены ранние активации, возникающие в латентном периоде акта и совпадающие по времени с развитием вызванного потенциала.

Особого внимания заслуживает тот факт, что у 3 и 16 ТМЗ-нейронов, идентифицированных проприоцептивных элементов (активность которых, как это принято считать, связана с реализацией «исполнительных механизмов») обнаружены коротколатентные активации: 16—32 мс. Они возникали в латентном периоде ЭМГ-активации и движения. На рис. 11, I представлена нейрограмма и гистограмма активности ТМЗ-нейрона, который давал раннюю активацию с латентным периодом 32 мс (А). Активность данного ТМЗ-нейрона была четко связана с регулярными жевательными циклами (Б). Внутримышечное раздражение выявило характерный паттерн: тормозную паузу в активности с посттормозной активацией (В).

Вопрос о временных соотношениях разрядов афферентов веретен и скелетомоторной активности анализировался в большом числе работ [см. 10]. Общепринятое представление о функции проприоцепторов предполагает анализ их активности только в связи с функционированием исполнительных механизмов. Авторами даже тех работ, в которых изучаются одиночные произвольные, а не циклические и навязанные движения, как правило, латентный период поведенческого акта не фиксируется, и активность веретен и гамма-афферентов в этом интервале не анализируется. Исключения составляют работы Дж. Бухвальд с соавторами [280; 281], в которых отмечено появление ранней гамма-активации с латентным периодом 18 мс на условный оборонительный сигнал — звуковой щелчок. Выявленные в наших экспериментах факты ранней активации афферентов веретен находятся в соответствии с данными, полученными Бухвальд с соавторами, и свидетельству-

⁸ Следует отметить, однако, что в ТМЗ у некоторых клеток отмечена соматофугальная активация, вызванная воздействием на эти клетки через электрические синапсы. Предполагается, что такое действие могут оказывать электрические синапсы, локализующиеся близко к генераторному пункту [260].

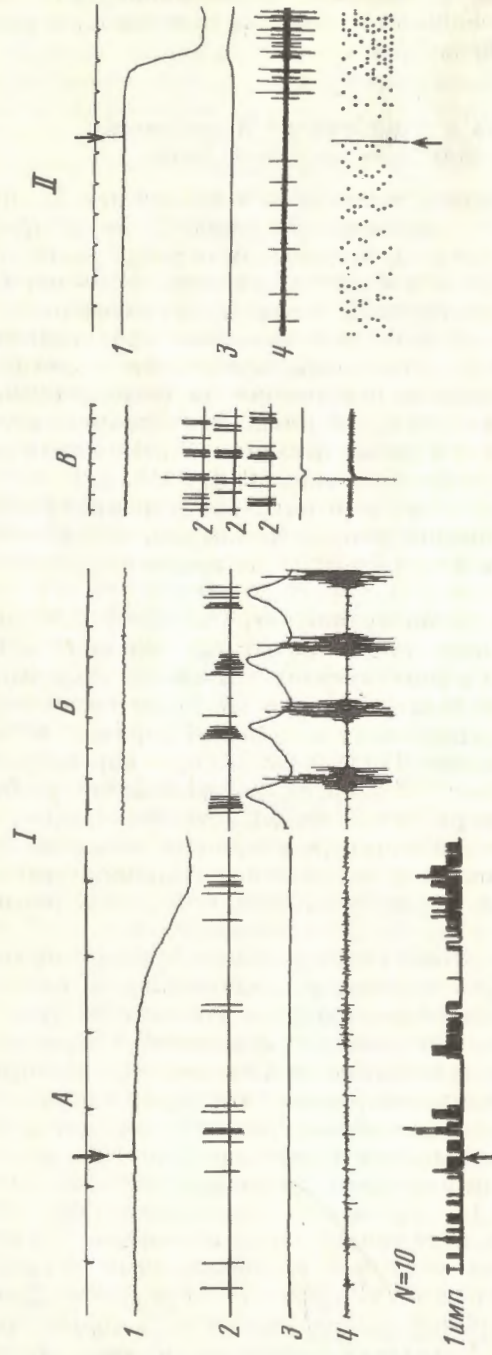


Рис. 11. Ранние изменения в активности нейрона тригеминального мезенцефалического ядра (I) и отдельной двигательной единицы мышцы СЖ (II)

I. A — вверху активность нейрона в поведенческом акте захвата пищи, внизу тистограмма активности нейрона, построенная от щелчка подающего устройства; ширина канала — 1,25 мс. B — связь активности нейрона с отдельными жевательными циклами, B — его активность при внутренних мышечных раздражениях; выявляется характерная гормональная пауза с постормозной активацией. II. Вверху запись активности двух двигательных единиц различной амплитуды в поведенческом акте захвата пищи; внизу — растры активности двигательной единицы с накопительными потенциалами в последовательных поведенческих актах (каждая точка соответствует потенциалу, строчка отражает последовательность потенциалов в реализации). Растры построены от момента появления щелчка пускового устройства. Обозначения 1—4 см. рис. 5. Отметка времени — 100 мс

ют об участии этих элементов в процессах организации поведенческого акта. С этими же процессами можно, по-видимому, связать ранние изменения в альфа-скелетомоторной активности, обнаруживаемые при анализе активности отдельных двигательных единиц мышцы СЖ (рис. 11, II).

Р. Гранит в обзорной работе, посвященной обсуждению функциональной роли мышечных веретен, отмечает генерализованный характер веретеновой активности, имеющей место перед ЭМГ-активацией, сопоставляет ее с процессами подготовки к произвольному акту и выдвигает гипотезу о связи этой активности веретен с премоторными потенциалами [350]. Во время развития премоторных и вызванных потенциалов имеют место одни и те же процессы — организации поведенческого акта [214]. В связи с этим можно думать, что полученные в настоящем исследовании факты коротколатентной активации веретен, совпадающей по времени с разворачиванием ранних компонентов вызванного потенциала, и представление об участии проприоцепторов в процессах организации поведенческого акта находятся в соответствии с гипотезой, выдвинутой Р. Гранитом. Таким образом, в эти процессы вовлекаются наряду с центральными нейронами — нейронами коры и глубоких структур и периферические элементы — афференты веретен, активность которых, согласно традиционным представлениям, рассматривается в связи с функционированием «исполнительных» механизмов.

В последнее время [221] предложено новое понимание процессов организации. Они рассматриваются как смена одного состояния субъекта поведения другим. С этих позиций смысл процессов организации заключается в «выборе» из имеющихся в памяти систем одной определенной совокупности или состояния субъекта поведения, соответствующего следующему поведенческому акту, в нашей ситуации — акту захвата пищи. В рамках этих представлений сделанный нами вывод об участии нейронов ТМЗ в процессах организации означает, что смена состояний субъекта поведения (от поведения ожидания пищи к акту ее захвата) затрагивает системы всех иерархических уровней до врожденных subsystem включительно.

Глава третья

АКТИВНОСТЬ ЦЕНТРАЛЬНЫХ КОРКОВЫХ НЕЙРОНОВ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ СРЕДЫ, ДВИЖЕНИЙ И ЦЕЛИ ПОВЕДЕНИЯ

Поведение представляет собой активное изменение соотношения организма со средой для удовлетворения потребностей, обусловленных генетической программой и индивидуальным опытом. Отсюда следует, что для внешнего описания поведения необходимо использовать триаду терминов, обозначающих среду, движение и потребность (цель) [214; 218; 221]. В первой главе было отмечено, что исследование роли разных структур мозга в обеспечении поведения должно включать не только регистрацию активности нейронов в одном и том же поведении, но и сопоставление связи активности нейронов разных областей мозга с одними теми же параметрами изменения соотношения организма и среды. В связи с этим мы провели эксперименты с регистрацией активности нейронов сенсорных и моторной областей коры в одном и том же поведении с сопоставлением зависимости активности нейронов каждой из этих структур от изменений среды, в которой реализуется поведение, и движений, его характеризующих. Таким образом мы предполагали выяснить, в какой зависимости от этих факторов находится извлечение из памяти и реализация систем, по отношению к которым специфичны нейроны сопоставляемых структур.

Поскольку с точки зрения теории функциональной системы та или иная потребность удовлетворяется за счет извлечения из памяти того или иного, в зависимости от конкретной ситуации, набора систем, реализация которых обеспечивает достижение цели поведения, направленного на удовлетворение данной потребности в конкретных условиях [24; 185; 214], постольку мы исследовали также, в какой зависимости и от третьего фактора — цели поведения — находится активность нейронов сопоставляемых структур, а следовательно, и реализация систем, по отношению к которым специфичны нейроны этих структур.

Активность нейронов регистрировали у кроликов, находящихся в условиях свободного поведения в специальной экспериментальной клетке, оборудованной двумя педалями и двумя автоматически подающимися кормушками (рис. 12). Педали располагались у задней стенки в правом и левом углах; у передней стенки в правом и левом углах находились кормушки. При нажатии левой педали (8) подавалась левая кормушка (1), правой (9) — правая (10).

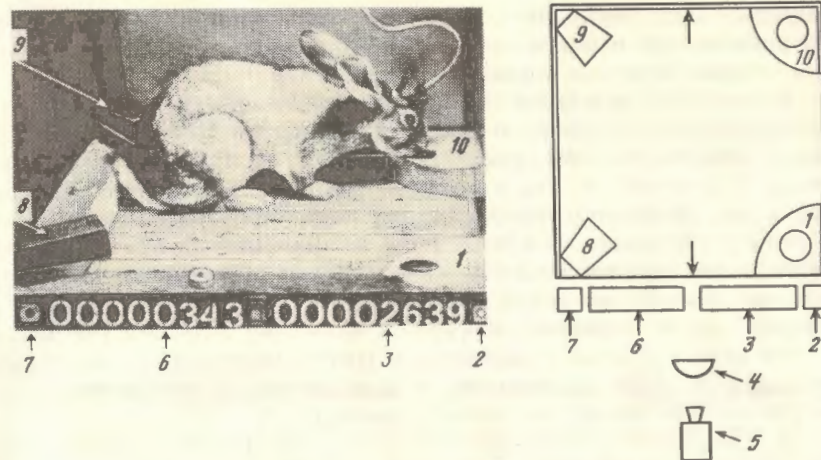


Рис. 12. Схема экспериментальной клетки

Слева — фотография кролика в экспериментальной ситуации. Справа — схема оборудования экспериментальной клетки. 1 — левая кормушка, 2 — световой индикатор предъявления кормушки, 3 — цифровой индикатор таймера, 4 — импульсная лампа фотостимулятора МС-2ПС, 5 — видеокамера, 6 — цифровой индикатор счетчика импульсов нейрона, 7 — световой индикатор нажатия педали, 8 — левая педаль, 9 — правая педаль, 10 — правая кормушка

Процесс обучения пищедобывательному поведению — нажатие на педаль и получение пищи из автоматически подающейся кормушки занимал 1—2 недели для разных кроликов.

В эксперименте эффективной была поочередно только одна из педалей. После того как при регистрации данного нейрона кролик совершал 10—30 пищедобывательных циклов, нажимая на одну из педалей и получая пищу из соответствующей кормушки, делали эффективной другую педаль.

Пищедобывательное поведение каждого кролика имело некоторые особенности, однако у всех животных можно было выделить следующие основные элементы цикла: вынимание морды из кормушки, грызение и пережевывание пищи, поворот головы и туловища к педали, нажатие на педаль передней лапой (или лапами), при появлении звука подачи кормушки — поворот головы и подход к кормушке, наклон головы, захват пищи, вынимание морды из кормушки и т. д. В зависимости от того, какая педаль была эффективной, различали правый и левый цикл стандартного пищедобывательного поведения. Наличие двух циклов, с одной стороны, позволяло сопоставлять активность нейронов при достижении цели «контакт с пищей» или «контакт с педалью» в разной среде (в правой и левой кормушках или в левом и правом pedalных углах соответственно) с использованием поведенческих актов, характеризующихся оппонентными движениями: поворот и движение направо и налево. С другой стороны, в правом и левом циклах поведенческие акты с разными целями могли быть оха-

рактированы как одно и то же движение: например, движение кролика влево в левом цикле при подходе к кормушке и в правом — при подходе к педали.

Поведение кроликов в пищедобывательных циклах регистрировали с помощью видеоманитофона ПМВ-508. Внизу кадра помещались два счетчика: времени (рис. 12, 3), работающий с частотой 50 Гц, и спайков (рис. 12, 6), запускающийся спайками регистрируемого нейрона через преобразователь стандартных импульсов. Параллельно на магнитную ленту многоканального магнитофона НО-46 записывали активность нейронов, импульсы счетчиков времени (для сопоставления с видеозаписью) и спайков нейрона, отметки нажатия педалей и опускания морды в кормушку (регистрируемые с помощью фотоэлектрических датчиков) и, для точного определения момента захвата пищи, активность мышцы СЖ.

В хронических экспериментах на двенадцати кроликах регистрировали активность нейронов моторной и соматосенсорной областей сенсомоторной коры и зрительной области коры. Координаты регистрируемых локусов А 2-4, L 3-5; P 1-5, L 6-10; P 8-12, L 6-10 соответственно — по атласу Х. Ганглофа и М. Монье [334]. Активность нейронов отводилась стеклянными микроэлектродами, заполненными 2,5 М раствором КСl. Сопротивление электродов в этих экспериментах и описанных в следующих главах [кроме гл. 5.2] составляло 6-12 мОм на частоте 1,5 кГц. Диаметр кончика электрода — от 1 до 5 мкм. Для анализа было отобрано 288 нейронов [102 зрительной, 104 соматосенсорной и 82 моторной областей коры], активность которых наблюдалась в течение двух и более смен эффективной педали.

Активность многих корковых нейронов была весьма вариативна, особенно в нестандартном поисковом поведении. Однако у части нейронов отмечалось появление или выраженное учащение импульсации на определенном этапе (этапах) поведения в 100 % случаев. Таких нейронов оказалось 58 в зрительной, 56 в соматосенсорной и 49 в моторной областях коры.

33 нейрона (67 % от общего числа активирующихся клеток) моторной коры, 28 (50 %) соматосенсорной и 20 (34 %) зрительной коры активировались при достижении определенной цели поведенческого акта, причем у большинства из них активация появлялась при достижении этой цели в разной среде и при различных движениях кролика. С точки зрения классификации, основанной на сопоставлении активности нейронов с отдельными аспектами триады — средой, движением и целью, — нейроны, принадлежащие к этой группе, были названы нейронами «цели». Статистический анализ показал, что число таких нейронов в моторной коре достоверно ($p < 0,01$) превышает таковое в зрительной коре. Количество нейронов «цели» в соматосенсорной коре меньше, чем в моторной, и больше, чем в зрительной, однако эти отличия недостоверны.

Группа нейронов «цели» не была однородной. Прежде всего в ней могут быть выделены подгруппы активирующихся в актах достижения кормушки и захвата пищи, достижения педали и ее нажатия. Количество нейронов, относящихся к первой подгруппе (21 в моторной, 19 в соматосенсорной и 13 в зрительной области коры), было достоверно ($p < 0,001$) больше, чем количество нейронов, относящихся ко второй.

Каждая из этих подгрупп также была неоднородной, т. к. включала нейроны, которые могли активироваться при подходе к педалям или кормушкам, подходе и нажатии на педали или подходе и захвате пищи в кормушках, только при нажатии на педали или только при захвате пищи. Число нейронов моторной коры, активи-

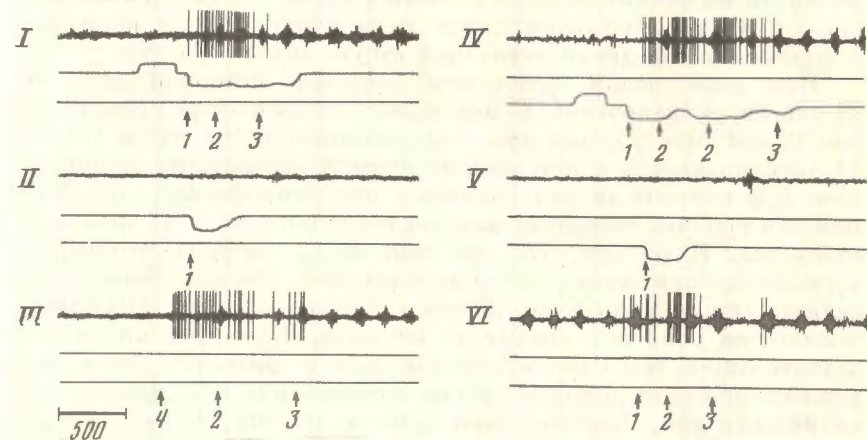


Рис. 13. Активация нейрона моторной коры, появляющаяся при реализации в различной среде акта захвата пищи, характеризующегося разными движениями. Пищедобывательный цикл в левой (I) и правой (IV) половинах клетки; проверочный наклон в левую (II) и правую (V) кормушку; захват пищи, подаваемой экспериментатором с руки сверху (III); захват пищи с пола экспериментальной клетки (VI). Каналы записи на всех фрагментах (здесь и на рис. 14, 16): верхний канал — нейнограммы, второй — отметки нажатия на левую педаль (отклонение кривой вверх) и опускания морды в левую кормушку (отклонение вниз), третий — отметки нажатия на правую педаль (отклонение вверх) и опускания морды в правую кормушку (отклонение вниз). Стрелки с цифрами под записями фрагментов обозначают отдельные моменты поведения, выделенные при сопоставлении видеозаписи и записи на бумаге. 1 — наклон головы к пище, 2 — захват пищи зубами, 3 — начало регулярного жевания, 4 — подъем головы за пищей. Отметка времени — 500 мс.

рующихся только при захвате пищи (22 % от общего числа активирующихся нейронов этой области), превышало ($p < 0,05$) число таких нейронов зрительной коры (7 % от общего числа).

Типичный пример нейрона «цели» моторной коры представлен на рис. 13. Активация данного нейрона появлялась при реализации актов захвата пищи в обеих кормушках (I, IV). Поскольку наклон и захват пищи были достаточно стереотипны в обоих циклах, дополнительной проверкой независимости активаций при

захвате пищи от специфических движений и среды служили результаты анализа нестандартного поведения. Пища подавалась животному экспериментатором с руки в разных местах клетки: у педалей, у стенок клетки, в центре камеры. При подаче с руки пищу либо предъявляли сверху, чтобы животное совершало поведенческий акт, характеризующийся оппонентным, по сравнению со стандартным поведением, движением — поднятием головы вверх (III), либо подносили прямо ко рту животного, чтобы минимизировать движения, совершаемые при приближении к пище. Кроме того, пищу помещали на полу клетки в разных ее участках (VI). Видно, что нейрон, представленный на рис. 13, активировался в актах приближения ротового отверстия к пище и ее захвата, несмотря на различный двигательный состав актов и различную среду⁹. При обнюхивании пола и проверке пустых кормушек в поисковом поведении активации отсутствовали (II, V).

При регистрации активности нейронов моторной коры из 21 клетки, активирующейся при захвате пищи в обеих кормушках, для 12 нейронов удалось провести описанные выше тесты. Из них 11 активировались и при захвате пищи в нестандартном поведении. Два нейрона активировались и при копрофагии: специфичном для кролика поведении захвата первичного кала из анального отверстия. Интересно, что три нейрона, у которых отмечалось торможение при захвате пищи из кормушек, «тормозились» и при захвате пищи с руки (один из них и при копрофагии). Поскольку количество нейронов «цели» и нейронов, активирующихся при захвате пищи, было значительно меньше в зрительной коре, нам удалось провести дополнительное тестирование при регистрации активности лишь 5 клеток этой области. Из них только 1 нейрон активировался при захвате пищи и в стандартном, и в нестандартном поведении. Причем активации в связи с актом захвата пищи и этого нейрона нельзя было оценить как независимые от условий, в которых данный акт реализуется. Несмотря на то что данный нейрон активировался в актах захвата пищи в обеих кормушках, активации при захвате кроликом пищи с руки, с пола и с бортика клетки появлялись только на одной стороне экспериментальной камеры. Нейроны соматосенсорной коры по оцениваемой характеристике занимали промежуточное положение. Из 9 прошедших дополнительное тестирование нейронов 4 активировались и при захвате пищи в нестандартном поведении, а 5 — только в стандартном.

Особое значение для сопоставления активности нейронов моторной и зрительной областей коры представляет группа «односторонних» нейронов «цели». Активации этих нейронов появлялись при реализации определенного поведенческого акта, но только на одной стороне клетки — в правом или левом цикле. Эти активации

⁹ Активации данного нейрона не могут быть связаны не только со специфическим движением головы, но и с движением нижней челюсти как таковым: полностью отсутствует активность при жевании.

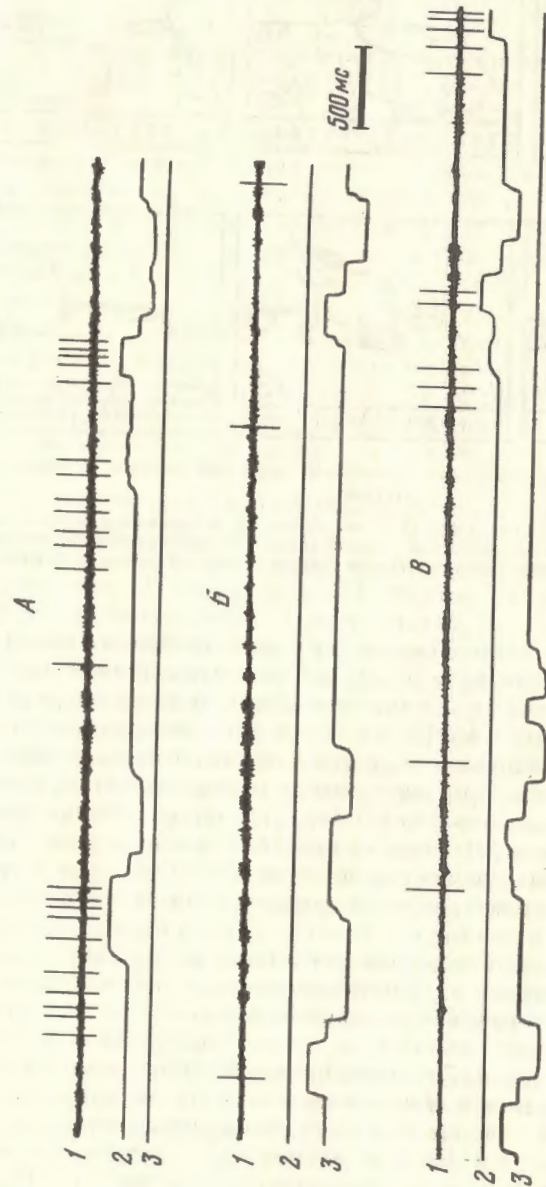


Рис. 14. Активация нейрона моторной коры, появляющаяся при подходе к левой педали и ее нажатии А — два пицедобывательных цикла в левой половине клетки; В — в правой половине клетки; В — поисковое поведение кролика в правой (две попытки) — левая часть записи, и в левой (две попытки) — правая часть записи — половинах клетки. Отметка времени — 500 мс

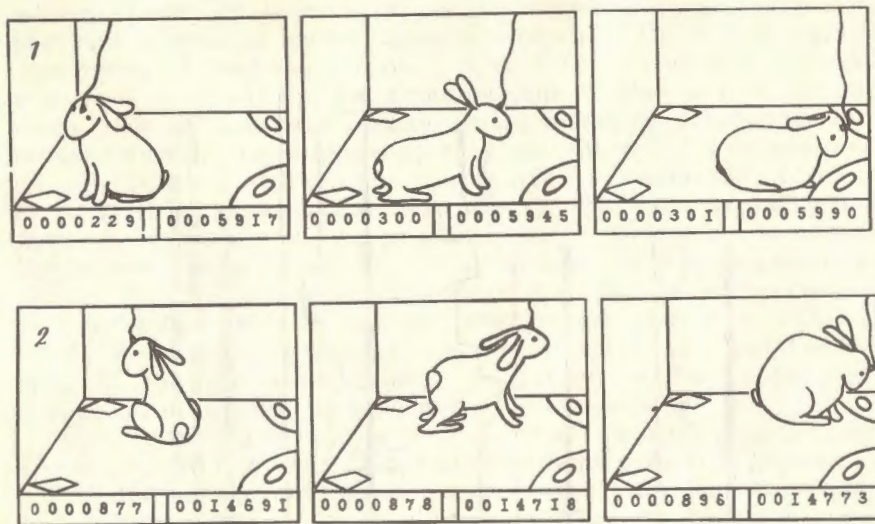


Рис. 15. Пример активации нейрона зрительной коры при подходе к правой кормушке

При подходе кролика к левой кормушке (1, слева направо) у нейрона появляется 2 спайка за 1,46 с. В том же поведении на правой стороне клетки обнаруживается активация, состоящая из 18 спайков, появляющихся в течение второй половины разворота к кормушке за 1,1 с

нельзя было связать в отдельности ни с определенным движением (так как они отсутствовали в других поведенческих актах, характеризующихся такими же движениями), ни с наличием у нейронов «place» — полей [453] (эти активации наблюдались только при совершении животным в данном месте определенного поведения и обрывались при достижении результата этого поведения). То есть активации «односторонних» нейронов были связаны с достижением цели определенного поведенческого акта, но только при соответствующих условиях: поведенческий акт реализуется в данной среде и характеризуется данным движением.

На рисунке 14 представлен пример нейрона моторной коры, который активировался только в акте нажатия на левую педаль (А). Анализ видеозаписи и сопоставление ее с записью активности на бумаге показал, что активация данного нейрона при нажатии на педаль предшествовала появлению звука кормушки (результат нажатия) и после появления звука прекращалась, несмотря на то что животное продолжало еще некоторое время находиться у левой педали. В актах подхода и нажатия на правую педаль активация не появлялась (В). Нейрон активировался только при нажатии на левую педаль и в поисковом поведении (В). В этом случае активация прекращалась при повороте головы кролика к кормушке. На рисунке 15 представлены рисунки с фотографий стоп-кадров видеозаписи (см. рис. 16) поведения и активности

нейрона зрительной коры, активировавшегося только в конце разворота к кормушке в правом цикле (2). В левом цикле (1) и при других разворотах и движениях направо активация отсутствовала.

«Односторонних» нейронов среди нейронов «цели» зрительной коры было больше ($p < 0,025$) (40%), чем среди нейронов моторной (3%).

Нейроны второй группы — «движения» — активировались при реализации поведенческих актов, характеризующихся определенным движением, независимо от того, для достижения какой цели эти акты осуществлялись (в пределах того набора актов, которые реализовывались в условиях наших экспериментов). Нейронов «движения» было больше всего в зрительной коре — 37 (64%) и меньше всего в моторной коре — 13 (26%) (различия достоверны, $p < 0,01$). Соматосенсорная кора занимала, как и в случае с нейронами «цели», промежуточное положение: количество нейронов движения в этой области (24—43%) было меньшим, чем в зрительной коре (различие достоверно, $p < 0,05$), и большим, чем в моторной коре, однако это отличие статистически недостоверно.

Активации разных нейронов «движения» могли быть связаны с движением тела животного, его головы, лап, нижней челюсти (жевание), движением только в горизонтальной плоскости, только направо или налево и т. д. На рисунке 16 представлен пример нейрона моторной коры, активировавшегося в различных поведенческих актах, характеризующихся движением тела и передних лап направо. На нейрограмме верхнего фрагмента видна активация, возникающая при правом повороте от кормушки к педали в левом цикле, на нейрограмме нижнего фрагмента — при правом повороте от педали к кормушке в правом цикле. В поисковом поведении нейрон также активировался при правых поворотах и переходах: от правой кормушки к левой и от левой педали к правой. При левых поворотах и переходах (см. рис. 16) активность отсутствовала. Этот рисунок является также иллюстрацией сопоставления отдельных кадров видеозаписи с соответствующими отрезками записи на бумаге.

На рисунке 17 представлен пример нейрона зрительной коры, активировавшегося в левом цикле при движении налево от педали к кормушке (1) и в правом цикле при движении налево от кормушки к педали (2).

Свойства активаций оставшихся из активировавшихся нейронов (3 в моторной, 4 в соматосенсорной и 1 в зрительной коре) позволили классифицировать эти клетки как нейроны «среды». К данной группе отнесены нейроны, активации которых закономерно возникали при пребывании кролика в определенном месте экспериментальной клетки вне зависимости от осуществляемого в данном месте поведения, от характера движений. На рисунке 18 представлен нейрон соматосенсорной коры, активации которого возникли только тогда, когда кролик находился у середины задней

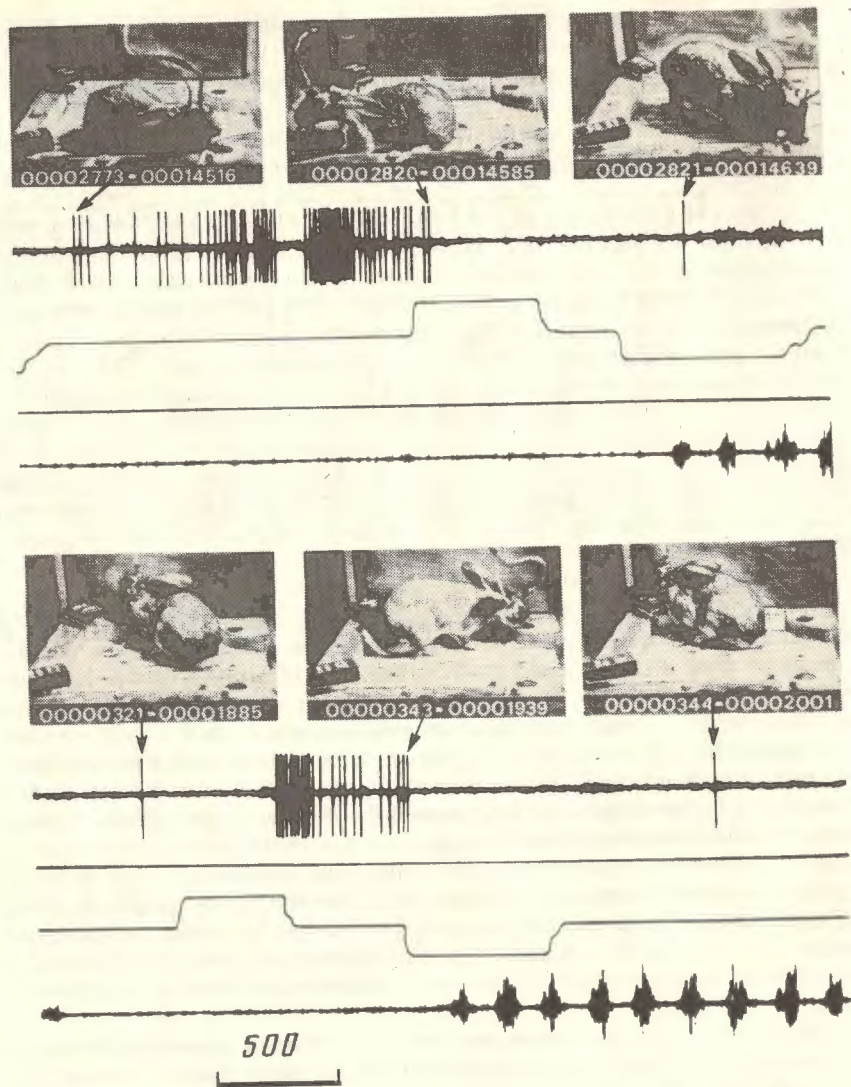


Рис. 16. Пример активации нейрона моторной коры, появляющейся при правом повороте и движении к различным объектам — целям и в разной среде

Сверху на фото зафиксированы отдельные моменты поведения кролика. Стрелки указывают соответствующий момент на нейрограмме. Первые три канала записи, как на рис. 14; четвертый канал — ЭМГ собственно жевательной мышцы. Пищедобывательный цикл в левой (сверху) и правой (снизу) половинах клетки. Отметка времени — 500 мс

стенки камеры. Причем дополнительным условием появления активации было расположение животного правым боком к стенке. Нейрон активировался при прохождении этого места в поисковом поведении (переход от правой педали к левой, но не наоборот,

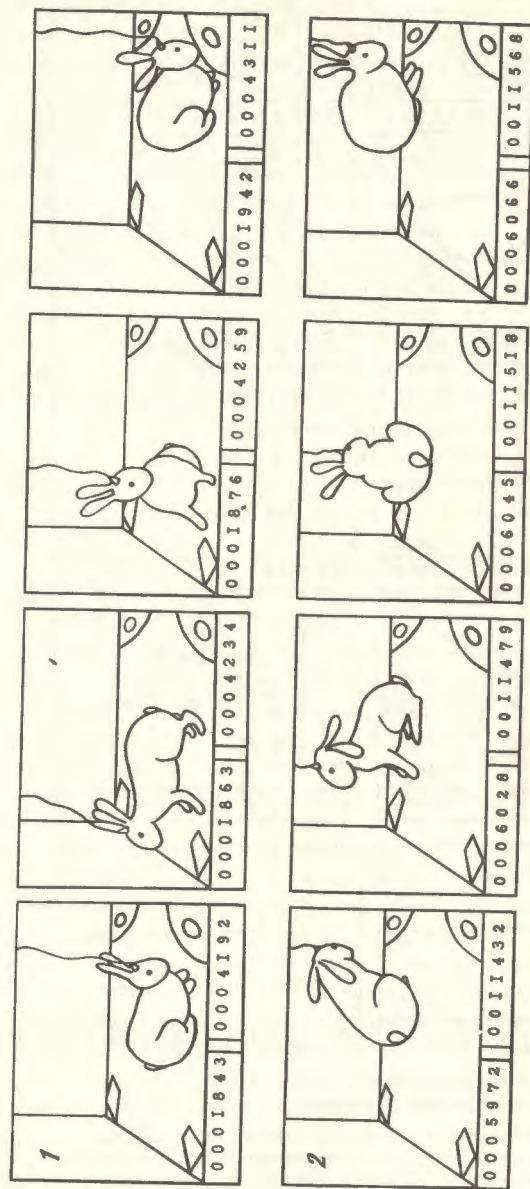


Рис. 17. Пример активации нейрона зрительной коры, появляющейся при движениях налево

На верхнем ряду кадров (1, слева направо) представлен левый цикл пищедобывательного поведения. Сопоставлено показаний счетчика микросекунд и таймера показывает, что частота активности нейрона увеличивается в 3 раза при подходе к кормушке (поворот и движение налево) по сравнению с частотой активности при подходе к педали (поворот и движение направо). В правом цикле частота активности нейрона в другом поведенческом акте: подходе к педали (поворот и движение налево) в 3 раза превышает частоту активности при подходе к кормушке (поворот и движение направо)

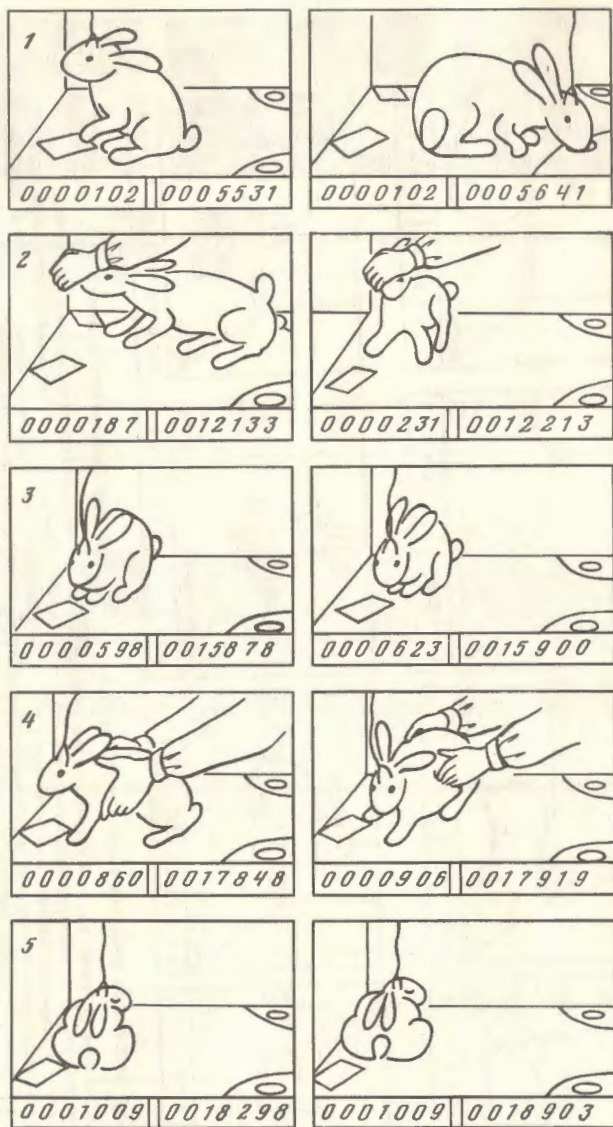


Рис. 18. Пример связи активности нейрона соматосенсорной коры с пребыванием кролика в определенном месте клетки (середина задней стенки справа от кролика)

1 — отсутствие импульсной активности в стандартном пищедобывательном поведении на левой стороне клетки; 2 — следуя за пищей, находящейся в руке экспериментатора, кролик оказывается в «пространственном поле» нейрона. За 1,6 с у нейрона появляется 44 спайка. 3 — спокойный отдых в положении середина задней стенки справа от кролика — нейрон активен (25 спайков за 440 мс); 4 — экспериментатор насильственно удерживает животное в «пространственном поле» нейрона — нейрон активен (71 спайк за 920 мс); 5 — спокойный отдых вне «пространственного поля» нейрона — ни одного спайка за 12,1 с

т. к. при переходе от левой педали к правой задняя стенка оказывалась слева от животного), в пищедобывательном поведении (следование за пищей, находящейся в руке экспериментатора — 2), в оборонительном (насильственное удерживание кролика в данном месте — 4), в комфортном (спокойное сидение у задней стенки; стенка справа от животного — 3). При пищедобывательном поведении (1) или спокойном сидении (5) в других местах клетки активации не наблюдались. Активации данного нейрона возникали при соответствующем расположении кролика и в том случае, если среда искусственно изменялась помещением у задней стенки самых разнообразных объектов.

Из приведенного примера видно, что свойства активаций нейронов «среды» соответствуют критериям, на основании которых клетки гиппокампа классифицируются как нейроны «места» [452; 453]. Интересно отметить, что и среди нейронов «места» гиппокампа обнаружены клетки, активировавшиеся только при определенной ориентации животных в данном участке среды [453].

Активации всех остальных нейронов «среды» были связаны с пребыванием кролика в углах экспериментальной клетки, в которых располагались объекты — цели стандартного пищедобывательного и поискового поведения. Как показывают С. Олтон с соавторами [457] и Дж. О'Киф [453], нейроны «места» гиппокампа могут иметь не одно, а два и более предпочитаемых полей в данной среде. Пять нейронов из группы нейронов «среды» имели два и более предпочитаемых поля.

Известно, что «place»-поля нейронов не удается связать с чисто сенсорными факторами [453; 454]. Исходя из этого, а также учитывая, что активации нейронов «среды» в наших экспериментах появлялись в тех местах клетки, в которых располагались объекты-цели пищедобывательного поведения, можно предположить, что эти активации соответствуют «результативному» пространству, т. е. разбитому на участки в связи с поведенческими актами, реализуемыми животным по отношению к объектам-целям в данной среде. С этой точки зрения свойства активации нейрона, представленного на рисунке 18, свидетельствуют о наличии в памяти животного специальной системы, входящей в иерархию систем, соответствующую поведенческому акту перехода от неэффективной правой к эффективной левой педали.

Таким образом, основные факты, выявленные в настоящих экспериментах, состоят в том, что хотя нейроны всех групп: «цели», «движения» и «среды» — имеются во всех исследованных нами областях коры, но количество нейронов этих групп в сравниваемых областях различно. В основном совокупности нейронов исследованных областей коры представлены нейронами «цели» и «движения». Количество нейронов «цели» в моторной области коры больше, а количество нейронов «движения» меньше, чем в зрительной области коры. Соматосенсорная область коры занимает промежуточное положение. Дополнительным аргументом в пользу связи активности большинства нейронов моторной об-

ласти коры с достижением определенной цели в разных условиях реализации поведения является характерное именно для этих нейронов появление активаций при захвате пищи не только в стандартном пищедобывательном поведении, но и в самых разнообразных видах совершающегося в различной среде нестандартного поведения захвата пищи, в том числе и в актах, характеризующихся оппонентными движениями.

Для решения задачи сравнения системоспецифичности нейронов различных центральных областей моторная и зрительная области коры были выбраны нами как основные объекты исследования. Следует подчеркнуть, что с позиций представления о принадлежности нейронов к функциональным системам, каждая из которых может быть охарактеризована в терминах среды, движения и цели, триадная классификация нейронов, не выделяющая действительных детерминант различия их активности в поведении, является исключительно феноменологической. Однако разделение нейронов моторной и зрительной областей коры на группы в соответствии с этой классификацией позволяет высказать предположение о различии системоспецифичности нейронов этих областей. Как отмечалось выше, системоспецифичность нейрона означает, что появление его активности в поведении определяется тем, вовлекается ли соответствующая функциональная система в иерархию данного поведения. Следовательно, активность нейрона является показателем извлечения данной системы из памяти. В связи с этим можно предположить, что различие динамики появления-исчезновения активаций у нейронов сравниваемых областей при изменениях среды, движения и цели поведения (большее количество нейронов «цели» и меньшее — нейронов «движения» в моторной области коры по сравнению со зрительной и большее количество «односторонних» нейронов в зрительной области коры, по сравнению с моторной) характеризует различие их системоспецифичности, выражающееся в следующем. Реализация систем, по отношению к которым специфичны нейроны моторной области коры, преимущественно зависит от того, для достижения какой цели поведенческий акт реализуется, а систем, по отношению к которым специфичны нейроны зрительной области коры, — от того, какими движениями характеризуется поведение и в какой среде оно реализуется. Таким образом, полученные данные свидетельствуют о принадлежности нейронов моторной и зрительной областей коры к различным, хотя и перекрывающимся наборам систем.

Обсуждение, проведенное в первой главе, показало, что для выявления различий роли отдельных структур мозга в обеспечении поведения необходимо сопоставление активности нейронов этих структур в разнообразных формах поведения. В связи с этим для выявления закономерных феноменов, характеризующих различие системоспецифичности нейронов отдельных структур мозга, было необходимо сравнить динамику активности нейронов при изменении среды, движений и цели в разных формах поведения.

Выбор конкретных методов экспериментов, результаты которых будут описаны далее, основывался на представлении о том, что системоспецифичность нейронов данной структуры зависит от особенностей ее морфологических связей.

Чтобы охарактеризовать системоспецифичность нейронов разных структур с точки зрения различия их связей, мы фиксировали в экспериментах те переменные, которые в соответствии с особенностями морфологических связей моторных и сенсорных структур рассматриваются в литературе как специфические детерминанты активности нейронов: движение и среда. Фиксация заключалась в таком построении экспериментов, при котором можно было максимально изменять среду и минимально — двигательные характеристики поведения и, наоборот, максимально изменять движения при минимальных изменениях среды; обусловить возможность и необходимость осуществления различных поведенческих актов (разные цели), характеризующихся одинаковыми движениями в одной и той же среде, а также проанализировать связь активности нейронов с определенными параметрами среды в различных поведенческих актах.

С одной стороны, результаты, полученные при анализе разных форм поведения, могут рассматриваться как контроль воспроизводимости описанных выше феноменов, характеризующих различие системоспецифичности центральных нейронов отдельных областей коры, а также центральных и периферических нейронов. С другой стороны, сопоставление активности нейронов разных структур с изменением одной и той же переменной в сочетании с методом фиксации позволяет анализировать зависимость их системоспецифичности от особенностей морфологических связей структур.

**АКТИВНОСТЬ НЕЙРОНОВ СЕНСОРНЫХ ОБЛАСТЕЙ КОРЫ
И МЕХАНОРЕЦЕПТОРОВ
ПРИ СТИМУЛЯЦИИ ИХ РЕЦЕПТИВНЫХ ПОЛЕЙ
В РАЗЛИЧНЫХ ПОВЕДЕНЧЕСКИХ АКТАХ**

**4.1. Активность нейронов соматосенсорной
и зрительной областей коры
при тестировании рецептивных полей
и во время реализации пищедобывательного поведения**

Специфика морфологических связей сенсорных структур и представление о реализации этими структурами функций обработки информации о среде обуславливают изучение зависимости активности сенсорных нейронов от тех или иных ее изменений. Наиболее распространенным методом нейрофизиологического изучения процессов обработки информации о среде является тестирование рецептивных полей (РП). Предполагается, что сложно организованная среда может быть представлена как некоторый набор признаков, кодирующихся активностью нейронов, свойства РП которых соответствуют данному признаку. РП при этом соответствует единице анализа свойств среды. Синтез информации о простых признаках (в высших отделах нервной системы) приводит к формированию адекватного образа среды. При этом активность нейрона, имеющего РП, рассматривается как ответ на активацию тех или иных, прямых или опосредованных связей с рецепторными образованиями.

В рамках теории функциональной системы тот факт, что многочисленными исследованиями РП продемонстрировано существование детекторов самых разнообразных свойств стимулов, означает, что применяемые стимулы в чем-то совпадают с теми элементами, на которые «дробит» мир экспериментальное животное в соответствии с результатами целостных функциональных систем, составляющих видовой и индивидуальный опыт [214; 220]. Вовлечением в эти системы и детерминирована, с позиций представления о системоспецифичности, активность в поведении нейронов, в том числе и сенсорных структур. В экспериментах, описанных в предыдущей главе, было показано, что одни и те же системы, по отношению к которым специфичны нейроны сенсорных областей коры, могут реализовываться в разной среде. С учетом сказанного возможным объяснением этого факта может быть то, что РП нейрона в отличие от его системоспецифичности не остается постоянным. Такое объяснение соответствует динамическому пониманию РП, согласно которому считается, что в разные отрезки времени нейрон может оказываться функционально свя-

занным с различными рецепторными элементами [101], и согласуется с данными литературы. Уже в аналитических экспериментах было обнаружено, что свойства РП не являются постоянной характеристикой нейрона. Они изменяются при стимуляции или блокаде нисходящих путей [247; 542], изменении условий адаптации [228], гетеросенсорной стимуляции [548], вестибулярных воздействиях [534], введении наркотиков [291], ионофоретическом подведении к нейрону биологически активных веществ [511; 563]. Модификации подвержены чувствительность, «on-off» структура, ориентационная специфичность, дирекциональная избирательность, размер, форма, локализация и даже субмодальность (например, возможна смена тактильной на волосковую или проприоцептивную) РП. Более того, при определенных воздействиях у части клеток РП могут исчезать, а у других, наоборот, появляться. Эти изменения обнаруживаются при исследовании разных сенсорных систем; как нейронов коры, так и клеток подкорковых структур, спинного мозга, сетчатки.

Изменение РП отмечается не только в ситуации аналитического эксперимента, но и при исследовании активности нейронов бодрствующего животного. В поведении модификация РП обнаружена при изменении значимости стимула [321], при привлечении внимания к стимулируемой рецептивной поверхности [379; 543], при изменении расстояния до объекта фиксации в зрительном поле [411]. В связи с этим представление о модифицируемости РП используется для построения концепций, описывающих нейрофизиологические механизмы поведения, внимания [181; 190; 377].

В свободном поведении организмов, в отличие от ситуации искусственного тестирования РП, контакт со средой является активным, т. е. стимуляция рецептивных зон объектами среды превращается в естественную стимуляцию или в «самостимуляцию», планируемую и заранее подготовляемую текущим поведением, в рамках которого и в связи с целями которого осуществляется опережающая модификация РП [298]. Это отличие ярко проявляется в отчетах испытуемых, которые при активном зрении и осязании отчитываются о событиях в окружающей среде (объекты-цели поведения), а не о событиях на чувствительной поверхности [337].

В последнее время и в нейрофизиологической литературе появились наблюдения, указывающие на различия эффектов стимуляции и активного контакта с объектами среды [379; 397]. В моторной коре обезьян Р. Н. Лемон [397] обнаружил нейроны, которые активировались при искусственном тестировании их РП, но тормозились при контакте рецептивной поверхности (на ладони) с рычагом, захватываемым в пищедобывательном поведении. Придерживаясь традиционных представлений, автор связывает эту разницу со спецификой моторной области коры, определяющей ее двигательной функцией и нежесткостью отношений «входа» и «выхода» этой структуры, подразумевая тем самым, что описан-

ный феномен может не выявляться при исследовании других, в особенности проекционных сенсорных структур.

Для того чтобы выяснить, в каком соответствии находится реализация систем, по отношению к которым специфичны нейроны сенсорных областей коры, со стимуляцией рецептивных поверхностей, имеющей место в разных поведенческих актах, мы сопоставляли активность нейронов соматосенсорной и зрительной областей коры в ситуации искусственного тестирования РП и при осуществлении животным пищевого поведения, что позволило, установив в процессе тестирования связь активности нейрона со стимуляцией определенной рецептивной поверхности, ответить на вопрос, сохраняется ли эта связь при естественной стимуляции соответствующей рецептивной поверхности объектами среды в активном поведении, т. е. можно ли на основании свойств РП нейрона предсказать его активность в пищевом поведении.

Способы тестирования РП в наших экспериментах были сходными с использовавшимися в опытах на бодрствующих животных [258; 397; 478; 499] и состояли в установлении закономерной связи активности нейрона со стимуляцией какого-либо участка тела или зрительного поля. Тестирование проводилось на животных, находившихся в определенной позе, до и сразу после совершения животным 20—30 циклов пищевого поведения. РП определялись при поверхностной и глубокой пальпации кожи и мышц, сдвиге частей тела, кожи, волосков, вибрисс в разных направлениях и с разными скоростями, при движении объектов в разных участках поля зрения с различной скоростью и в разных направлениях. РП, выявляемые в результате тестирования, были малоизбирательными, т. е. имеющие их нейроны активировались при контакте объектов различной формы и площади с рецептивной поверхностью. При изучении нейронов первичной соматосенсорной коры обезьян также было отмечено, что большинство нейронов имеют простые свойства и активируются каждый раз, когда стимул оказывается в соответствующей рецептивной зоне [379]. По существу, для появления активаций большинства клеток в наших экспериментах значение имел сам факт контакта объектов с рецептивной поверхностью, хотя выраженность активаций могла изменяться при изменении скорости и направления движения тестируемых объектов¹⁰. Если клетка имела дирекциональную чувствительность, то это свойство учитывалось при анализе контакта объектов с рецептивной поверхностью в пищевом поведении.

Диапазон примененных при тестировании усилий, скоростей и других характеристик стимуляции включал (заведомо превышая) диапазон, имеющийся при естественной стимуляции в пищевом поведении. Поскольку РП были малоизбиратель-

¹⁰ Достоверность изменений выраженности активаций во всех сериях экспериментов оценивалась по критерию знаков.

ны, а локализация рецептивных поверхностей с необходимостью предопределяла их стимуляцию во время реализации пищевого поведения (контролировалась по видеозаписи), очевидно, что в процессе пищевого поведения происходил такой контакт объектов с рецептивной поверхностью, который в ситуации тестирования вызвал более или менее выраженную активацию у проанализированной совокупности нейронов.

Импульсная активность соматосенсорной и зрительной областей коры 4 кроликов (координаты $P\ 1-5$, $L\ 6-10$ и $P\ 8-12$, $L\ 6-9$ соответственно по атласу Х. Ганглофа и М. Монье [334]) отводилась стеклянными микроэлектродами, заполненными 2,5 M раствором KCl . Методика регистрации импульсной активности и отметок с помощью магнитофона и поведения животных с помощью видеомангитофона, экспериментальная клетка, в которой находилось животное, и его пищевое поведение описаны в предыдущей главе. В этой и последующих сериях экспериментов гистограммы активности нейронов строили обычными способами, в том числе на мини-ЭВМ, вводя данные с магнитной ленты многоканальных регистраторов, или с использованием записей активности нейронов и отметок на бумаге, а также посредством специально разработанного способа анализа видеозаписи. При просмотре видеозаписи, считывая показания счетчика импульсов на последовательных стоп-кадрах, можно было определить, сколько времени прошло от любого анализируемого события до другого и сколько импульсов дал нейрон за этот интервал времени. Это позволяло индивидуально подойти к исследованию активности каждого нейрона, строить гистограммы импульсной активности, начиная с любого момента в поведении кролика или этапа в изменяющемся соотношении между животным и средой, чего невозможно или трудно добиться при обычными методами регистрации и способах анализа импульсной активности. Проанализирована активность 47 нейронов (31 соматосенсорной и 16 зрительной области коры), у которых при тестировании были обнаружены РП.

Нейроны соматосенсорной коры. У этих нейронов, как показано в табл. 1, были выявлены различные типы РП. В основном РП нейронов состояли из активационных зон. У 4 нейронов имелись также тормозные зоны: у 3 — на симметричном участке противоположной стороны тела и у 1 — рядом с активационной зоной. У 12 клеток с разными типами РП выраженность активности зависела от направления движения объекта по коже, смещения волос или вибрисс, перемещения объекта в поле зрения или направления пассивного смещения частей тела животного для нейронов с проприоцептивными РП. Интересно отметить, что все 4 зрительных РП у нейронов соматосенсорной коры были дерекционально-чувствительными. Дирекциональные зрительные РП ранее уже были обнаружены в «незрительной» структуре — моторной коре (см. гл. 1).

При сопоставлении активности нейронов в ситуации тестирования РП с активностью тех же клеток в пищедобывательном поведении были выявлены 3 группы нейронов: у которых на основании активности при тестировании можно было предсказать активность в пищедобывательном поведении (40 %); нейроны, для которых это предсказание оправдывалось лишь частично (34 %), и нейроны (26 %), у которых не было обнаружено соответствия между формами активности в этих ситуациях (см. табл. 1). На рис. 19 представлены примеры для каждого из трех вариантов. Нейроны, гистограммы активности которых демонстрируются на рис. 19 (I, II), располагались на расстоянии не более 100 мкм друг

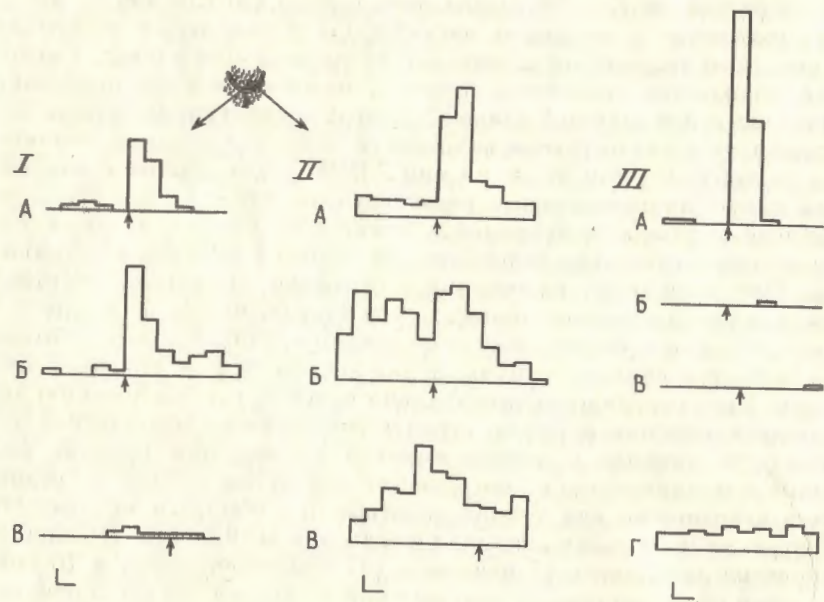


Рис. 19. Соотношение активности трех нейронов соматосенсорной коры (I, II, III) в ситуации тестирования кожных рецептивных полей и в пищедобывательном поведении

A — гистограммы активности нейронов при тестировании, построенные от моментов прикосновения к рецептивной поверхности кожи носа (I, II) и угла рта (III), B — гистограммы активности нейронов, построенные от момента нажатия педали, и B — от момента пересечения носом плоскости отверстия кормушки. Г — гистограмма активности нейрона при спокойном сидении животного. Калибровка по вертикали — 5 импульсов, по горизонтали — 200 мс. $n=10$

от друга и имели одну и ту же рецептивную зону на контралатеральной стороне носа (изображена кружком на схематическом рисунке сверху), т. е. у обоих нейронов наблюдалась активация при контакте объектов с этой зоной при тестировании (A, I, II, рис. 19). Однако в пищедобывательном поведении у них выявлены разные картины активности. Один нейрон (I) активировался в пи-

щедобывательном поведении в полном соответствии со своей активностью при тестировании РП: только при контакте носа с кормушкой; активации отсутствовали вне контакта рецептивной зоны с объектами при подходе к кормушке (I, Б, слева от стрелки), подходе к педали и ее нажатии (I, В), захвате пищи, поданной экспериментатором с руки, или захвате с пола клетки. Активность другого нейрона лишь частично соответствовала активности при тестировании РП: как и у предыдущего, у этого нейрона наблюдалась активация при контакте носа с кормушкой (II, Б, справа от стрелки). Однако нейрон активировался также при подходе к кормушке и педали вне контакта рецептивной зоны с какими-либо объектами среды (II, Б и В, слева от стрелок). Возможность различной активности в поведении у соседних нейронов, имеющих сходные РП, подтверждается опубликованными недавно результатами, полученными при регистрации активности нейронов моторной коры кошки [258]: близко лежащие нейроны, регистрируемые посредством одного хронически имплантированного электрода, имеющие идентичные РП, могли совершенно по-разному активироваться в локомоторных циклах и, наоборот, близко лежащие клетки, демонстрирующие одинаковые паттерны активности при локомоции, могли иметь разные РП.

Анализ активности нейрона, типичного для третьей группы (III на рис. 19), показывает отсутствие соответствия активностей в ситуации тестирования РП и в пищедобывательном поведении. При пальциации и сдвиге кожи между носом и контралатеральным углом рта наблюдалась выраженная активация (III, А). Но в пищедобывательном поведении ни при захвате пищи из кормушки (III, Б), когда с необходимостью происходит и контакт рецептивной зоны с кормушкой и с пищей, и смещение кожи, ни при нажатии на педаль (III, В) активация не возникала. Тем не менее при спокойном сидении животного (III, Г) вне какого-либо контакта рецептивной зоны с объектами среды отмечалась повышенная активность по сравнению с фоновой активностью, наблюдающейся при тестировании РП (сравним III, Г с III, А слева от стрелки). Эти варианты соотношения были обнаружены и для РП других субмодальностей (см. табл. 1). Например, был обнаружен нейрон, активирующийся при тестирующих смещениях контралатеральных вибрисс, который вообще не активировался в пищедобывательном поведении, даже во время залезания в кормушку, при котором происходило соответствующее смещение вибрисс. Для другого нейрона — с проприоцептивным РП — было отмечено полное соответствие между результатами тестирования (активация при пассивных смещениях головы вверх и вниз) и активностью в пищедобывательном поведении (активации при вертикальных движениях головы).

Описанные варианты соотношения активности при тестировании РП и в пищедобывательном поведении были отмечены не только для специфических соматических РП, но и для неспецифических зрительных РП соматосенсорных нейронов. На рис. 20,

Таблица 1

Сопоставление активности нейронов в ситуации тестирования рецептивных полей (РП) и в пищедобывательном поведении для разных типов РП

Тип РП	Количество нейронов с данным типом РП	Количество нейронов с данным вариантом соответствия активности при тестировании РП и в пищедобывательном поведении		
		Полное	Частичное	Отсутствие
Соматосенсорная кора				
Кожные	11	1	4	6
Волосковые и вибриссные	7	2	5	0
Глубокая чувствительность и проприоцептивные	5	3	0	2
Зрительные	4	2	1	1
Смешанные: кожно-волосковые и зритель-но-кожные	4	1	2	1
Зрительная кора				
Зрительные	12	6	4	2
Проприоцептивные	4	4	0	0
Всего	47	19	16	12

I представлены гистограммы активности нейрона, который во время тестирования активировался при приближении объектов разного размера, с разной скоростью и с любой стороны (в том числе и за прозрачной стенкой клетки) к морде животного (I, A). В соответствии с этим нейрон активировался при любых движениях в пищедобывательном (I, B), а также ориентировочно-исследовательском и поисковом (I, B) поведении. У другого нейрона (рис. 20, II) было обнаружено отсутствие соответствия между активностью при тестировании РП и в пищедобывательном поведении. Он активировался при вертикальных (II; A, 1) и слабее — при горизонтальных (II; A, 2) движениях объектов в контралатеральной части поля зрения. В ситуации пищедобывательного поведения активность нейрона отсутствовала как при вертикальных (II; B, 1), так и при горизонтальных (II; B, 2) движениях головы.

Нейроны зрительной коры. При анализе активности нейронов зрительной коры удалось выявить два типа РП: зрительные и проприоцептивные. У 7 нейронов со зрительными РП выраженность активности зависела от направления движения объектов в поле зрения. Как и для неспецифических зрительных РП нейронов соматосенсорной коры, для специфических зрительных РП нейронов зрительной коры выявлены все описанные выше варианты соответствий (см. табл. 1).

На рис. 21, I представлен пример активности нейрона, для которого было обнаружено полное соответствие между активностью при тестировании РП и при осуществлении пищедобыватель-

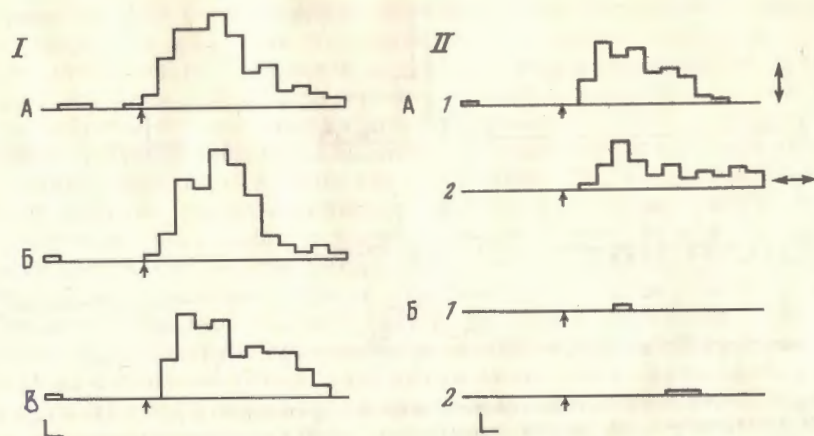


Рис. 20. Соотношения активности двух нейронов соматосенсорной коры (I, II) в ситуации тестирования зрительных рецептивных полей и в пищедобывательном поведении

A — гистограммы активности нейронов при тестировании, построенные от начала приближения объекта к морде с разных сторон (I, A, 1) и горизонтального (II, A, 2) движения объекта в контралатеральном поле зрения. B — гистограммы активности нейронов, построенные от начала любых (I, B), вертикальных (II, B, 1) и горизонтальных (II, B, 2) движений животного в стандартном пищедобывательном поведении и Г — от начала любых движений в поисковом и ориентировочно-исследовательском поведении. Калибровка: по вертикали — 5 импульсов, по горизонтали — 40 мс

ного поведения. Этот нейрон активировался в конце приближения разных объектов к правому (контралатеральному) глазу до расстояния между ними 2—5 см (I, A). В соответствии с этим в пищедобывательном и поисковом поведении нейрон активировался в конце движений направо (при этом правый глаз оказывался у одной из стенок клетки) независимо от их длительности (I; B, B).

Отсутствие соответствия между активностью при тестировании РП и в пищедобывательном поведении иллюстрирует пример, представленный на рис. 21, II. Данный нейрон активировался при движении объектов с разными скоростями и в различных направлениях в контралатеральном поле зрения (II, A). При любых движениях в пищедобывательном поведении активность отсутствовала.

В качестве примера частичного соответствия можно привести нейрон, который активировался при удалении объектов от правого (контралатерального) глаза в горизонтальной плоскости и при пассивных смещениях головы животного налево, но не направо. В пищедобывательном поведении нейрон активировался при движениях налево при подходе к кормушке (на правой стороне клетки), но также и направо при движении к кормушке (на левой стороне клетки).

Активность всех 4 нейронов с проприоцептивными РП при тестировании соответствовала таковой в пищедобывательном поведении.

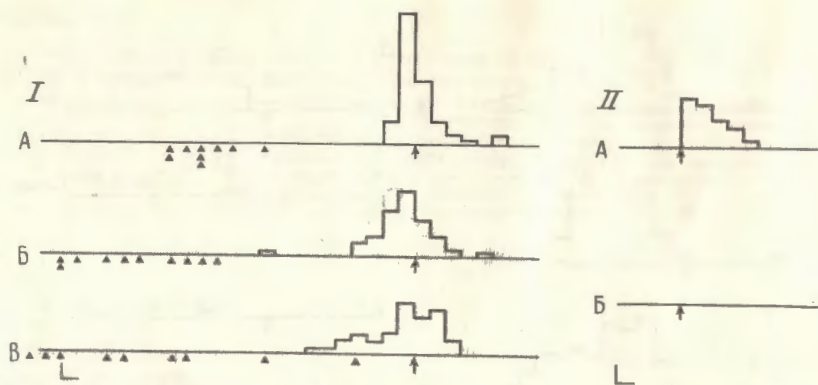


Рис. 21. Соотношение активности двух нейронов зрительной коры (I, II) в ситуации тестирования зрительных рецептивных полей и в пищедобывательном поведении

A — гистограмма активности нейрона при тестировании, построенная от момента остановки объекта, приближающегося к правому глазу (I, A), и от момента начала движения объекта мимо левого глаза (II, A); B — гистограмма, построенная от момента прекращения движения животного направо (I, B) и от момента начала любого движения (II, B) в стандартном пищедобывательном поведении. B — гистограмма активности нейрона, построенная от момента завершения движения направо в поисковом и ориентировочно-исследовательском поведении. Треугольниками отмечены моменты начала движения тестирующего объекта (I, A) и начала движения животного направо (I, B, B). Калибровка по вертикали — 5 импульсов, по горизонтали — на I — 40 мс и на II — 200 мс.

Таким образом, активность 60 % нейронов сенсорных областей коры при стимуляции рецептивной поверхности в ситуации искусственного тестирования РП отличается от активности, вызванной стимуляцией во время реализации активного целенаправленного поведения. Нейроны соматосенсорной и зрительной коры, демонстрирующие при тестировании связь с определенной рецептивной поверхностью, могут ее изменить или потерять в ситуации пищедобывательного поведения. На основании свойств активности нейрона, возникающей при тестировании РП, нельзя достоверно предсказать его активность во время реализации пищедобывательного поведения, т. к. даже нейроны с одинаковыми РП могут иметь различную активность в данной ситуации.

Таким образом, при сравнении обычной ситуации искусственного тестирования РП и самостимуляции в активном поведении оказывается, что модификации РП соответствуют наиболее выраженным их изменениям, описанным в аналитических экспериментах, например полное исчезновение ответов на стимуляцию соответствующей рецептивной поверхности.

В последнее время в литературе появились данные, соответствующие полученным в наших экспериментах. Дж. К. Чапин и Д. Дж. Вудвард [292] исследовали активность нейронов первичной соматосенсорной области коры у крыс. При тестировании РП на пальмарной поверхности передней лапы и при локомоции было обнаружено, что ответы появляются уже при давлении силой 0,2–1,5 г (давление на пальмарную поверхность при ходьбе —

примерно 150 г) и площади контакта стимулирующегося зонда с кожей — 4 мм². При тестировании все клетки отвечали при увеличении силы и площади контакта. Авторы справедливо полагают, что если бы не было никаких влияний, изменяющих РП, то все нейроны с выявленными при тестировании РП на пальмарной поверхности должны были бы активироваться и при контакте лапы с опорой, так как они а) не имели сложных РП, требующих чего-либо другого, кроме простого прикосновения, б) имели РП, покрывающие значительную часть пальмарной поверхности, в) отвечали при пассивной стимуляции и на меньшее давление, чем имеющееся при контакте лапы с тредбаном, г) могли отвечать на большую, чем имела при ходьбе, частоту стимуляции. Тем не менее было обнаружено, что около половины клеток (29), отвечавших на пассивную стимуляцию, имели очень слабую активацию или вообще не имели ее при контакте пальмарной поверхности с опорой в процессе локомоции. Нейроны, лежащие рядом в треке и имеющие одинаковую чувствительность при пассивной стимуляции, могли по-разному вести себя при ходьбе: одни сильно активировались, а другие вообще не активировались при контакте с опорой.

Поскольку данные Дж. К. Чапина и Д. Дж. Вудварда получены при изучении РП, имеющих другую локализацию (РП, обнаруженные в наших экспериментах, располагались в основном на морде животных), в другом поведении и на другом виде животных, можно думать, что феномен резкой модификации РП при переходе от «пассивного» тестирования к активному поведению отражает принципиальную закономерность организации активности нейронов.

Если активация нейрона сенсорной структуры может возникнуть при стимуляции определенной рецептивной поверхности в одном поведении — при тестировании РП, т. е. в ситуации, когда у бодрствующего животного реализуется пассивно-оборонительное или ориентировочно-исследовательское поведение, но не в другом — пищедобывательном поведении, логично предположить, что возможна и обратная ситуация: возникновение активации при стимуляции определенной рецептивной поверхности в активном поведении, но не при тестировании РП. В пользу этого предположения свидетельствуют данные Х. Сакаты и И. Ивamuры [491] о наличии в первичной соматосенсорной коре обезьян нейронов, у которых не обнаруживаются РП на кисти при тестировании и которые не активируются при ее пассивных смещениях, но активируются в случае захвата определенных объектов. В перипаркулатной зоне коры обезьян также выявляются нейроны, РП которых обнаруживаются только в том случае, если контакт рецептивной зоны с объектом происходит при целенаправленных движениях животного [478].

Таким образом, по-видимому, состав нейронов сенсорных областей коры, активирующихся при стимуляции данной рецептивной поверхности, меняется при переходе от тестирования РП к пищедобывательному поведению за счет двух групп нейронов: акти-

вирующихся только при тестировании РП и только в пицедобывательном поведении.

РП может быть рассмотрено с двух сторон: как феномен и как концепция. Феномен РП — связь активности нейрона с определенными параметрами стимуляции соответствующей рецептивной поверхности. На основании характеристик этой связи и представлений о специфической функции сенсорных структур (обработка сенсорной информации) строится концепция РП, включающая положение о детерминации активности нейрона сенсорной структуры специфической стимуляцией, вызывающей ответы определенной группы элементов нижележащего (или рецепторного) уровня данной сенсорной системы, и о РП как единице анализа свойств среды, соответствующей какому-либо или каким-либо из ее признаков. Если наличие феномена РП несомненно, то концепция РП неоднократно подвергалась критике [45; 214; 383]. Подвергая критике концепцию РП с позиций системных представлений об организации поведения, В. Б. Швырков среди прочих аргументов указывает на зависимость активности от параметров стимула не только у нейронов проекционных (по отношению к этому стимулу), но и других областей мозга; широчайшую дивергенцию и конвергенцию; появление спайка только при одновременной конвергенции на нейроне множества разнородных влияний [214].

Рассматривая проблему критериев и модусов реальности, Ю. А. Шрейдер [236] вводит понятие «плюс-» и «минус-фиксаций». Плюс-фиксиями на определенном этапе были такие сыгравшие в науке плодотворную роль понятия, как «теплород», «эфир». Как примеры минус-фиксий автор рассматривает отождествление человека с машиной или представление о сознании как о совокупности условных рефлексов. С позиций системного подхода к анализу активности нейронов в поведении РП оказывается фикцией, возникающей в результате выделения экспериментатором в целостном соотношении организма и среды одного аспекта, рассмотрения этого аспекта как детерминанты активности нейронов и проведения логических процедур, превращающих феномен РП в концепцию РП. Однако, с нашей точки зрения, представление о РП центрального нейрона может быть оценено как плюс-фикция, поскольку, во-первых, в физиологии сенсорных систем РП является работающим понятием, позволяющим формулировать новые вопросы и получать данные, соответствующие методологическим положениям этой дисциплины. Во-вторых, феномен РП может быть использован и в системном анализе поведения при учете критики концепции РП¹¹.

Связь активности с параметрами раздражения является связью с определенным поведением, в котором участвует исследуемый нейрон и используется информация об этих параметрах раздраже-

¹¹ Использование в последнем случае не феномена, а концепции РП превратит понятие о РП в «минус-фикцию».

ния [214]. С позиций представления о системоспецифичности нейрона его активация — показатель вовлечения в конкретную систему. Анализ зависимости активации от параметров стимулов, действующих при реализации системы на соответствующую рецептивную поверхность, позволяет выделить феномен РП. Наличие этого феномена показывает, что одним из условий, при котором система, по отношению к которой специфичен нейрон, вовлекается в обеспечение соотношения организма и среды как целого, является контакт объектов среды с данной рецептивной поверхностью. Хотя РП обнаруживаются не только у нейронов сенсорных структур, но многочисленные данные литературы и результаты наших экспериментов свидетельствуют о том, что именно для сенсорных структур характерна преимущественная модальная специфичность, топическая локализация и специфика воспроизводимо выявляемых групп РП (например, простые, сложные, сверхсложные). Феноменологически это означает проявляющуюся как у бодрствующих, так и у наркотизированных животных четкую зависимость активности большинства нейронов данной структуры от стимуляции соответствующих особенностям ее морфологических связей рецептивных поверхностей¹². Таким образом, характерной для систем, по отношению к которым специфичны нейроны сенсорных корковых структур, является связь реализации этих систем со стимуляцией соответствующих рецептивных поверхностей, что при анализе связи активности нейронов с параметрами стимулов выражается в феномене РП. Однако, как показывают приведенные в настоящем разделе результаты, эта связь не является жесткой. 60 % нейронов соматосенсорной и зрительной областей коры, демонстрирующих при искусственном тестировании РП связь активности со стимуляцией определенных рецептивных поверхностей, изменяют или теряют ее при стимуляции этих поверхностей в процессе пицедобывательного поведения. Активация нейрона может возникать как при естественной стимуляции той же рецептивной поверхности, раздражение которой вызывает ответ нейрона при тестировании РП (см. рис. 19А, Б — нейрон активируется и при тестировании РП, и в акте захвата пищи при контакте рецептивной поверхности на коже носа с объектами среды), так и в случаях, когда объекты среды контактируют не с этой, а с другими рецептивными поверхностями (рис. 19 В — тот же нейрон активируется в акте подхода к педали). Следовательно, одна и та же система может быть реализована в разных поведенческих актах при стимуляции разных рецептивных поверхностей. С другой стороны, нейрон может активироваться при стимуляции данной рецептивной поверхности только при искусственном тести-

¹² Именно связи, а также самые разные виды их взаимодействия (зависящие от множества факторов: не только от видового и индивидуального опыта, но и от избранных автором комбинаций стимулов, вида наркоза и т. д.) и могут быть изучены в аналитических экспериментах по исследованию РП, хотя задачи этих экспериментов формулируются в терминах «кодирования», «обработки информации» и т. п.

ровании РП, но не в активном пищедобывательном поведении или только в активном поведении, но не при искусственном тестировании РП. Следовательно, одна и та же система может реализовываться при стимуляции данной рецептивной поверхности в одном, но не в другом поведенческом акте.

4.2. Влияние задачи на ответы кожных механорецепторов человека

Исследования, результаты которых изложены в настоящем разделе, были проведены для того, чтобы ответить на следующий вопрос: зависит ли активность периферических сенсорных элементов от того, в каком поведенческом акте стимулируются их РП, и если да, то чем отличается эта зависимость от обнаруживаемой при изучении активности нейронов сенсорных областей коры. Эта проблема может быть решена при сравнении ответов периферических сенсорных элементов на одинаковые по физическим свойствам стимулы, предъявляемые в поведенческих актах, направленных на достижение различных целей.

В настоящее время многие авторы считают, что активность в афферентной периферической системе лишь отражает физические свойства стимулов и не зависит от поведенческой ситуации.

Возможность зависимости активности периферических сенсорных элементов от поведенческой ситуации особенно широко обсуждалась в психофизиологии и когнитивной психологии в связи с проблемой локализации «фильтра», предохраняющего «каналы передачи информации» от перегрузки. Как отмечает Б. М. Величковский [62], вопрос о том, где расположен фильтр, надолго стал центральной темой исследования проблемы внимания. Причем количество аргументов против ранней селекции велико и число их с каждым годом возрастает. Однако, подчеркивает автор, в настоящее время исследования внимания в когнитивной психологии далеко ушли от механистических аналогий, структурных моделей фильтрации. В частности, У. Найссер [143], определяющий внимание как активное предвосхищение результатов восприятия, считает неоправданными попытки локализации «фильтра». Переходя же от теоретических позиций к конкретным данным, Найссер, как и другие авторы [435; 465], заключает, что никаких изменений в активности периферических сенсорных нервов при сдвигах внимания не происходит; последние проявляются «в самых общих изменениях активности коры» [143, с. 105].

Традиционная точка зрения о ригидной периферии и пластичных адаптивных центральных процессах имеет долгую историю [381] и обязана, как справедливо считает Э. С. Рид, своим возникновением (добавим, и существованием) представлениям о сенсорном входе, вызывающем рефлекторный выход на основе врожденных нервных связей или приобретенных ассоциаций [473, р. 100]. Л. А. Кукуев также отмечает, что концепция ригидности

«нижних» уровней и пластичности «высших» основана на рефлекторном подходе [121, с. 965].

Однако наряду с точкой зрения о ригидности периферических элементов существуют данные и представления, которые позволяют предполагать возможность модификации активности этих элементов при изменении цели поведения. Наиболее ярким из таких представлений является сформулированная П. Г. Снякиным в 1942 г. концепция функциональной мобильности рецепторов [179]. Согласно этой концепции переменная активность рецепторных элементов является одним из проявлений деятельности центральных регуляторных механизмов, обеспечивающих адекватную настройку анализаторов на восприятие и анализ действующих факторов среды [179, с. 31].

В психологии значение зависящих от цели поведения человека изменений характеристик ответов чувствительных органов на один и тот же по физическим свойствам раздражитель подчеркивал С. Л. Рубинштейн [162]. Он считал, что, для того чтобы исследование чувствительности и чувствительных органов привело к сколько-нибудь законченным результатам и значимым выводам, оно должно проводиться с учетом реальных взаимоотношений организма с окружающим миром. Поскольку психология имеет дело не только с раздражителем, но и с предметом, и не только с органом, но и с человеком, такое исследование должно быть психологическим и психофизиологическим, а не только физиологическим [162, с. 191].

Концепция функциональной мобильности, так же как и другие концепции, в которых принимается существование центральной регуляции состояния периферических сенсорных элементов, с необходимостью включает представление об эфферентных влияниях, поступающих к рецептору, как факторе, регулирующем работу воспринимающего органа [94; 179]. В настоящее время наличие эфферентных влияний показано для всех органов чувств [94; 101; 181; 401]. В том числе показана возможность эфферентного контроля активности кожных рецепторов, осуществляемого как через соматические [95; 413], так и через симпатические [494; 496] влияния.

Предположение о регулирующей роли эфферентных влияний выдвигалось еще С. Кахалом [287], который считал, что эфферентные влияния изменяют возбудимость рецепторов, и связывал функцию этих влияний с механизмами внимания; Л. А. Орбели [156] выдвинул гипотезу о том, что адаптивную роль в регуляции активности рецепторов могут играть симпатические влияния.

Позже, уже на основании обзора исследований, посвященных изучению «центрального контроля рецепторов», Ливингстон предполагает как фактор, привносящий «в процессы перцепции активный организующий принцип, включающий элемент цели (выделено мной. — Ю. А.), принцип, который определяет селекцию сообщений, начиная с самых ранних стадий их генерации» [400,

р. 757]. Сходные соображения высказываются и в последнее время [141; 299].

Таким образом, существующие представления об эфферентных влияниях позволяют ожидать, что активность периферических элементов в поведении зависят не только от параметров стимула, но и от цели поведения. Для того чтобы экспериментально проверить, действительно ли это так, и тем самым ответить на сформулированный в начале настоящего раздела вопрос, следовало использовать такой метод, посредством которого можно было бы, строго контролируя параметры стимуляции, изучить ответы периферических элементов на одинаковые по физическим параметрам стимулы при реализации разных поведенческих актов. Мы сравнивали ответы волокон сенсорного нерва человека на идентичные по физическим параметрам тактильные стимулы, предъявляемые в двух различных поведенческих ситуациях — при определении амплитуды этих стимулов и при подсчете звуковых сигналов.

В экспериментах участвовали четверо испытуемых в возрасте 27—37 лет. Проведено от 1 до 8 экспериментов на каждом испытуемом. Во время эксперимента испытуемый сидел в удобном кресле, а его рука фиксировалась в вакуумном слепке.

Электроды изготовлялись по методу, описанному А. Б. Вальбо и К.-Э. Хагбартом [537], с небольшими модификациями. Электрод фиксировался в микроманипуляторе и вводился через кожу в поверхностную ветвь лучевого нерва на уровне запястья. В зависимости от того, насколько освобождался от лака электрод при проколе кожи, его сопротивление составляло 1—3 мОм. Активность волокон вместе с импульсами триггера, а также импульсами, запускающими стимуляцию, комментариями экспериментатора записывалась на магнитную ленту.

Одновременно с продвижением электрода через кожу в нерв осуществлялась стимуляция поверхности кожи, снабжаемой лучевым нервом. При обнаружении волокна определялся его тип и РП в соответствии с критериями, разработанными Т. Ярвилехто и соавторами [382]. Тактильная стимуляция осуществлялась с помощью плексигласового зонда диаметром 1 мм, соединенного с движущей катушкой электромеханического вибратора. Последний приводился в движение отдельными циклами синусоид (20 Гц) от генератора функций через усилитель мощности. Пьезоэлектрический датчик, фиксированный между движущей катушкой вибратора и зондом, позволял измерять смещения последнего. Сигнал датчика подавался на интегрирующую схему для измерения смещения. Исходная величина смещения кожи стимулирующим зондом составляла 1 мм, а амплитуда стимула от этого положения — 50, 120, 250, 400, 650 и 950 мкм (форма смещения зонда при стимуляции представлена на рис. 22). Стимулы предъявлялись в наиболее чувствительную часть РП волокна в случайном порядке по пять предъявлений стимула каждой амплитуды. Были использованы две экспериментальные ситуации, в каждой из которых предъявлялись идентичные тактильные стимулы: задачи оп-

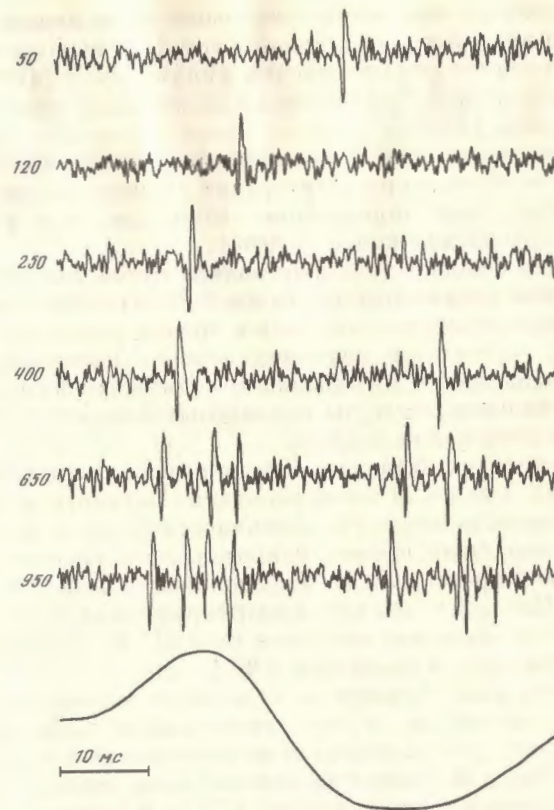


Рис. 22. Примеры ответов волокна Ю09М6 лучевого нерва на тактильные стимулы различной амплитуды

Амплитуда стимула (мкм) обозначена слева от записей одиночных ответов. Внизу — кривая, представляющая форму смещения стимулирующего зонда

ределения амплитуды тактильного стимула и подсчета звуковых стимулов. В первой ситуации задача испытуемого состояла в том, чтобы после каждого стимула дать отчет о его величине, используя произвольно выбранную испытуемым численную шкалу. Во второй ситуации параллельно с тактильными стимулами бинаурально через наушники подавались звуковые стимулы — тоны 300 Гц, среди которых с вероятностью в среднем 0,3 появлялись отклоняющиеся тоны 360 Гц (серия из 154 тонов включала 38—60 отклоняющихся). Частота предъявления слуховых стимулов составляла 3 в секунду, длительность каждого тона — 50 мс. Задача испытуемого состояла в подсчете количества отклоняющихся звуковых стимулов. Задача эта была достаточно трудной и редко выполнялась без ошибок (за ошибки испытуемые штрафовались). Как правило, при выполнении данной задачи испытуемые отчитыва-

лись об отсутствии ощущений тактильной стимуляции. В соответствии с этим находится следующий факт. При выполнении задачи подсчета, в отличие от определения амплитуды, соматосенсорные вызванные потенциалы, связанные с тактильной стимуляцией, не обнаруживались [514].

Для контроля возможного влияния порядка выполнения задач на активность волокон при регистрации активности части волокон первой задачей было определение амплитуды, при регистрации активности других волокон — подсчет.

Активность волокон анализировалась путем построения растров импульсной активности для каждой из ситуаций (см. рис. 24). Статистическая обработка состояла в оценке различий (по критерию знаков) латентных периодов первого импульса в ответе, величин межспайковых интервалов и количества импульсов в ответах на тактильные стимулы одинаковых амплитуд. Значимыми считались различия при $p < 0,05$.

В экспериментах была зарегистрирована активность 48 волокон. Из них 3 волокна были спонтанно активны, и для них не было обнаружено кожных РП. Активность 23 из 45 механорецептивных волокон была проанализирована при выполнении обеих задач по полной программе. Из этих волокон 6 были быстроадаптирующимися [БА], 2 — медленно адаптирующимися типа I [МА I] и 15 — медленно адаптирующимися типа II [МА II] по классификации Т. Ярвилехто и соавторов [382].

При регистрации активности 10 волокон первой задачей было определение амплитуды и при регистрации активности 13 — подсчет. Все эти волокна отвечали на тактильные стимулы в обеих ситуациях. Ответы большинства волокон были двухфазными. Первая фаза появлялась в течение первых 25 мс и вторая — в интервале 30—50 мс после начала стимула. На рис. 22 приведен пример ответов на тактильные стимулы одного из волокон.

В задачах определения амплитуды и подсчета ответы волокон сравнивались по пороговым интенсивностям стимулов для появления ответа волокна, числу импульсов и величинам межспайковых интервалов в ответе, а также по латентным периодам первого импульса в ответе при разных амплитудах стимула. Для 5 волокон [1 БА и 4 МА II] ответы не различались значимо по анализируемым параметрам, а для 18 были получены различия (см. табл. 2). Эти различия оказались связанными как с типом задачи, выполняемой испытуемым, так и с очередностью задач при регистрации данного волокна. Влияние порядка выполнения задач на ответы объясняется тем, что чувствительность волокон имела тенденцию к уменьшению во времени. На рис. 23 представлены графики изменения во времени среднего для всей совокупности волокон числа импульсов в ответах на стимулы всех амплитуд. На рисунке видно, что среднее количество импульсов уменьшается во времени как внутри каждой из задач, так и во второй задаче по сравнению с первой.

Для 18 волокон порог появления по крайней мере одного им-

Таблица 2

Различия характеристик активности волокон лучевого нерва в сравниваемых поведенческих ситуациях. Изменения порога и статистически значимые ($p < 0,05$; критерий знаков) различия в числе импульсов, латентном периоде первого спайка и величине межспайковых интервалов в ответах на тактильные стимулы, предъявляемые в задаче определения амплитуды [ОА] и подсчета слуховых стимулов [ПС].

Волокно	Тип	Первая задача	Порог	Число импульсов	Латентный период	Межспайковые интервалы
Ю 04M2	БА	ОА	ОА<ПС	ОА>ПС	ОА<ПС	—
Ю 06M2	БА	ОА	—	—	—	—
Ю 14M2	БА	ОА	ОА<ПС	ОА>ПС	—	—
Ю 13M2	МА I	ОА	ОА<ПС	ОА>ПС	ОА<ПС	—
Ю 02M1	МА II	ОА	—	—	—	—
Ю 02M4	МА II	ОА	—	ОА>ПС	—	—
Ю 03M5	МА II	ОА	—	ОА>ПС	—	—
Ю 05M2	МА II	ОА	—	—	—	—
Ю 11M1	МА II	ОА	—	—	—	—
Ю 14M4	МА II	ОА	—	—	ОА<ПС	—
Ю 09M3	БА	ПС	—	ПС>ОА	—	—
Ю 10M1	БА	ПС	ПС<ОА	—	ПС<ОА	—
Ю 14M3	БА	ПС	—	—	—	ОА<ПС
Ю 07M1	МА I	ПС	—	ПС>ОА	ОА<ПС	—
Ю 02M2	МА II	ПС	—	ПС>ОА	—	—
Ю 05M1	МА II	ПС	—	—	ОА<ПС	—
Ю 05M3	МА II	ПС	—	ПС>ОА	—	—
Ю 09M5	МА II	ПС	—	—	ПС<ОА	—
Ю 09M6	МА II	ПС	—	ПС>ОА	ПС<ОА	—
Ю 13M3	МА II	ПС	—	ПС>ОА	ОА<ПС	—
Ю 13M4	МА II	ПС	—	—	—	—
Ю 14M5	МА II	ПС	—	ОА>ПС	ОА<ПС	ОА<ПС
Ю 15M1	МА II	ПС	ОА<ПС	ОА>ПС	—	ОА<ПС

пульса в ответе был одинаковым в сравниваемых ситуациях (ниже 50 мкм для 17 волокон и между 50 и 120 мкм для одного). Для 4 волокон порог был ниже в задаче определения амплитуды, чем при подсчете (для 3 из них определение амплитуды было первой задачей в последовательности, а подсчет — второй, для 1 волокна порядок был обратным (см. рис. 24). Для 1 волокна порог был ниже при подсчете, чем при определении амплитуды, — подсчет был первой задачей.

Не было обнаружено волокон, имеющих более низкий порог при подсчете, когда эта задача была второй в последовательности.

Количество импульсов в ответах для всех волокон, кроме одного, было в среднем большим при больших амплитудах стимулов.

При сопоставлении количества импульсов, появляющихся у волокон в сравниваемых задачах, для 10 единиц не обнаружено значимых различий (рис. 25, А), у 7 волокон достоверно больше

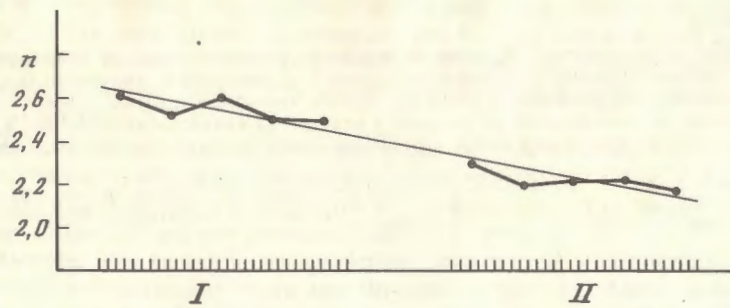


Рис. 23. Среднее количество импульсов в ответах волокон в первой (I) и второй (II) сериях предъявления тактильных стимулов

Каждая точка — среднее количество импульсов (по оси ординат) в ответах на первые, вторые и т. д. предъявления стимулов шести использованных амплитуд (по оси абсцисс)

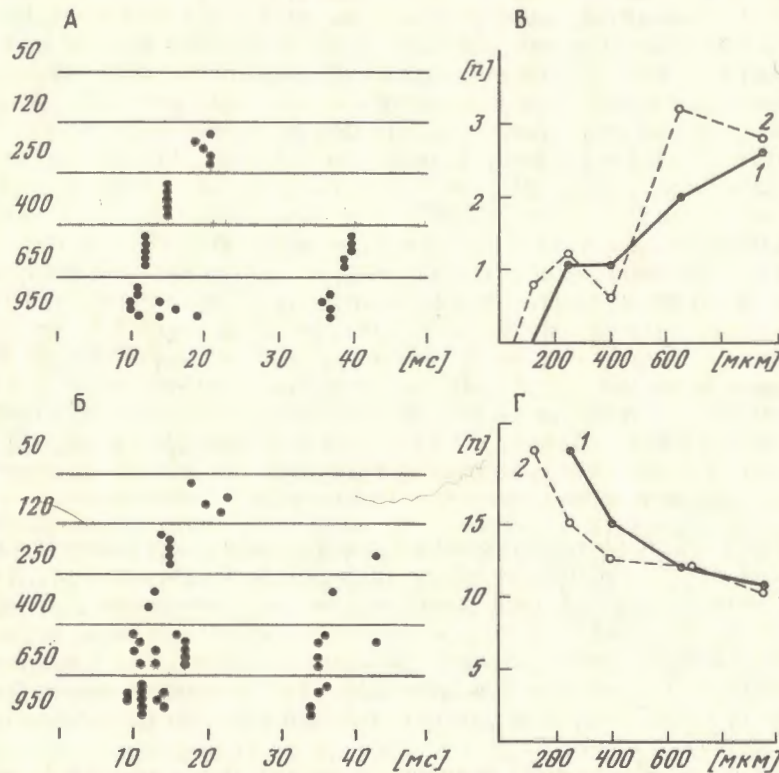


Рис. 24. Уменьшение порога ответа волокна Ю15M1 при определении амплитуды по сравнению с подсчетом

А — растры ответов волокна на тактильные стимулы различных амплитуд при подсчете. Амплитуда стимулов в мкм обозначена слева. Волокно отвечало на стимулы амплитудой 250 мкм, но не на стимулы амплитудой 120 мкм; таким образом, порог ответа в задаче подсчета — между 120 и 250 мкм. В — растры ответов волокна на тактильные стимулы различных амплитуд при определении амплитуды. Обозначения, как на А. Порог ответа в этой ситуации ниже 120 мкм. В — зависимость среднего количества импульсов в ответах от амплитуды стимулов. Подсчет — 1; определение амплитуды — 2. Г — зависимость латентного периода ответа от амплитуды стимула. Обозначения, как на В

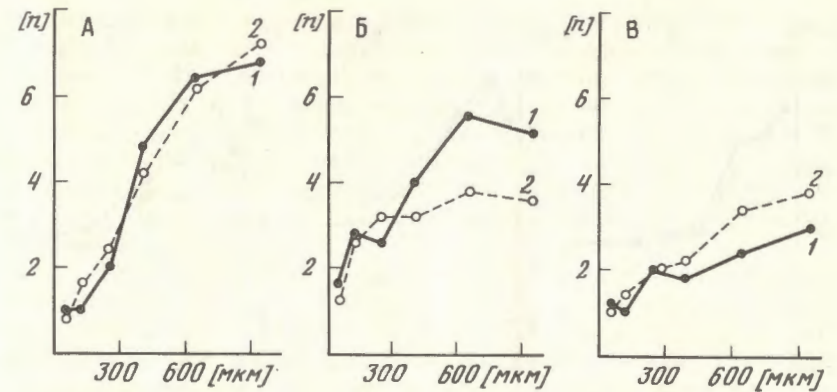


Рис. 25. Зависимость среднего количества импульсов в ответах волокон от амплитуды стимула

Подсчет — 1; определение амплитуды — 2. Во всех демонстрируемых здесь случаях первой задачей в последовательности был подсчет, второй — определение амплитуды. А — волокно Ю05M1; одно из волокон, у которых не обнаружено различий количества импульсов в ответах в сравниваемых задачах. В — волокно Ю02M2; одно из волокон, у которых больше импульсов в ответах появлялось в первой в последовательности задаче (здесь — подсчет). В — волокно Ю14M5; одно из волокон, у которых больше импульсов в ответах появлялось в задаче определения амплитуды, хотя она была второй в последовательности

импульсов появлялось в задаче определения амплитуды и у 6 — в задаче подсчета. Если учитывать порядок выполнения задач, то волокна с различающимся количеством спайков можно разделить на две группы. 1. У 11 волокон в среднем большее количество импульсов появлялось в ответах на стимулы, предъявляемые в первой в последовательности ситуации (рис. 25, В). Для 6 волокон первой была задача подсчета и для 5 — задача определения амплитуды. Разница в среднем количестве импульсов для стимула данной амплитуды составляла максимально 3—4 импульса, но в большинстве случаев 1—2 импульса. 2. У 2 волокон в среднем большее количество импульсов появлялось в задаче определения амплитуды по сравнению с подсчетом, несмотря на то что подсчет был первой, а определение амплитуды — второй задачей (рис. 25, В, см. также рис. 24).

Не обнаружено волокон, у которых в ответе было больше импульсов при выполнении задачи подсчета, когда она была второй в последовательности.

Латентный период первого импульса в ответе для большинства волокон был более коротким при большей амплитуде стимулов и колебался в пределах от 6 до 30 мс. Для 13 волокон при сравнении двух ситуаций не обнаружено достоверной разницы латентных периодов (рис. 26, А). Для 6 волокон достоверно меньшие латентные периоды были выявлены в задаче, являющейся первой в последовательности (для 3 из них первой задачей было определение амплитуды и для 3 — подсчет). У 4 волокон меньшие латент-

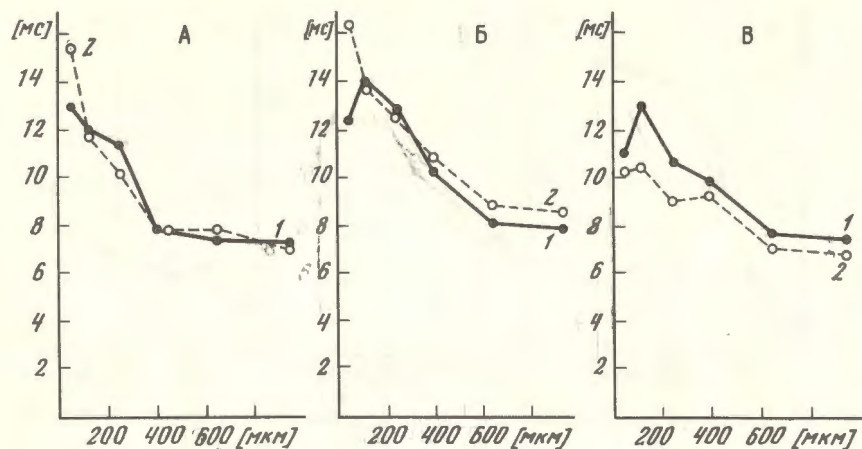


Рис. 26. Зависимость среднего латентного периода первого спайка в ответах волокон от амплитуды стимула

Подсчет — 1; определение амплитуды — 2. Во всех демонстрируемых здесь случаях первой задачей в последовательности был подсчет, второй — определение амплитуды. А — волокно Ю13М4; одно из волокон, у которых не было обнаружено разницы в латентных периодах ответов в сравниваемых задачах. В — волокно Ю09М5; одно из волокон, у которых меньший латентный период был в первой в последовательности задаче (здесь — подсчет). В — волокно Ю14М5; одно из волокон, у которых меньший латентный период выявлялся в задаче определения амплитуды, хотя она была второй в последовательности

ные периоды появлялись при определении амплитуды, несмотря на то что эта задача была второй в последовательности (рис. 26, В).

Не было случаев, когда латентные периоды были меньше в задаче подсчета, если она была второй в последовательности.

Величина межспайковых интервалов оценивалась для тех 22 волокон, у которых в ответ на стимулы разных амплитуд появлялось два и более спайков. Достоверные различия величин межспайковых интервалов в задаче определения амплитуды по сравнению с задачей подсчета были обнаружены у 3 волокон. У всех 3 единиц более короткие интервалы появлялись в задаче определения амплитуды, несмотря на то что при регистрации каждой из них задача подсчета была первой в последовательности.

Таким образом, суммарное количество наблюдений более низкого порога, большего числа импульсов и более коротких межимпульсных интервалов в ответе, меньшего латентного периода в задаче определения амплитуды — 21, а в задаче подсчета звуковых стимулов — 10. Подчеркнем, что задача определения амплитуды была первой в последовательности при регистрации активности 10 волокон, а задача подсчета — 13 единиц.

Суммируя полученные различия, можно выделять две различные тенденции: 1) более низкие пороги, большее количество импульсов в ответах и более короткие латентные периоды оказались чаще связанными с первой в последовательности задачей, 2) более низкие пороги, большее количество импульсов и более короткие

межимпульсные интервалы в ответах, меньшие латентные периоды были связаны чаще с задачей определения амплитуды. Причем в 10 случаях (у 6 волокон) эти характеристики ответа отмечены даже в тех ситуациях, когда задача определения амплитуды была второй в последовательности. При выполнении задачи подсчета, когда она была второй в последовательности, ни у одного волокна не наблюдалось более низких порогов, большего количества импульсов и более коротких межимпульсных интервалов в ответах, меньших латентных периодов.

Что касается первой тенденции, она свидетельствует о нарастающей во времени десинситизации механорецептивных единиц вследствие механических изменений кожи [470], обусловленных длительным давлением стимулирующего зонда. Возможно также, что эта тенденция связана с некоторыми центральными факторами. Переход при регистрации данного волокна от одного периода эксперимента к другому мог модулировать эмоциональное состояние испытуемых, которые были заинтересованы в успехе эксперимента.

Поскольку в задаче определения амплитуды получены более низкие пороги, большее количество импульсов и более короткие межспайковые интервалы в ответе, а также меньшие латентные периоды, необходимо предположить наличие определенных центральных факторов, изменяющих свойства кожных механорецепторов и связанных с выполнением задачи.

В аналитических экспериментах обнаружено, что регуляция активности кожных механорецепторов может осуществляться опосредованными и прямыми влияниями. К первой группе относятся влияния, осуществляемые на механорецепторы через мышцы — пилломоторы, через изменение тонуса сосудов кожи [27; 95].

Особенно большое значение в модуляции активности механорецепторов придается прямым симпатическим влияниям, которые приводят к изменению чувствительности, порога ответа быстро и медленноадаптирующихся кожных рецепторов и механорецептивных нейронов ТМЗ [288; 459; 466; 479].

В пользу того, что обусловленные эфферентными влияниями изменения активности рецепторов могут иметь место в поведении, свидетельствуют данные, полученные при регистрации активности симпатических волокон у человека. Показано, что симпатическая эфферентная активность изменяется в зависимости от поведенческой ситуации и задачи испытуемого [310; 361]. При одновременной регистрации активности симпатических волокон и афферентных волокон телец Паччини в срединном нерве обнаружены однонаправленные изменения активности этих единиц [362].

В настоящее время трудно сказать, какими из эфферентных влияний, а вернее, какой комбинацией всех этих влияний обусловлена модификация свойств механорецепторов в поведении. Однако в любом случае наши данные свидетельствуют о том, что активность механорецепторов может быть изменена при изменении цели поведения за счет эфферентных влияний.

Проведенные исследования показывают, что активации всех механорецепторов появляются и при определении амплитуды тактильных стимулов, и при подсчете отклоняющихся звуковых тонов. Следовательно, при контакте объектов среды с данной рецептивной поверхностью в разных поведенческих актах активируются одинаковые составы периферических и разные — корковых сенсорных нейронов (см. предыдущий раздел). Однако активации механорецепторов в разных поведенческих актах не остаются неизменными. Характеристики активности механорецепторов при контактах с одинаковой по физическим свойствам «специфической» средой зависят от цели поведения, в котором эти контакты происходят.

В главе 2 на основании изучения активности периферических сенсорных нейронов (ТМЗ) было высказано предположение, что изменение активности периферических сенсорных нейронов в одном поведенческом акте по сравнению с другими имеет место в связи с тем, что состав активирующихся центральных нейронов, с которыми согласуются периферические нейроны, различен в разных поведенческих актах. Если данное предположение верно, то характеристики активности периферических нейронов должны зависеть не только от параметров среды, которые рассматриваются как детерминанты их активности, но и модифицироваться при изменении цели поведения (следовательно, и набора извлеченных из памяти систем и активирующихся центральных нейронов) даже в тех ситуациях, когда различные поведенческие акты реализуются в условиях контакта организма с постоянной по физическим свойствам средой, специфичной для соответствующих периферических сенсорных элементов. Результаты анализа активности механорецепторов показывают, что такая модификация имеет место. Зависимость от цели поведения характеристик их активности позволяет сделать вывод, что эта активность есть результат взаимодействия внешних воздействий и центральных (эфферентных) влияний, изменяющихся в связи с различием состава активирующихся центральных нейронов и характеристик их активности в разных поведенческих актах. В пользу того, что изменение состава активирующихся корковых нейронов и характеристик их активности, обнаруженное при сравнении ситуаций тестирования РП и активного пищедобывательного поведения животных, происходит и при переходе от выполнения одной задачи к другой, свидетельствуют результаты контрольных экспериментов, демонстрирующие наличие выраженных корковых соматосенсорных потенциалов в задаче определения амплитуды и их отсутствие в задаче подсчета, несмотря на применение идентичных тактильных стимулов.

АКТИВНОСТЬ КОРКОВЫХ НЕЙРОНОВ И ГАНГЛИОЗНЫХ КЛЕТОК СЕТЧАТКИ ПРИ ДОСТИЖЕНИИ ЦЕЛИ ПОВЕДЕНИЯ В РАЗЛИЧНОЙ СРЕДЕ

5.1. Активность нейронов зрительной и моторной областей коры мозга при осуществлении поведенческого акта захвата пищи в условиях контакта со «зрительной частью» среды и при его исключении

В экспериментах, результаты которых изложены в настоящей главе, сопоставлялось влияние изменения среды в поведенческом акте захвата пищи на активность нейронов зрительной и моторной областей коры. Конечно, даже незначительным изменениям среды соответствуют перестройки «исполнительных механизмов» [223]. Поэтому в соответствии с логикой «фиксации» переменных задачу изучения влияния изменений среды на организацию активности нейронов в поведении мы решали путем максимизации изменения одной переменной — среды и минимизации изменений другой — исполнительных механизмов. В качестве такого изменения среды применялось закрытие глаз животного, предотвращающее его контакт со зрительной средой.

Эксперименты проведены на модели поведенческого акта захвата пищи, подробно описанного в главе 2. На магнитографе *DTR 1204X* регистрировали движения головы и нижней челюсти (с помощью фотоэлектрических устройств), электрическую активность мышцы СЖ (биполярными проволочными электродами), шумы, возникающие при контакте зубов с пищей (с помощью контактного микрофона), нейронную активность зрительной и моторной областей коры, которую отводили в координатах *P 8—10, L 8—9 и A 2—3, L 3—5* соответственно по атласу Х. Ганглофа и М. Монье [334], и ЭЭГ зрительной области коры. Для обработки данных применяли лабораторную мини-ЭВМ.

Устройство для закрытия глаз состояло из укрепленной вокруг глазниц основы и съемных светонепроницаемых колпачков. Для проверки светонепроницаемости устройства животному со снятыми и надетыми колпачками предьявляли бесшумные вспышки света. Обработка показала наличие характерного вызванного потенциала в ситуации с открытыми глазами и его отсутствие — с закрытыми. Проанализирована активность 60 клеток: 30 нейронов зрительной и 30 моторной областей коры. Хронические эксперименты проведены на 3 кроликах.

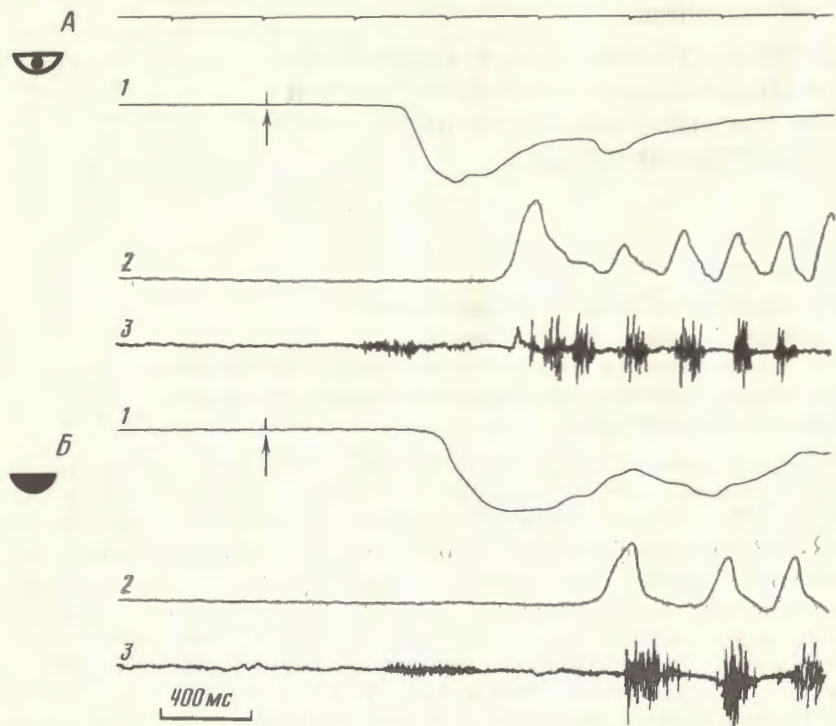


Рис. 27. Отображение двигательных показателей пищедобывательного акта, совершаемого с открытыми (А) и закрытыми (Б) глазами

Запись движения головы — 1 и вертикальной составляющей движения нижней челюсти — 2. 3 — ЭМГ мышцы СЖ. Стрелка — момент включения подающего пищу устройства

При выполнении акта захвата пищи и с открытыми (рис. 27А), и с закрытыми глазами (рис. 27Б) выделялись следующие этапы поведения: латентный период (от момента подачи пищи до начала движения), быстрое движение головы вниз и вперед (на рис. 27 отклонение кривой 1 вниз), в результате которого голова максимально приближалась к пище, медленное движение головы вверх вплоть до совмещения ротового отверстия с пищей (на рис. 27 отклонение кривой 1 вверх). Во время медленного движения происходило открывание рта (на рис. 27 отклонение кривой 2 вверх), затем осуществлялся захват пищи и восстановление исходного положения головы, совпадающее по времени с началом регулярного жевания.

Однако сопоставление длительности отдельных этапов поведенческого акта и временных соотношений его компонентов в двух экспериментальных ситуациях выявило некоторые различия. Различия оценивались по *t*-критерию Стьюдента и *F*-критерию Фишера; достоверными считались различия при $p < 0,05$. Латентный период начала быстрой фазы движения возрос при закрытых

глазах в среднем на 50 мс; длительность быстрого движения головы также возросла в среднем на 100 мс. ЭМГ — активация в обеих ситуациях, как правило, появлялась раньше начала движения; при закрытых глазах это опережение возросло в среднем на 25 мс, что соответствует данным литературы [315]. Вариативность интервала между моментами фиксации головы и максимального открывания рта перед захватом пищи уменьшалась в 2 раза. Уменьшение вариативности характеристик движения при закрытых глазах было отмечено и в опытах на человеке [521].

Таким образом, двигательная структура поведенческого акта захвата пищи при выполнении его с открытыми и закрытыми глазами оказалась сходной: не обнаружено включения новых или исчезновения имеющихся движений; отмечены лишь некоторые изменения «координационного рисунка» данного акта. К сходному заключению о влиянии закрывания глаз пришел Х.Мак Нейл [424]

Из 30 проанализированных нейронов зрительной коры 11 не изменяли активности ни на одном из этапов поведения с открытыми глазами. У двух из них при закрытых глазах отмечалась активация, остальные 9 по-прежнему не активировались. Четыре нейрона при открытых глазах только уменьшали частоту импульсации в те или иные этапы поведенческого акта (торможение), у двух из них форма активности при закрытых глазах осталась прежней, а у двух за счет значительного уменьшения длительности торможения его приуроченность к этапам поведения изменилась.

15 клеток имели одну или несколько фаз активации, соответствующих этапам поведенческого акта. У 5 из 15 нейронов в поведении с закрытыми глазами приуроченность активации к определенным этапам поведенческого акта не изменилась, хотя выраженность активации могла как увеличиваться, так и уменьшаться. 40 клеток активировались в ситуации с открытыми и закрытыми глазами в связи с различными этапами поведения или не активировались при закрытых глазах. Таким образом, у 12 нейронов отмечались кардинальные изменения активности при закрывании глаз: появление-исчезновение активации или изменение приуроченности активации к этапам поведения. При учете клеток, у которых отмечено изменение приуроченности «торможения» к этапам поведения при закрывании глаз, число клеток с кардинальными изменениями составляет 14 (см. табл. 3).

Выявленные в эксперименте формы различия активности в ситуациях поведения с открытыми и закрытыми глазами разделены на три группы. Поскольку один и тот же нейрон мог активироваться в связи с несколькими этапами поведенческого акта, постольку общее число изменений активности превосходит число нейронов, у которых отмечены эти изменения.

В 10 случаях (10 активаций у 6 клеток) при закрытых глазах было отмечено исчезновение активаций, исходно имевшихся у нейрона. Один из них представлен на рис. 28. В начале фазы быстрого движения наблюдается активация (А), полностью исчезающая при поведении с закрытыми глазами (Б).

Таблица 3

Изменения активности нейронов моторной и зрительной коры в поведенческом акте захвата пищи после закрывания глаз

Тип активности в поведении с открытыми глазами	Влияние закрывания глаз			
	Моторная кора		Зрительная кора	
	Изменение	Нет изменения	Изменение	Нет изменения
Активация	1	17	10	5
«Торможение»	0	3	2	2
Отсутствие изменений активности в поведении	1	8	2	9
Всего	2	28	14	16

В 4 случаях (у 4 нейронов) обнаружено возникновение активации в поведении с закрытыми глазами на этапе, где исходно активация не выявлялась. На рис. 29 представлен нейрон исходно активировавшийся в фазу быстрого движения (А). В поведении с закрытыми глазами появилась активация в интервале между подачей пищи и началом движения головы (за 270 мс до начала движения; Б).

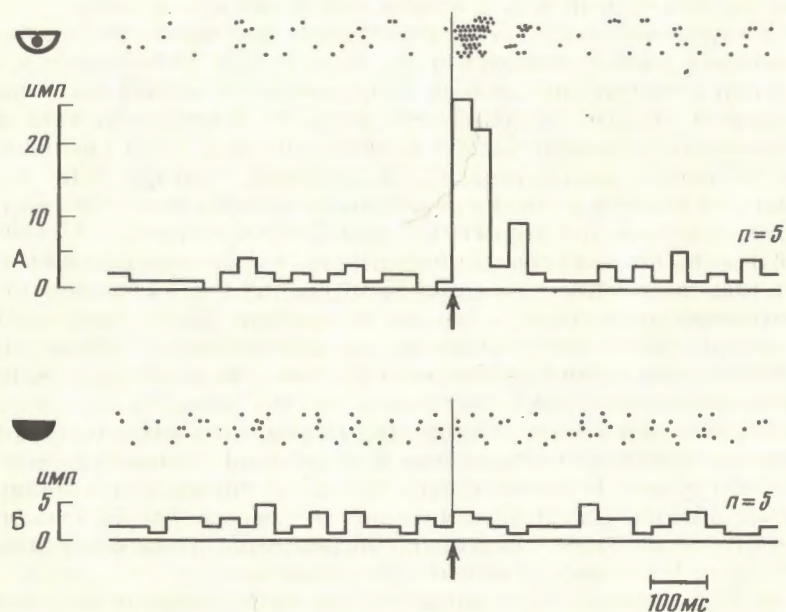


Рис. 28. Исчезновение активации у нейрона зрительной коры при закрытых глазах. Сверху на А и Б — растры импульсной активности в последовательных актах. Снизу на А и Б — гистограммы импульсной активности, построенные от момента начала быстрого движения головы. Ширина канала — 33 мс

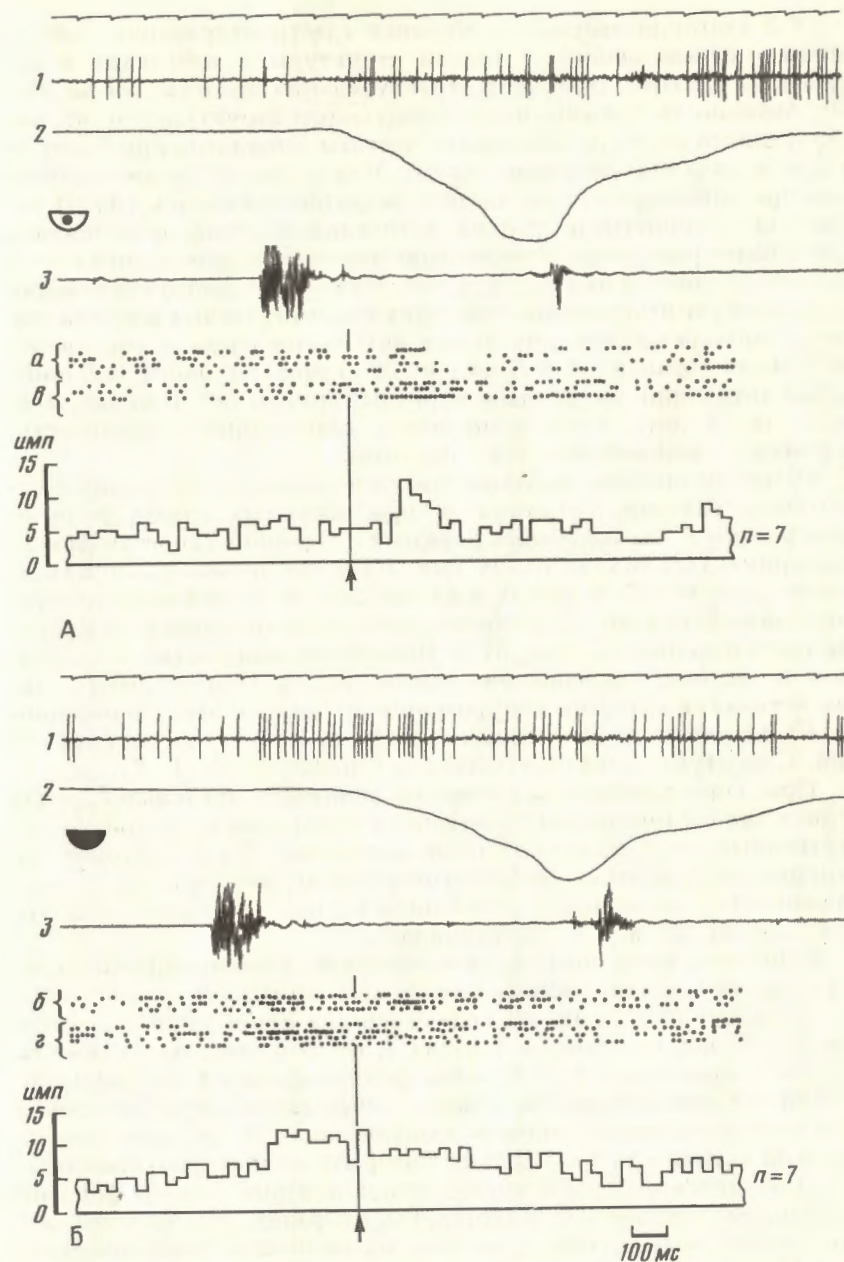


Рис. 29. Появление активации у нейрона зрительной коры в латентном периоде движения при закрытых глазах

Сверху на А и Б: 1 — нейрограмма, 2 — запись движения головы, 3 — запись шумов, возникающих при подаче пищи (слева) и ее захвате зубами (справа). Снизу на А и Б — гистограммы, построенные от момента начала быстрого движения головы. Ширина канала — 33 мс. Линия сверху на А и Б — отметка времени 100 мс

У 3 клеток выявлена своеобразная «деструктуризация» активности — исчезновение ее фазной структуры в поведении с закрытыми глазами. Пример деструктуризации представлен на рис. 30. Активность нейрона имела следующую структуру: четко выделяющиеся периоды повышения частоты импульсов при быстром и при медленном движении головы. Между двумя фазами активации при остановке головы частота разрядов снижалась (А). В поведении с закрытыми глазами активация нейрона представляла собой более равномерное увеличение частоты импульсации на всем интервале поведенческого акта (В). Видно, что деструктуризации соответствует исчезновение коротких межимпульсных интервалов: часть гистограмм межимпульсных интервалов слева от вертикальной линии (сравним А и В на рис. 30 справа). У части нейронов, кроме активаций, выявлены и периоды торможения. При закрывании глаз в двух случаях отмечено сокращение длительности, а в трех — исчезновение этих периодов.

Шесть активаций, наблюдавшихся в ситуации поведения с открытыми глазами, сохранились при закрытых глазах и были приурочены к тем же этапам поведения. Однако в сопоставляемых экспериментальных условиях они могли несколько различаться: иметь разную субструктуру или смещаться в данном интервале поведенческого акта. Примером может служить активность нейрона, представленная на рис. 31, I. Исходно данная клетка активировалась при быстром движении головы (I, А). При закрытых глазах активация осталась приуроченной к тому же этапу поведения (I, В), но начало ее сместилось на 80 мс от момента начала движения. Структура активации оставалась неизменной (I, В).

При сопоставлении активности нейронов зрительной коры в двух экспериментальных ситуациях обнаружены не только качественные, но и количественные изменения. Из 5 нейронов, не изменивших формы своего участия в поведенческом акте, у 3 выраженность активаций уменьшилась при закрытых глазах (см. рис. 31, I), а у 2 — увеличилась.

Изменения выявлены также в «фоновой» активности нейронов. Из 28 клеток, исходно имевших фоновую активность (в интервале от прекращения жевания до подачи порции пищи), при закрытых глазах у 9 фон не менялся (из них 7, не изменявших активности в связи с поведением), у 11 клеток фон уменьшился (из них одна, не изменявшая активности в связи с поведением) и у 8 нейронов отмечено увеличение фоновой импульсации. В среднем частота фоновой активности в ситуациях с открытыми и закрытыми глазами различалась на $\frac{1}{3}$. Таким образом, изменения частоты фоновой активности выявлены у большинства нейронов, изменяющих активность в соответствии с тем или иным этапом поведенческого акта. У клеток, не показавших связи изменения импульсации с поведением, и фоновая активность, как правило, не изменялась.

Из 30 проанализированных нейронов моторной области коры 9 не изменяли активности ни на одном из этапов поведения с от-

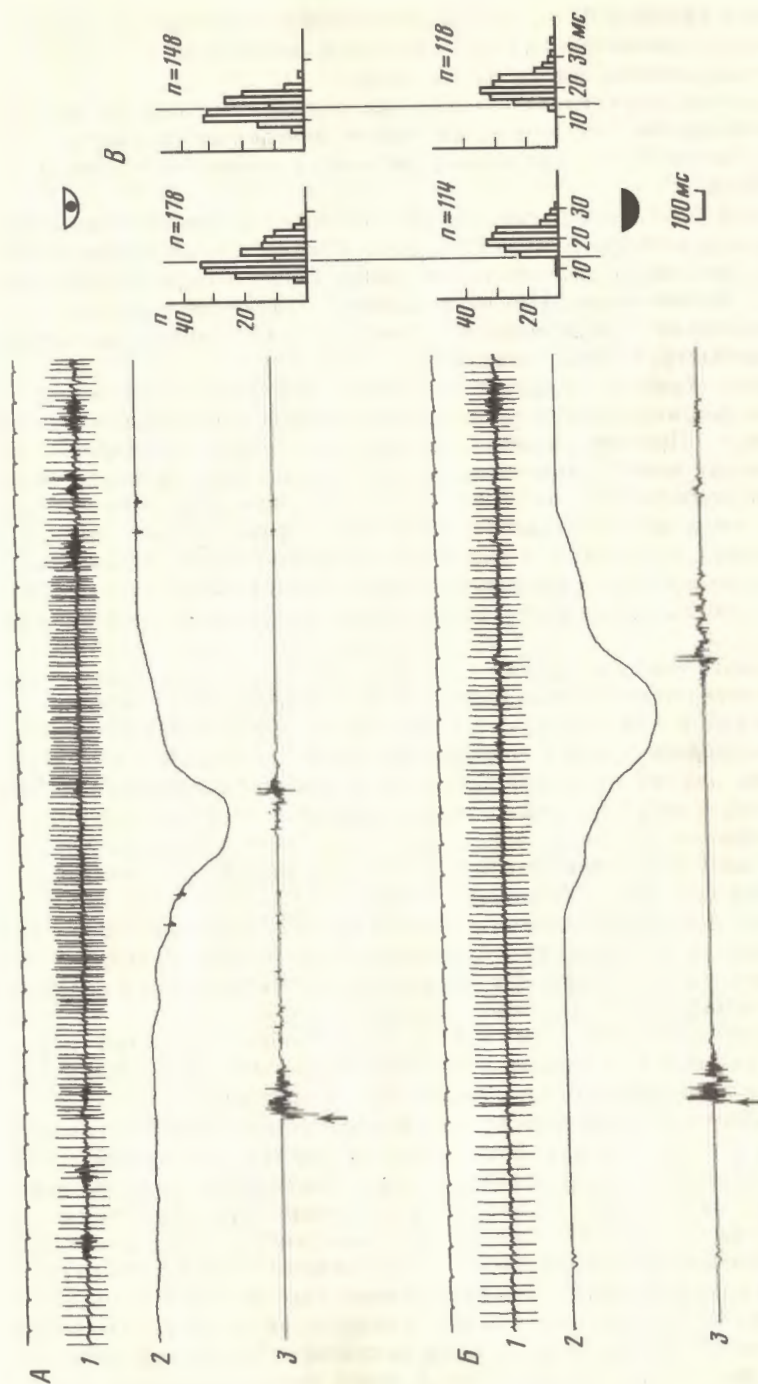


Рис. 30. «Деструктуризация» активации нейрона зрительной коры при закрытых глазах

Слева — обозначения 1, 2, 3, как на рис. 29. Линия сверху — отметка времени 100 мс. Справа — гистограммы межимпульсных интервалов в 2-х последовательных актах при закрытых и открытых глазах; по оси абсцисс — величина межспайкового интервала в мс, по оси ординат — число интервалов

крытыми глазами. У одного из этих 9 нейронов в поведении с закрытыми глазами появилась активация, остальные по-прежнему не активировались ни на одном этапе.

При открытых глазах 3 нейрона только уменьшали частоту импульсации на тех или иных этапах поведенческого акта; паттерн их активности в ситуации поведения с закрытыми глазами не изменился.

Имели одну или несколько фаз активации, соответствующих этапам поведенческого акта 18 клеток; у части из них наблюдались и фазы активации, и фазы торможения. Из этой группы нейронов лишь у одного произошло качественное изменение участия в поведенческом акте; при закрытых глазах исчезла выраженная активация в быструю фазу движения.

Таким образом, большинство клеток моторной коры показали сходные формы активности в сопоставляемых экспериментальных ситуациях. Пример сходства активности нейрона моторной области коры в ситуациях поведения с открытыми и закрытыми глазами приведен на рис. 31, II, А, Б. Как правило, нейроны моторной коры не только активировались в сравниваемых экспериментальных ситуациях в связи с одним и тем же этапом поведенческого акта, но и сохраняли структуру активации: на рис. 31, II, В сопоставлена структура активаций, представленных на рис. 31, II, А, Б.

У одного нейрона различие активности в сопоставляемых ситуациях состояло в смещении момента возникновения активации, но в поведении и с открытыми, и с закрытыми глазами эта активация соответствовала одному и тому же этапу поведенческого акта. $\frac{2}{3}$ активаций нейронов моторной коры, выявляющихся и при открытых, и при закрытых глазах, изменяли свою выраженность при смене экспериментальной ситуации: в сторону увеличения (70 %) или уменьшения (30 %). Частота спайков в активациях увеличивалась или уменьшалась при закрывании глаз на 30—200 % от исходной величины. Из 16 клеток, имеющих фоновую активность, у 10 (из них 4, изменявших активность в связи с поведением) частота фоновой импульсации не менялась; в 6 случаях отмечено изменение фоновой активности.

Следует отметить, что для нейронов обеих областей коры, активирующихся на нескольких этапах поведенческого акта, изменения не обязательно затрагивали все активации.

Проведенные эксперименты показали, что как состав активирующихся в акте, так и состав активирующихся на данном этапе поведения нейронов различаются при захвате пищи с открытыми и с закрытыми глазами. Активации нейронов обеих областей коры появляются на всех этапах поведенческого акта захвата пищи при его реализации и с открытыми, и с закрытыми глазами. Количество нейронов, у которых при закрывании глаз исчезли активации, связанные с реализацией поведенческого акта, было большим в зрительной, чем в моторной коре ($p < 0,05$). Также характерным именно для нейронов зрительной коры было изменение места

активаций в поведенческом акте. Поэтому общее количество нейронов зрительной коры, у которых были отмечены кардинальные изменения активности (появление и исчезновение активаций, изменение приуроченности активаций к этапам поведения), еще существеннее превышает таковое в моторной коре ($p < 0,01$).

Чрезвычайно важно подчеркнуть, что, несмотря на большее количество нейронов зрительной, чем моторной коры, у которых исчезала активация в поведенческом акте при закрывании глаз, характерным оказывается не уменьшение количества активирующихся нейронов (количество нейронов зрительной коры активирующихся в поведенческом акте, совершаемом с открытыми и с закрытыми глазами, различается недостоверно), а изменение общей картины активности, набора нейронов, активирующихся на данном этапе поведения за счет исчезновения и появления активаций, а также за счет изменения их связи с этапами поведения.

Факт изменения активности нейронов, в особенности зрительной области коры, при устранении контакта со зрительной средой, конечно, не является неожиданным. Однако в связи с распространностью представления о реализации нейронами зрительной коры в поведении специфической «зрительной» функции следует подчеркнуть другой аспект: даже при устранении возможности «обработки» зрительной информации, поступающей из внешней среды:

- 1) активации нейронов зрительной коры появляются на всех этапах поведения,
- 2) у части нейронов даже не меняется приуроченность активаций к определенному этапу поведения,
- 3) появляются новые активации, не возникавшие в поведении с открытыми глазами,
- 4) вовлекаются не активировавшиеся при открытых глазах нейроны.

Следовательно, для возникновения активаций значительной части нейронов зрительной коры (60 % из активирующихся в поведении с открытыми глазами нейронов) при осуществлении поведения не необходим контакт со «зрительной частью» внешней среды, считающейся основной детерминантой активности нейронов зрительной коры. С нашей точки зрения, полученные данные свидетельствуют в пользу «целенаправленности» активности нейронов, в том числе и нейронов зрительной области коры. И при закрытых глазах достигается результат поведенческого акта захвата пищи. Полученные данные показывают, что достижение этого результата как при контакте со зрительной средой, так и при его исключении обеспечивается реализацией систем, по отношению к которым специфичны нейроны зрительной и моторной коры: активации этих нейронов появляются в поведении как при открытых, так и при закрытых глазах. В пользу того, что и при закрытых глазах активность нейронов зрительной коры служит

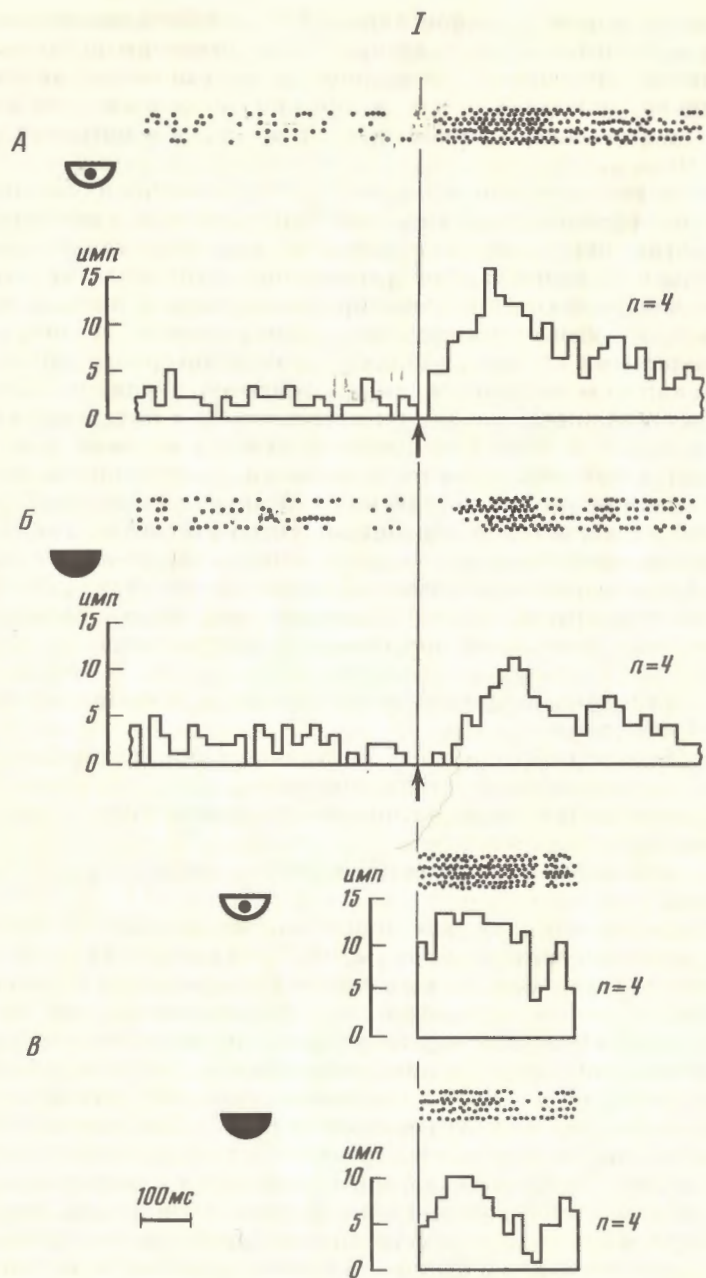


Рис. 31. Сохранение активаций нейрона зрительной (I) и моторной (II) коры при закрытых глазах

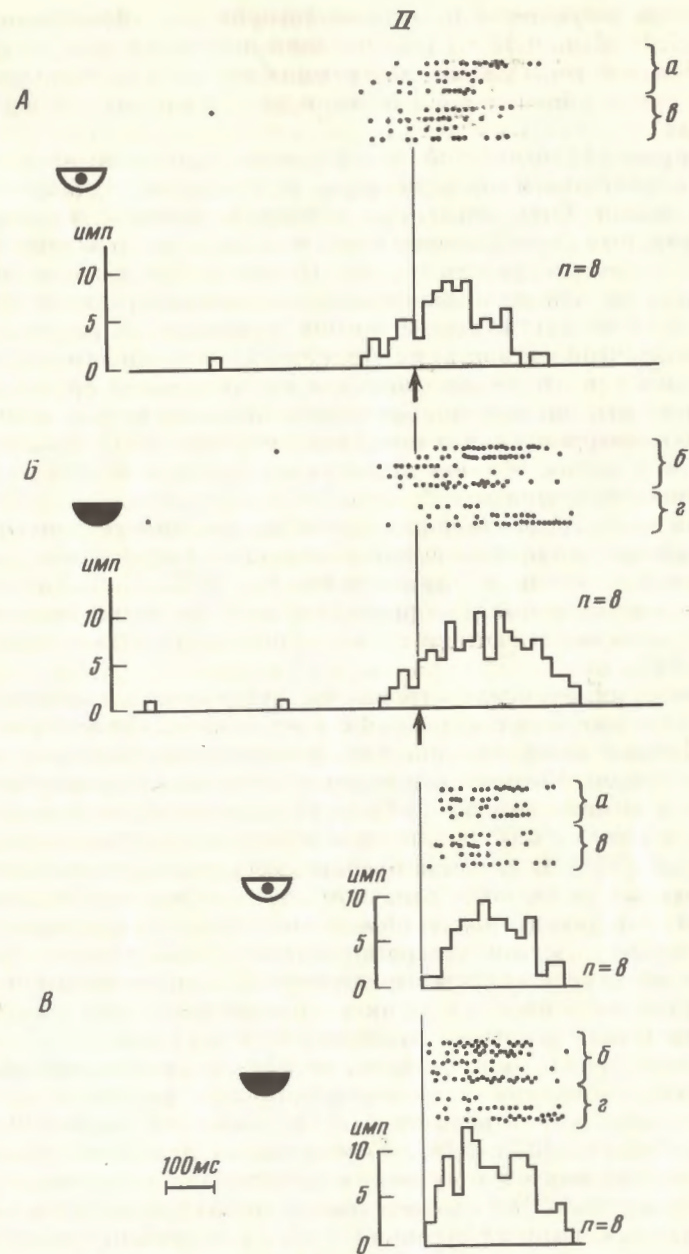


Рис. 31. Продолжение

На I и II сверху — растры импульсной активности, снизу — гистограммы, на A и B — построенные от начала быстрого движения головы, на B — от первого спайка в активации. Маленькие буквы (a, б, в, г) у растров обозначают последовательность серий с открытыми и с закрытыми глазами

достижению результатов поведения, говорят уже упоминавшиеся данные К. С. Лешли [396] о нарушении поведения при разрушении зрительной коры у крыс, не имевших контакта со «зрительной частью» среды в процессе обучения, и даже у слепых с рождения животных.

С нейроморфологической точки зрения появление активаций нейронов зрительной области коры в поведении с закрытыми глазами может быть объяснено неспецифическими влияниями (вестибулярные, проприоцептивные и т. д.), многократно описанными в литературе (см. гл. 1). Однако такое объяснение не дает ответа на вопрос о значении в достижении результата поведенческого акта активаций нейронов зрительной коры (следовательно, о значении реализации тех систем, которым эти нейроны принадлежат) в отсутствие контакта со зрительной средой. Попытка ответить на этот вопрос может быть сделана с позиций системных представлений о том, каким образом среда отражается субъектом и каким образом психическое отражение соотносится с целостным поведением субъекта.

Одним из существеннейших моментов системного понимания отражения среды является его несводимость к кодированию физических свойств среды и «пристрастность» [127; 132]. Субъекту открываются не волны и корпускулы, а те свойства целостных объектов, которые имеют для субъекта поведенческую значимость [132, с. 139].

Таким образом, среда отражается субъектом в соответствии с целями его поведения, т. е. в рамках тех или иных поведенческих актов. Именно поведенческий акт, целостное соотношение организма со средой, обладает «системным качеством, отвечающим за организм как целостность» [132, с. 135], и может быть рассмотрен как элемент отбора в филогенезе и в процессе индивидуального развития [221]. В качестве пробных могут быть сформированы разнообразные акты, но в конечном счете отбираются и входят в видовую и индивидуальную память те из них, которые отвечают реально существующим закономерностям среды. Оценка среды при этом не перестает быть пристрастной, но базируется не на «конструировании мира», а на актах, прошедших отбор по критерию соответствия реальным закономерностям среды.

Для того чтобы мог быть достигнут результат поведения, в объектах, с которыми соотносится организм, должны быть выделены релеватные признаки [211] или, по терминологии Дж. Дж. Гибсона [338; 339], «эффорданы» (свойства объекта, взятые в отношении к потребностям организма), соответствующие данному поведению. Это соответствие устанавливается в нормальных условиях поведения организмов (без искусственного ограничения контакта организма со средой) с участием систем, по отношению к которым специфичны нейроны зрительной области коры, и связь между реализацией этих и других систем фиксируется всей логикой межсистемных отношений, складывающихся в филогенезе и в процессе индивидуального развития. Именно поэтому

для достижения результата поведения и в условиях устранения контакта со зрительной средой, как показывают полученные в экспериментах данные, необходима реализация систем, по отношению к которым специфичны нейроны зрительной коры. Логично предположить в связи с этим, что у человека зрительный образ — «чувственный опыт видения объекта» [142, с. 250] — может возникать и вне контакта со зрительной средой. Действительно, показано, что отчет о появлении зрительных образов может быть получен при реализации испытуемым поведенческих актов в полной темноте [278]. Описывая результаты экспериментов, в которых испытуемым на коже создавали с помощью вибротактильных раздражений определенные конфигурации объектов, А. Д. Логвиненко подчеркивает «зрительный характер образов», получаемых таким путем, и находит возможным постановку следующего вопроса: «А является ли вообще необходимым собственно сетчаточное изображение для построения адекватного зрительного образа» [131, с. 89].

Таким образом, проведенные эксперименты показывают, что и вне контакта со зрительной средой на всех этапах поведенческого акта возникают связанные с реализацией поведения активации нейронов моторной и проекционной по отношению к этой среде зрительной области коры. Активации нейронов как моторной, так и зрительной областей коры возникают в поведенческом акте захвата пищи, несмотря на закрывание глаз, поскольку реализация функциональных систем, по отношению к которым специфичны нейроны обеих областей коры, необходима для достижения результата поведенческого акта. Однако при сопоставлении влияния закрывания глаз на активность нейронов зрительной и моторной коры обнаруживаются различия, очевидно связанные с различием морфологических связей этих областей: количество нейронов зрительной коры, у которых были отмечены кардинальные изменения активности, достоверно превышает количество таких нейронов моторной коры. Следовательно, контакт животного со зрительной средой имеет существенно большее значение для реализации тех систем, по отношению к которым специфичны нейроны зрительной коры, чем для систем, по отношению к которым специфичны нейроны моторной коры. Значение контакта особенно подчеркивает и тот факт, что системы, по отношению к которым специфичны 40 % из активизирующихся в поведении с открытыми глазами нейронов зрительной коры, не реализуются при закрывании глаз. Хотя при переходе от поведения на свету к поведению в темноте перестраивается активность нейронов не только зрительной, но и моторной коры, а также гипоталамуса [483], гиппокампа [453], по-видимому, именно за счет этих систем происходит основное изменение набора реализующихся систем при переходе к акту захвата пищи с закрытыми глазами.

Описанные в настоящем разделе результаты подтверждают выводы, сделанные на основании сопоставления активности нейронов сенсорных областей коры при искусственном тестировании

РП и в пищедобывательном поведении. С одной стороны, исчезновение активаций у 40 % активирующихся в поведении с открытыми глазами нейронов зрительной коры (сравним с 5 % нейронов моторной коры) и изменение свойств активаций, продолжающих возникать при закрытых глазах, свидетельствует в пользу того, что характерной для систем, по отношению к которым специфичны нейроны сенсорных областей коры, является связь реализации этих систем со стимуляцией соответствующих рецептивных поверхностей. С другой стороны, появление активаций у нейронов зрительной коры и при закрытых глазах свидетельствует о том, что, во всяком случае, для систем, по отношению к которым специфичны 60 % из активирующихся в поведении с открытыми глазами нейронов зрительной коры, эта связь не является жесткой. Можно было бы предположить, что активации при закрывании глаз продолжают появляться у нейронов, не имеющих специфических зрительных РП, не отвечающих на специфическую зрительную стимуляцию. Однако это предположение не может быть принято, т. к. известно, что основная масса нейронов зрительной коры обнаруживает явную специализацию на выделение достаточно сложных признаков зрительных стимулов [190]. Д. Х. Хьюбел и Т. Н. Визел [373] подчеркивают, что в зрительной коре кошки все нейроны отвечают на зрительную стимуляцию, хотя иногда требуется несколько часов, чтобы обнаружить локализацию РП и подобрать оптимальные параметры стимула. У кролика 92 % нейронов зрительной коры отвечают на зрительную стимуляцию, а у 80 % обнаруживаются четко классифицируемые зрительные РП [294; 295].

5.2. Активность ганглиозных клеток сетчатки при осуществлении сложного пищедобывательного поведения в условиях контакта со зрительной средой и при его исключении

Все накопленные в литературе данные по изучению периферических и центральных отделов «сенсорных систем» свидетельствуют в пользу тесных взаимообуславливающих отношений между активностью центральных и периферических нейронов. С позиций представления о системоспецифичности это означает наличие фило- и онтогенетически обусловленных тесных отношений между системами, по отношению к которым специфичны данные группы нейронов. Можно предположить поэтому, что если при исключении контакта со зрительной средой в поведении появляются активации нейронов зрительной коры, то из памяти извлекаются и системы, по отношению к которым специфичны элементы так называемого «периферического уровня зрительного анализатора» — ганглиозные клетки сетчатки. Иначе говоря, можно предположить, что не только центральные, но и периферические элементы «зрительного анализатора» — ганглиозные клетки

сетчатки — активизируются в поведении, совершаемом с закрытыми глазами¹³. Однако считается, что активность периферических сенсорных элементов является реакцией на внешние стимулы и представляет собой кодирование свойств стимула, что означает принятие «постулата непосредственности» [см. 127; 192]. С этих позиций активации периферических сенсорных элементов в поведении (в том числе и в проанализированных нами актах в главе 4.2) могут быть рассмотрены как реакции на специфическую стимуляцию.

Экспериментальной проверкой выдвинутого предположения, основанного на представлении о системоспецифичности нейронов, может быть обратимое исключение контакта организма со специфической для данных клеток модальностью среды при осуществлении поведения, т. е. устранение возможности кодировать активностью соответствующих периферических нейронов свойства специфической внешней стимуляции при сохранении возможности активироваться в связи с достижением результатов поведенческих актов. Задача настоящих экспериментов состояла в том, чтобы, временно и обратимо исключая внешние воздействия на сетчатку, выяснить, активируются ли ганглиозные клетки сетчатки в поведении вне контакта со зрительной средой.

Согласно гипотезе, исходящей из теории функциональной системы, активность периферических сенсорных элементов есть результат сличения предвиденных и реальных свойств среды [213]. Как показывают полученные факты, приведенные в предыдущей главе, эта активность возникает вследствие взаимодействия между центральными влияниями и эффектами внешних воздействий. Мы предполагали, исключив один из факторов — внешние воздействия, выяснить также роль эфферентных влияний в организации активности ганглиозных клеток сетчатки в поведении.

Хронические эксперименты проводились на кроликах, обученных нажимать на педали для получения кормушек с пищей в специально оборудованной экспериментальной клетке, описанной в главе 3 (см. рис. 12). Кролики совершали эти действия попеременно вдоль дальней (по отношению к камере видеоманитофона) стенки клетки — цикл I пищедобывания и вдоль ближней — цикл II. Животных обучали тому же и при закрытых глазах. Поведение животных регистрировали с помощью видеоманитофона. Параллельно на магнитную ленту магнитофона НО-46 записывали от-

¹³ Известно, что в процессе развития глазные пузыри выделяются из переднего мозга [144]. Сетчатка рассматривается как «вынесенная наружу часть мозга», а ганглиозные клетки сетчатки как нейроны ЦНС [190]. Однако при сопоставлении сетчатки и других морфологически выделяемых уровней «зрительного анализатора» сетчатка относится к «периферическим системам» [44; 226; 234], а активность ганглиозных клеток сетчатки рассматривается в рамках обсуждения принципов «периферической организации сенсорного анализа» [75], «периферических механизмов зрения» [556], в сопоставлении с «центральными механизмами зрения, обработки информации». Именно в этом аспекте — сопоставления с корковыми нейронами — мы сочли возможным рассматривать ганглиозные клетки сетчатки как периферические сенсорные нейроны.

метки нажатия на педали, опускания морды в кормушки и перемещения животного в клетке (с помощью фотоэлектрического устройства), сигналы таймера, импульсную активность отдельных волокон оптического тракта и локальную ЭЭГ, отводимую от микроэлектрода. Применяли стеклянные микроэлектроды, заполненные 2,5 М раствором КСl. Сопротивление электродов составляло 1—3 МОм на частоте 1,5 кГц.

Активность волокон оптического тракта отводили в центральной его части в координатах $P 7, L 6-7, H 7$ [423]. После эксперимента проводился морфоконтроль локализации микроэлектродного трека¹⁴.

В эксперименте при поиске импульсной активности волокон положение кончика микроэлектрода в оптическом тракте или в расположенном ниже латеральном коленчатом теле определяли по форме вызванного потенциала [227]. Как волокна оптического тракта расценивали элементы, обладающие следующими свойствами: 1) имеющие характерную форму спайка [269; 372; 528]: монополярный, иногда с небольшим последующим отклонением, противоположной полярности, крутой восходящий фронт (длительность около 1 мс) и часто зубец на нисходящем фронте; 2) фазно отвечающие на импульсные вспышки света (стимулятор МС-2ПС, Нихон-Коден — см. 4 на рис. 12, длительность вспышки — 10 мкс) и/или имеющие локальные рецептивные поля с характерными для ганглиозных клеток сетчатки кролика свойствами [261]. Распределение латентных периодов ответов на вспышки света у единиц, отнесенных нами к волокнам оптического тракта, в общем соответствовало такому для волокон оптического тракта кошки [227]. Несмотря на разброс минимальных (12 мс) и максимальных (160 мс) латентных периодов, выделялись две группы предпочтительных значений: 19 ± 3 мс у 50 % волокон и 47 ± 7 мс — у 40 % волокон.

Порядок регистрации активности волокон в поведении был следующим: сначала животное совершало около 10 актов с открытыми глазами в цикле I, затем здесь же — около 10 актов с закрытыми глазами и опять около 5 актов с открытыми для контроля. Далее, если амплитуда спайков оставалась приемлемой для регистрации, описанная процедура повторялась в цикле II.

Обработка активности волокон проводилась путем построения гистограмм и растров импульсной активности. Кроме того, строились гистограммы межимпульсных интервалов. За активацию принималось повышение активности волокна на 50 % и более по сравнению с уровнем «фона». За фоновый уровень принималась активность волокна в период, когда животное находилось в покое и не совершало движений по направлению к педали, кормушкам и другим объектам.

¹⁴ Морфоконтроль проведен старшим научным сотрудником И. А. Чернышевской (Ин-т ВНД и НФ АН СССР).

Стандартное пищедобывательное поведение у животных с открытыми и с закрытыми глазами было в значительной степени сходным. Однако при анализе временных параметров осуществления поведения были выявлены некоторые различия. Длительность нажатия на педаль при закрытых глазах, по сравнению с поведением при открытых глазах, уменьшалась с 666 ± 200 мс до 585 ± 236 мс ($p < 0,02$); время разворота от педали к кормушке, наоборот, увеличивалось — с 931 ± 166 мс до 1143 ± 252 мс ($p < 0,05$); время перехода от кормушки к педали также увеличивалось — с 1384 ± 260 мс до 1448 ± 410 мс, но это различие было статистически недостоверным. Кроме того, при закрытых глазах был замедлен переход от пищедобывательного цикла I к циклу II.

В экспериментах была зарегистрирована активность 39 волокон оптического тракта; из них активность 34 волокон проанализирована в ситуациях с открытыми и с закрытыми глазами, а 5 — только в поведении с открытыми глазами. Из 34 активность 13 была сопоставлена при поведении с открытыми и закрытыми глазами в циклах I и II, а остальных — только в цикле I. Все 39 волокон активировались на тех или иных этапах поведения, причем все они, кроме одного, активировались на двух и более этапах.

При анализе активности 34 волокон в поведении с закрытыми глазами, по сравнению с поведением с открытыми глазами, было обнаружено, что у 4 волокон активации при закрытых глазах в поведении не появлялись. На рис. 32 представлено волокно, которое в циклах I и II поведения с открытыми глазами активировалось при подходе к кормушке, вынимании морды из кормушки и переходе к педали. При осуществлении поведения с закрытыми глазами активации у этого волокна отсутствовали.

У 14 волокон активации появлялись на одних и тех же этапах поведения при закрытых и при открытых глазах. На рис. 33 представлено волокно, которое активировалось при развороте от педали к кормушке и подходе к педали в ситуациях с открытыми и с закрытыми глазами. Активации этого волокна сохранялись при закрытых глазах как в цикле I, так и в цикле II.

У 16 волокон активации появлялись как в поведении с открытыми глазами, так и с закрытыми, но на разных его этапах. Варианты изменения связи с этапами поведения были самыми разнообразными. Так, например, волокно могло активироваться при осуществлении поведения с открытыми глазами в цикле I во время движения к кормушке. А в цикле II — при движении к педали, т. е. направо. В ситуации с закрытыми глазами оно активировалось в цикле I при движении к педали, а в цикле II — к кормушке, т. е. при движениях налево. У других волокон, активирующихся в исходной ситуации в связи с несколькими этапами, закрывание глаз по-разному сказывалось на разных активациях. Активация, приуроченная к одному этапу, могла не измениться, а к другому — исчезнуть. Кроме того, как в приведенном выше примере, активации могли появляться на тех этапах поведения, на которых

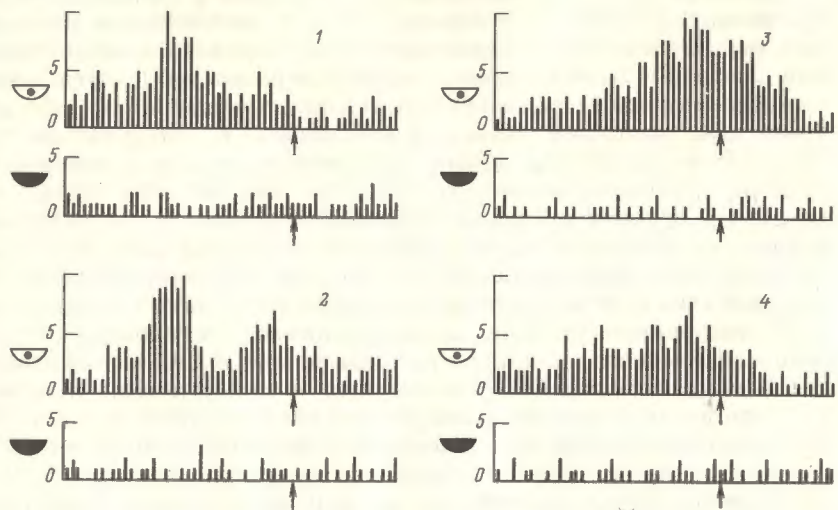


Рис. 32. Исчезновение активаций у волокна оптического тракта в поведении с закрытыми глазами

На 1, 2, 3, 4 — пары гистограмм импульсной активности, полученные при открытых глазах — верхняя и при закрытых глазах — нижняя (здесь и далее обозначено соответствующим символом). Гистограммы построены от следующих моментов в поведении животного: 1 — начало опускания головы в левую кормушку при поведении во II цикле; 2 — начало опускания головы в правую кормушку при поведении в I цикле — активации, соответствующие концу подхода животного к кормушкам в I и II циклах в исходной ситуации (открытые глаза), в поведении с закрытыми глазами не возникают. 3 — гистограммы построены от начала подъема головы на кормушки в цикле II и 4 — в цикле I; активации, соответствующие подъему головы в исходной ситуации, при поведении с закрытыми глазами не возникают. Ширина канала — 16 мс, $n=8$

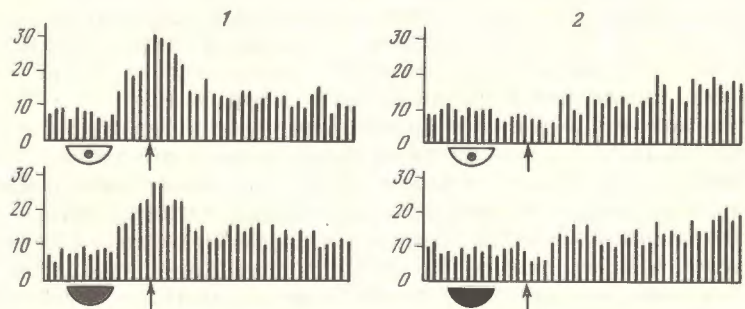


Рис. 33. Постоянство связи активаций волокна оптического тракта с этапами поведения при его осуществлении с открытыми и с закрытыми глазами

На 1 — пара гистограмм импульсной активности, построенных от момента опускания педали в цикле II — активации соответствуют повороту к кормушке как в поведении с открытыми, так и с закрытыми глазами. На 2 — пара гистограмм, построенных от момента подъема головы из кормушки в этом же цикле пищедобывания — активации соответствуют подходу к педали в обеих ситуациях. Ширина канала — 32 мс, $n=8$

у данного волокна в исходной ситуации их не было. У 14 из 16 волокон этой группы при закрытии глаз наблюдалось исчезновение одной или нескольких активаций, а у 6 элементов они появлялись на тех этапах, на которых их не было в поведении с открытыми глазами (суммарное число исчезновений и появлений активаций превышает 16, т. к. оба эти явления могли быть отмечены у одного и того же волокна).

Изменения связи активности с этапами поведения при закрытии глаз могли быть разными в циклах I и II или иметь место только в одном из них. На рис. 34 представлено волокно, которое давало при открытых глазах в цикле I выраженную активацию

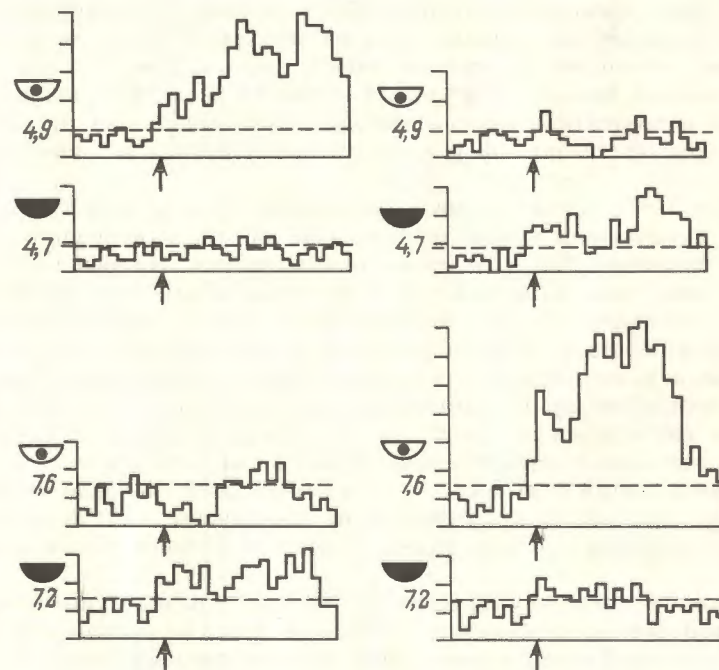


Рис. 34. Различия влияния закрытия глаз на активность волокна в циклах I и II пищедобывательного поведения

Слева сверху — пара гистограмм, построенных от момента вынимания морды из кормушки в цикле II. При открытых глазах активация соответствует повороту и движению направо к педали, а при закрытии глаз эта активация пропадает. Слева снизу — пара гистограмм, построенных относительно момента вынимания морды из кормушки в цикле I. При открытых глазах активация при повороте и движении налево к педали выражена слабо (на пределе критерия активации), а при закрытии глаз активация увеличивается. Справа сверху — пара гистограмм, полученных суммированием импульсной активности волокна относительно момента опускания педали в цикле II. При открытых глазах активация отсутствует, а при закрытии глаз появляется при повороте и движении налево. Справа снизу — пара гистограмм, построенных относительно момента опускания педали в цикле I. При открытых глазах мощная активация соответствует повороту и движению направо, а при закрытии глаз эта активация сильно уменьшается (на пределе критерия активации). На каждой гистограмме пунктирной линией отмечен критический уровень активности, обозначающий 50% превышение «фоновой» активности. Ширина канала — 25 мс, $n=10$

при движении к кормушке (поворот направо) и небольшую, на пределе критерия активации, — к педали (поворот налево), а в цикле II — только при движении к педали (направо). При закрытых глазах в цикле I это волокно давало большую активацию при левом движении и меньшую (на пределе критерия) — при правом движении, а в цикле II — только при левом. Таким образом, при закрывании глаз в цикле II изменялась приуроченность активации волокна к этапу поведения: вместо связи активации с движением направо к педали обнаруживалась связь с движением налево к кормушке, а в цикле I изменялась лишь относительная выраженность активаций, возникающих, как и при открытых глазах, при правых и левых движениях — к кормушке и к педали. Из 13 волокон, активность которых при открытых и закрытых глазах была проанализирована в обоих циклах, у 5 отмечено различное влияние закрывания глаз на приуроченность активаций к этапам поведения в сопоставляемых циклах. Следует подчеркнуть важный аспект полученных данных: различие активности волокон оптического тракта в циклах I и II выявлялось не только при открытых глазах, но и в отсутствие контакта со зрительной средой.

Даже в тех случаях, когда активация волокна при закрытых глазах продолжала появляться на том же этапе поведения, что и при открытых, она, как правило, изменялась. Наиболее общим феноменом было изменение ее структуры. Если при открытых глазах активация состояла из пачек (или пачки) импульсов и была более или менее четко очерченной, то при закрывании глаз она размывалась, активность становилась более регулярной. Пример такой деструктуризации активации представлен на рис. 35. При анализе гистограмм межимпульсных интервалов было обнаружено, что подобное изменение выражалось в уменьшении количества или исчезновении самых коротких и самых длинных (для данного волокна) интервалов и увеличении количества или появлении средних интервалов при общем сдвиге в сторону более длинных.

Такое изменение гистограмм межимпульсных интервалов было свойственно в той или иной степени почти всем волокнам. Репрезентативный пример изменения гистограммы межимпульсных интервалов представлен на рис. 36.

Феномен деструктуризации был обнаружен нами и при исследовании активности нейронов зрительной коры в поведении с закрытыми глазами. Можно предполагать, что одним из существенных эффектов закрывания глаз является уменьшение подробности соотношения организма со средой, детали которой отражаются в характеристиках активности нейронов в поведении [223]. Это уменьшение, как нам кажется, может объяснить феномен деструктуризации, т. е. смены пачечной структуры активации на монотонную. При этом начало и прекращение активаций соответствует смене более крупных, чем при открытых глазах, отрезков поведения.

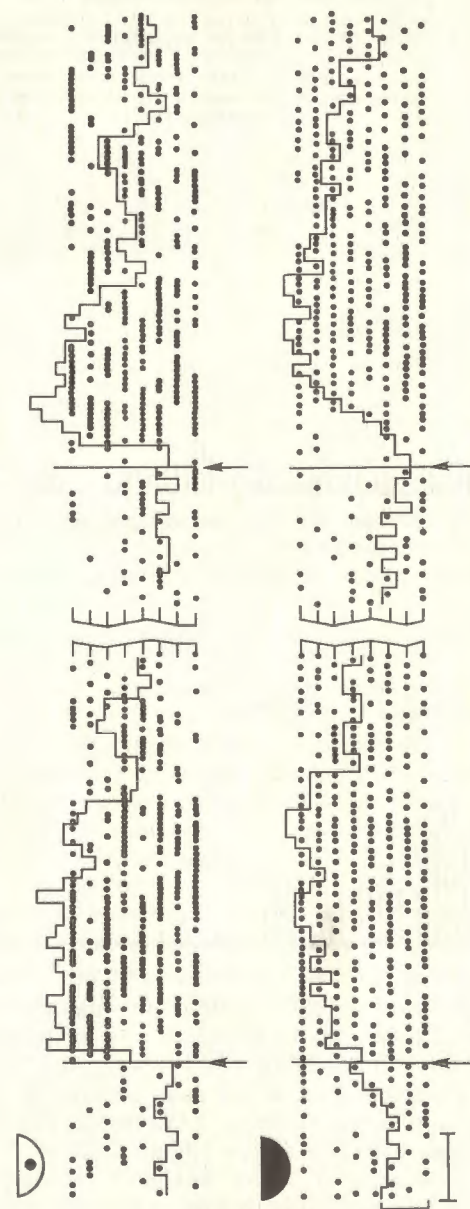
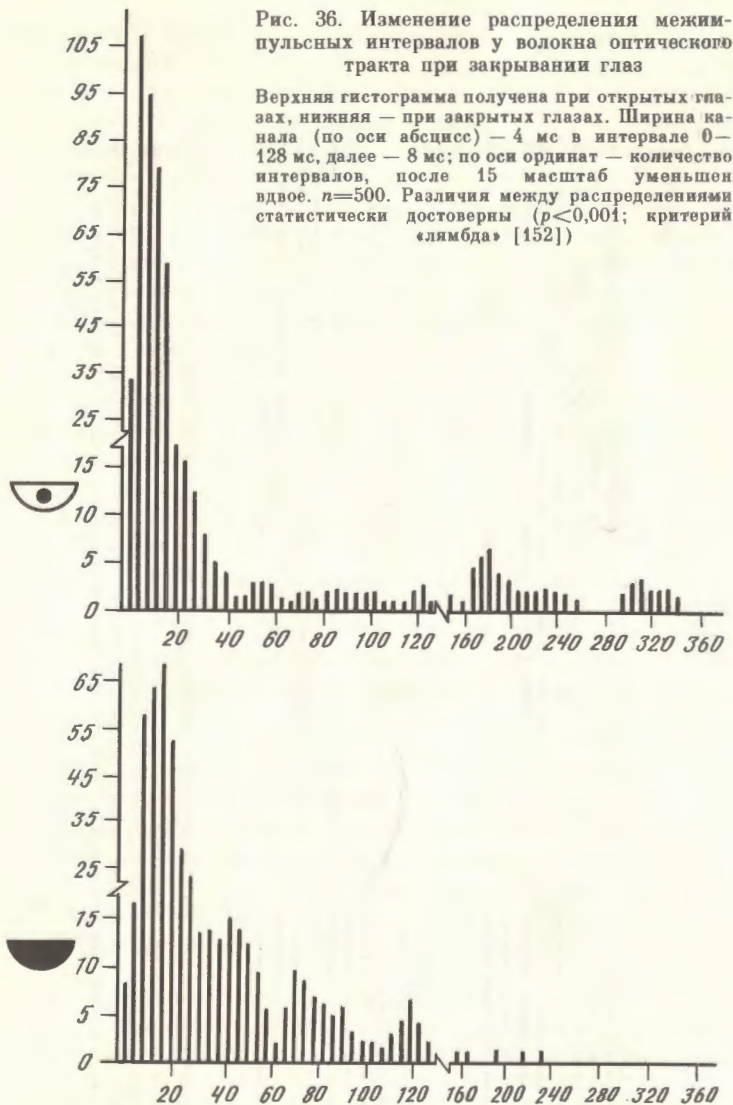


Рис. 35. Изменение структуры активаций волокна оптического тракта при закрывании глаз

Под соответствующим символом — raster импульсной активности в последовательных циклах поведения, выполняемых при открытых и закрытых глазах. В левой части raster сопоставлены по моменту начала движения животного к педали, в правой — по моменту начала движения к кормушке (отмечено вертикальными линиями со стрелками). На raster наложены соответствующие гистограммы. Ширина канала — 20 мс, $n=8$. Калибровка в углу слева — 5 импульсов/100 мс



Другим частым феноменом было изменение количества спайков в активации. Уменьшение их количества при закрывании глаз (см. рис. 34) отмечено у 9 волокон (12 активаций). В среднем количество спайков уменьшалось в 1,9 раз. Однако у 3 волокон (5 активаций) наблюдалось увеличение количества спайков в активации при закрывании глаз в среднем также в 1,9 раз (рис. 37).

Если активации у большего числа волокон уменьшались по выраженности, то фоновая активность при закрытых глазах в основном возрастала. У 13 волокон она увеличилась и только у одного волокна уменьшилась.

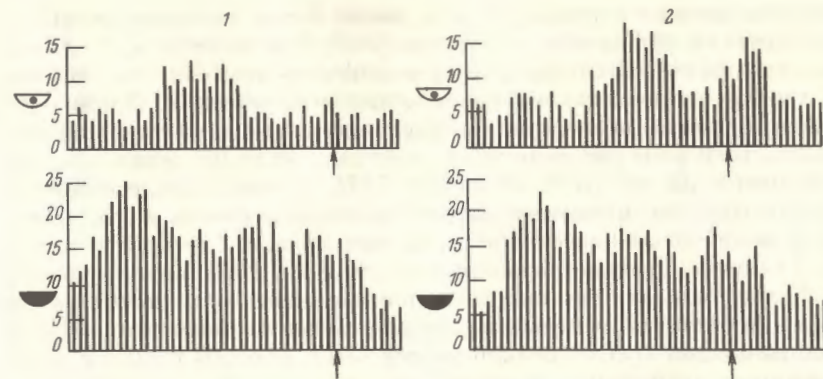


Рис. 37. Усиление активации у волокна оптического тракта при выполнении поведения с закрытыми глазами

На 1 — пара гистограмм импульсной активности, построенных от конца движения подхода к педали в цикле 1. Здесь активации соответствуют движению животного от кормушки к педали (налево). На 2 — пара гистограмм, построенных от момента окончания движения к кормушке в том же цикле поведения. Здесь активации соответствуют движению к кормушке (направо). Ширина канала — 20 мс, $n=10$. Видно, что при закрытых глазах активации не только выраженные, но и начинаются раньше относительно моментов усреднения

Кроме деструктуризации и уменьшения или увеличения количества спайков в активациях, появляющихся при открытых и закрытых глазах на одном и том же этапе поведения, могли иметь место и другие изменения: удлинение или укорочение активаций, смещение их относительно точки усреднения в пределах анализируемого этапа поведения (см. рис. 37).

В заключение описания результатов исследования активности волокон оптического тракта следует еще раз подчеркнуть, что каждое из отмеченных изменений могло касаться лишь одной активации данного волокна. Более того, изменения могли быть даже противоположными: увеличение активации на одном этапе поведения и уменьшение или даже исчезновение — на другом.

Основной факт, полученный в результате проведенных экспериментов — наличие у волокон оптического тракта активности, организованной в соответствии с этапами поведения, совершаемого с закрытыми глазами, когда внешние воздействия на сетчатку отсутствуют.

Первый вопрос, имеющий значение для обсуждения полученных данных, о том, не объясняется ли наличие организованной в соответствии с этапами поведения активности у волокон оптического тракта в поведении с закрытыми глазами тем, что они являются эфферентными. Что касается дифференцировки эфферентных и афферентных волокон оптического тракта, критерий ответа на зрительную стимуляцию считается для нее достаточным [227; 518]. В соответствии с данным критерием все зарегистрированные нами волокна могут быть расценены как афферентные. Однако эта точка зрения сформировалась в результате экспериментов на препаратах. У бодрствующего животного, в том числе у кролика,

нейроны многих структур, в том числе и тех, которые являются источниками эфферентных волокон [303], отвечают на зрительные стимулы [214]. Поэтому нельзя исключить возможность ответов на тестирующие вспышки света и для этих волокон. Однако некоторые данные позволяют предположить, что латентный период ответов эфферентных волокон на зрительную стимуляцию должен быть более 20 мс [318; 364; 428; 517]. Специально рассмотрев группу волокон, имеющих латентный период ответа на вспышку света менее 20 мс, мы обнаружили, что здесь наблюдаются все те же феномены при закрывании глаз, что и у остальных волокон.

Кроме того, так как волокна описываемой совокупности имели широкий спектр латентных периодов ответов на вспышку света, то предположение о селективной регистрации волокон только с определенными свойствами, по-видимому, отпадает. Поскольку же при закрывании глаз активации исчезали лишь у 4 волокон и имели место у 30, а эфферентные волокна составляют лишь от 1 до 10 % от общего числа волокон оптического тракта (причем у кроликов их количество ближе к минимальному значению [303]), можно думать, что все полученные нами эффекты закрывания глаз свойственны ганглиозным клеткам сетчатки.

Наличие активности у данных клеток в полной темноте («темновой свет» сетчатки) — известный факт [481; 556]. В качестве механизма, ответственного за эту активность, рассматривалась либо собственная (эндогенная) ритмика ганглиозных клеток, либо флуктуации высвобождения медиатора элементами сетчатки, связанными с ганглиозными клетками. Вместе с тем очевидно, что связь изменений «темновой» активности с поведением, т. е. появление активаций, приуроченных к этапам поведения, осуществляемого с закрытыми глазами, у ганглиозных клеток сетчатки может обеспечиваться только эфферентными влияниями на сетчатку. Вопрос о наличии эфферентных волокон в оптическом нерве млекопитающих долгое время оставался дискуссионным [234]. К настоящему моменту накопилось много как морфологических, так и физиологических данных о существовании эфферентных волокон в оптическом тракте и эфферентных влияний на сетчатку у разных видов животных — от рыб и лягушек до человека [322; 364; 401], и в том числе у кроликов [100; 303; 318].

В пользу того, что эфферентная активность действительно может изменять активность ганглиозных клеток сетчатки свидетельствовали данные о возможности изменения ответов этих клеток на зрительную стимуляцию, о модификации их РП при гетеросенсорной стимуляции [517; 548], при раздражении РФ [75], гипоталамуса [100], истмо-оптического ядра или тракта [428].

Какие же из имеющихся представлений о значении эфферентных влияний можно использовать для объяснения полученных нами данных?

В 1956 г. Р. Гранит отмечал, что данных для понимания роли эфферентных влияний еще недостаточно, и «преждевременно строить предположения относительно их значения» [75, с. 113].

Через 16 лет Д. Сомьен пишет, что наши представления о месте и характере активной переработки информации, т. е. переработки, требующей эфферентных влияний и предварительной оценки сигнала, весьма туманны, а «значение облегчающих эфферентных влияний на сенсорные реле мы представляем себе даже менее ясно, чем значение тормозных» [183, с. 257]. Примерно в то же время П. Витковский в обзоре, посвященном периферическим механизмам зрения, указывает, что «функциональная роль эфферентных или центрифугальных волокон в физиологии сетчатки до сих пор неизвестна» [556, р. 273]. Уже в последнее время Д. Адам пришел к заключению, что о «важном механизме центральной регуляции зрительного восприятия (эфферентном контроле сетчатки) мало что известно» [3, с. 45]. Предполагалось даже, что задача анализа психофизических механизмов обнаружения сигналов «замедленно упростится, если рассматривать не деятельность наблюдателя в целом, а только работу сетчатки, эфферентные влияния на которую до сих пор достоверно не показаны и, по-видимому, минимальны» [72, с. 63]. Таким образом, несмотря на обилие свидетельств наличия эфферентных влияний на разные рецепторные аппараты, значение этих влияний либо считалось неясным, либо сводилось к тому, что эти влияния модулируют ответы периферических сенсорных элементов на стимулы специфической модальности в связи с изменениями в других анализаторах, смещениями внимания и т. д.

Тем более отсутствовали основанные на фактах представления о роли активности эфферентных волокон в поведении. Т. Коллет справедливо отмечает, что отсутствие таких фактов и представлений определяется тем, что физиологические эксперименты проводятся на обездвиженных, децеребрированных препаратах [298, р. 38], т. е. в условиях отсутствия поведения.

В результате обсуждения данных, полученных при изучении активности механорецепторов, мы пришли к заключению, что изменение характеристик активности периферических элементов при контакте организма с одинаковой по физическим свойствам специфической средой в одном поведении по сравнению с другим обусловлено необходимостью согласования активности этих элементов с различными (в разных поведенческих актах) наборами активирующихся нейронов. Активность периферических элементов была рассмотрена как результат взаимодействия между эфферентными влияниями (переменный компонент) и эффектами внешних воздействий (постоянный компонент при сопоставлении стимулов одинаковой амплитуды в задаче определения амплитуды и подсчета). Уже на основании этих экспериментов можно было предположить, что роль эфферентных влияний состоит в согласовании активности центральных и периферических нейронов для достижения результатов поведения. Однако данные, полученные при изучении механорецепторов, при подходе к ним с традиционных позиций еще оставляли возможность трактовки эфферентных влияний лишь как фактора, повышающего или понижающего

чувствительность периферических сенсорных элементов к специфическому стимулу. Результаты, описанные в настоящей главе, свидетельствуют, что роль эфферентных влияний не может быть сведена к модуляции реакций на стимулы специфической модальности. В пользу этого утверждения свидетельствуют также данные Д. Н. Спинелли и М. Вейнгартена [518] о перестройках активности ганглиозных клеток сетчатки в ответ на звук, предварительно сочетавшийся со вспышками света («ордеринг эффект»), Г. Г. Масчетти с соавторами [414; 415] об изменениях активности ганглиозных клеток сетчатки, возникающих при стимуляции симпатического ствола и в ответ на звуковые стимулы, Д. К. Сандеман и Н. П. Розенталь [492] об активациях, возникающих у афферентных волокон оптического тракта при повороте тела рыбы в темноте. Последние заключают, что эфферентные разряды могут быть «ответственными за незрительное возбуждение ганглиозных клеток сетчатки» [492, р. 53].

В последнее время обнаружено, что активации более чем $1/3$ кожных [466] и периодонтальных [459] механорецепторов также могут возникать в ответ на раздражение симпатических нервов в отсутствие специфической (механической) стимуляции.

Таким образом, уже имелись данные, являющиеся косвенным свидетельством того, что у ганглиозных клеток может появляться опосредованная эфферентными влияниями активация в поведении при изменении соотношения организма и среды в отсутствие изменений «зрительной части» внешней среды. Полученные нами результаты прямо говорят о том, что эфферентные влияния могут обуславливать изменения активности ганглиозных клеток сетчатки в связи с этапами поведения и вне специфической зрительной стимуляции.

Р. Гранит отмечал, что импульсация эфферентных волокон может оказывать существенное влияние на спонтанную активность элементов «чувствительных образований», «сдвигать частоту их постоянной импульсации до любого желаемого уровня» [75, с. 99]. Изменение «темновой» активности ганглиозных клеток в соответствии с этапами поведения подтверждает эту точку зрения при одном дополнении: эфферентные влияния должны быть организованы в соответствии с этапами поведения и в темноте. Полученные нами факты (см. предыдущий раздел), а также данные литературы о наличии активаций, связанных с этапами поведения в темноте и у других центральных нейронов: гипоталамуса [483], гиппокампа [453], подушки [546] — говорят о том, что это дополнение может быть сделано. Поскольку при закрытых глазах отсутствует возможность кодирования внешней «оптической информации» и необходимость модулировать реакции на зрительные стимулы, постольку наличие организованных в соответствии с этапами поведения эфферентных влияний является, с нашей точки зрения, убедительным аргументом в пользу того, что роль этих влияний состоит в обеспечении согласования активности ганглиозных клеток сетчатки и других элементов нервной систе-

мы, согласования необходимого для реализации соответствующих систем и достижения результатов поведенческих актов как при открытых, так и при закрытых глазах¹⁵.

Исключение контакта организма со специфической для данных периферических элементов «модальностью» среды, т. е. устранение возможности кодирования свойств специфической внешней стимуляции, может быть рассмотрено как экспериментальная проверка отношения активности этих элементов к реализации систем. Представление о кодировании активностью ганглиозных клеток сетчатки (как и других периферических сенсорных элементов) свойств среды требует соответствия изменений среды и активности этих элементов. И методически уже заданные результаты аналитических исследований постоянно подтверждают наличие такого соответствия. Однако анализ активности ганглиозных клеток сетчатки в поведении показывает, что их активации могут появляться не только не в связи с определенными параметрами зрительной стимуляции, но и вообще в отсутствие таковой. В поведении с открытыми глазами активность ганглиозных клеток сетчатки связана со всем (гетерогенным) набором внешних и возникающих при извлечении из памяти тех или иных систем влияний. Поскольку при закрытых глазах по условиям эксперимента достигаются те же результаты поведенческих актов, что и при открытых глазах, и, следовательно, из памяти извлекаются системы, реализация которых обуславливает достижение этих результатов, постольку и возникают активации специфичных по отношению к данным системам ганглиозных клеток сетчатки, так же как и нейронов зрительной и моторной областей коры (см. предыдущий раздел). Предположение о влиянии активности сетчатки на функционирование организма и вне контакта со специфической зрительной средой уже выдвигалось ранее на основании поведенческих экспериментов. Показано, что у лягушки движения, направленные на поддержание нормальной ориентации тела при колебаниях опорной поверхности, осуществляющиеся как на свету, так и в темноте, после перерезки зрительного нерва исчезают. В связи с этим Р. Хайнд [202] делает вывод о том, что сигналы от сетчатки даже в темноте способствуют реализации компенсаторных движений.

Особенно ярко системоспецифичность ганглиозных клеток проявляется в феномене сохранения активаций у части элементов при закрытых глазах на тех же этапах, на которых они проявлялись при открытых глазах, что может быть связано с реализацией

¹⁵ В аналитической физиологии сведение роли эфферентных влияний к модуляции ответов периферических элементов предопределено уже методически — процедурой нанесения стимулов. Естественно, что динамика процесса согласования при нанесении одного и того же зрительного стимула в разных условиях (например, наличие-отсутствие гетеросенсорной стимуляции) выступает как изменение ответов ганглиозных клеток сетчатки на этот стимул. Такое изменение и рассматривается как аргумент в пользу представления о модуляции эфферентной активностью ответов периферических элементов на стимулы специфической модальности.

в этих случаях перекрывающихся наборов систем. Системоспецифичность анализируемых клеток проявляется также в различиях активации некоторых волокон в циклах I и II поведения не только с открытыми, но и с закрытыми глазами, т. е. в тех случаях, когда эти различия не могут быть связаны с теми или иными особенностями зрительной среды. По-видимому, эти различия отражают специфику межсистемных отношений, складывающихся при реализации циклов I и II. В пользу того, что такая специфика существует, свидетельствует различие наборов центральных нейронов, активирующихся в циклах I и II (см. главу 3). На основании полученных данных можно полагать, что различное влияние закрывания глаз на активации ганглиозных клеток объясняется различной системной принадлежностью этих клеток и разным значением соответствующих систем в реализации поведения. В частности, случаи сохранения активаций в ситуации с закрытыми глазами означают, вероятно, абсолютную необходимость соответствующих систем для реализации исследованного пищедобывательного поведения, а случаи исчезновения активаций — необязательность систем, которым принадлежат соответствующие нейроны, для реализации этого поведения, и нереципрокность их по отношению к необходимым системам. Исключением таких систем из обеспечения поведения при закрывании глаз можно объяснить и отличия в деталях осуществления поведения в ситуациях с открытыми и закрытыми глазами и изменения характеристик активности других нейронов, специфичных по отношению к системам, реализующимся в обеих ситуациях.

С тех же позиций можно объяснить различное влияние закрывания глаз на активации одного и того же волокна, приуроченные к разным этапам реализуемого поведения. Поскольку межсистемные отношения (и наборы активирующихся нейронов) на разных этапах поведения различны, различной может быть при этом и роль данной системы: она может быть обязательным компонентом поведения на одном этапе (активация, появляющаяся при открытых и закрытых глазах) и не обязательным — на другом (активация того же волокна, исчезающая при закрытых глазах).

Таким образом, активации ганглиозных клеток сетчатки появляются в поведении, совершаемом как с открытыми, так и с закрытыми глазами, когда внешнее влияние на сетчатку отсутствует. Связь активаций ганглиозных клеток сетчатки с этапами поведения, совершаемого с закрытыми глазами, обусловлена эфферентными влияниями на сетчатку, отражающими процесс согласования активности ганглиозных клеток сетчатки и других элементов нервной системы в поведении. Если активность афферентных волокон есть извлечение из памяти систем, по отношению к которым специфичны ганглиозные клетки сетчатки, то активность центробежных эфферентных волокон есть извлечение из памяти систем, по отношению к которым специфичны центральные нейроны, в том числе центральных отделов «зрительного анализатора». Согласование активности ганглиозных клеток сет-

чатки и других элементов нервной системы за счет эфферентных влияний означает установление между наборами систем, по отношению к которым специфичны эти элементы, таких межсистемных отношений, которые необходимы для достижения результатов пищедобывательного поведения при открытых и закрытых глазах.

Роль эфферентной активности, состоящая в согласовании ганглиозных клеток сетчатки и остальных нейронов, не присуща исключительно только этой активности. В условиях осуществления поведения без искусственного ограничения контакта со средой состояние элементов нервной системы отражается на активности ганглиозных клеток сетчатки и через среду, т. е. через активность рецепторов, так как в конечном счете от целей поведения зависит направление движения головы и глаз в определенной среде и к определенному объекту-цели. Таким образом, в условиях осуществления поведения без искусственного ограничения контакта со средой значение эфферентных влияний состоит в том, чтобы во взаимодействии с эффектами внешних воздействий обеспечить согласование активности центральных и периферических нейронов. С позиций системного подхода это согласование означает установление между системами, по отношению к которым специфичны центральные и периферические нейроны, межсистемных отношений, необходимых для достижения результата поведенческого акта.

АКТИВНОСТЬ НЕЙРОНОВ МОТОРНОЙ И ЗРИТЕЛЬНОЙ ОБЛАСТЕЙ КОРЫ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ ДВИГАТЕЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА

В соответствии с особенностями морфологических связей, результатами стимуляции и разрушения моторных структур активность составляющих эти структуры нейронов сопоставляется с теми или иными параметрами движений, мышечной активностью. До настоящего времени нейрофизиологические исследования организации движений составляют одну из наиболее многочисленных групп работ, в которых регистрируется активность нейронов у животных, осуществляющих то или иное поведение. Результаты этих работ способствуют формированию представлений о специальных механизмах регуляции движений, которые могут быть использованы в различных поведенческих ситуациях, включаясь в соответствии с теми или иными «сенсорными событиями» [555]. В рамках таких представлений моторная кора рассматривается как клавиатура пианино, на которой играет сенсорный разум, обуславливая активацию мышечного (следовательно, поведенческого) выхода [547].

Критически рассматривая общепринятые представления о регуляции движения, Э. С. Рид пришел к заключению, что все исключения теоретики, разрабатывающие данную проблему, считают, что моторные ответы являются единицами действий [473].

Если рассматривать движение как единицу, входящую в поведенческие акты, а активность нейронов моторной коры как связанную с регуляцией этого движения, естественно полагать, что активность нейронов моторной коры не должна существенно изменяться при использовании одного и того же движения в разном поведении. С тех же позиций логично считать, что при изменении исполнительных механизмов поведения изменится и активность нейронов моторной коры. Действительно, анализируя «мозговые механизмы движения», Э. В. Эвартс делает вывод, характерный для автора, изучающего нейрофизиологические механизмы движений, о связи активности с механизмами движения и независимости этой активности от того контекста, в котором данное движение используется: «... активность нервных клеток двигательного отдела коры связана непосредственно с работой мышц, а не с теми обстоятельствами, в которых эта работа выполняется» [242, с. 95] (курсив мой. — Ю. А.).

Рассматривая с позиций теории функциональной системы проблему регуляции движений, В. А. Полянцев и Г. Ц. Агаян [155] отмечают, что представления о регуляции движений как о форми-

ровании команды, передаче ее к исполнительному органу и коррекции выполнения программы, формулируемые в работах, носящих название «механизмы управления движением», «регуляция движения» и т. д., устарели. Как нам кажется, при системном подходе к анализу целостного поведения неадекватной оказывается вообще сама постановка проблемы с позиций теории управления, предполагающей выделение управляющих структур и управляемого объекта. П. К. Анохин, определяя возможности теории управления как подхода для исследования целенаправленных систем, писал: «Из самого выражения «управляющая система» следует, что она уже сама является полноценной системой, несмотря на то что управляемый объект находится вне ее. С точки зрения всех решающих влияний результата на систему... такое понимание является неприемлемым» [22, с. 30]. Постановка задачи изучения организации нейрональной активности в поведении с позиций теории функциональных систем заставляет отказаться от представления о движении как о реализации специальных механизмов управления периферическими аппаратами.

Н. Д. Гордеевой и В. П. Зинченко [74] движение осуществляющего поведение организма квалифицируется вслед за Н. А. Берштейном как «живое» движение, которое должно рассматриваться не как изменение взаиморасположения частей тела, а как активное взаимодействие с предметом. Все больше исследователей приходят к тому, что изучение поведения (действия) предполагает рассмотрение того, как изменяется соотношение организма с окружающей средой, а не того, как ЦНС управляет движениями; в рамках такого подхода даже само описание поведения может выглядеть иначе, чем при анализе поведения как движения: «... паук захватывает жертву, прыгая, а не прыгает для того, чтобы схватить жертву» [474]. Описание движений, совершаемых организмом, является, по существу, *специальным описанием целостного поведения*. С последовательно системных позиций движение должно рассматриваться не как самостоятельная единица, а как *одна из характеристик* функциональной системы (реализующейся для достижения определенного результата в той или иной среде и характеризующейся той или иной исполнительной активностью [248; 221]), а изучение движений — как один из аспектов рассмотрения целостного поведения [10].

В соответствии с изложенным пониманием движения и с сформулированным выше (глава 3) подходом к анализу системоспецифичности нейронов различных структур путем сопоставления влияния контролируемых изменений отдельных переменных (среда, движение) на активность нейронов этих структур в экспериментах, результаты которых изложены в настоящей главе, исследовали активность нейронов моторной и зрительной областей коры, при изменении двигательных характеристик поведенческого акта.

Эксперименты проведены на модели поведенческого акта захвата пищи, подробно описанном в главе 2. Было использовано два

типа воздействий, изменяющих двигательные характеристики поведенческого акта: 1) изменение пространственного положения подающего пищу штифта относительно морды животного: прямо перед, справа и слева от нее. Максимальное отклонение штифта от центрального положения вправо и влево составляло 37°; 2) закрепление резиновой нити между затылочной костью и потолком клетки так, что сила, противодействующая движению головы, была направлена вверх и назад. Сила натяжения при максимальном смещении головы (около пищи) составляла около 250 г.

Хотя при смещении пищи от центрального положения направление движения головы из исходной позы изменялось (направо или налево), траектория оставалась постоянной, и во всех случаях исследованный поведенческий акт характеризовался быстрым движением головы вниз и вперед до достижения минимального расстояния между головой и пищей, медленным пристроечным движением головы, синхронным с открыванием рта и ориентирующим ротовое отверстие относительно пищи, после которого происходил собственно захват пищи зубами. При всех использованных воздействиях достигалось необходимое для захвата «конечное положение головы», однако, характеристики «равновесных точек» этих положений (соотношение сила-длина мышц агонистов и антагонистов, эластические свойства внешних нагрузок и т. д. [270]) отличались для каждого из экспериментальных условий. Кроме того, известно, что характеристики кривой сила-длина отличаются для разных частей одной и той же шейной мышцы [246]. Из сказанного следует, что данные воздействия приводили не просто к перестройке активности мышц, но и различной для разных частей этих мышц.

Таким образом, двигательные характеристики поведенческого акта, направленного при всех видах воздействий на достижение одного и того же результата, изменялись. Соотношение животного со зрительной средой при прикреплении резиновой нити не изменялось, тогда как смещение пищи от центра приводило к изменению взаиморасположения животного и объектов среды: смещение подающего пищу штифта и смена той области пространства, в которой происходило движение головы, — ближе к правой или левой стенкам клетки при смещении штифта направо или налево соответственно.

Для последующего обсуждения важно подчеркнуть, что совершение поведенческого акта захвата пищи при изменении ее положения или при закреплении резиновой нити не требовало дополнительного обучения животных. Кролики с первого же предъявления реализовывали акт при смещении пищи или прикреплении нити.

В экспериментах регистрировали импульсную активность нейронов моторной и зрительной областей коры в координатах А 2—3; L 3—5 и P 8—10, L 8—9 соответственно по атласу Х. Ганглофа и М. Монье [334].

Разряды нейронов, отметки движений головы и нижней челюсти, активность собственно жевательной мышцы и шумы, возникающие при захвате пищи зубами, регистрировали на магнито-ре «ДТР-1204X».

Хронические эксперименты проведены на 10 кроликах.

В ситуации изменения положения пищи изучена активность 102 нейронов: 34 зрительной, 68 моторной областей коры. Из 34 нейронов зрительной коры 25 активировались на одном или нескольких этапах поведенческого акта захвата пищи. Из 68 нейронов моторной коры активизирующихся было 46.

В ситуации затруднения движения головы с помощью резиновой нити изучена активность 26 нейронов моторной коры (из них 14 активизирующихся) и 16 нейронов зрительной коры (12 активизирующихся).

У части нейронов, вовлекающихся в обеспечение поведенческого акта в исходной ситуации (при центральном положении пищи и без резиновой нити), наблюдались изменения активности при смещении пищи от центра и затруднении движения головы (см. табл. 4). Из таблицы видно, что у 3 клеток появилась допол-

Таблица 4

Изменения активности нейронов при смещении пищи в пространстве и затруднении движения головы

Типы изменения активности нейронов	Количество нейронов, изменяющих характеристики активности	
	Изменение положения пищи	Прикрепление резиновой нити
Моторная кора	из 46 клеток	из 14 клеток
Изменение выраженности и/или сдвиг активации	16	3
Появление дополнительной активации	1	0
Исчезновение активации	1	0
Зрительная кора	из 25 клеток	из 12 клеток
Изменение выраженности и/или сдвиг активации	1	4
Появление дополнительной активации	1	1
Исчезновение активации	0	0

нительная активация на том этапе поведенческого акта, на котором ее не было в исходной ситуации. На рис. 38 представлен пример возникновения у нейрона зрительной коры дополнительной активации непосредственно перед захватом пищи зубами при прикреплении резиновой нити.

Только один из всех изученных нейронов перестал активироваться в поведенческом акте в результате примененных воздействий: при смещении пищи от центра. На рис. 39 приведен пример нейрона моторной коры, активизирующегося непосредственно перед

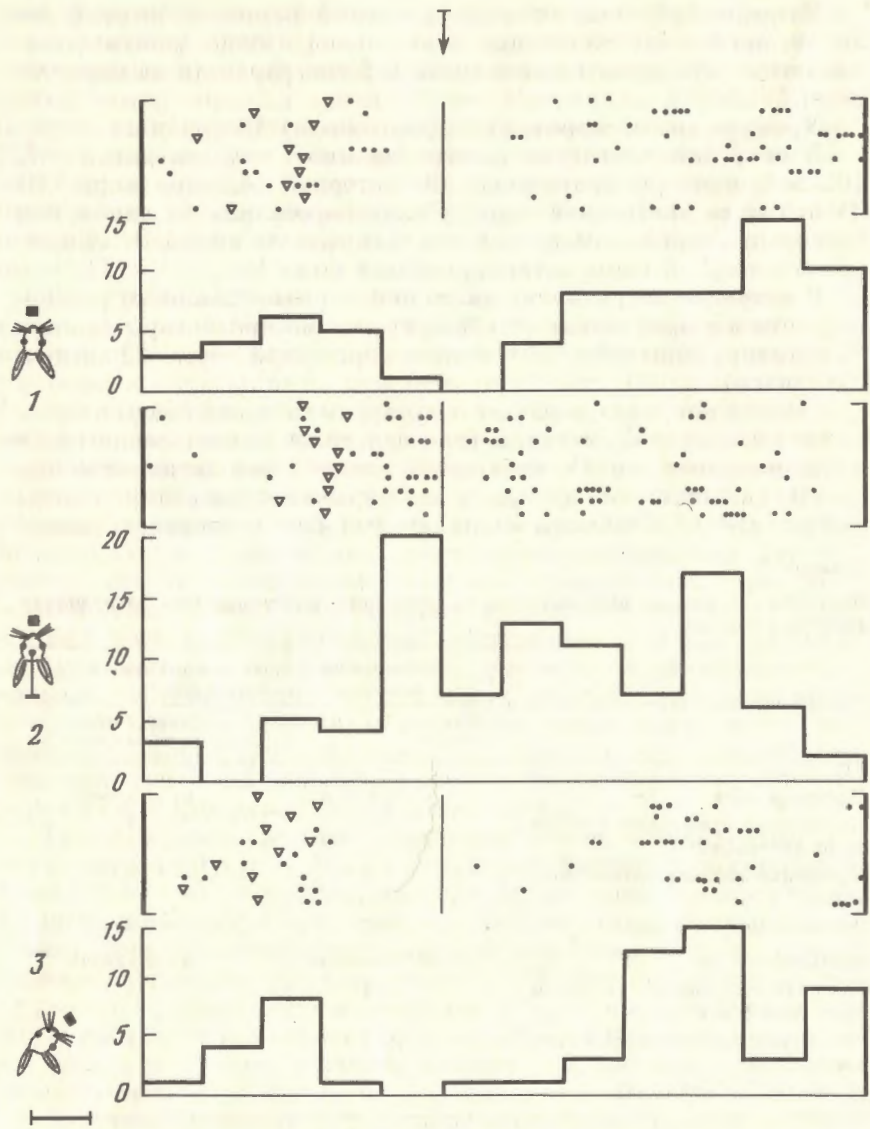


Рис. 38. Появление активации, связанной с захватом пищи, у нейрона зрительной коры в ситуации прикрепления резиновой нити

1 — захват пищи из положения прямо перед мордой животного, 2 — то же, но с резиновой нитью, 3 — захват пищи, подаваемой слева. Здесь и на рис. 39 тип «воздействия» обозначен схематичным рисунком слева. Сверху на 1—3 — растры импульсной активности в последовательных актах. Треугольниками отмечены моменты начала движения головы к пище. Снизу на 1—3 — гистограммы импульсной активности, построенные от момента захвата куска пищи зубами. Ширина канала — 100 мс. $n=10$

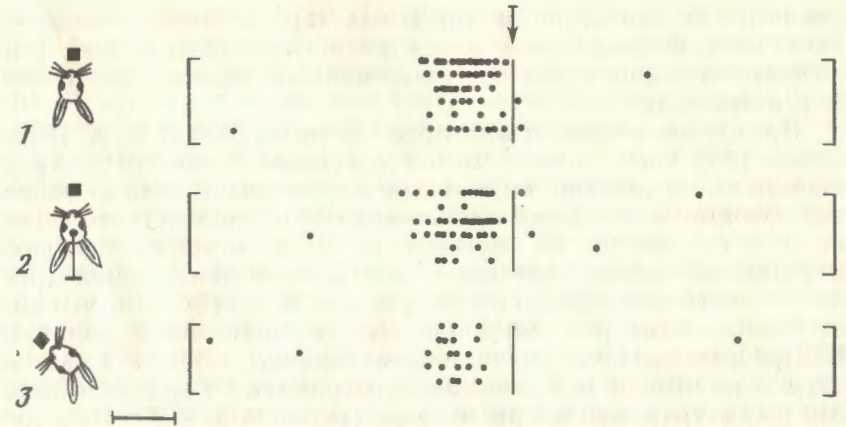


Рис. 39. Возникновение активации нейрона моторной коры на одном и том же этапе поведенческого акта при захвате пищи прямо перед (1) или слева (3) от морды животного и с прикрепленной резиновой нитью (2).

На 1—3 — растры импульсной активности в соответствующих экспериментальных ситуациях, построенные от момента захвата куска пищи зубами. Отметка времени — 100 мс

захватом пищи зубами при ее подаче по центру перед мордой, слева от нее и при движении к пище, затрудненном резиновой нитью.

Из таблицы видно также, что характеристики активности тех нейронов, активации которых появлялись на одних и тех же этапах поведения при всех видах воздействия, могли изменяться. Изменения состояли в увеличении или уменьшении выраженности активаций и/или их сдвиге в пределах того этапа поведенческого акта, на котором они возникали в исходной ситуации. Это наблюдалось у 22 нейронов при смещении пищи и у 7 — при затруднении движения головы.

При обоих видах воздействия ни один нейрон, уменьшающий частоту разрядов в поведении в исходной ситуации, не перешел в группу неизменяющих частоту, и наоборот. Также ни один нейрон обеих этих групп не стал активироваться в поведении при изменении двигательных характеристик. Таким образом, в исходной ситуации из 102 проанализированных нейронов активировался 71. Несмотря на все примененные воздействия, этот набор существенно не изменился: лишь один нейрон из 71 перестал активироваться в поведенческом акте и ни один из 31, уменьшающих или не изменяющих частоту разрядов в исходной ситуации, не перешел в группу активирующихся нейронов.

Основной результат, полученный в данной серии экспериментов, состоит в том, что состав активирующихся нейронов моторной и зрительной областей коры, а следовательно, и набор реализующихся систем, по отношению к которым специфичны эти нейроны, остается постоянным при достижении одного и того же результата,

несмотря на изменение двигательных характеристик поведенческого акта, направленного на его достижение. Полученный факт соответствует некоторым представлениям об организации движений и действий¹⁶.

Прежде всего следует отметить, что еще в 1953 г. Н. А. Бернштейн [46] писал о том, что в «верховном отделе ЦНС» представлено пространство, выраженное в терминах топологии внешних объектов, а не мышцы и сочленения. Это феномен соответствует и точке зрения П. Морассо [434]: в «высших центрах» центральной нервной системы представлены соотношения организма с объектом — целью в пространстве, а не суставы и мышцы.

Рассматривая роль моторной коры в организации действий, К. Прибрам приходит к следующему выводу: «...поведенческие акты, а не мышцы или движения закодированы в моторной коре. Акт рассматривается как достижение (результата. — Ю. А.) в среде, которое может быть совершенно посредством разнообразных движений, эквивалентных по отношению к этому достижению» [468, р. 14]. Изложенные представления и соответствующий им полученный результат противоречат, казалось бы, многим современным данным о связи активности нейронов моторной коры с характеристиками мышечных сокращений [242]. Ранее это противоречие уже было специально подчеркнуто К. Б. Конолли, который, основываясь на данных Э. В. Эвартса, квалифицировал концепцию Н. А. Бернштейна о представленности в моторной коре топологических свойств пространства, а не мышц и сочленений как ложную [300, р. 136].

Причины отмеченного противоречия могут быть выяснены при сопоставлении наших данных с данными литературы по проблеме связи активности нейронов моторной коры с параметрами движений и мышечной активностью.

С одной стороны, в ряде исследований получены данные, которые позволяют сделать вывод о постоянстве состава активизирующихся нейронов моторных структур при изменениях нагрузки на движущуюся конечность и направления ее движения [410; 441; 480; 497]. С другой стороны, показана избирательность активаций по отношению к направлению движения конечности, причем особенно ярко зависимость нейрональной активности от направления движения проявляется там, где то или иное направление является не просто *следствием* движения к объекту-цели, изменяющему положение в пространстве (как в наших экспериментах), но правильное определение направления становится (по условиям эксперимента) *самостоятельной целью*, и осуществление поведения, направленного на достижение этой цели, требует специального обучения [395; 445; 447]. Например, в экспериментах Х. Ники

¹⁶ Под соответствием имеется в виду не совпадение развиваемой в этой работе точки зрения с цитируемыми представлениями, а лишь то, что данный факт не противоречит экспериментальным феноменам, которые могут быть предсказаны исходя из этих представлений.

[445] обезьяны обучались совершать движение к «подкрепляемой» кнопке (правой или левой) после инструкции, определяющей «подкрепляемое» в данной реализации направление движения. Й. Ламарр с соавторами [395], не обсуждая специально тот факт, что в использованной ими экспериментальной ситуации то или иное направление движения было не следствием, а самостоятельной целью поведения, тем не менее отмечают, что целью поведения, которому обучались животные в их экспериментах, являлось правильное направление смещения конечности.

Ранее В. Б. Мауткастлом с соавторами [436] было показано отсутствие существенной зависимости активности клеток парietальной коры от направления движения руки обезьяны. Дж. Р. Каласка с соавторами [385] объясняют результаты Мауткастла тем, что все направления движения находились внутри сектора, не превышающего 32°. Если же принять, что существенным фактором, определяющим наличие или отсутствие «дирекциональной» специфичности нейронов, является поведенческая характеристика использованного метода, то эти и подобные им результаты предстают в ином свете. Так, в данном случае, учитывая высказанные соображения, можно предполагать, что результаты Мауткастла с соавторами определяются скорее тем, что в их экспериментах различные направления движения были лишь характеристикой одного и того же поведенческого акта нажатия на кнопку, следствием ее смещения по полукруглому периметру, расположенному перед животным.

В экспериментах, поставленных для того, чтобы выяснить с абсолютным или относительным направлением движения руки к «подкрепляемой» кнопке, связана активность нейронов префронтальной коры; Х. Ники [446] обнаружил, что нейроны могут кардинально перестраивать свою активность (вплоть до исчезновения активации на соответствующем этапе поведения) при изменении относительного (но не абсолютного!) положения подкрепляемой кнопки. Таким образом, даже результаты тех исследований, в которых демонстрируется «дирекциональность» активности нейронов, не позволяют сделать вывод о жестком соответствии этой активности определенному направлению движения, свидетельствуя в пользу ее поведенческой зависимости.

Следует отметить, что обстоятельства, в которых направление движения становится самостоятельной целью поведения, характеризуют довольно ограниченный набор ситуаций: спортивные движения, эксперименты по изучению движений и т. д. То есть одной из ситуаций, в которых происходит смещение цели поведения на анализируемую характеристику поведения, являются как раз эксперименты, на основании которых делаются выводы о «нейрофизиологических механизмах регуляции движения». На самом же деле и в этих экспериментах, в которых подчеркивается механическая, а не функциональная специфика поведения [473], помимо желаний авторов, выявляется связь активности нейронов с «целевой структурой» поведения.

С других методологических позиций на последствия неучета целей поведения при изучении движений указывал Н. А. Бернштейн [47]. Он писал, что изменение формулировки задачи, существенно меняя физиологическую структуру движения, позволяет говорить о «перевode» наблюдаемого движения на «другие уровни построения».

По-видимому, к случаю затруднения движения применима та же логика, что и к случаю изменения направления движения. «Нагрузочную избирательность» вовлечения нейронов, т. е. изменение составов активирующихся нейронов при изменении нагрузки, можно получить в том случае, если правильная детекция величины нагрузки станет самостоятельной целью поведения, т. е. от правильности определения ее величины будет зависеть достижение приспособительного результата.

Из сказанного выше следует, что противоречие между нашими данными (а также представлениями Бернштейна, Прибрама и других) и данными о жесткой связи активности нейронов моторной коры с мышечной активностью объясняется тем, что последняя группа данных получена в исследованиях, в которых тот или иной параметр движения — самостоятельная цель, достижению которой специально обучается животное. В связи с этим точка зрения Э. В. Эвартса (см. введение к настоящей главе) оказывается справедливой лишь для ограниченного набора ситуаций, в том числе ситуаций обычного эксперимента по изучению движений.

Таким образом, результаты проведенного исследования позволяют считать, что значительное различие составов активирующихся центральных нейронов (не подсистемо—специфических) при разных вариантах реализации поведения (оцениваемых по двигательным характеристикам) может иметь место в тех случаях, когда на каком-то из этапов индивидуального развития эти варианты были предметом специального обучения. Если же, как в экспериментах с изменением положения пицци и прикреплением резиновой нити, в таком обучении нет необходимости, то разные варианты выступают как различные степени свободы одного и того же акта (см. главу 2), при реализации которых состав активирующихся центральных нейронов существенно не меняется.

Нейрон моторной коры может активироваться в данном поведенческом акте при разных способах организации мышечной активности, поэтому следует предположить, что связь его активаций с активностью нейронов определенных мотонейронных пулов и соответствующих мышц может изменяться при изменении поведенческой ситуации. Аргументы в пользу высказанного предположения могут быть получены при анализе работ Э. Э. Фетца с соавторами [325; 326; 327], которые, используя метод определения постспайковой фасилитации ЭМГ, обнаружили, что один и тот же нейрон моторной коры обезьян при оперантном обусловливании может разряжаться в связи с активностью данной мышцы, а при изменении условий подкрепления — в связи с активностью ее антагонистов или даже давать активации при отсутствии

активирования мышц. Следовательно, «моторные поля» нейронов (по определению Э. Э. Фетца — группа мышц или одна мышца, в активности которых выявляется постспайковая фасилитация при усреднении от спайков данного нейрона) могут изменяться.

Возможности изменения моторных полей, по-видимому, довольно велики. Примерно у 70 % кортикоспинальных нейронов, для которых в общем характерно наличие широко ветвящихся аксонов, оканчивающихся на нескольких моторных пулах, включая пулы, принадлежащие мышцам-антагонистам [507], обнаруживаются поля, в которые входит не одна мышца. Причем предполагается, что сопоставление разрядов оставшихся клеток с активностью большего числа мышц может увеличить моторное поле и этих клеток [326].

В соответствии с полученными данными, Э. Э. Фетц [325] отмечает, что связь нейронной и мышечной активности зависит от поведенческой ситуации. Даже сильная корреляция нейрон—мышца может быть нарушена при изменении условий подкрепления. Автор приходит к выводу, противоположному точке зрения Э. В. Эвартса: активность нейронов моторной коры (в том числе и кортикоспинальных) «более связана с наличием поведения, чем с тем, какая мышца активируется» [327, р. 18]. В последнее время положение о поведенческой зависимости моторных полей находит дополнительные экспериментальные подтверждения [421].

Таким образом, моторные поля нейронов, как и РП, изменяются в зависимости от поведенческой ситуации. Аналогичным может быть и понимание значения этих изменений: как изменения РП, с точки зрения Е. Н. Соколова, обеспечивают функционирование «детекторов константного экрана» [181], так и изменения моторных полей ряда центральных нейронов могут рассматриваться как обеспечивающие постоянство вовлечения нейронов в данный поведенческий акт, несмотря на изменения в нем организации мышечной активности. Сказанное касается не только моторной коры, но и других структур мозга, нейроны которых, возможно, также имеют моторные поля, как нейроны моторной коры — сложные РП. Известно во всяком случае, что в состав пирамидного тракта входят аксоны нейронов не только прецентральной извилины, но и затылочной, лобной, теменной, височной областей коры [85].

Поскольку данные литературы, рассмотренные выше, получены в экспериментах, проведенных на обезьянах, постольку следует отметить, что у обезьян имеются моносинаптические контакты между терминалями кортикоспинальных нейронов и мотонейронами [464]. Нельзя исключить поэтому тот факт, что количество нейронов обезьяны (имеющей более «специализированную» кору, чем другие животные, в том числе и кролик), активирующихся в разных поведенческих ситуациях в связи с активностью той мышцы (или мышц), с мотонейронами которой (или которых) моносинаптически контактируют эти нейроны, или не активирующихся в отсутствие активности данной мышцы, может быть боль-

шим, чем количество таких нейронов у других животных (подробнее см. раздел 8.3).

Поскольку при одном из воздействий (смещение пищи в пространстве), кроме изменения двигательных характеристик, изменялось и взаиморасположение животного и объектов среды, важно подчеркнуть, что в этих условиях оставался неизменным состав активирующихся в поведенческом акте нейронов зрительной коры. Н. А. Швырковой показано, что активность нейронов зрительной коры кролика в пищедобывательном поведении не меняется при изменении расположения педали и кормушки, приводящем к изменению соотношения «окружающая среда — сетчатка» [224]. Автор предполагает, что это постоянство связано с изменением РП нейронов и существованием в «зрительной системе» нейронов «константного экрана». При учете возможности изменения РП нейронов сенсорных областей коры кролика в поведении (глава 4) и появления активаций части нейронов зрительной коры в поведенческом акте захвата пищи как в условиях контакта со зрительной средой, так и при его исключении (глава 5) это предположение, объясняющее постоянство активности нейронов зрительной коры при изменении расположения объектов среды и в нашей экспериментальной ситуации, может быть принято.

Подводя итог проведенному обсуждению, выделим следующее. При изменении двигательных характеристик в одном и том же поведенческом акте составы активирующихся нейронов зрительной и моторной областей коры изменяются незначительно. Иначе говоря, различным степеням свободы одного и того же поведенческого акта (глава 2) соответствует постоянный состав активирующихся нейронов зрительной и моторной областей коры. Анализ данных литературы, посвященной нейрофизиологическому изучению регуляции движений, позволяет предположить, что существенным фактором, определяющим зависимость составов активирующихся нейронов моторной коры от параметров движения, может быть то, что в экспериментах соответствующий параметр движения становится (в результате специального обучения) самостоятельной целью поведения животного. При этом степень свободы превращается в самостоятельный поведенческий акт.

Общность полученного для нейронов моторной и зрительной областей коры феномена не есть свидетельство того, что системы, по отношению к которым специфичны нейроны этих структур, одинаковы. Тот факт, что характеристики активности и составы активирующихся нейронов сопоставляемых структур изменяются по-разному при одном и том же изменении поведения (главы 3, 5), указывает на различие этих систем. В главе 4 было отмечено, что проекционность нейронов корковых сенсорных областей определяет их специфичность относительно систем, реализация которых опосредуется стимуляцией соответствующих рецептивных поверхностей объектами среды и выступает при сопоставлении характеристик активности нейрона и свойств стимула как феномен РП. Эта специфичность не означает того, что связь активности со

стимуляцией жесткая. РП центральных нейронов могут изменяться при переходе от одного поведения к другому. Морфологические связи моторной коры и многочисленные данные литературы о симптомах разрушения и эффектах стимуляции этой структуры (глава 1) и о корреляции активности нейронов моторной коры с активностью различных мышц и мышечных групп указывают на то, что реализация систем, по отношению к которым специфичны эти нейроны, связана с протеканием определенной группы телесных процессов — мышечной активностью. Однако, как и в случае с нейронами сенсорных корковых структур, эта специализация не означает, что связь активности нейронов моторной коры с определенным вариантом организации «исполнительных механизмов» жесткая. Данная система может реализовываться в поведенческом акте, следовательно, нейроны, специфичные по отношению к ней, могут активироваться в акте при разных вариантах организации «исполнительных механизмов». Постоянство активирования нейронов в акте, несмотря на изменение его двигательных характеристик, достигается за счет изменения моторных полей нейронов.

Таким образом, реализация систем, которым принадлежат нейроны моторной и зрительной областей коры, и, следовательно, появление активаций нейронов не определяются однозначно параметрами «исполнительных механизмов» и внешней среды. Эта неоднозначность, являющаяся общей характеристикой указанных систем, объясняется модифицируемостью моторных и рецептивных полей нейронов и обуславливает общность феномена, полученного для нейронов данных структур, несмотря на различие их системоспецифичности, — постоянство состава активирующихся в акте нейронов при изменениях «исполнительных механизмов» и взаиморасположения животного и объектов среды.

АКТИВНОСТЬ НЕЙРОНОВ МОТОРНОЙ И ЗРИТЕЛЬНОЙ ОБЛАСТЕЙ КОРЫ ПРИ ИЗМЕНЕНИИ ЦЕЛИ И ПОСТОЯНСТВЕ ДВИГАТЕЛЬНЫХ ХАРАКТЕРИСТИК ПОВЕДЕНИЯ

Из представления о том, что поведенческий акт реализуется как специфический набор систем, т. е. специфическое состояние субъекта поведения, следует, что разным поведенческим актам соответствует разный набор реализующихся систем. В связи с этим, учитывая, что реализация систем, по отношению к которым специфичны нейроны зрительной и моторной областей коры, не определяется однозначно параметрами «исполнительных механизмов» и средой, можно высказать следующее предположение. Изменение набора систем, а следовательно, и состава активизирующихся нейронов, имеет место и в той ситуации, когда акты, направленные на достижение разных результатов, реализуются в одной среде и характеризуются одними и теми же движениями, т. е. когда переменные, рассматриваемые как основные детерминанты активности нейронов зрительной и моторной областей коры, фиксированы. Иначе говоря, можно предположить, что неоднозначность проявляется, с одной стороны, в постоянстве состава активизирующихся нейронов при изменении параметров «исполнительных механизмов» и среды в одном и том же акте, а с другой — в изменении состава при постоянстве данных параметров в случае реализации актов, направленных на достижение разных результатов.

Приведенные в главах 3 и 5 результаты экспериментов демонстрируют феномен достоверно большей зависимости состава активизирующихся нейронов моторной, чем зрительной коры, от цели поведения. Как мы полагаем, этот феномен характеризует различие системоспецифичности нейронов исследуемых областей и, следовательно, должен проявляться при анализе разных форм поведения. Если это так, то можно предполагать, что в результате смены цели поведения будет иметь место не просто изменение состава активизирующихся нейронов, но большее изменение именно для нейронов моторной коры и в условиях специальной стабилизации «исполнительных механизмов».

Таким образом, сопоставление составов активизирующихся нейронов в указанных экспериментальных условиях можно рассматривать как тест на различие системоспецифичности нейронов исследуемых структур и одновременно как проверку представления в том, что реализация систем, по отношению к которым специфичны данные нейроны, не определяется однозначно параметрами «исполнительных механизмов» и средой.

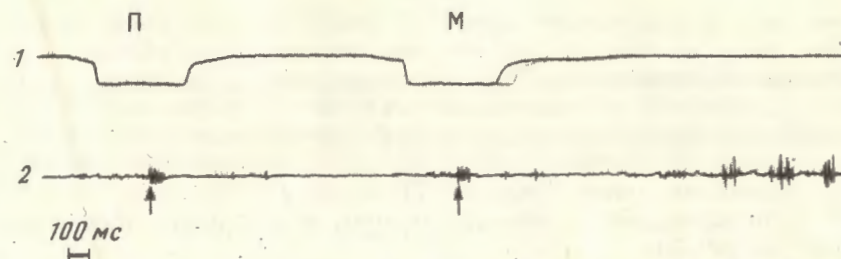


Рис. 40. Отображение двигательных показателей поведенческих актов захвата пластика (П) и моркови (М).

1 — запись движений головы, 2 — ЭМГ мышцы СЖ

Эксперименты были проведены в клетке, описанной в главе 3. Поведенческие акты, реализуемые животными, состояли в захвате из кормушки разных объектов: непищевого — куска пластика (П) и пищевого — моркови (М).

Куски П и М были одинаковыми по форме, размеру и визуальным характеристикам: различия в мощности на соответствующих длинах волн спектра света, отраженного П и М, начинались только в области 600 нм (определено на Спекорд М 40), т. е. как раз в том диапазоне, для которого поведенчески определенная у кроликов чувствительность падает до нуля [451]. Следовательно, зрительная среда, в которой реализовывались акты захвата П и М, была одинаковой.

Перед тем как перейти к регистрации активности нейронов, кроликов обучали актам захвата П и М. В чашечках кормушки, подаваемых экспериментатором, за каждым куском П в следующую чашечку помещали кусок М, который животное имело возможность захватить только после захвата и вынимания из предыдущей чашечки П¹⁷. Кормушка подавалась в очередной раз только после того, как кролик занимал фиксированную позу: его голова при этом располагалась над кормушкой. Животные, вначале отказывающиеся захватывать П, в течение 3—7 дней обучались захватывать и вынимать П из кормушки, занимая перед обоими актами фиксированную позу.

Разряды нейронов моторной и зрительной областей коры (координаты регистрируемых локусов А 2—3, L 4 и Р 9, L 8 соответственно атласу Х. Ганглофа и М. Монье), активность глубокой порции собственно жевательной мышцы и отметка движения головы записывались на семиканальном магнитографе НО-46. Параллельно производилась видеозапись поведения животного.

Акты захвата П и М были сходными по электромио- и актографическим показателям [рис. 40]. В обоих актах выделялись следующие этапы: 1) опускание головы в кормушку из исходной позы

¹⁷ Расстояние между соседними чашечками кормушек составляло 1—2 мм. В последовательных сериях поведенческих актов куски П могли помещать в чашечки, в которых в предыдущей серии располагали М, и наоборот.

(на рис. 40 отклонение кривой 1 вниз); 2) собственно захват объектов — их контакт с зубами, момент которого определялся по фазической вспышке на ЭМГ (отмечена внизу стрелками — рис. 40), следующей за тонической активностью, связанной с поддержанием нижней челюсти в положении покоя во время движения головы; 3) подъем головы с П или М из кормушки (на рис. 40 отклонение кривой 1 вверх). Грызение и регулярное жевание М начиналось после выхода головы в исходное положение (см. рис. 40, 2).

Зарегистрирована активность 201 нейрона: 103 моторной и 98 зрительной области коры. 47 нейронов моторной и 41 зрительной коры активировались на том или ином этапе поведения. При сопоставлении активности этих клеток в актах захвата П и М обнаружено, что часть из них активируются в обоих актах, другие же — лишь в одном из актов. Количество нейронов, относящихся к этим группам, представлено в табл. 5.

Таблица 5

Количество нейронов моторной и зрительной областей коры, активирующихся в обоих актах (захват П и М) или только в одном из них

Область коры	Общее количество активирующихся нейронов	Нейроны, активирующиеся в обоих актах	Нейроны, активирующиеся в акте	
			захвата П	захвата М
Моторная	47	27	4	16
Зрительная	41	34	1	6
Итого	88	61	5	22

На рис. 41 приведены примеры нейронов моторной и зрительной областей коры, активировавшихся и в акте захвата П, и в акте захвата М. Активации нейронов могли появляться на двух или всех трех этапах поведения (см. нейрон моторной коры на рис. 41) или лишь на одном его этапе (см. нейрон зрительной коры на рис. 41). При анализе активности нейронов, подобных нейрону зрительной коры, представленному на рис. 41, т. е. четко активирующихся при наклоне и/или выходе головы из кормушки в обоих актах — таких клеток было большинство в зрительной коре (см. рис. 45), могло бы возникнуть впечатление, что их активность связана с определенным (и) движением (и) головы как таковым (и) в любом поведенческом акте. Однако при специальном анализе 18 из таких нейронов, при регистрации которых наблюдались «фоновые» (без подачи кормушки) наклоны в кормушку, оказалось, что у 10 активации при наклонах и подъемах головы, имеющиеся в актах захвата П и М, в «фоновых» актах не наблюдаются (рис. 42).

Из 27 нейронов моторной коры, активировавшихся в обоих актах, 20 разряжались в актах захвата П и М на одном и том же этапе, а 7 — на разных этапах. Из 34 нейронов зрительной коры 23 — на одном и том же и 11 — на разных этапах. Таким образом,

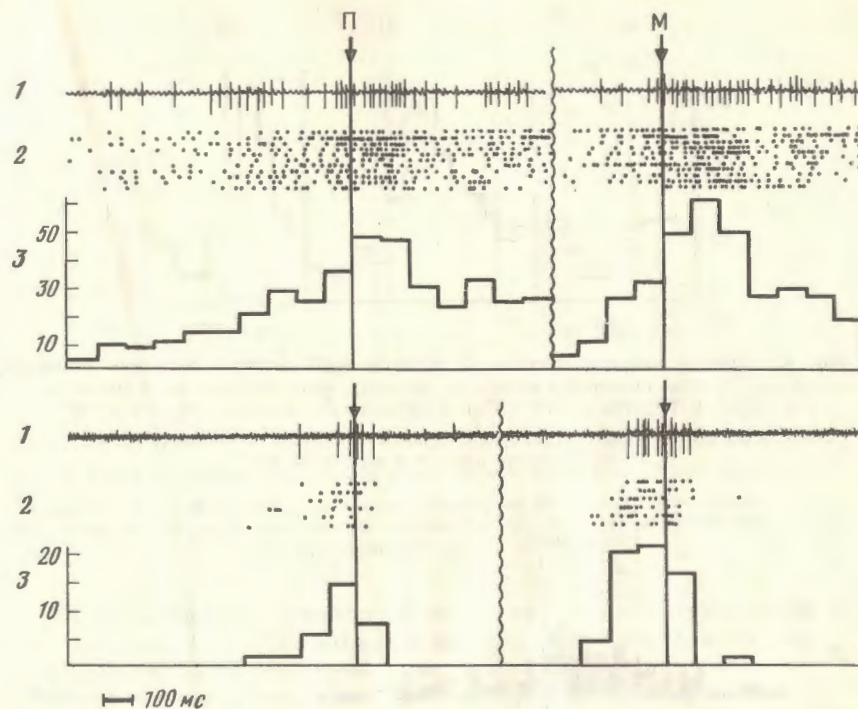


Рис. 41. Примеры нейронов моторной (сверху) и зрительной (снизу) областей коры, активирующихся в обоих актах; 1 — нейрограмма, 2 — растры и 3 — гистограммы активности нейрона. Гистограммы и растры активности нейрона моторной коры построены от момента пересечения мордой плоскости отверстия кормушки при наклоне за пищей. $n=11$. (Наклон головы за пищей начинался в среднем за 346 ± 76 мс до момента пересечения плоскости отверстия кормушки.) Гистограммы и растры активности нейрона зрительной коры построены от конца наклона в кормушку. $n=11$. Оба нейрона активируются как в акте захвата пластика (слева от волнистой линии), так и в акте захвата моркови (справа от волнистой линии). Нейрон моторной коры активируется в обоих актах при наклоне, захвате пищи и подъеме головы в исходное положение, нейрон зрительной коры — только при наклоне головы

часть нейронов активировалась в обоих актах, но различным образом. Более того, даже у тех нейронов, которые активировались на одном и том же этапе поведенческих актов захвата П и М, были отмечены различия активаций: сдвиг активации в одном акте по сравнению с другим внутри этапа, на котором она возникала; удлинение или укорочение активаций; изменение их выраженности. Так, при сопоставлении у 28 нейронов (13 моторной и 15 зрительной коры), активирующихся на одном и том же этапе в актах захвата П и М, числа спайков в активациях обнаружены достоверные (критерий знаков) различия у 9 клеток (3 моторной и 6 зрительной коры). Увеличение числа спайков в акте захвата М по сравнению с актом захвата П имело место у 8 из них, а уменьшение — только у одной.

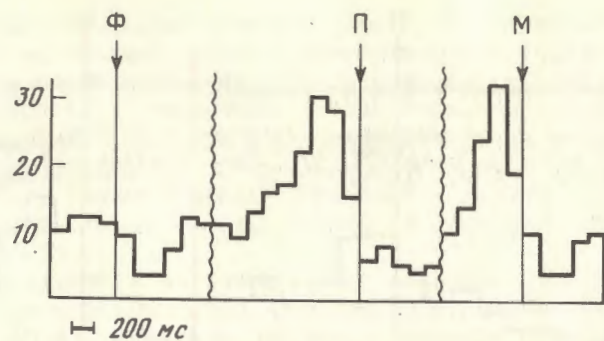


Рис. 42. Пример нейрона зрительной области коры, активирующегося во время опускания головы кролика в кормушку в актах захвата пластика (фрагмент П) и моркови (фрагмент М), но не в «фоновых» наклонах (фрагмент Ф)

Гистограммы нейрональной активности построены от момента пересечения головой кролика плоскости отверстия кормушки. $n=7$

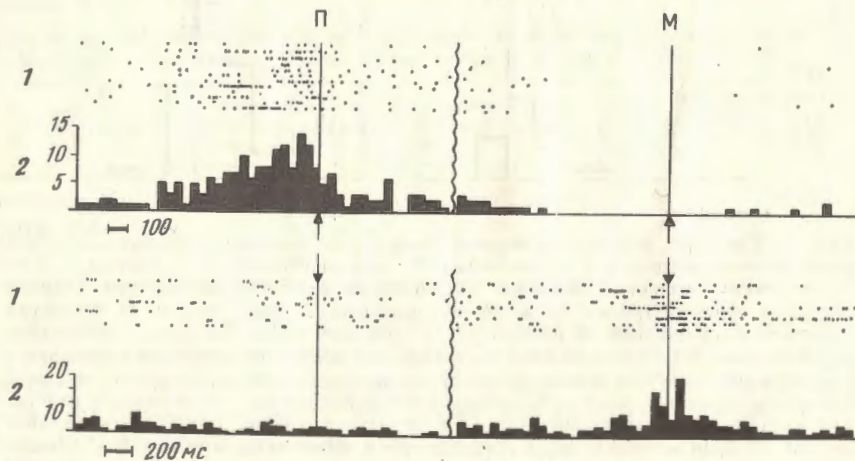


Рис. 43. Примеры нейронов моторной коры, активирующихся только в одном акте

1 — растры и 2 — гистограммы нейронной активности, построенные от начала подъема головы из кормушки (сверху) ($n=12$) и от фазической вспышки ЭМГ, соответствующей захвату объекта зубами (снизу) ($n=9$). Нейрон, представленный сверху, активируется при захвате пиццы зубами и в начале поднимания головы из кормушки в акте захвата пластика (слева от волнистой линии); в акте захвата моркови (справа от волнистой линии) у этого нейрона отмечается выраженное «торможение» активности. Второго нейрон активируется при захвате зубами моркови (справа от волнистой линии), но не пластика (слева от волнистой линии)

Из таблицы видно, что нейроны, активирующиеся только в одном из актов, имелись и в моторной, и в зрительной коре (рис. 43, 44), но в зрительной их было меньше ($p<0,05$). Избирательность активности могла проявляться не только в наличии активации в одном из актов и ее отсутствии в другом, но и в том, что в этом случае обнаруживались противоположные изменения частоты импульсации: активация в одном и уменьшение частоты, по сравнению с «фоном», в другом (см. рис. 43 сверху).

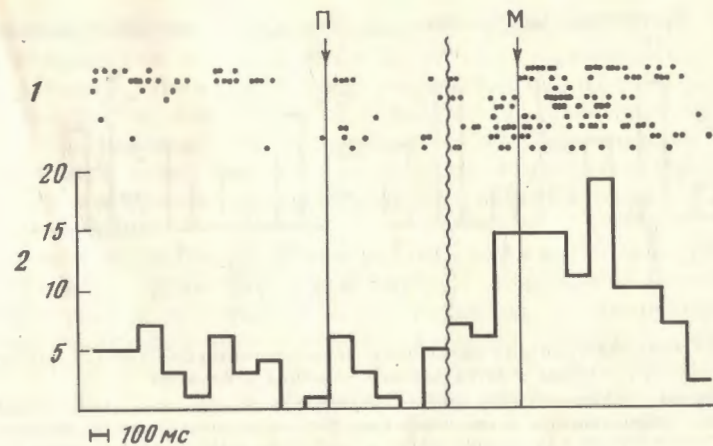


Рис. 44. Пример нейрона зрительной коры, активирующегося только в одном акте 1 — растры и 2 — гистограммы активности нейрона, построенные от фазической вспышки ЭМГ, соответствующей захвату объекта зубами. Нейрон активируется только при захвате моркови (справа от волнистой линии)

Из 27 активирующихся только в одном из актов нейронов большинство — 22 (17 нейронов моторной и 5 зрительной коры) активировались на этапе собственно захвата.

Несмотря на то что активность нейронов могла быть избирательной по отношению к каждому из изученных актов, клеток, активирующихся только при захвате М, было больше, чем активирующихся только при захвате П ($p<0,01$).

Выше были описаны нейроны, имеющие активации в поведении. У 47 нейронов (27 моторной и 20 зрительной коры) было отмечено только уменьшение активности в изученном поведении. Эта группа нейронов имела две особенности, отличающие ее от группы активирующихся клеток. Во-первых, 30 из 47 нейронов уменьшали свою активность неизбирательно по отношению к отдельным этапам, т. е. в течение всего акта. Из 88 активирующихся нейронов только 19 активировались в течение всего акта. Количество таких нейронов «всего акта» достоверно ($p<0,001$) меньше числа «тормозных» нейронов этого типа. Во-вторых, количество нейронов, уменьшающих активность в одном из актов, (3 из 47) достоверно ($p<0,01$) меньше, чем количество активирующихся только в одном из актов.

Таким образом, совокупность активирующихся в изученном поведении нейронов представлена нейронами активирующимися в акте захвата и П, и М, и нейронами, активирующимися лишь в одном из актов. Легко заметить, следовательно, что картины активности в актах захвата П и М различны: а) составы активирующихся нейронов существенно различаются и б) около трети нейронов, активирующихся в обоих актах, активируются в них на разных этапах.

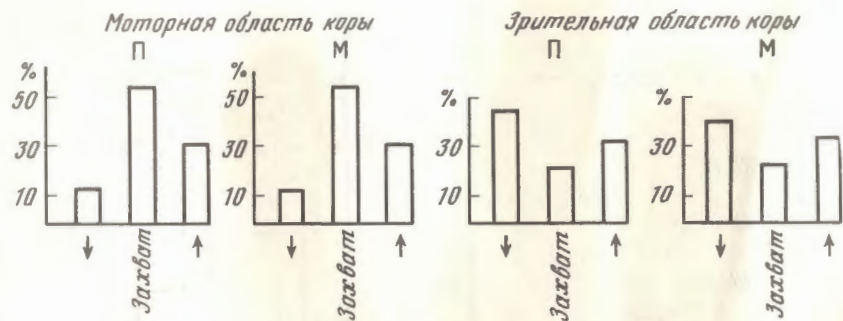


Рис. 45. Суммарная картина активности нейронов моторной коры и зрительной коры в актах захвата пластика и моркови

По оси ординат: количество нейронов соответствующей области в процентах, активирующихся на соответствующем этапе поведения. По оси абсцисс: стрелка, направленная вниз, — наклон головы в кормушку; захват — собственно захват объекта зубами; стрелка, направленная вверх, — подъем головы из кормушки

Следует отметить, однако, что при сопоставлении «суммарной картины» активности нейронов обеих областей в актах захвата П и М (получена путем вычисления процента нейронов, активирующихся на каждом из выделенных этапов, — см. рис. 45) она оказывается хотя и существенно различающейся для моторной и зрительной областей коры, но сходной для актов захвата П и М. Следовательно, за одинаковой суммарной картиной активности в различных поведенческих актах стоят разные наборы и формы активности нейронов.

При анализе активности нейронов моторной и зрительной областей коры в сложном пищевом поведении было обнаружено, что число нейронов моторной коры, активирующихся при собственно захвате пищи, превышает число таких нейронов в зрительной коре (см. главу 3). При сравнении суммарных картин активности нейронов этих структур выявляется тот же феномен, причем как для акта захвата М, так и для акта захвата П.

Проведенные эксперименты показывают, что при реализации разных поведенческих актов, сходных по двигательным характеристикам, состав нейронов моторной и зрительной коры, активирующихся в этих актах, существенно различается. Можно было бы предположить, что различие составов активирующихся нейронов объясняется изменением текстуры захватываемых объектов, от которой зависят некоторые характеристики движений нижней челюсти [527]. Однако при захвате самых разных сортов пищи, отличающихся по текстуре и запаху, не было обнаружено существенных изменений состава активирующихся в акте захвата нейронов моторной и зрительной областей коры [78].

В экспериментах Л. В. Бобровникова [56] продемонстрированы разные, хотя и перекрывающиеся составы нейронов моторной области коры кролика, активирующихся при нажатии на педаль

в оборонительном и пищедобывающем поведении. Двигательные характеристики актов нажатия на педаль в сравниваемых ситуациях были различными. Однако результаты наших экспериментов, изложенные в этой и предыдущих главах, позволяют предполагать, что различие состава нейронов, активирующихся в сопоставленных актах нажатия на педаль, в значительной степени определяется различием цели оборонительного и пищедобывательного поведения.

Феномен, полученный при исследовании актов захвата П и М, может быть сформулирован и иначе — со стороны двигательных характеристик поведения: набор нейронов, активирующихся во время реализации определенного движения, изменяется при изменении поведенческой ситуации, в которой регистрируется это движение. При такой формулировке может быть произведено сопоставление полученного нами феномена с данными исследований нейрофизиологических механизмов движения.

Э. С. Люшеи с соавторами [407] обнаружили в моторной коре обезьян нейроны, активации которых были приурочены к началу пищевых движений нижней челюсти лишь в том случае, когда животное потребляло «заработанную» предшествующим инструментальным поведением, но не «бесплатную» пищу. Нейроны моторной коры обезьян, активирующиеся при сгибании и разгибании запястья, при изменении задачи (инструктирование о направлении движения перед его совершением, отсутствие фиксации начального и конечного моментов движения и т. д.) начинают активироваться только при одном из этих движений [393]. Й. К. Уонг с соавторами [557] также показали, что нейроны моторной коры могут активироваться в связи с данным движением при выполнении одного поведения, но не другого.

Таким образом, обнаруженный феномен различия составов нейронов, активирующихся в актах захвата П и М, не является следствием какой-либо специфики изученного поведения или особенностью, присущей только нейронам коры кролика.

Несмотря на разный состав нейронов, активирующихся в актах захвата П и М, суммарные картины активности в них оказались одинаковыми. Общее в активности изученных нейронов — «суммарную картину» — можно связать с общим для сравниваемых актов — двигательными характеристиками и средой, а разное — составы активирующихся нейронов — с разными целями актов. Следовательно, несмотря на сходство и воспроизводимость картин активности, получаемых при изучении определенных движений (что может создавать впечатление отношения этой активности к специальным механизмам регуляции движения), нейроны, создающие эти картины, а поэтому и системы, извлекаемые из памяти в разных поведенческих ситуациях, различны.

Сопоставление количества нейронов, активирующихся в актах захвата П и М, показало, что при захвате М активируется больше нейронов, чем при захвате П. Этому соответствует факт, обнаруженный при изучении сложного пищеводобывательного поведения:

количество нейронов, активирующихся в акте захвата пищи, превышает количество активирующихся в предшествующем акте нажатия на педаль. Таким образом, увеличение количества активирующихся нейронов по мере приближения к конечному результату поведения является, по-видимому, закономерным явлением, наблюдаемым как в сходных, так и в различных по двигательным характеристикам последовательностях актов, в разных формах поведения. Известно, что в филогенезе увеличивается возможная длина «цепочки» последовательных поведенческих актов, предшествующих завершающему, консумматорному поведению [66]. Если, с одной стороны, предположить, что каждый поведенческий акт может реализовываться только при наличии необходимого минимума активирующихся в данном акте нейронов, а с другой стороны, учесть полученный факт увеличения их количества по мере приближения к конечному результату поведения, то феномен увеличения возможной длины поведенческих «цепочек» в филогенезе можно объяснить связанным с развитием нервной системы увеличением фонда нейронов, из которого рекрутируются клетки, специфичные по отношению к системам конкретных поведенческих актов, все дальше отстоящих от завершающего поведения.

Проведенные эксперименты подтвердили предположение о различии составов нейронов моторной и зрительной областей коры, активирующихся в разных поведенческих актах даже при одинаковых движениях в одной и той же зрительной среде. Таким образом, если состав нейронов зрительной и моторной областей коры, активирующихся в одном и том же поведенческом акте, при модификации его двигательных характеристик и изменении взаиморасположения животного и объектов среды изменяется незначительно, то в разных поведенческих актах, которые могут быть охарактеризованы как одинаковые движения в одной и той же зрительной среде, составы активирующихся нейронов существенно различаются. Различие объемов смены состава активирующихся нейронов в сравниваемых экспериментальных ситуациях статистически достоверно ($p < 0,001$). Полученные факты свидетельствуют в пользу предположения, что связь реализации систем, по отношению к которым специфичны нейроны исследованных областей, с параметрами «исполнительных механизмов» и внешней среды не является однозначной. Это заключение подтверждают также свойства активности нейронов, вовлеченных в обеспечение обоих актов (захваты П и М): появление активации нейрона на разных этапах сравниваемых актов, единичная активация в пределах данного этапа, изменение ее выраженности.

Проведенные эксперименты четко демонстрируют различие системоспецифичности нейронов исследованных областей коры: при изменении цели поведения состав активирующихся нейронов моторной коры изменяется достоверно больше, чем активирующихся нейронов зрительной. Этот факт является убедительным подтверждением главного феномена, выявленного при сопоставлении активности нейронов этих областей в сложном инструменталь-

ном поведении (глава 3), поскольку в данном случае он получен в результате анализа актов, реализующихся в одной и той же среде и характеризующихся одинаковыми наборами движений, каждое из которых начинается и завершается в обоих актах одинаковыми позами, что, как известно, в значительной степени определяет сходство параметров движений [47; 473]. Иначе говоря, в данном случае феномен большей связи нейронов моторной коры с целями поведения, а зрительной — с условиями его реализации (здесь сходны) выявлен при фиксации переменных, считающихся основными детерминантами активности исследованных групп нейронов. Кроме того, проведенные эксперименты позволяют выделить среди нейронов, активирующихся при собственно захвате, клетки, принадлежащие к разным группам систем: «захвата вообще» — нейроны, активирующиеся в обоих актах; «захвата пищи» и «захвата непищевого объекта» — нейроны, активирующиеся при захвате М и П соответственно.

СОПОСТАВЛЕНИЕ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ ЦЕНТРАЛЬНЫХ И ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ НЕЙРОНОВ, ИСТОРИЧЕСКИЙ ПОДХОД

В соответствии с представлением об организации уровней иерархии поведенческого акта как об исторически обусловленном ранжировании функциональных систем в этой главе с позиций системного исторического подхода будут проанализированы детерминанты специализации нейронов отдельных структур мозга, а также сформулированы принципы отношений, складывающихся в поведенческом акте между системами, к которым принадлежат центральные и периферические нейроны.

8.1. Специализация нейронов зрительной и моторной областей коры

Теоретический анализ проблемы соотношения структуры и функции доказывает невозможность пренебречь исследованиями генезиса структур и формирования функций при выяснении вопроса о том, в каких функциях может участвовать данная структура [356; 357]. В частности, исторический подход является *необходимым*, а не просто *дополнительным* методом анализа функционирования организма, поскольку «изучение формирования функций в эмбриогенезе и раннем постнатальном онтогенезе дает возможность обнаружить и понять те механизмы, которые нельзя понять, изучая только взрослые организмы» [252, р. IX].

К настоящему моменту накоплен значительный материал по исследованию взаимосвязи процессов формирования нервной системы и поведения в онтогенезе позвоночных и беспозвоночных, а также опыт использования этого материала для развития представлений об отношении элементов определенных структур к реализации анализируемых функций [29; 64; 110; 140; 206; 276], в том числе и для сопоставления роли нейронов разных областей коры в обеспечении поведения [8; 248].

Последовательно системный анализ становления функций организма в онтогенезе может быть проведен с позиций разработанной П. К. Анохиным и его учениками концепции «системогенеза» [17; 20; 29; 73; 204; 237]. Принципиальным положением этой концепции является представление о том, что гетерохронии в закладах и темпах развития различных структурных образований организма связаны с необходимостью формирования не сенсорных или моторных, а *целостных функциональных систем*. В процессе раннего онтогенеза избирательно и ускоренно созревают именно те

элементы, без которых невозможна реализация систем, обеспечивающих выживание организма. Системогенетический подход к пониманию развития, который, в отличие от концепции органогенеза, раскрывает системный характер морфогенетических процессов, привел к формулировке принципа фрагментации органа. Согласно этому принципу избирательный и гетерохронный рост структур организма выступает не как «равномерное созревание органа, например мозга как целого», но «касается лишь некоторых его элементов и проводящих структур», обуславливая ускоренное развитие тех частей и структур данного органа, которые необходимы для осуществления жизненно важных функций уже на ранних этапах онтогенеза [23, с. 277, 285]. Явление функциональной фрагментации органа, считал П. К. Анохин, полностью совпадает с тем, что эволюционисты-морфологи определяют как «полифункциональность» органа. Однако с системных позиций это явление должно рассматриваться в масштабе организма, т. е. в плане созревания его жизненно важных систем. А это значит, что созревающий в процессе онтогенеза орган мы должны рассматривать как «арену, на которой разыгрывается постепенный и гетерохронный захват отдельных его структур в интересах отдельных функциональных систем» [24, с. 149].

Следовательно, с точки зрения концепции системогенеза соотношение созревания элементов и формирования функциональных систем в процессе индивидуального развития может служить показателем специализации данных элементов. Именно с этих позиций мы сопоставили формирование в процессе онтогенеза поведения и созревание элементов, составляющих интересующие нас центральные структуры.

В эволюции формы деятельности нервной системы и поведение из «генерализованных» становятся все более «специализированными», дискретными и сложными; та же линия развития имеет место в онтогенезе [64; 76; 106], который с системных позиций рассматривается как изменение уровня организации систем [501]. При этом в процессе развития «усложнение организации и усложнение действующей на нее среды являются факторами, обуславливающими друг друга» [177, с. 414]. Усложнение первой из них предстает как своеобразный способ повышения эффективности «высасывания» информации из внешней среды [104]. Это усложнение, с точки зрения И. И. Шмальгаузена [235], происходит за счет дифференциации систем как выражения приспособления организма к окружающей среде. Естественно, что соотношения с предметами окружающей среды не впервые появляются на высших уровнях построения поведения, так как и на предыдущих уровнях организм достигал результатов, способствующих выживанию, соотносясь со средой. Но строятся эти соотношения на разных уровнях по-разному [47].

Формирование «удачных актов» в процессе индивидуального развития приводит ко все более подробному дифференцированному соотношению организма со средой, причем системы, формиру-

яющиеся на последовательных этапах дифференциации, соотносятся со средой все большей «дробности» [218; 219; 221; 224].

С точки зрения Т. К. Шнейрлы и Дж. К. Розенблатта [498], исходной для дифференциации пищевого поведения, служившего объектом наших исследований, является функциональная система сосания, которая оказывается наиболее зрелой к моменту рождения [237]. Но сравнительно большая зрелость системы не означает, что она — полностью готовый элемент поведения. Это проявляется в индивидуальной вариабельности видотипического поведения и особенно четко обнаруживается при изучении незрелорождающихся животных [147], к которым принадлежат и кролики.

Записи сосательных движений первого акта сосания всегда отличаются от полученных в последующих актах [237]. Однако акт сосания у новорожденных не ограничивается этими движениями, но представляет собой сложную интегративную систему, в которой координируется дыхание, сердечная деятельность, кровяное давление, движения конечностей и т. д. и которая модифицируется в соответствии со свойствами внешней среды [64; 237]. Выбор соответствующего соска является не случайным, но определяется обучением, имеющим место в первые двое суток [238; 498]. Причем у котят описаны конкурентные отношения при захвате соска буквально с первого дня жизни. Если захватыванию соска препятствует другой котенок, между животными возникает борьба [36; 237].

Безусловно, следует согласиться с тем, что акт сосания должен рассматриваться как сложное *целенаправленное поведение* [52; 239; 272].

В соответствии с пониманием поведения новорожденных, направленного на получение жидкой пищи, как целенаправленного поведения, находится тот факт, что его цель может быть достигнута совершенно разными путями, в том числе без захвата соска матери или искусственного соска [546].

Не только сосание, но и другие «базовые» или, по терминологии П. В. Симонова [178], «витальные» системы являются в раннем постнатальном онтогенезе целенаправленными поведенческими актами, которые индивидуально модифицируются в зависимости от конкретных условий. Так, например, терморегуляция у крольчат, щенят, детенышей обезьян на ранних этапах онтогенеза, когда вегетативная терморегуляция еще не сформирована, осуществляется за счет целенаправленного поведения [166]¹⁸. Базовые системы, по-видимому, в силу биогенетических закономерностей проходят в раннем постнатальном онтогенезе стадию, когда они являются самостоятельными целенаправленными поведенческими актами. Затем в процессе дальнейшего индивидуального развития поведение дифференцируется, что выражается в появлении разнообразных более сложных актов, например запасание той или иной пищи в тех или иных условиях, сезонные миграции,

¹⁸ Поведенческая терморегуляция филогенетически старше вегетативной.

«социальное» поведение животных и т. д. Исходные, рано формирующиеся в онтогенезе пищедобывательные или терморегуляционные системы входят при этом как базовые системы во все многочисленные целенаправленные пищедобывательные или терморегуляционные поведенческие акты более взрослого организма.

В эволюции отбор систем, попадающих в видовую память, происходит на основе отбора «удачных» из ряда «пробных» актов [221]. В онтогенезе как базовые, так и позже формирующиеся системы, которые проходят стадию генерации в качестве целенаправленных поведенческих актов, закладываются в индивидуальную память как «удачные» акты с характеристиками, зависящими от конкретных условий достижения целей данным организмом на соответствующей стадии онтогенеза. Основное отличие базовых актов от позднее формирующихся систем состоит, следовательно, не в том, что первые, в отличие от вторых, используются как готовые, полностью детерминированные элементы, а в том, что *формирование* определенного набора базовых для последующего поведенческого репертуара актов у *каждого* организма является обязательным по «жизненным показаниям».

В силу закономерных особенностей вскармливания (прекращение на определенном этапе вскармливания молоком матери) к рано формирующимся базовым для пищедобывательного поведения животных актам должен быть отнесен и захват твердой пищи, чему животное также обучается постепенно [98]. Причем не только пищедобывательные приемы (захват пищи), но и сами признаки пищевого объекта являются предметом обучения в ходе индивидуального развития [41; 148; 194].

Известно, что от индивидуальных особенностей ранее сформированных в онтогенезе актов зависят характеристики формирующегося затем поведения [388; 498]. Так, особенности системы сосания в известной степени определяют характеристику позднее сформированного пищедобывательного поведения [202; 272]. Поэтому, если индивидуальной специфичностью обладает акт сосания, то индивидуально специфичны и позже формирующиеся акты захвата твердой пищи, причем в еще большей степени, поскольку более поздние стадии онтогенеза индивидуализированы всегда более ранних [235].

Поскольку в одной из серий экспериментов мы сопоставляли активность нейронов зрительной и моторной коры не только в актах захвата пищевых, но и непищевых объектов [глава 7], специальный интерес представляет вопрос о роли захвата непищевых объектов в поведении животных и времени его возникновения в онтогенезе.

Показано, что у грызунов (к которым до последнего времени относили и зайцеобразных) основные манипуляционные действия выполняются с участием челюстного аппарата [84]. Захват непищевых объектов для разных целей — рано формирующееся в онтогенезе поведение. Он появляется уже за несколько дней до прозревания в рамках ориентировочно-исследовательского поведе-

ния [98], которое имеет типичный характер для разных незрелорождающихся животных [539]. Манипулирование непищевыми объектами является особым этапом формирования пищедобывательного поведения, направленного на захват твердой пищи [120]. Таким образом, появление захвата непищевых объектов с участием челюстного аппарата в раннем онтогенезе связано с формированием разных видов поведения (в том числе пищедобывательного) особенно у животных, у которых челюстной аппарат играет существенную роль в оперировании разными объектами в течение всей жизни. В связи с этим захват непищевых объектов может также рассматриваться как рано формирующийся базовый акт.

Критическим моментом развития поведения в раннем постнатальном онтогенезе является момент раскрытия глаз. С развитием глаза в эволюции, по словам А. Н. Северцова, связан «огромный прогресс в смысле индивидуальной приспособляемости» [169, с. 299]. Естественно, что и до раскрытия глаз животные совершают целенаправленные поведенческие акты, связанные с функциями питания, защиты, терморегуляции, но после раскрытия происходит совершенствование, усложнение поведения, возрастают возможности учета конкретных условий его реализации [64; 98; 206]. Например, птенцы после раскрытия глаз уже не просто поднимают головы вверх, а ориентируются в направлении головы взрослой птицы, «нападая» на ее клюв; одновременно происходит и перераспределение зон, оптимальных для получения пищи [207]. Таким образом, после раскрытия глаз имеет место образование новых систем, соотносящихся со средой на более высоком уровне «дробности» — «дифференцированных» систем, реализация которых служит все той же, как и до открывания глаз, конечной цели поведения — получению пищи. При феноменологическом анализе этих изменений, являющихся следствием дифференциации поведения, они выглядят как увеличение количества возможных способов достижения результатов.

Существенно подчеркнуть, что раскрытие глаз приводит к усложнению не только классифицируемых как «зрительно направляемое», но и других форм поведения у разных видов животных [64; 206; 208]. Более того, оказывается, что при искусственном сдвиге момента раскрытия глаз изменяется и время усложнения «незрительного» поведения [116].

Поскольку данные о созревании нервной системы, которые будут изложены ниже, получены в основном при исследовании котят и крольчат, отметим, что сроки прозревания у них близки: раскрытие глаз у крольчат происходит на 8—13 [116; 145; 419; 472], а у котят на 7—11 [39; 376] день постнатального онтогенеза.

Хотя данные, полученные при исследовании созревания нервной системы в онтогенезе с использованием морфологических, электрофизиологических, биохимических и поведенческих методов не обязательно полностью совпадают, между этими данными в общем имеется близкое соответствие [106; 475].

Морфологические исследования показывают, что формирование зрительной коры запаздывает по сравнению с другими областями, в том числе и моторной. Картина развития базальных дендритов, характерная для зрительной коры котят сразу после рождения, аналогична картине, имеющейся в моторной коре за 7—10 дней до рождения [495]. Тонкие структурные компоненты синапсов в зрительной коре крольчат формируются исключительно между 10 и 30 днем постнатального онтогенеза (т. е. после раскрытия глаз) [540]. А. М. Иваницкий [99] на основании гистологического анализа корковых нейронов мозга кролика в разные периоды раннего постнатального онтогенеза характеризует зрительную кору кролика как поздно созревающую по сравнению с другими областями коры.

Сопоставление цитологической дифференциации моторной и зрительной коры кролика показывает, что первая опережает вторую еще в пренатальном периоде [29]. Отмеченная гетерохрония наблюдается и в развитии мозга человека [153].

Анализ данных, полученных при отведении ЭЭГ сравниваемых областей коры, также приводит к выводу об опережающем созревании сенсомоторной по сравнению со зрительной корой [29; 48]. ВП в сенсомоторной коре разных новорожденных животных появляются раньше, чем в зрительной, и раньше становятся похожими на ВП взрослого животного [197; 409].

При стимуляции тех участков сенсомоторной коры, в которых мы проводили регистрацию активности нейронов, характерным эффектом являются движения нижней челюсти [см. главу 1]. По показателю ВП области тригеминальных проекций характеризуются как наиболее рано созревающие локусы сенсомоторной коры, что связывается с необходимостью опережающего формирования пищевой функциональной системы [135]. В разных отделах сенсомоторной коры соматотопия афферентного «входа» и эфферентного «выхода» в большинстве случаев совпадает [493, 562], поэтому можно думать, что область нашей регистрации оказывается рано созревающей не только по сравнению со зрительной корой, но и с разными отделами внутри в целом рано созревающей сенсомоторной коры.

При регистрации нейрональной активности у крольчат и котят обнаруживается, что фоновая активность у нейронов сенсомоторной коры имеется сразу после рождения, а у нейронов зрительной она отсутствует в течение первых 3—5 дней постнатального онтогенеза [39; 376]. Ответы нейронов на специфические стимулы у крольчат и у котят появляются сначала в сенсомоторной, а затем в зрительной коре. Первые ответы нейронов сенсомоторной коры на соматическую стимуляцию у котят и крольчат отмечаются в первый постнатальный день [88; 249; 488], а уже к третьему дню 98 % нейронов отвечают на стимуляцию конечностей [39]. Ответы нейронов зрительной коры на световую стимуляцию впервые появляются у котят лишь на 3—6-й день [39; 88; 376], а у крольчат на 7—10-й день [355; 419; 472]. И на неспецифическую стимуля-

цию (звук) ответы у нейронов зрительной коры появляются на 3—7 дней позже, чем у нейронов сенсомоторной [88].

Результаты изучения активности нейронов сенсомоторной и зрительной областей коры в онтогенезе приводят к выводу об опережающем пре- и постнатальном развитии сенсомоторной области [39; 198]. Гетерохрония созревания сенсомоторной и зрительной областей коры является принципиальной закономерностью развития данных областей мозга: она обнаруживается даже при исследовании зрелорождающихся животных [502; 503].

В экспериментах, описанных в предыдущих главах, мы в основном сопоставляли активность моторной и зрительной областей коры, но сравнивали ее и с активностью нейронов соматосенсорной области коры. Морфологические исследования показывают, что соматосенсорная кора развивается позже, чем моторная, но раньше зрительной [231]. В соответствии с биохимическими, морфологическими и нейрофизиологическими данными все авторы, рассматривающие формирование структур, относящихся к разным сенсорным системам, утверждают, что порядок их созревания в онтогенезе следующий: тактильные, вестибулярные и проприоцептивные, слуховые, зрительные [36; 349; 475]. В связи со сказанным можно предполагать, что если в целом сенсомоторная кора созревает раньше зрительной, то соматосенсорная область занимает промежуточное положение между моторной и зрительной.

Для целей дальнейшего обсуждения важно отметить, что, кроме межструктурной гетерохронии, многими авторами [28; 39; 87] показана и внутрискруктурная гетерохрония: опережающее созревание одних слоев и клеток коры по сравнению с другими. Общим правилом является более раннее развитие крупных длинноаксонных клеток по сравнению с мелкими короткоаксонными нейронами: причем подчеркивается, что для зрительной коры разных животных (в том числе и кролика) характерна пылевидная мелкоклеточная, а для моторной — крупноклеточная структура [54; 351; 409]. Таким образом, и результаты анализа внутрискруктурной гетерохронии, показывающие, что в каждой области есть рано и поздно созревающие элементы, подводят тем не менее к выводу об опережающем созревании моторной коры.

Показателем созревания нейронов в процессе онтогенеза является изменение характеристик их РП. У кроликов в зрительной коре, начиная с восьмого постнатального дня, могут быть обнаружены симметричные, концентрические РП. Дирекционально-чувствительные, сложные, ассиметричные РП появляются после раскрытия глаз [355]. Типичный для кролика набор РП выявляется к восемнадцатому дню [294].

Становление «взрослых» свойств РП нейронов сенсомоторной коры происходит значительно быстрее, чем нейронов зрительной. У котят в возрасте от 6 до 24 ч соматотопическая организация механорецептивных проекций сходна с таковой у взрослых кошек. Размеры РП и интенсивность стимуляции, необходимая для возникновения ответа, также оказываются сходными [488].

Параллельно с созреванием РП все более зрелыми становятся акты, реализующиеся при контакте объектов среды с рецептивными поверхностями, появляются новые формы поведения [20; 64; 110; 450]. Поскольку нами уже было подчеркнуто, что дифференциация поведения в онтогенезе соответствует повышению «дискретизации» соотношения организма и среды, а свойства РП могут служить одной из характеристик этого соотношения, значительный интерес представляют данные о зависимости свойств РП от раннего опыта животных. В результате многочисленных исследований показано, что искусственные изменения среды, в которой выращивается животное, приводят к соответствующим изменениям свойств и наборов зрительных РП [331]. К группе основных феноменов, выявляемых в такого рода экспериментах, можно отнести обнаруживаемое по критерию РП изменение глазного доминирования после монокулярной депривации, изменение ориентационной избирательности РП после ограничения контакта с объектами определенной ориентации, механической ротации глаз или живления призм, изменения набора и свойств РП в соответствии с особенностями поведенческих актов, которым обучают животных. Соответствующие данные получены и при изучении РП нейронов соматосенсорной коры [387; 516]. Обучение котят движениям передней лапой в ответ на стимулы соответствующей ориентации приводит к увеличению по сравнению с контрольными животными области представительства данной лапы в соматосенсорной коре [516]. На основании этих данных Д. Н. Спинелли предполагает, что корковое представительство гомункула зависит и от проекционных систем, представляющих филогенетическую память данного вида, и от индивидуального опыта [516, р. 687]. И вне каких-либо специальных экспериментальных вмешательств обнаруживается зависимость формирования РП от особенностей индивидуального опыта: представительство тела, определяемое по критерию РП в соматосенсорной коре обезьян, изменяется от животного к животному [426].

Поскольку данные, изложенные выше, характеризуют зависимость специализации нейронов от раннего опыта, постольку наряду с изменениями специализации нейронов должны наблюдаться и соответствующие изменения поведения, реализуемого животным. Данные о таких изменениях поведения имеются в литературе [437]. Более того, в ряде экспериментов прямо прослеживается корреляция между «ненормальными» свойствами РП и особенностями поведения животных [259; 271; 379].

Таким образом, дифференциация поведения в онтогенезе коррелирует со становлением дефинитивных свойств РП, а индивидуальная специфичность формируемых систем проявляется в зависимости свойств РП от особенностей раннего опыта.

В результате проведенных нами исследований активности нейронов зрительной и моторной областей коры был выявлен следующий феномен. Состав активизирующихся нейронов моторной области коры зависит преимущественно от цели поведения, а состав

активирующихся нейронов зрительной области коры — от способа его осуществления, т. е. от того, каким движением в соответствующей среде поведение характеризуется. Этот феномен закономерно проявляется при анализе и сложного инструментального поведения (глава 3), и простых актов (фиксация отдельных «переменных» — главы 5, 6, 7). Сопоставление выделенного феномена с проанализированными выше данными о формировании поведения и созревании корковых нейронов в процессе индивидуального развития позволяет определить те наборы систем, по отношению к которым специфичны нейроны моторной и зрительной областей коры, и охарактеризовать те свойства данных систем, которые ответственны за данный феномен.

В целом кора новорожденного кролика находится еще в стадии формирования. Однако наличие зрелых элементов в наиболее рано созревающих областях коры позволяет заключить, что уже у новорожденных животных корковые нейроны вовлекаются в обеспечение поведенческих актов [40]. Сопоставление развития поведения и сроков созревания моторной и зрительной областей коры мозга показывает, что нейроны моторной коры созревают раньше, на том этапе, когда у животного формируются базовые системы, а интенсивное созревание нейронов зрительной коры запаздывает по сравнению с моторной, приходясь на период, следующий за раскрытием глаз, в котором поведение усложняется за счет формирования дифференцированных систем, и организм начинает соотноситься со средой на новом, более дискретном уровне. Учитывая концепцию системогенеза, согласно которой в первую очередь созревают те нейроны, активность которых необходима для реализации наиболее рано возникающих систем, обеспечивающих выживание уже на самых ранних этапах онтогенеза, можно сделать следующий вывод. Рано созревающие нейроны моторной области коры оказываются специфичными по отношению к базовым системам, а нейроны зрительной области коры — по отношению к дифференцированным, формирующимся позже, на этапе онтогенеза, следующем за раскрытием глаз.

Поскольку промежуточные акты ценны для животных лишь тем, что они, превращая нужды тела в поведение [316], приводят к возможности достичь конечный результат, реализовав завершающее поведение, и поскольку в конечном счете все, чему обучаются животные, — достижение этих результатов [194; 312; 533], постольку реализация различных дифференцированных систем может феноменологически оцениваться как достижение конечного результата разными способами, выступающими при внешнем описании поведения как разные движения в разной среде. Поэтому активность специфических по отношению к дифференцированным системам нейронов может феноменологически характеризоваться как связанная со способами осуществления поведения, а активность нейронов, специфичных по отношению к базовым системам, реализующимся при разных способах осуществления поведения, — с его целями.

Учет особенностей того локуса моторной коры кролика, в котором мы регистрировали нейронную активность, и данные о преимущественной и специфической связи активаций проанализированной группы нейронов именно с актом захвата пищи в разных ситуациях (главы 2, 3, 5, 7), позволяют конкретизировать вывод о специализации нейронов антеролатеральной области следующим образом. Эта группа нейронов принадлежит к базовым системам пищедобывательного поведения. С изложенных позиций понятна и большая избирательность нейронов моторной, чем зрительной, коры не только по отношению к акту захвата пищевого, но и непищевого объекта — пластика. Акт захвата непищевых объектов также является очень рано образующейся системой, исходной для образования тех форм поведения, в которых используется оперирование объектами с помощью челюстного аппарата. Наличие же нейронов моторной коры, активирующихся в актах захвата моркови и пластика, по-видимому, можно связать с их специализацией относительно наиболее рано созревающих общих для этих актов систем, в том числе — захвата соска и сосания.

Одна и та же дифференцированная система может использоваться в разном поведении. Так, например, система нажатия педали может быть сформирована как целенаправленный поведенческий акт в рамках пищедобывательного поведения и затем использована в оборонительном поведении кролика [56]. Таким образом, активность нейронов зрительной коры, обеспечивающая реализацию конкретной дифференцированной системы, может выступать как соответствующая определенному способу достижения разных конечных результатов поведения.

Поскольку интенсивное формирование дифференцированных систем, по отношению к которым специфичны нейроны зрительной коры, происходит именно после раскрытия глаз, обуславливая возможность учитывать зрительную среду для построения поведения, постольку для реализации этих систем, следовательно, и для формирования активности нейронов зрительной коры в поведении оказывается существенным наличие контакта со зрительной средой.

Поскольку специфичность нейронов зрительной коры по отношению к дифференцированным системам проявляется в зависимости состава активирующихся нейронов от того, каким движением в соответствующей среде поведение характеризуется, следует полагать, что реализация дифференцированных систем, формирующихся после раскрытия глаз, находится в зависимости от смещения животного в пространстве. На неразрывную связь движения и зрения указывали еще Г. Спенсер [184] и Дж. Я. Джексон [381]. Эта связь подчеркивается и в настоящее время [97; 473]. «Движение и свет в одинаковой мере выступают в качестве „строительного материала“ зрительной пространственной картины мира» [97, с. 78].

Как необходимый элемент формирования «зрительно направляемого» поведения может быть рассмотрено и движение глаз

[365]. Особенностью кролика является очень жесткая связь саккадических и вергентных движений глаз с движениями головы [299; 565]; движения глаз без каких-либо изменений положения головы не отмечаются [299]. Поэтому у кролика связь реализации дифференцированных систем с его движениями может выступать особенно ярко.

Характер связи активаций нейронов зрительной коры с движением обусловлен тем, что движение — лишь условие реализации дифференцированных систем. В пользу этого свидетельствует: а) отсутствие активаций при «фоновых» наклонах в кормушку у многих нейронов зрительной коры, активирующихся при наклоне для захвата М и П; б) односторонность активаций нейронов зрительной коры при совершении сходных движений в правом и левом пищедобывательных циклах; в) изменение состава активирующихся при данном движении нейронов зрительной коры после исключения контакта со зрительной средой.

Реализация дифференцированных систем в актах, характеризующихся только определенным движением, например поворотом направо, может быть связана с тем, что животное в разных формах поведения соотносится со средой в соответствии с логикой строения собственного тела (соответствие «образа тела» и «образа пространства» [33]). Реализация данной дифференцированной системы при поворотах животного направо в разных поведенческих актах может определяться постоянным фактором — изменением соотношения кролика с объектами — целями, расположенными справа от животного (см. рис. 21.1).

В пользу того, что движение является существенным условием не только реализации, но и процессов формирования дифференцированных систем, и в пользу тесной связи их формирования с развитием нейронов зрительной коры свидетельствует так называемый «окципитальный эффект» [65; 485; 489]. Он состоит в большей выраженности морфологических, биохимических и электрофизиологических изменений в зрительной, чем в сенсомоторной коре животных, подвергнутых в раннем постнатальном периоде форсированному обучению, двигательной тренировке или депривации. Большее влияние указанных действий на развитие зрительной коры наблюдается и у ослепленных или выращенных в полной темноте животных. Последний факт свидетельствует о том, что, хотя контакт со зрительной средой существен для развития дифференцированных систем в норме, однако *формирование дифференцированных систем* и установление по отношению к ним специфичности нейронов зрительной коры, являясь *необходимым компонентом* развития поведения, имеют место и в отсутствие этого контакта¹⁹.

¹⁹ У ослепленных животных заметно повышена роль «тактильных контактов» с объектами среды [379]. Для этих контактов движение также является существенным фактором [337]. Можно предположить поэтому, что реализация дифференцированных систем, по отношению к которым устанавливается специфичность нейронов зрительной коры, и у ослепленных животных соответствует

Конечно, реализация базовых, как и дифференцированных, систем связана с движениями животного. Но именно потому, что эти системы являются базовыми, исходными для формирования многих дифференцированных систем, они реализуются (следовательно, и нейроны, обеспечивающие эти системы, активируются) в самых разных условиях, в поведении, характеризующемся разными движениями.

В экспериментах, результаты которых изложены в главе 3, мы регистрировали наряду с активностью нейронов зрительной и моторной коры активность соматосенсорной области коры. Как по срокам созревания, так и в соответствии с классификацией, использованной в этой главе, нейроны соматосенсорной коры занимают промежуточное положение между нейронами моторной и зрительной областей. Более того, соответствие между этими показателями проявляется и в том, что по каждому из них соматосенсорная кора ближе к моторной, чем к зрительной. Промежуточное положение соматосенсорной коры как по срокам созревания, так и по тем свойствам активности нейронов в поведении, на основании которых мы судили о различии их системоспецифичности, можно рассматривать в качестве косвенного подтверждения представления о гетерохронии созревания моторной и зрительной областей как о факте, обуславливающем различие системоспецифичности их нейронов.

При сравнении темпов созревания моторной и зрительной областей коры мы отмечали не только межструктурную, но и внутрискруктурную гетерохронию. Последняя и обуславливает тот факт, что наборы систем, по отношению к которым специфичны нейроны сравниваемых областей, частично перекрываются. Например, нейроны моторной коры с активациями, исчезающими при закрытии глаз, или нейроны, активирующиеся при данном движении, характеризующем акт захвата пищи лишь в определенных экспериментальных условиях, по-видимому, специфичны по отношению к тому же набору систем, что и основная совокупность нейронов зрительной коры.

С позиций изложенного выше может быть высказано предположение о причинах стабильности РП одних нейронов и изменчивости РП других (глава 4). Активации при контакте объектов с рецептивной поверхностью, появляющиеся у нейронов только в одном из поведенческих актов (оборонительном, ориентировочно-исследовательском при тестировании РП или пищедобывательном), свидетельствует о том, что данные нейроны специфичны по отношению к базовым системам, различающимся в этих актах. Стабильные РП (выявляющиеся и при тестировании, и в пищедобывательном поведении) характеризуют, по-видимому, более поздно созревающие клетки, специфичные относительно дифференцированных систем, которые реализуются в обоих поведенческих

тем или иным движениям. Для проверки этого предположения необходимы специальные эксперименты.

актах. Аргументом в пользу такого предположения может служить факт более раннего созревания *m*-нейронов, РП которых в значительно большей степени, чем РП позже созревающих *Sa*-нейронов, зависят от поведенческой ситуации и, как считается, могут исчезать при переходе от одного поведения к другому [см. 409]. Если высказанное предположение правильно, то количество клеток со стабильными РП должно быть большим в зрительной, чем в соматосенсорной коре. Действительно, такая тенденция отмечена: полное соответствие активности при тестировании РП и в пищедобывательном поведении имеется у 62 % нейронов зрительной коры и лишь у 29 % — соматосенсорной коры ($0,05 < p < 0,1$).

Предложенное здесь объяснение различия активности в поведении и системоспецифичности нейронов моторной и зрительной коры гетерохронией их созревания, основанное на концепции системогенеза П. К. Анохина, находится в соответствии с представлениями К. Монакова [432; 433] и Д. Э. Когхилла [110]. Монаков, сформулировавший принцип «хроногенной локализации», считал, что в концепцию локализации должен быть включен фактор времени, поскольку каждая функция имеет свою историю. В период образования, а затем при повторных извлечениях из памяти реализация этой функции обеспечивается набором элементов, расположенных в различных областях мозга, но распределенных в них неравномерно. В нервной системе выделяются «хронологические слои», формирующиеся в разные периоды развития. Они могут быть «оживлены» в любой момент за счет того, что структурные единицы, с которыми было связано первое образование «кинетических мелодий», могут в любой момент переходить из латентного в возбужденное состояние.

Когхилл [110] также рассматривал неодновременность созревания элементов нервной системы как фактор, определяющий различия в отношении этих элементов к функционированию организма. Он считал, что роль, выполняемая соответствующими областями коры в поведении, зависит от периода в жизни индивида, в который эти области начинают участвовать в построении поведения. Причем клетки, созревающие рано, «попадают под господство первых и более примитивных функций. . . в то время как клетки, позднее приступающие к работе, лишь косвенным путем подвергаются влиянию примитивных функций, а над ними господствуют главным образом ситуации и приспособления последующей жизни» [110, с. 106].

Выше мы отмечали зависимость системной специализации нейронов от онтогенетической памяти, т. е. от истории формирования поведения в процессе индивидуального развития, а также наличие, кроме онтогенетической, и филогенетической памяти («проекционные системы» — по Д. Н. Спинелли [516]; генетически запрограммированные связи между нейронами — по Е. Н. Соколову [181]), определяющей специфику морфологических связей областей мозга. Как соотносятся два этих вида памяти в детерминации системной специализации нейронов? Для ответа на этот во-

прос необходимо обсудить значение филогенетической памяти в детерминации системоспецифичности.

Хотя, как уже отмечалось, в моторную кору поступают волокна оптического тракта, а в пирамидном тракте обнаруживаются аксоны клеток зрительной коры, не вызывает сомнений тот очевидный факт, что проекционные зрительные пути и центрифугальные волокна, идущие к образованиям зрительной системы, свойственны преимущественно зрительной, а не моторной коре. В то же время эфферентные волокна, поступающие в спинной мозг в составе пирамидного тракта, берут начало преимущественно в моторной, а не в зрительной коре, что проявляется в специфике эффектов раздражения и разрушения этих областей (глава 1).

Что означает это различие в связях с позиций системного подхода к пониманию активности нейрона? П. К. Анохиным [23] было сформулировано представление об интегративной деятельности нейрона, в рамках которого активность нервной клетки рассматривалась не как результат суммации мембранных потенциалов, а как производное сложных внутринеурональных метаболических процессов. В развитие этого представления была выдвинута концепция, в соответствии с которой считается, что состояние нейрона определяется согласованием его метаболических «потребностей» с синаптическим притоком [221]. Поскольку изменение синаптического притока связано, в частности, с изменением соотношения организма и среды, постольку активность нейронов в поведении может рассматриваться как отражение процесса согласования их метаболизма.

Важность согласования метаболизма элементов, в особенности тех, тесные морфологические связи которых определяются филогенетической памятью, для поддержания жизнедеятельности и даже выживания этих элементов (во всяком случае, на стадии становления их специализации) подтверждается экспериментально [159; 403].

При системном понимании генеза спайковой активности специфика связей нейронов моторной и зрительной областей коры означает различие наборов элементов, с которыми наиболее тесно и непосредственно согласуется метаболизм нейронов сопоставляемых отделов коры.

Считается, что «двигательная функция» реализуется уже в эмбриогенезе и относится к наиболее рано развивающимся в процессе жизнедеятельности организма [1; 58]. Раннее созревание вообще считается особенностью «двигательного анализатора» в целом [31]. Обнаружено, что мотонейроны являются одними из раносозревающих элементов нервной системы, а передние корешки спинного мозга миелинизируются раньше задних корешков [135; 330]. Что касается элементов «зрительной системы», они созревают и начинают функционировать значительно позднее. Суммарная активность сетчатки мышей и кроликов и ответы ганглиозных клеток на световую стимуляцию появляются лишь на 8—9 день постнатального онтогенеза [329; 402; 449]. Примерно

в это же время начинают регистрироваться ответы на вспышки света в верхних бугорках и латеральном коленчатом теле [416; 472].

Таким образом, элементы, с которыми в силу филогенетических закономерностей морфологически связаны нейроны моторной коры, созревают в процессе онтогенеза раньше, чем соответствующие элементы «зрительной системы». Согласование состояния нейронов антеролатеральной области коры с мотонейронами, а состояния последних — с мышечными клетками осуществляется в рамках базовых систем, при реализации которых происходит изменение соотношения организма и среды, требующееся для удовлетворения метаболических «потребностей» функционирующих к этому моменту клеток организма. Согласование состояний более поздно созревающих элементов «зрительной системы» также может происходить только в рамках целостных систем. Причем его формирование осуществляется на базе и с учетом уже имеющегося согласования раньше созревших элементов. Насколько необходимо движение для образования дифференцированных систем, и в частности «зрительно направляемого» поведения, уже отмечалось выше. Имеется в виду не отдельная «система» движения, а изменение активности мышечных элементов и мотонейронов, которое в силу фиксированной филогенезом логики строения тела связано с феноменом движения: смещением тела относительно объектов среды и частей тела друг относительно друга, в процессе которого происходит необходимое изменение соотношения целого организма и среды и метаболизма нейронов.

Почему же согласование формирующихся позже элементов не может происходить в рамках уже имеющихся базовых актов, без образования новых систем? Во-первых, «имеющихся» — значит *фиксированных* результатом. Во-вторых, состояние ганглиозных клеток сетчатки зависит от состояния других элементов нервной системы, согласование с которыми реализуется за счет функционирования эфферентных влияний (см. главы 4, 5). Но состояние ганглиозных клеток в значительной степени определяется и состоянием зрительных рецепторов. А последнее — после раскрытия глаз — зависит от зрительной среды. Поэтому для согласования активности и удовлетворения метаболических «потребностей» этих позднее формирующихся нейронов должны быть сформированы специальные системы, которые, с одной стороны, базируются на уже имеющихся, а с другой — строятся с учетом тех или иных особенностей соотношения организма со зрительной средой в *поведении*²⁰. В связи с этим и выявляется феномен зависимости активности нейронов зрительной коры в поведении от условий, в которых оно осуществляется.

²⁰ На процесс специализации нейронов в раннем онтогенезе оказывают влияние те свойства зрительной среды, которые используются в поведении данного животного [512].

Из сказанного следует, что специфика связей зрительной и моторной областей коры имеет двойное значение в детерминации системоспецифичности нейронов. С одной стороны, тот факт, что нейроны зрительной и моторной областей морфологически связаны (прямо или опосредованно) с хотя и перекрывающимися, но различными совокупностями периферических элементов, обуславливает зависимость реализации систем, по отношению к которым специфичны нейроны данных корковых областей, от тех или иных изменений зрительной среды и мышечной активности. Эта зависимость выражается в нейрофизиологических характеристиках клеток зрительной (зрительные РП) и моторной (моторные поля) областей коры.

С другой стороны, различие связей нейронов моторной и зрительной областей определяет различие во времени становления специфичности нейронов сопоставляемых областей, в результате чего у большинства нейронов моторной коры формируется специфичность по отношению к базовым, а у нейронов зрительной — к дифференцированным системам²¹. Поскольку базовые системы образуются в то время, когда уже имеют место мышечная активность и движения животного, но еще вне контакта со зрительной средой, а дифференцированные — после раскрытия глаз, когда поведение начинает реализовываться с учетом изменений зрительной среды, постольку два аспекта значения морфологических связей в детерминации системоспецифичности нейронов оказываются связанными.

Так как та или иная специализация нейрона определяется и особенностями онтогенетического опыта, то в итоге системоспецифичность нейронов — результат взаимодействия обоих видов памяти: филогенетической и онтогенетической. Первая из них определяет общие характеристики того набора систем, по отношению к которым может быть специфичен данный нейрон, вторая — по отношению к какой конкретно системе он будет специфичен.

Рассматривая иерархическую организацию поведения, мы выделили группу систем уровня поведенческого акта, формирующихся в процессе индивидуального развития, и врожденные подсистемы. Проведенное обсуждение показывает, что системы уровня поведенческого акта представлены базовыми и дифференцированными системами. Учитывая последовательность их формирования в процессе индивидуального развития, можно сказать, что системы, составляющие иерархию поведенческого акта, исторически ранжированы следующим образом: от врожденных подсистем через базовые к дифференцированным системам. В связи с этим и представление о специфичности корковых нейронов по отношению к системам уровня поведенческого акта может быть детализи-

²¹ По-видимому, филогенетическая память играет существенную роль в формировании не только различия, но и перекрытия наборов систем, к которым принадлежат нейроны сопоставляемых областей («паттернов специализации»): морфологическая детерминация внутривидовой гетерохронии.

ровано как специфичность нейронов моторной коры преимущественно по отношению к уровню базовых, а зрительных — дифференцированных систем.

Последний вопрос, который необходимо поставить в связи с проведенным обсуждением: в какой степени паттерны специализации, наблюдаемые у взрослого кролика, определяются специализацией нейронов, формирующейся на этапе раннего онтогенеза?

Метаболическая «потребность» нейрона, от которой зависит та или иная его специфичность, в свою очередь, определяется индивидуально нейронными характеристиками набора заблокированных и активированных частей генома [221]. Известно, что эти характеристики выражено изменяются именно в процессе формирования поведения и дифференциации нейронов в раннем онтогенезе [112; 265]. Добавление или потеря участков ДНК является нормальным механизмом регуляции функции генома в процессе онтогенетической дифференциации [113], в ходе которой и формируется зависящая от активности генетического аппарата специфичность нейрона [119]. Причем особенности активности генетического аппарата разных областей мозга в связи с гетерохронией их созревания (и, следовательно, становления системоспецифичности нейронов) проявляются на разных этапах онтогенеза [90].

Очевидно, что генотип может реализовываться по-разному в зависимости от условий, в которых развивается организм [91; 105]. В основе стабильного итога развития лежит генетическая варибельность, т. е. формирование адаптивной «нормы» базируется не на фиксированной совокупности геномных локусов, а на создании организации генотипа, в рамках которой его состояния варьируют от особи к особи [112; 232].

Таким образом, в раннем онтогенезе имеет место становление генетического аппарата нейронов в процессе их дифференциации. Причем, поскольку генетическая детерминация специализации нейронов не означает отсутствия влияния индивидуальных особенностей развития поведения на системоспецифичность нейронов, здесь мы опять можем констатировать взаимодействие филогенетической памяти в формировании их системоспецифичности.

Косвенно о формировании специфичности нейронов свидетельствуют рассмотренные выше данные аналитических экспериментов, посвященных изучению становления активности нейронов в раннем онтогенезе, данные о преобразовании свойств РП и их зависимости от индивидуальных особенностей опыта. Результаты экспериментов показывают, что становление активности нейронов и формирование у них дефинитивных РП происходит именно в процессе раннего онтогенеза. Конечно, формирование систем и специализации нейронов имеет место не только на ранних этапах индивидуального развития, но и у взрослого организма [187; 188; 216; 512]. Поэтому и в этом случае должна формироваться системоспецифичность нейронов по отношению к вновь образующимся системам. Однако имеющиеся данные свидетельствуют

о том, что процессы специализации нейронов у взрослого и в раннем постнатальном онтогенезе несопоставимы по объему [354; 512]. В частности, как уже отмечалось, формирование дефинитивных свойств РП происходит в процессе раннего онтогенеза. У взрослых животных даже такие экспериментальные вмешательства, как перерезка экстраокулярных мышц или содержание в полной темноте, не приводят к изменениям свойств РП [267; 560], постоянно наблюдающимся в раннем постнатальном онтогенезе вследствие целого ряда менее сильных воздействий. Среднее количество нейронов сенсомоторной коры, регистрируемых в одном треке, в конце первых двух недель постнатального онтогенеза на 0,96, а в конце первого месяца лишь на 0,6 меньше, чем у взрослого животного [39].

Рассматривая проблему обучения, В. Б. Швырков [221] привел теоретические аргументы и фактический материал, подтверждающий представление о том, что системогенез происходит не за счет изменения специализации нейронов, а вовлечения в обеспечение поведения новых, возможно, «молчащих» клеток. Сходная точка зрения обосновывалась и Л. В. Крушинским [118]. Полученные нами данные являются косвенным свидетельством в пользу этого представления. Сопоставление количества нейронов, активирующихся только при собственно захвате пищи в элементарном поведенческом акте у фиксированных животных и в сложном пищедобывательном поведении, показывает, что это количество достоверно не изменяется: 20 и 22 % соответственно.

Если считать, что нейроны, специализировавшиеся относительно данных систем в раннем постнатальном онтогенезе, остаются специфичными по отношению к ним и в дальнейшем (см., например, приведенные выше данные экспериментов Д. Н. Спинелли), большое значение приобретает вопрос о том, какой «вес» в поведении животных имеют системы, сформированные в раннем онтогенезе. У животных основной набор актов, входящих в поведенческий репертуар, «важнейшие взаимоотношения организма с окружающей средой» [194] формируются на ранних этапах индивидуального развития, на которых происходят наиболее значительные из всех имеющихся на протяжении жизни изменения поведения [91]. Сказанное касается не только базовых актов, но и аппетентных актов или «приемов», формирующихся в раннем онтогенезе, на основе базовых актов и в связи с ними [52; 194]. Только за короткий период — от прозревания до 16—18 дней постнатального онтогенеза — формируется около 60 % всех элементов «повседневного» поведения [98]. Следовательно, различие паттернов системной специализации нейронов моторной и зрительной областей коры существенно определяется гетерохронией их созревания и становления системоспецифичности в раннем постнатальном онтогенезе. Такое заключение особенно справедливо применительно к кроликам, которые имеют весьма ограниченный исходный (предэкспериментальный) жизненный опыт, в свя-

зи с их содержанием в условиях депривации в одиночных клетках вивария [217].

Однако поскольку и у взрослого кролика, по-видимому, имеет место формирование системоспецифичности нейронов, можно полагать, что перекрытие паттернов специализации нейронов изученных областей мозга определяется не только внутрискелетальной гетерохронией, но и частично процессами формирования специализации у взрослого животного.

Л. С. Выготский и А. Р. Лурия [70] указывали, что для понимания поведения необходимо представление о нем как об истории поведения, и высоко оценивали роль И. П. Павлова в развитии такого представления.

Вывод о зависимости системоспецифичности нейронов от истории формирования поведения и о принадлежности корковых нейронов системам, формирующимся в процессе индивидуального развития, находится в соответствии с представлением И. П. Павлова о том, что одной из важнейших функций больших полушарий является формирование приспособительных актов (условных рефлексов) в течение индивидуального существования животных [148].

В заключение попытаемся вновь, теперь уже основываясь на результатах проведенного обсуждения, кратко рассмотреть изложенные в главе 1 данные, полученные при исследовании структурно-функциональных отношений классическими методами разрушения и стимуляции. Трактовки, которые можно привести в настоящее время, носят сугубо предположительный и обобщенный характер. Их уточнение требует постановки специальных экспериментов (например, необходимо выяснить, изменяются ли, и если да, то как, при поражениях мозга паттерны системной специализации нейронов интактных областей). Однако эти трактовки будут приведены нами для того, чтобы продемонстрировать, что развитые представления дают возможность с единых позиций понять разнообразные феномены, выявляемые при разрушении и раздражении мозговых структур.

В целом поражение «произвольного» поведения при разрушении корковых областей может быть связано с принадлежностью корковых нейронов системам, формирующимся в процессе индивидуального развития в зависимости от специфических условий существования. Разрушение зрительной коры ведет к психической слепоте (нарушение высокоорганизованного поведения, в частности индивидуально специализированного поведения у животных, отчета у человека) вследствие выпадения дифференцированных систем, которые формируются для достижения результатов поведения разными способами в зависимости от условий существования (обучения). В связи с этим интересно отметить, что явление психической слепоты напоминает феноменологию, получаемую в экспериментах по обнаружению пороговых сигналов: информация о невидимых (по критерию разных видов отчета: речь, движение) вспышках света используется в текущем поведении испытуе-

мых; с этими вспышками коррелируют различные установочные «микродвижения», изменения ЭЭГ и активности корковых нейронов [5]. И. О. Александров [5] обосновывает утверждение о том, что переход от этапа поведения «ожидания» к этапу поведения «отчета», связанный с изменением состава реализуемых систем, начинается с момента предъявления вспышки света и развивается от «низших» систем к «высшим». Незавершенностью этого процесса смены систем и объясняется необнаружение вспышки. Выпадение «высших» дифференцированных систем в случае психической слепоты и незавершенность их смены в ситуации обнаружения дают сходный феномен — отсутствие отчета.

Влияние специфики индивидуального развития на эффекты раздражения и разрушения какой-либо структуры объясняется тем, что эти особенности определяют онтогенетическую память, детерминирующую конкретный набор систем, которым принадлежат нейроны данной структуры. Яркий пример — данные Д. А. Спинелли о зависимости площади корковой проекции лапы от особенностей онтогенетической памяти.

Зависимость эффекта разрушения и раздражения данного локуса от того, какое поведение реализуется животным, определяется тем, вовлекаются или нет системы, которым принадлежит основная масса нейронов этого локуса, в иерархию соответствующего поведения.

Изменение данного поведения при разрушении ряда областей мозга объясняется тем, что в каждой из них находятся нейроны, принадлежащие пусть к разным, но вовлекающимся в иерархию данного поведения системам. Сходство же характеристик нарушения данного поведения при разрушении разных областей мозга имеет место за счет перекрытия паттернов специализации нейронов этих областей: внутрискелетальная гетерохрония, формирование специализации нейронов у взрослого.

Внутрискелетальную гетерохронию, кроме того, можно рассматривать как существенный фактор, определяющий возможность получения и у ребенка, и у взрослого одного и того же эффекта при воздействии на разные области мозга или разных эффектов при воздействии на одну и ту же область. Вообще же зависимость эффекта разрушения и раздражения структуры от того, на каком этапе онтогенеза они проводятся, а также разная степень влияния возраста животного, в котором производятся экспериментальные воздействия, на эффекты разрушения разных структур объясняются меж- и внутрискелетальной гетерохронией становления системоспецифичности нейронов.

Зависимость эффектов раздражения и разрушения от вида животного может быть объяснена изменением системоспецифичности нейронов данной структуры в филогенезе (см. раздел 8.3).

8.2. Специализация центральных и периферических нейронов и межсистемные отношения в поведенческом акте

Специфичность по отношению к определенным врожденным субсистемам периферических элементов, по-видимому, однозначно детерминируется связями последних с соответствующими рецепторными образованиями или тканями и отражается в самом строении этих элементов (см. главу 2). В пользу филогенетической детерминации свидетельствуют многочисленные данные, показывающие значительно большую стабильность свойств и соотношения типов РП периферических элементов, по сравнению с корковыми нейронами, или даже неизменность этих характеристик при различных видах депривации, которой подвергаются животные в раннем постнатальном онтогенезе [256; 309; 506].

Принадлежность периферических и центральных корковых нейронов к разным системам обуславливает специфику их участия в обеспечении поведения. При сопоставлении активности ТМЗ-нейронов и нейронов коры было обнаружено, что активаций всех ТМЗ-нейронов появляются в самых разных актах при том условии, что в этих актах имеется соответствующее изменение телесных процессов — сокращение и растяжение жевательных мышц. Для корковых же нейронов оказалось характерным появление активаций в связи с движением нижней челюсти в одной, но не в другой поведенческой ситуации. Результаты сопоставления активности нейронов соматосенсорной и зрительной областей коры при искусственном тестировании РП и в пищедобывательном поведении, а также данные литературы (см. гл. 1) являются свидетельством зависимости состава активизирующихся в поведении нейронов от поведенческой значимости стимула. Активации же всех механорецепторов возникают при различном поведенческом значении стимула, воздействующего на их РП. В отличие от нейронов зрительной коры среди ганглиозных клеток сетчатки не обнаружено «односторонних» нейронов, т. е. клеток, активизирующихся лишь в одном (правом или левом) пищедобывательном цикле. Все ганглиозные клетки сетчатки активировались как в правом, так и в левом цикле.

Все эти факты, полученные при исследовании разных структур и в разных формах поведения, свидетельствуют тем не менее об одной и той же закономерности: субсистемы, неизменно реализующиеся при стимуляции одной и той же рецептивной поверхности и при осуществлении одной и той же двигательной активности в разных поведенческих актах, «активируют» в этих актах разные наборы базовых и дифференцированных систем. Это означает, что в основе разных поведенческих актов и, следовательно, в основе реализации разных наборов систем, по отношению к которым специфичны корковые нейроны, могут лежать одни и те же врожденные субсистемы, по отношению к которым специфичны периферические элементы.

Проведенные эксперименты показали, что ганглиозные клетки сетчатки активируются в поведении и при закрытых глазах. При оценке с системных позиций появление активаций не только у нейронов зрительной коры, но и у ганглиозных клеток сетчатки в поведении с закрытыми глазами означает, по-видимому, необходимость реализации активирующего действия со стороны систем, по отношению к которым специфичны ганглиозные клетки сетчатки, для реализации систем, которым принадлежат корковые нейроны. Логика межсистемных отношений фиксирована в филогенетической памяти, формировавшейся в условиях нормального поведения: без ограничения контакта со «зрительной частью» среды. В результате фиксации оказывается необходимым и извлечение из памяти систем, по отношению к которым специфичны нейроны зрительной коры, даже при закрытых глазах (см. 5.1), и как условие, определяющее возможность этого извлечения, необходимость реализации «активирующего» действия со стороны систем, по отношению к которым специфичны ганглиозные клетки сетчатки. Наличие такого действия даже в отсутствие специфической стимуляции свидетельствует о том, что необходимость реализации в поведенческом акте *всех групп систем*: базовых, дифференцированных, субсистем, а также «активирующего» действия последних — есть фундаментальная характеристика межсистемных отношений. «Темновой свет» сетчатки оценивается и в литературе как фактор, отсутствие которого означало бы «естественную деафферентацию центров» [75]. Такую деафферентацию смоделировали Б. Биоулак и Й. Ламар [268], которые в опытах на обезьянах обнаружили, что после денервации руки путем пересечения дорсальных корешков на уровне C_{II} — T_{IV} ни один из 400 проанализированных нейронов в области предстательства руки (C_1) не давал активаций, приуроченных к выполнению движений руки.

Закрывание глаз приводит к исчезновению активаций, связанных с реализацией поведения, у 40 % активизирующихся в поведении с открытыми глазами нейронов зрительной коры. Это превышает ($p < 0,05$) количество ганглиозных клеток сетчатки, исключаяющихся из обеспечения проведения при закрывании глаз (12 %). Результат может показаться неожиданным с точки зрения представлений о большей зависимости активности центральных нейронов, по сравнению с элементами «периферических отделов анализаторов», от несенсорных факторов (например, мотивации), от гетеросенсорной афферентации и т. д. С нашей точки зрения, полученный результат подтверждает, что реализации разных наборов базовых и дифференцированных систем²² может соответствовать постоянный набор систем, по отношению к которым специфичны периферические элементы. По-видимому, данная характе-

²² Кроме нейронов зрительной коры, у которых исчезали активации при закрывании глаз, обнаружены и нейроны с активацией, появляющейся лишь при закрытых глазах (см. 5.1).

ристика межсистемных отношений также должна рассматриваться как фундаментальная, если она в определенной степени проявляется даже в том случае, когда изменение поведенческой ситуации состоит в исключении специфической для сравниваемых совокупностей нейронов внешней стимуляции. Это представление согласуется с гипотезой Н. П. Бехтеревой [49] о существовании «жестких» и «гибких» звеньев системы (во всяком случае, полученные факты не противоречат следствиям гипотезы).

Постоянство состава активирующихся периферических элементов не означает, что подсистемы используются как неизменяющиеся «кирпичики» в разных поведенческих актах. Уже на основании актографических данных можно было полагать, что характеристики реализации врожденных подсистем в разном поведении различны. Так, «дыхательный компонент» пищедобывательного поведения приспособлен именно к целостному пищедобывательному поведению. Тот же компонент, входящий в состав другого, например оборонительного, поведения выражается иным образом, но также в полном соответствии с характером данного целостного поведения [19]. Проведенное исследование показывает, что, реализуясь в поведенческих актах, направленных на достижение разных результатов, подсистема вступает в отношения с разными наборами систем, составляющих иерархию этих актов. В связи с этим характеристики активности периферических элементов (выраженность, паттерн активаций и т. д.), специфичных по отношению к данной подсистеме, различаются в разных поведенческих актах, т. е. зависят от цели поведения. Такое изменение характеристик активности обусловлено эфферентными влияниями, которые во взаимодействии с эффектами внешних воздействий обеспечивают согласование периферических и центральных нейронов. В результате между системами, к которым принадлежат эти нейроны, устанавливаются отношения, необходимые для реализации поведенческого акта.

8.3. Специализация нейронов в филогенезе

Поскольку выводы о различии специализации нейронов отдельных структур мозга и о ее детерминантах, сформулированные в настоящей работе, основаны в большинстве своем на результатах исследования нейрональной активности у кроликов, большое значение приобретает ответ на следующий вопрос: изменяется ли, и если да, то как, специализация нейронов данной области мозга в филогенетическом ряду от кролика до человека?

В аналитических нейрофизиологических исследованиях, предпринимаемых с целью выявить изменения характеристик активности нейронов, параллельные с эволюцией поведения, не удается обнаружить эволюционный тренд какого-либо критического параметра, закономерные изменения «элементарных механизмов нервной деятельности» [109; 114; 367]. Однако, как справедливо полагает В. С. Кесарев [109], не существует изолированных «эле-

ментарных механизмов», действующих вне системы, и если различаются целостные организмы, то и отдельный элемент должен нести в себе специфику системы.

П. К. Анохин [23] считал, что вывод об идентичности нейронов разных животных может быть сделан лишь на основании универсального и элементарного критерия возбудимости, на основе мембранно-ионных отношений. Различие нейронов у животных, находящихся на разных уровнях филогенеза, предполагал он, выявится, если вместо мембранных процессов в качестве критерия взять детерминированную геномом интегративную деятельность нейрона. Интегративная деятельность отражает его участие в достижении результата функциональной системы, или, с позиций представления о генетической детерминации системной принадлежности нейрона [221], его системоспецифичность.

Имеющиеся в настоящее время данные сравнительно-анатомических и сравнительно-физиологических исследований не дают прямого ответа на сформулированный вопрос. Однако они позволяют высказать предположение о направленности изменений системоспецифичности в филогенезе.

В процессе филогенетического развития нервной системы звоночных растут и усложняются и корковые, и подкорковые, глубокие структуры; но каудальные части мозга показывают значительно большее постоянство организации, чем корковые структуры [371; 386; 389]. Именно развитие коры головного мозга рассматривается как основной критерий его эволюционных преобразований [106].

У низших млекопитающих неокортекс слабо дифференцирован и занят тремя областями: сенсомоторной, зрительной и слуховой; в моторной коре (перекрывающейся с сенсорной) не выделяются подполя, отсутствуют вторичные и третичные поля. В филогенезе дифференцированность полей повышается, выделяются подполя, а вторичные и третичные поля становятся доминирующими [32; 313].

Параллельно с дифференциацией коры изменяются и морфологические связи корковых нейронов, в том числе с периферическими сенсорными нейронами и мотонейронами. Так, прямые связи нейронов моторной коры с мотонейронами появляются только у обезьян (см. главу 6). Для зрительной и соматосенсорной областей коры также показано нарастание в филогенезе количества прямых связей с периферическими сенсорными элементами [см. 29].

Появление и нарастание прямых связей между периферическими, спинномозговыми элементами и корой находит отражение в результатах физиологических экспериментов с разрушением и стимуляцией корковых структур. Выраженность и стабильность эффектов разрушения коры в эволюционном ряду возрастает, что рассматривается как следствие «прогрессивной кортикализации функций» [134]. Раздражение моторной коры вызывает локальные движения у обезьян и большей частью генерализованные движения у животных, находящихся на более низких уровнях

филогенеза, например у кроликов [126; 394]. Увеличение дифференцированности проекций в филогенезе обнаруживается и при изучении активности нейронов сенсорных областей коры [см. 60].

Одним из важнейших принципов прогрессивного усложнения организации в эволюции является дифференциация целого и специализация частей [235]. А. А. Богданов считал специализацию в биологии наиболее типичным примером системной дифференциации [57]. Таким образом, данные об изменении морфологии коры в процессе ее дифференциации можно рассматривать как одно из проявлений увеличения «специализации» нейронов первичных областей коры. Что означает это увеличение в системном плане?

П. К. Анохин отмечал, что в эволюции животного мира происходит непрерывное обогащение нервной системы все более дифференцированными формами врожденных актов [18, с. 44]. В связи с этим, а также учитывая представления о кортикализации функций в филогенезе и о детерминированности уже филогенетической памятью постоянной связи активности нейрона, специфичного по отношению к подсистеме, с протеканием определенного телесного процесса (см. главу 2 и предыдущий раздел настоящей главы), можно высказать следующее предположение. В процессе эволюционной дифференциации коры, увеличения ее «проекции» в первичных областях коры появляется все больше субсистемоспецифичных нейронов. С выдвинутых позиций могло бы найти системное объяснение и предполагаемое превышение количества нейронов, активность которых возникает в связи с данным движением в разных поведенческих контекстах, в моторной коре обезьян, по сравнению с количеством таких нейронов у кролика (см. главу 6), и выраженная у обезьян связь активности многих нейронов соответствующих участков моторной коры с движением контра-, но не ипсилатеральной конечности [420]. Иначе говоря, могли бы быть объяснены факты увеличения количества корковых нейронов, активность которых в разных поведенческих актах связана с протеканием определенного телесного процесса. Именно таким свойством, с нашей точки зрения, обладают нейроны, специфичные по отношению к подсистемам. Следует отметить, что такие нейроны в небольшом количестве обнаруживаются и в моторной коре кролика: они активируются в связи с движением нижней челюсти в разных поведенческих ситуациях (см. главы 2, 3).

Специализация рассматривается как прогрессивное эволюционное изменение. Однако считается, что она одновременно снижает эволюционную пластичность, ограничивая возможность приспособления к окружающей среде [96; 169; 170]. Подобные последствия имело бы и увеличение количества субсистемоспецифичных нейронов первичных областей коры, если бы эволюционные преобразования мозга ограничивались только такими изменениями. Однако параллельно с этим процессом в эволюции

происходит образование вторичных²³ и третичных (гностических, специфически человеческих) областей коры мозга. Появление этих структур приводит к тому, что относительные размеры первичных областей уменьшаются [199; 371]. Межиндивидуальная вариативность строения корковых формаций выражена значительно больше в филогенетически более молодых вторичных и третичных областях коры [111; 167].

Выше с позиций концепции системогенеза мы подробно обсудили, какое значение для формирования системоспецифичности нейронов имеет время их созревания в процессе индивидуального развития. В связи с этим важно отметить, что, появляясь позже в филогенезе, вторичные поля созревают значительно позже первичных в онтогенезе [167; 231; 233]. На еще более поздних этапах индивидуального развития созревают третичные поля, которые заканчивают свое развитие лишь к 7—12 годам после рождения, а некоторые (поля 10, 46) имеют тенденцию к росту и дальше [111; 231]. Эти факты являются свидетельством того, что совокупности нейронов вторичных и третичных областей мозга специфичны по отношению к более «молодым» системам, чем нейроны первичных областей коры, и, по-видимому, преимущественно по отношению к наиболее дифференцированным системам. Это заключение подтверждается данными нейропсихологии. Так, локальные поражения 18 и 19 полей не приводят к гемианопсиям, не вызывают снижения остроты зрения. Симптоматика поражения этих областей описывается как феномен неузнавания реальных предметов и их изображений. При поражении 22 и 42 полей у больных сохраняется достаточно острый слух, не обнаруживается выпадений участков тоннакала. Нарушения отмечаются лишь при различении звуков речи. При поражении третичных областей существенно нарушаются лишь высшие формы сознательной деятельности [134].

Таким образом, можно предполагать, что параллельно с увеличением количества субсистемоспецифичных нейронов в первичных областях коры в филогенезе за счет бурного развития вторичных и третичных областей идет процесс увеличения количества клеток, специфичных по отношению к наиболее дифференцированным системам сложного индивидуально формируемого поведения.

Говоря о системоспецифичности в филогенетическом аспекте, нельзя не коснуться проблемы латерализации. Предполагается, что латерализация существует уже у животных и ее выраженность может рассматриваться как коррелят усложнения поведения в филогенезе [367; 444]. Однако по-настоящему выраженной латерализацией становится лишь у человека; причем степень латерализации при переходе от вторичных к третичным зонам возрастает [134]. У «правшей» доминантным является, как правило, левое полуша-

²³ Как вторичные классифицируются не только вторичные сенсорные области, такие, например, как поля 18 и 19, но и премоторная область коры (поля 6 и 8). При этом поле 4 рассматривается как первичная двигательная зона.

рие. В связи с системогенетическими представлениями о становлении системоспецифичности нейронов существенно отметить, что левое полушарие развивается в онтогенезе позже правого [520], что, вероятно, свидетельствует о специфичности нейронов этого полушария по отношению к более «молодым» дифференцированным системам, чем нейронов правого. Таким образом, можно думать, что в филогенезе происходит не только внутриполушарное, но и межполушарное изменение специализации нейронов.

Конечно, все изложенные в настоящем разделе соображения, основанные на представлениях о системоспецифичности нейронов и данных литературы, предположительны. Однако они позволяют нам сформулировать один, как нам кажется, очевидный вывод: специализация нейронов «одной и той же» области мозга животных, находящихся на разных эволюционных уровнях, различна. Изменение системоспецифичности нейронов данной области в процессе филогенеза, по-видимому, и обуславливает различие ее роли в обеспечении поведения животных, принадлежащих к разным видам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представления, развитые на основании исследования активности центральных и периферических нейронов в разных формах поведения, обобщены в схеме системной организации поведенческих актов, направленных на достижение разных результатов (рис. 46, I) и одного и того же результата разными способами (рис. 46, II).

В обеспечение поведенческого акта вовлекаются как центральные, так и периферические нейроны. Причем и те и другие вовлекаются как в механизмы организации поведенческого акта, так и в механизмы его реализации (афферентный синтез, принятие решения и программа действия, акцептор результатов действия соответственно по П. К. Анохину) (см. рис. 46, I). В этом проявляется единство центра и периферии в достижении организмом полезного приспособительного результата [23].

Однако роль центральных и периферических нейронов в обеспечении поведения различна. Поведенческий акт реализуется как иерархия функциональных систем, уровни которой отражают стадии становления поведения: врожденные subsystemы и последовательно формирующиеся базовые и дифференцированные системы, которые проходят в процессе индивидуального развития стадию целенаправленного поведенческого акта. Различие роли центральных и периферических нейронов в обеспечении поведения определяется их принадлежностью к разным системам, составляющим иерархию систем поведенческого акта. Периферические нейроны участвуют в реализации врожденных subsystem, а центральные корковые — преимущественно в реализации базовых систем, формирующихся на раннем этапе индивидуального развития организма для достижения обязательных для его выживания результатов, и дифференцированных систем, формирующихся на более поздних этапах индивидуального развития в процессе дифференциации поведения, выражающейся в увеличении количества способов достижения указанных результатов (см. рис. 46). В этом и состоит различие психофизиологического значения активности центральных и периферических нейронов в поведении.

Анализ активности нейронов в поведенческих актах, направленных на достижение разных результатов, показал, что наборы систем, составляющих иерархию этих актов, различны. Subsystemы, неизменно реализующиеся при стимуляции одной и той же рецептивной поверхности и при осуществлении одной и той же двигательной активности в разных поведенческих актах, «активируются» в этих актах разными наборами базовых и дифференцированных систем (см. рис. 46, I). Таким образом, оказывается, что одна и та же subsystem, реализуясь в поведенческих актах, направленных на достижение разных результатов, вступает в отношения с разными наборами систем. Поэтому периферические нейроны, специфичные по отношению к данной subsystemе, согласуются в этих актах с разными нейронами. Активность периферических нейронов, представляя собой результат взаимодействия между

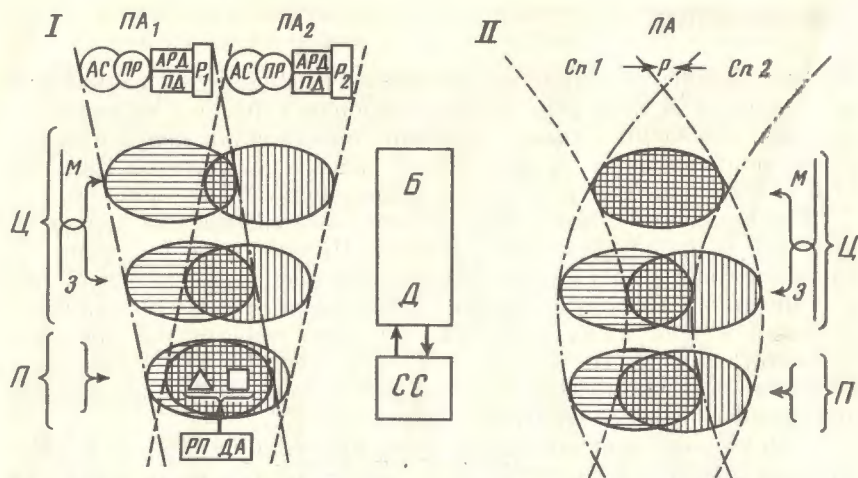


Рис. 46. Системная организация поведенческого акта

Сверху на I — узловые механизмы функциональной системы поведенческого акта по П. К. Анохину: АС — афферентный синтез, ПР — принятие решения, АРД — акцентор результатов действия, ПД — программа действия. Ниже — заштрихованные овалы обозначают наборы систем, составляющих иерархию поведенческих актов 1 и 2 (ПА₁ — (≡), ПА₂ — (|||); (##) — системы, реализующиеся в обоих актах, направленных на достижение разных результатов — 1 и 2 (Р₁, Р₂). Б — базовые системы, Д — дифференцированные системы, СС — врожденные subsystemы. (Порядок, соответствующий последовательности формирования систем — СС, Б, Д, здесь изменен для улучшения наглядности схемы). Стрелка от СС означает активизирующее действие, оказываемое на системы уровня поведенческого акта — Д и Б. Стрелка от Д и Б означает эфферентные влияния, оказываемые на периферические нейроны. Ц — центральные нейроны: моторной (М) и зрительной (З) областей коры. П — периферические нейроны. Стрелки от Ц и П указывают, в реализации какой группы систем участвуют нейроны данной совокупности. РП — рецептивная поверхность, ДА — двигательная активность. Стрелка от РП и ДА указывает на СС, неизменно реализующиеся при контакте объектов с данной РП и при осуществлении данной ДА. II — наборы систем, составляющих иерархию поведенческих актов (ПА) при достижении результата (Р) разными способами (СП1 — вертикальная штриховка, СП2 — горизонтальная штриховка). Остальные обозначения, как на I

эфферентными влияниями и внешними воздействиями, зависит от цели поведения: характеристики этой активности (выраженность, паттерн, латентный период активаций) различаются в разных поведенческих актах даже в тех случаях, когда физические свойства специфических стимулов, воздействующих на рецептивные поля периферических нейронов, остаются постоянными. С позиций развитых в этой работе представлений значение эфферентных влияний не может быть сведено к модуляции ответов периферических сенсорных нейронов на специфическую стимуляцию. Активность эфферентных волокон рассматривается как отражение процесса согласования систем, которым принадлежат периферические и центральные нейроны. В результате этого процесса между системами, составляющими иерархию поведенческого акта, устанавливаются отношения, необходимые для его реализации.

Различия активности нейронов моторной и зрительной областей коры, закономерно выявляющиеся при исследовании раз-

ных форм поведения (простых актов, сложного инструментального поведения), указывают на то, что паттерны специализации клеток отдельных областей коры различаются. Анализ полученных данных с позиций исторического подхода, основывающегося на концепции системогенеза П. К. Анохина, позволил заключить, что нейроны моторной коры кролика участвуют преимущественно в реализации базовых, а нейроны зрительной коры — дифференцированных систем (см. рис. 46). Реализация систем, к которым принадлежат нейроны моторной и зрительной областей коры, не определяется однозначно параметрами «исполнительных механизмов» и внешней среды. Эта неоднозначность, являющаяся общей характеристикой указанных систем, объясняется модифицируемостью моторных и рецептивных полей нейронов. Системная специализация нейрона есть производное взаимодействия филогенетической памяти, определяющей группу систем, по отношению к которым может быть специфичен данный нейрон, и онтогенетической памяти, определяющей, по отношению к какой конкретно системе он будет специфичен.

Системоспецифичность нейронов корковых областей в филогенетическом ряду от кролика до человека изменяется. В первичных областях коры в процессе ее эволюционной дифференциации увеличивается количество subsystemоспецифичных нейронов. Параллельно с этим в эволюции развиваются вторичные и третичные (гостические, специфически человеческие) области коры мозга. Совокупности нейронов этих областей специфичны по отношению к более «молодым», чем нейроны первичных областей коры системам сложного индивидуально формируемого поведения.

В рамках развитых в этой работе представлений, базирующихся на системном понимании функции как достижения результата функциональной системы, сохраняется принцип полиструктурности функции и полифункциональности структуры. Перекрывание наборов систем, к которым принадлежат нейроны сопоставляемых структур, являющееся следствием внутрискруктурной гетерохронии и процессов формирования специализации нейронов у взрослого организма, означает, что нейроны одной и той же структуры участвуют в реализации разных групп систем (subsystem, базовых и дифференцированных систем) и разных систем внутри каждой группы. Вместе с тем реализация одной и той же системы (в том числе и subsystemы) обеспечивается активностью нейронов разных структур: центральных (корковых и глубоких — РФ) и периферических. Указанный принцип сохраняется и в том случае, если в соответствии с установившейся традицией рассматривать поведенческий акт как функциональную систему (см. рис. 46, I). В реализации данного поведенческого акта участвуют и центральные, и периферические структуры, а одна и та же структура участвует в обеспечении разных поведенческих актов²⁴.

²⁴ Поскольку нейрон, оставаясь системоспецифичным, может в одной и той же среде (в частности, при предъявлении одного и того же по физическим свойствам

Предложенная схема, в которой учтено различие вклада каждой из проанализированных структур в динамику системной организации поведения, отражает характер изменения набора реализующихся систем при том или ином изменении поведенческой ситуации. Так, при изменении цели поведения этот набор изменится в большей степени за счет тех систем, по отношению к которым специфичны нейроны моторной коры, т. е. за счет базовых систем (см. рис. 46, I), причем даже в том случае, если достижение разных результатов можно охарактеризовать как одинаковую двигательную активность. Когда же изменение поведенческой ситуации может быть описано как изменение способа осуществления поведения, набор изменится в большей степени за счет тех систем, по отношению к которым специфичны нейроны зрительной коры, т. е. за счет дифференцированных систем (см. рис. 46, II).

Динамический анализ степеней свободы системы показывает, что их количество уменьшается по мере приближения к результату как отдельного поведенческого акта, так и состоящего из серии актов сложного поведения животных и человека. Можно предположить в связи с этим, что состояние субъекта поведения: набор систем, соответствующий тому или иному этапу поведения, а также межсистемные отношения — меняется от реализации к реализации поведения тем меньше, чем ближе к конечному результату находится рассматриваемый этап. У многих клеток, стабильно активизирующихся в актах, ближайших к консуматорному, появляются и значительно менее стабильные, наблюдающиеся не во всех реализациях пищедобывательного поведения, — «предваряющие» активации. Они возникают на более удаленных от консуматорного акта этапах поведения [217]. Данный факт, с очевидностью указывая на большее постоянство набора извлекаемых из памяти систем в актах, ближайших к консуматорному, по сравнению с актами, удаленными от него, подтверждает предположение об увеличении однозначности состояния субъекта поведения по мере приближения к конечному результату поведения.

Показателем, характеризующим набор реализуемых на данном этапе поведения систем, служит количество нейронов, активизирующихся только на этом этапе (см. главу 7). Количество таких нейронов достоверно увеличивается в акте захвата пищи по сравнению с предшествующими актами (захват пластика, нажатие на педаль). Следовательно, состояние субъекта поведения по мере приближения к конечному результату поведения становится не только все более однозначным, но и более специфичным.

вам стимула) вовлекаться в разные поведенческие акты, постольку форма его активности, согласующейся в этих актах с активностью разных совокупностей нейронов, может обнаруживать стойкие модификации состояния нейрона, зависящие от поведенческого контекста. Кроме того, система, которой принадлежит данный нейрон, может быть включена в иерархию вновь сформированного поведения. При этом у нейрона появится активация в той ситуации, в которой она раньше не возникла. Подобные изменения активности обычно рассматриваются как показатель «пластичности», «обучения» нейрона и т. д.

ЛИТЕРАТУРА

1. Абдуллаходжаева М. С. Распределение некоторых белковых веществ в микроструктурах кожно-двигательного анализатора кролика в онтогенезе: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1960.
2. Абрамова Н. Т. К определению понятия «уровень организации» // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 122—123.
3. Адам Д. Восприятие, сознание, память. М.: Мир, 1983.
4. Адрианов О. С. О принципах организации интегративной деятельности мозга. М.: Медицина, 1976.
5. Александров И. О. Психофизиологическое изучение поведения в ситуации обнаружения пороговых сигналов: Автореф. дис. . . . канд. психол. наук. М., 1983.
6. Александров Ю. И. Изменения конфигурации условных реакций нейронов зрительной области коры мозга кролика при изменении параметров подкрепления // ЖВНД. 1975. Т. 25, вып. 4. С. 760—768.
7. Александров Ю. И. Организация нейрональных реакций в соматосенсорной и зрительной областях коры в условном и безусловном оборонительных поведенческих актах: Автореф. дис. . . . канд. мед. наук. М., 1976.
8. Александров Ю. И., Александров И. О. Активность нейронов зрительной и моторной областей коры мозга при осуществлении поведенческого акта с открытыми и закрытыми глазами // ЖВНД. 1980. Т. 31, № 6. С. 1179—1189.
9. Александров Ю. И., Гринченко Ю. В. Методика фотоэлектрической регистрации отдельных составляющих движений нижней челюсти // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. 1977. Т. 63, № 7. С. 1062—1064.
10. Александров Ю. И., Гринченко Ю. В. Иерархическая организация элементарного поведенческого акта // Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: Наука, 1979. С. 170—234.
11. Александров Ю. И., Гринченко Ю. В., Хвастунов Р. М. Иерархическая организация поведения // Успехи физиол. наук. 1980. Т. 11, № 4. С. 115—144.
12. Александров Ю. И., Швырков В. Б. Латентные периоды и синхронность разрядов нейронов зрительной и соматосенсорной коры в ответ на условную вспышку света // Нейрофизиология. 1974. Т. 6, № 5. С. 551—554.
13. Алексеев В. А. Взаимосвязь исторического и системно-структурного подходов к исследованию сущности и уровней биологической организации // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 183—193.
14. Алиев Д. М. Влияние удаления ассоциативных и слуховых областей на проявление ранее выработанных условных рефлексов на сложные раздражители // ЖВНД. 1970. Т. 20, № 2. С. 194—196.
15. Анохин П. К. Проблема локализации с точки зрения системных представлений о нервных функциях // Невропатология и психиатрия. 1940. Т. 9, № 6. С. 31—44.
16. Анохин П. К. От Декарта до Павлова. М.: Медгиз, 1945.
17. Анохин П. К. Системогенез как общая закономерность эволюционного процесса // Бюл. эксперим. биологии и медицины. 1948. Т. 26, вып. 2, № 8. С. 81—99.
18. Анохин П. К. О решающей роли внешних факторов в историческом развитии нервной деятельности // Успехи соврем. биологии. 1949. Т. 28, вып. 1 (4). С. 11—46.
19. Анохин П. К. Внутреннее торможение как проблема физиологии. М.: Медгиз, 1958.
20. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина, 1968.
21. Анохин П. К. Функциональная система как универсальный принцип изучения уровней биологической организации // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 100—111.
22. Анохин П. К. Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем // Принципы системной организации функций. М.: Наука, 1973. С. 5—61.

23. Анохин П. К. Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Медицина, 1975.
24. Анохин П. К. Избранные труды: Философские аспекты теории функциональной системы. М.: Наука, 1978.
25. Анохин П. К. Из тетрадей П. К. Анохина // Психол. журн. 1980. Т. 1, № 4. С. 185—188.
26. Анохин П. К. Идеи и факты в разработке теории функциональных систем // Там же. 1984. Т. 5, № 2. С. 107—118.
27. Антонова И. Г. О реакции полимоторов на раздражение нервов и коры головного мозга // Физиол. журн. СССР им. И. М. Сеченова. 1967. Т. 53, № 10. С. 1218—1225.
28. Ата-Мурадова Ф. А. Принципы онтогенетического развития восходящих систем коры мозга: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1968.
29. Ата-Мурадова Ф. А. Развивающийся мозг: системный анализ. М.: Медицина, 1980.
30. Айрапетянц Э. Ш., Согниченко Т. С. Лимбика. Л.: Наука, 1967.
31. Батуев А. С. Функции двигательного анализатора. Л.: Изд-во ЛГУ, 1970.
32. Батуев А. С. О закономерностях эволюции ассоциативных систем мозга млекопитающих // Успехи физиол. наук. 1973. Т. 4, № 1. С. 103—134.
33. Батуев А. С. Образ тела и образ пространства // Вестн. ЛГУ. 1977. № 21. С. 78—87.
34. Батуев А. С. Закономерности эволюции интегративной деятельности мозга млекопитающих // Эволюционная физиология. Л.: Наука, 1979. Ч. 1. С. 146—196.
35. Батуев А. С. Функциональная структура поведенческого акта // Методологические аспекты науки о мозге. М.: Медицина, 1983. С. 116—123.
36. Батуев А. С., Куликов Г. А., Васильева Л. А., Соколова Н. Н. «Ключевые» сигналы, гетеросенсорное взаимодействие и поведение // Сенсорные системы. Сенсорное взаимодействие. Л.: Наука, 1983. С. 69—83.
37. Батуев А. С., Орлов А. А., Пирогов А. А., Шефер В. И. Реакции нейронов моторной и лобной областей мозга обезьян при выполнении целенаправленного движения // ЖВНД. 1981. Т. 31, № 1. С. 40—47.
38. Безденежных В. Н. Микронеофоретическое изучение механизмов формирования реакций коркового нейрона в условном и безусловном оборонительных поведенческих актах: Автореф. дис. ... канд. мед. наук. М., 1976.
39. Беленков Н. Ю. Принцип целостности в деятельности мозга. М.: Медицина, 1980.
40. Белова Т. И. Системное созревание структур мозга на ранних стадиях эмбрионального развития млекопитающих // Системогенез. М.: Медицина, 1980. С. 60—122.
41. Беритов И. С. Об основных формах нервной и психонервной деятельности. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1947.
42. Беритов И. С. Структурные и функциональные основы психической деятельности. М.: Изд-во АН СССР, 1963.
43. Беритов И. С. Структура и функции коры большого мозга. М.: Наука, 1969.
44. Бернс В. Неопределенность в нервной системе. М.: Мир, 1969.
45. Бернс В., Узбб Э. К. Модные концепции и функция корковых нейронов // Функциональное значение электрических процессов головного мозга. М.: Наука, 1977. С. 120—129.
46. Бернштейн Н. А. Проблема взаимоотношений координации и локализации // Арх. биол. наук. 1935. Т. 38, вып. 1. С. 1—34.
47. Бернштейн Н. А. О построении движений. М.: Медгиз, 1947.
48. Ветелева Т. Г., Дубровинская Н. В., Фарбер Д. А. Сенсорные механизмы развивающегося мозга. М.: Наука, 1977.
49. Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л.: Медицина, 1971.
50. Бехтерева Н. П. Нейрофизиологическое изучение психической деятельности человека // Клиническая нейрофизиология. Л.: Наука, 1972. С. 191—223.
51. Бехтерева Н. П. Психофизиология сегодня и завтра // Вестн. АН СССР. 1981. № 11. С. 69—77.
52. Бласс Э. Онтогенез сосания — целенаправленного поведения // Нейрофизиологические механизмы поведения. М.: Наука, 1982. С. 229—237.
53. Блауберг И. В., Садовский В. М., Юдин Б. Г. Философский принцип системности и системный подход // Вопр. философии. 1978. № 8. С. 39—52.
54. Блинков С. М., Бразовская Ф. А., Пуцилло М. В. Атлас мозга кролика. М.: Медицина, 1973.
55. Блинков С. М., Глезер И. И. Мозг человека в цифрах и таблицах. Л.: Медицина, 1964.
56. Бобровников Л. В. Электрофизиологический анализ активности сенсомоторных нейронов в условиях смены пищедобывательного инструментального поведения на оборонительное: Автореф. дис. ... канд. психол. наук. М., 1984.
57. Богданов А. А. Всеобщая организационная наука: (Тектология). М.: Книгоиздательство писателей в Москве, 1917. Т. 2: Механизм расхождения и дезорганизации.
58. Богданов О. В., Геворкян Э. Г. Нейронная организация развивающегося мозга. Л.: Наука, 1984.
59. Боровский В. М. Психология с точки зрения материалиста. М.; Л.: Госиздат РСФСР, 1931.
60. Василевский Н. Н. Нейрональные механизмы коры больших полушарий. Л.: Медицина, 1968.
61. Веденов М. Ф., Кремлянский В. И., Шаталов А. Т. Концепция структурных уровней в биологии // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 7—70.
62. Величковский Б. М. Современная когнитивная психология. М.: Изд-во МГУ, 1982.
63. Виноградова О. С. Гиппокамп и память. М.: Наука, 1975.
64. Волозов А. А. Очерки по физиологии нервной системы. Л.: Медицина, 1968.
65. Волозов А. А., Шимко И. А. Влияние ранней двигательной тренировки на вызванные потенциалы зрительной и сенсомоторной коры крыс // ЖВНД. 1978. Т. 28, № 6. С. 1288—1294.
66. Воронин Л. Г. Филогенетическая эволюция условнорефлекторной деятельности // Физиология высшей нервной деятельности. М.: Наука, 1970. Ч. 1. С. 473—506.
67. Воронин Л. Г. Физиология высшей нервной деятельности. М.: Высш. шк., 1979.
68. Воронин Л. Л. Конвергенция синаптических входов на корковых нейронах и ее функциональные перестройки // Механизмы объединения нейронов в нервном центре. Л.: Наука, 1974. С. 172—178.
69. Выготский Л. С. Развитие высших психических функций. М.: Изд-во АПН СССР, 1960.
70. Выготский Л. С., Лурия А. Р. Этюды по истории поведения. М.; Л.: Госиздат РСФСР, 1930.
71. Вяткин Ю. С., Мамзин А. С. Соотношение структурно-функционального и исторического подходов в изучении живых систем // Вопр. философии. 1969. № 11. С. 46—56.
72. Говардовский В. И. Собственный шум, пороговая чувствительность и адаптация сетчатки // Сенсорные системы. Л.: Наука, 1978. С. 61—81.
73. Голубева Е. Л. Центральные механизмы функциональной системы рождения // Системная организация физиологических функций. М.: Медицина, 1969. С. 133—142.
74. Гордеева Н. Д., Зинченко В. П. Функциональная структура действия. М.: Изд-во МГУ, 1982.
75. Гранит Р. Электрофизиологическое исследование рецепции. М.: Изд-во иностр. лит., 1957.
76. Григорян Г. Е. Структурные основы системной организации поведения. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1983.
77. Гринченко Ю. В. Нейрофизиологические механизмы смены отдельных актов в сложном поведении // Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: Наука, 1979. С. 19—71.
78. Гринченко Ю. В. Активность корковых нейронов кролика в пищедобывательном акте при изменении вида пищи // ЖВНД. 1982. Т. 32, № 6. С. 1167—1169.

79. Гринченко Ю. В., Швырков В. Б. Простой микроманипулятор для исследования нейронной активности у кроликов в свободном поведении // Там же. 1974. Т. 24, № 4. С. 870—873.
80. Гринченко Ю. В., Швырков В. Б., Рейман К. Организация активности нейронов гиппокампа в пищедобывательном поведении // Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: Наука, 1979. С. 84—91.
81. Гура Е. В., Визрева Л. А. Нейронная организация жевательных рефлексов // Успехи физиол. наук. 1975. Т. 6, № 1. С. 100—118.
82. Гуревич М. О., Бызовская Г. Х., Урановский Я. А. Сравнительная цитоархитектоника коры большого мозга грызунов // Высшая нервная деятельность. М.: Изд-во Ком. акад., 1929. С. 3—38.
83. Дашиани М. Г., Мачавариани Г. И., Нанейшвили Т. Л. О пластических свойствах нейронов дорсолатеральной префронтальной коры бодрствующих обезьян // Материалы Респ. конф. по вопр. высш. нерв. деятельности. Тбилиси, 1980. С. 27—28.
84. Дерягина М. А. Особенности манипуляционной активности грызунов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1980. Т. 85, вып. 4. С. 11—20.
85. Дзугаева С. Б. Сравнительная характеристика пирамидного пути у животных и человека // Проблемы динамической локализации функций мозга. М.: Медицина, 1968. С. 42—47.
86. Дзугаева С. Б., Бирючков Ю. В., Львович А. И. Проводящие пути зрительного анализатора и их связи с другими анализаторами в сравнительно-анатомическом плане // Зрительный и слуховой анализаторы. М.: АМН СССР, 1967. С. 26—27.
87. Добролюбов В. Ю. Функциональная организация нейронов зрительной коры у кошек в онтогенезе // ЖВНД. 1974. Т. 24, № 2. С. 392—399.
88. Добролюбов В. Ю., Суворова Н. Н. Ранний постнатальный онтогенез неокортикальных полей у кошек // Нейронные механизмы развивающегося мозга. М.: Наука, 1979. С. 144—159.
89. Доти Р. В. О «бабочках» в головном мозге // Современные проблемы электрофизиологии центральной нервной системы. М.: Наука, 1967. С. 96—103.
90. Дубинин Н. П., Ата-Мурадова Ф. А., Витвицкий В. Н., Витвицкая Л. В. Гены и мозг человека // ДАН СССР. 1984. Т. 274, № 2. С. 427—431.
91. Дьюсбери Д. Поведение животных: Сравнительные аспекты. М.: Мир, 1981.
92. Дюссер де Барены Д. Г. «Кортикализация» функций и функциональная локализация в коре мозга // Функциональная локализация в коре мозга. М.; Л.: Биомедгиз, 1937. С. 9—41.
93. Егоров Ю. Л., Хасанов М. Х. Система, структура, функция // Филос. науки. 1978. № 5. С. 38—47.
94. Есаков А. И. Концепция функциональной мобильности и проблема регуляции сенсорного восприятия // Вестн. АМН СССР. 1983. № 1. С. 19—30.
95. Есаков А. И., Дмитриева Т. М. Нейрофизиологические основы тактильного восприятия. М.: Медицина, 1971.
96. Завадский К. М., Жердев Р. В. Проблема специализации в эволюционной теории // Философские проблемы эволюционной теории. М.: Наука, 1971. Ч. 1. С. 55—68.
97. Запорожец А. В., Зинченко В. П. Восприятие, движение, действие // Познавательные процессы: ощущения, восприятие. М.: Педагогика, 1982. С. 50—80.
98. Зоренко Т. А. Сравнительный анализ постнатального развития серых полостей в группе *microtus Arvalis* // Экологические и поведенческие исследования позвоночных животных в Прибалтике. Рига: Латв. ун-т, 1981. С. 25—39.
99. Иваницкий А. М. Соотношение между развитием функции и структуры коры головного мозга в онтогенезе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1955.
100. Ильин В. Н. Влияние стимуляции преоптической области гипоталамуса на активность отдельных волокон оптического тракта у кроликов // Нейрофизиология. 1978. Т. 10, № 5. С. 494—503.
101. Ильинский О. Б. Общая физиология рецепторов // Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1972. Ч. 2. С. 5—28.
102. Иоффе М. Е. Кортико-спинальные механизмы инструментальных двигательных реакций. М.: Наука, 1975.
103. Каганова З. В. Концепция уровней и эволюционные теории // Философские проблемы эволюционной теории. М.: Наука, 1971. Ч. 1. С. 135—141.
104. Камшилов М. М. Эволюция организованности // Философские проблемы эволюционной теории. М.: Наука, 1971. Ч. 1. С. 30—42.
105. Камшилов М. М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1979.
106. Карамян А. И. Функциональная эволюция мозга позвоночных. Л.: Наука, 1970.
107. Карпов А. П. Системная организация активности нейронов обонятельной луковицы // Мозг и психическая деятельность. М.: Наука, 1984. С. 185—193.
108. Кедров Б. М. Структурные уровни материальных систем и пути их познания: (Опыт моделирования познавательного процесса) // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 71—95.
109. Кесарев В. С. Пространственная организация мозга человека в аспекте соотношений биологического и социального // Методологические аспекты науки о мозге. М.: Медицина, 1983. С. 53—65.
110. Когхилл Д. Э. Анатомия и проблема поведения. М.; Л.: Биомедгиз, 1934.
111. Кононова Е. П. Лобная область // Цитоархитектоника коры большого мозга человека. М.: Медгиз, 1949. С. 309—343.
112. Конозов В. В. Действие генов в онтогенезе позвоночных // Успехи соврем. биологии. 1971. Т. 71, вып. 1. С. 107—122.
113. Кордюм В. А. Эволюция и биосфера. Киев: Наук. думка, 1982.
114. Костюк П. Г. Основные нервные процессы как фундамент эволюции нервной деятельности // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1979. Т. 15, № 3. С. 222—226.
115. Кремянский В. И. Структурные уровни живой материи. М.: Наука, 1969.
116. Кругликов Р. И. О некоторых особенностях функций высших отделов ЦНС в онтогенезе у кроликов, подвергнутых облучению в период антенатального развития // XIX Совец. по пробл. высш. нерв. деятельности. Л.: Изд-во АН СССР, 1960. Ч. 2. С. 181—182.
117. Круть И. В. Введение в общую теорию Земли. М.: Мысль, 1978.
118. Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1977.
119. Крушинский Л. В., Семиохина А. Ф. Морфофизиологические основы элементарной рассудочной деятельности животных // Методологические аспекты науки о мозге. М.: Медицина, 1983. С. 91—102.
120. Крымов А. А. Развитие психической деятельности млекопитающих в игровом периоде онтогенеза: Автореф. дис. ... канд. психол. наук. М., 1983.
121. Кукуев Л. А. Концепция уровней нервной системы // Журн. невропатологии и психиатрии им. С. С. Корсакова. 1977. Т. 77, № 7. С. 961—966.
122. Куликов Г. А., Клименко В. Ю. Реакции нейронов сенсорной коры мозга кошки на видоспецифические вокализации // ДАН СССР. 1982. Т. 264, № 3. С. 740—744.
123. Лакомкин А. И., Мецержаков Г. И., Мягков И. Ф., Таркова К. Р. Экспериментальные данные о динамической организации центров поведенческих реакций // Учение о локализации и организации церебральных функций на современном этапе. М.: АМН СССР, 1978. С. 93—95.
124. Лакомкин А. И., Мягков И. Ф. Голод и жажда. М.: Медицина, 1975.
125. Ленков Д. Н., Моченков Б. П. Моторное представительство лицевой мускулатуры в неокортексе кролика // ЖВНД. 1984. Т. 34, № 1. С. 81—88.
126. Ленков Д. Н., Моченков Б. П., Павловская Г. Г. Двигательные ответы вибрисс на внутрикорковую стимуляцию у бодрствующих кроликов // ДАН СССР. 1982. Т. 267, № 4. С. 996—999.
127. Леонтьев А. Н. Деятельность. Сознание. Личность. М.: Политиздат, 1975.
128. Лешли К. С. Мозг и интеллект. М.; Л.: Соцэкгиз, 1933.
129. Лиманский Ю. П. Структура и функции системы тройничного нерва. Киев: Наук. думка, 1976.
130. Лиманский Ю. П. Интегративные механизмы ствола головного мозга // Частная физиология нервной системы. Л.: Наука, 1983. С. 61—111.
131. Логвиненко А. Д. Зрительное восприятие пространства. М.: Изд-во МГУ, 1981.

132. *Домов Б. Ф.* Методологические и теоретические проблемы психологии. М.: Наука, 1984.
133. *Лурия А. Р.* Восстановление функции мозга после военной травмы. М.: АМН СССР, 1948.
134. *Лурия А. Р.* Основы нейропсихологии. М.: Изд-во МГУ, 1973.
135. *Максимова Е. В.* Функциональное созревание неокортекса в пренатальном онтогенезе. М.: Наука, 1979.
136. *Максимова Н. Е., Александров И. О., Александров Ю. И., Гринченко Ю. В.* Поведенческие акты у животных и человека: вариативность времени системных процессов // Психол. журн. 1983. Т. 4, № 6. С. 73—75.
137. *Малоюкова И. В.* Основы структурно-функциональной организации сложных форм поведения в ряду позвоночных // Журн. эволюц. биохимии и физиологии. 1983. Т. 19, № 5. С. 461—467.
138. *Матвеев Б. С.* О преобразовании функции в индивидуальном развитии животных // Зоол. журн. 1957. Т. 36, № 1. С. 4—25.
139. *Месарович М., Мако Д., Такагара И.* Теория иерархических многоуровневых систем. М.: Мир, 1973.
140. *Митькин А. А.* Об уровнях управления движениями глаз // Системный подход к психофизиологической проблеме. М.: Наука, 1982. С. 57—64.
141. *Митькин А. А.* Системная организация процессов зрения: Автореф. дис. ... д-ра психол. наук. М., 1984.
142. *Найссер У.* Зрительные процессы // Восприятие: Механизмы и модели. М.: Мир, 1974. С. 250—261.
143. *Найссер У.* Познание и реальность. М.: Прогресс, 1981.
144. *Науга У., Фейртаг М.* Организация мозга // Мозг. М.: Мир, 1982. С. 83—111.
145. *Никитина Г. М.* Формирование целостной деятельности организма в онтогенезе. М.: Медицина, 1971.
146. *Орбели Л. А.* Новые данные в учении об автономной нервной системе // Успехи эксперим. биологии. Сер. Б. 1926. Т. 5, № 3/4. С. 169—185.
147. *Орбели Л. А.* Вопросы высшей нервной деятельности. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949.
148. *Павлов И. П.* Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. М.: Наука, 1973.
149. *Панов Е. Н.* Эмпирический факт и его трактовка в этологии // Теоретические проблемы современной биологии. Пушкино: Науч. центр биол. исслед. АН СССР, 1983. С. 104—118.
150. *Пашина А. Х.* Нейрофизиологическое изучение исполнительных механизмов поведения // Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: Наука, 1979. С. 146—169.
151. *Платонов К. К.* Принцип иерархии в психологии // Проблемы психологического воздействия. Иваново: Иванов. ун-т, 1978. С. 30—49.
152. *Плотинский Н. А.* Биометрия. М.: Изд-во МГУ, 1970.
153. *Поляков Г. И.* Структурная организация коры большого мозга человека по данным ее развития в онтогенезе // Цитоархитектоника коры большого мозга человека. М.: Медгиз, 1949. С. 33—91.
154. *Полянцев В. А.* Актуальные методологические проблемы моделирования деятельности мозга // Методологические аспекты науки о мозге. М.: Медицина, 1983. С. 155—162.
155. *Полянцев В. А., Агаян Г. Ц.* Движение как объект системного исследования // Системная организация движений спортсмена. Волгоград: Волгогр. ин-т физкультуры, 1978. С. 4—27.
156. *Пономарев Я. А.* Методологическое введение в психологию. М.: Наука, 1983.
157. *Попова В. И., Павлова О. Г.* Эффект прямой стимуляции латерального гипоталамуса у собак при преобразовании пассивно-оборонительного ситуационного рефлекса в пищевой // ЖВНД. 1975. Т. 25, № 3. С. 477—485.
158. *Поппер К.* Логика и рост научного знания. М.: Прогресс, 1983.
159. *Проссер Л.* Центральная нервная система // Сравнительная физиология животных. М.: Мир, 1978. Т. 3. С. 5—163.
160. *Раева С. Н.* Микроэлектродные исследования нейронов головного мозга человека. М.: Наука, 1977.
161. *Ревина С. К., Шуранова Ж. П.* Исследование двигательных ответов на локальное электрическое раздражение мозговой коры у кролика // XXIV Всесоюз. совещ. по пробл. выпш. нерв. деятельности, посвящ. 125-летию со дня рождения И. П. Павлова. М.: Изд-во АН СССР, 1974. С. 194—195.
162. *Рубинштейн С. Л.* Основы общей психологии. М.; Л.: Учпедгиз, 1946.
163. *Русалов В. М.* Биологические основы индивидуально-психологических различий. М.: Наука, 1979.
164. *Сагаатовский В. Н.* О категориальной структуре системного подхода // Методологические проблемы теории организации. Л.: Наука, 1976. С. 32—41.
165. *Самко Ю. Н.* Боль как фактор, формирующий функциональную полисенсорность нейронов сенсорной зоны коры мозга кролика // ЖВНД. 1978. Т. 28, № 4. С. 849—850.
166. *Сатинофф Э.* Независимость поведенческих и вегетативных терморегуляторных реакций // Нейрофизиологические механизмы поведения. М.: Наука, 1982. С. 140—147.
167. *Саркисов С. А.* Проблема локализации в свете современных данных архитектоники и биоэлектрических явлений коры больших полушарий мозга // Невропатология и психиатрия. 1940. Т. 9, вып. 6. С. 5—28.
168. *Свидерский В. И., Зобов Р. А.* Уровни организации в свете представлений об элементах и структуре // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 157—170.
169. *Северцов А. Н.* Собрание сочинений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1945. Т. 3: Общие вопросы эволюции.
170. *Северцов А. С.* Функциональная дифференциация организма в ходе филогенеза // Уровни организации биологических систем. М.: Наука, 1980. С. 41—48.
171. *Седов Е. А.* Эволюция и информация. М.: Наука, 1976.
172. *Сентаготтаи Я., Арбиб М.* Концептуальные модели нервной системы. М.: Мир, 1976.
173. *Сержантов В. Ф.* Принцип структурности и его значение в физиологии // Вопросы диалектического материализма в теоретической медицине. Л.: ИЭМ АМН СССР, 1962. С. 91—136.
174. *Сержантов В. Ф.* Философские проблемы биологии человека. Л.: Наука, 1974.
175. *Сетров М. И.* Организация биосистем. Л.: Наука, 1971.
176. *Сетров М. И.* Взаимосвязь основных иерархических рядов организации живого // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М.: Наука, 1972. С. 311—321.
177. *Сеченов И. М.* Избранные философские и психологические произведения. М.: ОГИЗ, 1947.
178. *Симонов П. В.* Рефлекторная теория поведения. Девятое Сеченовское чтения. М.: М-во здравоохранения СССР, 1984.
179. *Снякин П. Г.* Функциональная мобильность рецепторов // Успехи физиол. наук. 1971. Т. 2, № 3. С. 31—56.
180. *Соколов Е. Н.* Восприятие и условный рефлекс. М.: Изд-во МГУ, 1958.
181. *Соколов Е. Н.* Нейронные механизмы памяти и обучения. М.: Наука, 1981.
182. *Соколова А. А., Липецкая Т. Д.* Микроэлектродное исследование моторной области коры большого мозга ненаркотизированного кролика // ЖВНД. 1966. Т. 16, № 6. С. 1055—1063.
183. *Сомьен Д.* Кодирование сенсорной информации в нервной системе млекопитающих. М.: Мир, 1975.
184. *Спенсер Г.* Основания психологии. СПб., 1897. 4. 1—2.
185. *Судаков К. В.* Системный анализ механизмов целенаправленного поведения // Успехи физиол. наук. 1976. Т. 7, № 4. С. 29—60.
186. *Судаков К. В.* Значение мотивационных возбуждений в интегративной деятельности отдельных нейронов головного мозга // ЖВНД. 1978. Т. 28, № 1. С. 8—15.
187. *Судаков К. В.* Системогенез поведенческого акта // Механизмы деятельности мозга. М.: Госнаучтехиздат, 1979. С. 88—89.
188. *Судаков К. В.* Цель поведения как объект системного анализа // Психол. журн. 1980. Т. 1, № 2. С. 77—98.
189. *Судаков К. В.* Системные механизмы деятельности мозга // Методологические аспекты науки о мозге. М.: Медицина, 1983. С. 102—116.

190. *Супин А. Я.* Нейронные механизмы зрительного анализа. М.: Наука, 1974.
191. *Тотибадзе Н. К., Пирузамашвили М. Ш.* Некоторые новые данные о прямых корковых связях наружного колеччатого тела кожи // Современные проблемы деятельности и строения центральной нервной системы. Тбилиси: Мецниереба, 1972. № 3. С. 223—229.
192. *Узнадзе Д. Н.* Психологические исследования. М.: Наука, 1966.
193. *Ухтомский А. А.* Собрание сочинений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1950. Т. 1.
194. *Фабри К. Э.* Основы зоопсихологии. М.: Изд-во МГУ, 1976.
195. *Фадеев Ю. А.* Импульсная активность корковых нейронов при формировании и осуществлении целенаправленного поведения // Успехи физиол. наук. 1980. Т. 11. № 3. С. 12—46.
196. *Фадеев Ю. А., Андрианов В. В.* Обратная афферентация как фактор, определяющий смену степеней свободы реагирования коркового нейрона // ДАН СССР. 1974. Т. 217, № 4. С. 981—984.
197. *Фарбер Д. А.* Онтогенез мозговых структур (по данным электрофизиологических исследований) // Естественнонаучные основы психологии. М.: Педагогика, 1978. С. 254—277.
198. *Фарбер Д. А., Волкова Е. О.* Полисенсорные свойства нейронов сенсомоторной коры большого мозга кроликов в раннем онтогенезе // ЖВНД. 1970. Т. 20, № 4. С. 628—636.
199. *Филлимонов И. Н.* Сравнительная анатомия архитектурных формаций коры большого мозга // Цитоархитектоника коры большого мозга человека. М.: Медгиз, 1949. С. 92—101.
200. *Филлимонов И. Н.* Значение архитектоники коры больших полушарий в невропатологии // Там же. С. 187—202.
201. *Филлимонов И. Н.* Сравнительная анатомия коры большого мозга млекопитающих. М.: АМН СССР, 1949.
202. *Хайнд Р.* Поведение животных. М.: Мир, 1975.
203. *Хананашвили М. М.* Механизмы нормальной и патологической условно-рефлекторной деятельности. Л.: Медицина, 1972.
204. *Хаятин С. Н.* Значение сигнальных факторов в формировании пищевого поведения птенцов мухоловки-пеструшки // Бюл. эксперим. биологии и медицины. 1963. № 10. С. 14—17.
205. *Хаятин С. Н.* Взаимодействие мотивационного и сенсорного возбуждений на одиночных нейронах зрительной коры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1971.
206. *Хаятин С. Н.* Некоторые проблемы онтогенеза поведения // Теоретические проблемы современной биологии. Пущино: Центр биол. исслед. АН СССР, 1983. С. 58—78.
207. *Хаятин С. Н., Дмитриева Л. П.* Внутрисенсорная и межсенсорная гетерохрония как фактор системогенеза // Системогенез. М.: Медицина, 1980. С. 229—264.
208. *Хаятин С. Н., Дмитриева Л. П.* Сенсорные факторы организации поведения птиц в онтогенезе // Сенсорные системы. Сенсорное взаимодействие. Протезирование. Л.: Наука, 1983. С. 69—83.
209. *Хомская Е. Д.* О принципах локализации высших психических функций человека // Учение о локализации и организации церебральных функций на современном этапе. М.: Профиздат, 1978. С. 175—176.
210. *Хьюбел Д.* Мозг // Мозг. М.: Мир, 1982. С. 9—29.
211. *Чуприкова Н. И.* Возможный механизм перехода от чувственного познания к отвлеченному мышлению // Вопр. психологии. 1978. № 6. С. 52—65.
212. *Шадриков В. Д.* Психологический анализ деятельности. Ярославль: Яросл. ун-т, 1979.
213. *Швырков В. Б.* Нейрональные механизмы узнавания как компонент функциональной системы поведенческого акта // Принципы системной организации функций. М.: Наука, 1973. С. 156—168.
214. *Швырков В. Б.* Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М.: Наука, 1978.
215. *Швырков В. Б.* Системная организация нейрофизиологических процессов в элементарном поведенческом акте: Дис. ... д-ра мед. наук. М., 1978.
216. *Швырков В. Б.* Нейрональные механизмы обучения как формирование функциональной системы поведенческого акта // Механизмы системной деятельности мозга. Горький: Горьк. мед. ин-т, 1978. С. 147—149.
217. *Швырков В. Б.* Цель как системообразующий фактор в поведении и обучении // Нейрофизиологические механизмы поведения. М.: Наука, 1982. С. 164—185.
218. *Швырков В. Б.* Системная детерминация активности нейронов в поведении // Успехи физиол. наук. 1983. Т. 14, № 1. С. 45—66.
219. *Швырков В. Б.* Методологическое значение теории функциональной системы // Диалектика в науке о природе. М.: Наука, 1983. С. 355—360.
220. *Швырков В. Б.* Нейрофизиологические изучения структуры психики // Мозг и психическая деятельность. М.: Наука, 1983. С. 4—23.
221. *Швырков В. Б.* Психофизиологическое изучение структуры субъективного отражения // Психол. журн. 1985. Т. 6, № 3. С. 22—37.
222. *Швырков В. Б., Александров Ю. И.* Обработка информации, поведенческий акт и корковые нейроны // ДАН СССР. 1973. Т. 212, № 4. С. 1021—1024.
223. *Швыркова Н. А.* Активность нейронов стриарной коры в поведении при изменении зрительного фона // ЖВНД. 1980. Т. 30, № 3. С. 534—540.
224. *Швыркова Н. А.* Активность нейронов зрительной области коры при изменении пространственной организации среды // Мозг и психическая деятельность. М.: Наука, 1984. С. 175—184.
225. *Швыркова Н. А., Швырков В. Б.* Активность нейронов зрительной коры при пищевом или оборонительном поведении // Нейрофизиология. 1975. Т. 7, № 1. С. 100—101.
226. *Шевелев И. А.* Временное и силовое преобразование сигнала в зрительной системе // Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1974. Ч. 1: Физиология зрения. С. 180—198.
227. *Шевелев И. А.* Динамика зрительного сенсорного сигнала. М.: Наука, 1971.
228. *Шевелев И. А., Вердеревская Н. Н., Марченко В. Г.* Полная перестройка детекторных свойств нейронов зрительной коры кошки в зависимости от условий адаптации // ДАН СССР. 1974. Т. 217, № 2. С. 493—496.
229. *Шевченко Д. Г.* «Нейроны места» в гипоталамусе и лимбической коре кроликов // ЖВНД. 1984. Т. 34, № 6. С. 1170—1173.
230. *Шевченко Д. Г., Александров Ю. И.* Сопоставление интеграций условного и безусловного поведенческих актов по показателям реакций нейронов коры и ретикулярной формации // Теория функциональных систем в физиологии и психологии. М.: Наука, 1978. С. 251—263.
231. *Шевченко Ю. Г.* Развитие коры мозга человека в свете онтофилогенетических соотношений. М.: Медицина, 1972.
- ✓ 232. *Шишкин М. А.* Индивидуальное развитие и естественный отбор // Онтогенез. 1983. Т. 15, № 2. С. 115—136.
233. *Школьник-Яррос Е. Г.* Нейроны и межнейронные связи: Зрительный анализатор. Л.: Медицина, 1965.
234. *Школьник-Яррос Е. Г.* Морфология зрительной системы // Физиология сенсорных систем. Л.: Наука, 1971. Ч. 1: Физиология зрения. С. 14—33.
235. *Шмальгаузен И. И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982.
236. *Шрейдер Ю. А.* Многоуровневость и системность реальности, изучаемой наукой // Системность и эволюция. М.: Наука, 1984. С. 69—82.
237. *Шулейкина К. В.* Системная организация пищевого поведения. М.: Наука, 1971.
238. *Шулейкина К. В.* Врожденное и приобретенное в поведении развивающегося организма // Соотношение биологического и социального в человеке. М., 1975. С. 335—347.
239. *Шулейкина К. В.* Целенаправленное поведение в онтогенезе // Нейрофизиологические механизмы поведения. М.: Наука, 1982. С. 75—87.
240. *Шульгина Г. И.* Реакции нейронов коры головного мозга на ранней стадии выработки оборонительного условного рефлекса на свет // ЖВНД. 1969. Т. 19, № 5. С. 778—787.

241. Шульгина Г. И. Вызванные потенциалы и импульсация нейронов коры в момент реализации условного рефлекса // Там же. 1976. Т. 26, № 6. С. 1153—1164.
242. Эвартс Э. В. Мозговые механизмы движения // Вестн. ЛГУ. Серия Биология. 1974. № 21. С. 88—97.
243. Эвартс Э. В. Механизмы головного мозга, управляющие движением // Мозг. М.: Мир, 1982. С. 199—218.
244. Экклс Д. Физиология синапсов. М.: Мир, 1966.
245. Юнг Р. Интеграция в нейронах зрительной коры и ее значение для зрительной информации // Теория связи в сенсорных системах. М.: Мир, 1964. С. 375—415.
246. Abrahams V. C. The physiology of neck muscles: their role in head movement and maintenance of posture // Canad. J. Physiol. and Pharmacol. 1977. Vol. 55. P. 332—338.
247. Adkins K. J., Morse R. N., Towe A. L. Control of somatosensory input by cerebral cortex // Science. 1966. Vol. 153, N 3739. P. 1020—1022.
248. Alexandrov Ju. I., Alexandrov I. O. Specificity of visual and motor cortex neurons activity in behaviour // Acta neurobiol. exp. 1982. Vol. 42, N 6. P. 457—468.
249. Amassian V. E., Ross R., Donat J. Development of contact placing and thalamocortical organization in kittens // Fed. Proc. 1971. Vol. 30. P. 434.
250. Amerigo J. A., Buno W., Garcia-Austt E. Hippocampal unit activity related to voluntary movements in monkeys // Exp. Brain Res. 1975. Vol. 23, suppl. P. 8.
251. Anderson M. E. The basal ganglia and movement // Handbook of behavioral neurology. N. Y.; L.: Plenum press, 1981. Vol. 5: Motor coordination. P. 367—399.
252. Anokhin P. K. Significance of ontogenetic method in study and explanation of organism's integrative functions // Developmental neurobiology. Springfield: Thomas, 1970. P. ix-x.
253. Aou S., Oomura Y., Nishino H. et al. Role of regulator substances on the monkey lateral hypothalamic neuron activity during feeding behavior // Neurosci. Lett. 1983. Suppl. N 13. P. 19.
254. Aou S., Oomura Y., Nishino H. et al. Functional heterogeneity of single neuronal activity in the monkey dorsolateral prefrontal cortex // Brain Res. 1983. Vol. 260, N 1. P. 121—124.
255. Appenteng K., O'Donovan M. J., Somjen G. et al. The projection of yaw elevator muscle spindle afferents to fifth nerve motoneurons in the cat // J. Physiol. (Gr. Brit.). 1978. Vol. 279, N 3. P. 409—423.
256. Archer S. M., Dubin M. W., Stark L. A. Abnormal development of kitten retinogeniculate connectivity in the absence of action potentials // Science. 1982. Vol. 217, N 4561. P. 743—745.
257. Ardan G. M., Kemp F. H., Ride W. D. L. A radiographic analysis of mastication and swallowing in the domestic rabbit: *Oryctolagus cuniculus* (L.) // Proc. Zool. Soc. London. 1958.
258. Armstrong D. M., Drew T. Locomotor-related neuronal discharges in cat motor cortex compared with peripheral receptive fields and evoked movements // J. Physiol. (Gr. Brit.). 1984. Vol. 346, N 1. P. 497—517.
259. Baker F., Grigg P., Noorden G. K. Effects of visual deprivation and strabismus on the response of neurons in the visual cortex of the monkey including studies on the striate and prestriate cortex in the normal animal // Brain Res. 1974. Vol. 66, N 2. P. 185—208.
260. Baker R., Llinas R. Electrotonic coupling between neurones in the rat mesencephalic nucleus // J. Physiol. (Gr. Brit.). 1971. Vol. 212, N 1. P. 45—63.
261. Barlow H. B., Lewicki W. R. The mechanism of directionally selective units in rabbit's retina // Ibid. 1965. Vol. 178, N 4. P. 477—504.
262. Basmajian J. V., Stecko G. A new bipolar electrode for electromyography // J. Appl. Physiol. 1962. Vol. 17, N 5. P. 849.
263. Beckner M. Functional teleology // J. Hist. Biol. 1969. Vol. 2, N 2. P. 155—164.
264. Berkley M. A., Sprague J. M. Behavioral analysis of the role of geniculocortical system in form vision // Frontiers in visual science. N. Y.; B.: Springer, 1978. P. 220—239.
265. Bernstein S. L., Gioio A. E., Kaplan B. B. Changes in gene expression during postnatal development of the rat cerebellum // J. Neurogenet. 1983. Vol. 1, N 1. P. 71—86.
266. Bertalanffy L. von. Problems of life. L.: Harper, 1952.
267. Biesold D., Bigl V., Bruckner G. The influence of sensory deprivation upon development of the visual system // Ontogenesis of the brain. Prague: Univ. Carolina, 1974. Vol. 2. P. 221—230.
268. Bioulac B., Lamarre Y. Activity of postcentral cortical neurons of the monkey during conditioned movements of a deafferented limb // Brain Res. 1979. Vol. 172, N 3. P. 427—437.
269. Bishop P. O., Burke N., Davis R. The identification of single units in central visual pathways // J. Physiol. (Gr. Brit.). 1962. Vol. 162, N 3. P. 409—431.
270. Bizzi E., Polit A., Morasso P. Mechanisms underlying achievement of final head position // J. Neurophysiol. 1976. Vol. 39, N 2. P. 435—444.
271. Blasdel G. G., Mitchell D. E., Muir D. W., Pettigrew J. D. A physiological and behavioural study in cats of the effects of early visual experience with contours of a single orientation // J. Physiol. (Gr. Brit.). 1977. Vol. 265, N 3. P. 615—636.
272. Blass E. M., Kenny J. T., Stoff M. et al. Motivation, learning and memory in the ontogeny of suckling in albino rats // Ontogeny of learning and memory. Hillsdale: LEA, 1979. P. 39—56.
273. Bodis-Wollner I. Recovery from cerebral blindness: evoked potential and psychophysical measurements // Electroencephalogr. and Clin. Neurophysiol. 1977. Vol. 42, N 2. P. 178—184.
274. Braun J. J. Time and recovery from brain damage // Recovery from brain damage: Research and theory. N. Y.: Plenum press, 1978. P. 165—198.
275. Braun J. J., Kiefer W. S., Ouellet J. V. Psychic ageusia in rats lacking gustatory neocortex // Exp. Neurol. 1981. Vol. 72, N 3. P. 711—716.
276. Bronson G. The hierarchical organization of the central nervous system: implications for learning processes and critical periods in early development // Behav. Sci. 1965. Vol. 10, N 1. P. 7—25.
277. Brooks V. B. Study of brain function by local, reversible cooling // Rev. Physiol., Biochem. and Pharmacol. 1983. Vol. 95. P. 1—109.
278. Brosgole L., Neylon A. Kinetic visual imagery // Percept. and Mot. Skills. 1973. Vol. 37, N 2. P. 423—425.
279. Brown M. W., Horn G. Context dependent neuronal responses recorded from hippocampal region of trained monkeys // J. Physiol. (Gr. Brit.). 1978. Vol. 282, N 1. P. 15—16.
280. Buchwald J., Beaty D., Eldred E. Conditioned responses of gamma and alpha motoneurons in the cat trained to conditioned avoidance // Exp. Neurol. 1961. Vol. 4, N 2. P. 91—105.
281. Buchwald J., Eldred E. Activity in muscle-spindle circuits during learning // Symp. on muscle receptors. Hong Kong: Univ. press, 1962. P. 175—183.
282. Buchwald J., Halsz E., Scharmm S. Changes in cortical and subcortical unit activity during behavioral conditioning // Physiol. and Behav. 1966. Vol. 1, N 1. P. 11—22.
283. Bunge M. The metaphysics, epistemology and methodology of levels // Hierarchical structures. N. Y.: Elsevier, 1969. P. 17—28.
284. Burg D., Szumski A. J., Struppler A., Velho F. Observations on muscle receptor sensitivity in the human // Electromyogr. and Clin. Neurophysiol. 1975. Vol. 15, N 1. P. 15—28.
285. Buser P., Kitskis A., Weisendanger M. Modulation of visual input to single neurones of the motor cortex by the primary visual area in the cat // Brain Res. 1968. Vol. 10, N 2. P. 262—265.
286. Cahusac P. M. B., Hill R. G., Morris R. Correlations Between neuronal and behavioral responses in the rat trigeminal region following periventricular stimulation // J. Physiol., (Gr. Brit.). 1984. Vol. 346, N 1. P. 47.
287. Cajal S. Histologie du systeme nerveux de l'homme et des vertebres. P.: Maloine, 1911.
288. Calof A. L., Jones R. B., Roberts W. J. Sympathetic modulation of mechanoreceptor sensitivity in frog skin // J. Physiol. (Gr. Brit.). 1981. Vol. 310, N 3. P. 481—499.

289. *Camplon J., Latto R., Smith Y. M.* Is blindsight an effect of scattered light, spared cortex and nearthreshold vision // *Behav. and Brain Sci.* 1982. Vol. 6, N 3. P. 423-447.
290. *Cassady J. M., Cole M., Thompson R. F., Wienberger N. M.* Neural correlates of asymptotic avoidance and classical conditioned leg flexion // *Exp. Neurol.* 1973. Vol. 40, N 2. P. 207-215.
291. *Chapin J. K., Waterhouse B. D., Woodward D. J.* Differences in cutaneous sensory response properties of single somatosensory cortical neurons in awake and halothane anesthetized rats // *Brain Res. Bull.* 1981. Vol. 6, N 1. P. 63-70.
292. *Chapin J. K., Woodward D. J.* Somatic sensory transmission to the cortex during movement: gating of single cell responses to touch // *Exp. Neurol.* 1982. Vol. 78, N 3. P. 654-669.
293. *Chow K. L.* Visual discriminations after extensive ablation of optic tract and visual cortex in cats // *Brain Res.* 1968. Vol. 9, N 2. P. 363-366.
294. *Chow K. L., Masland R. H., Stewart D. L.* Receptive field characteristics of striate cortical neurons in the rabbit // *Ibid.* 1971. Vol. 33, N 2. P. 337-352.
295. *Chow K. L., Spear P. D.* Morphological and functional effects of visual deprivation on the rabbit visual system // *Exp. Neurol.* 1974. Vol. 42, N 3. P. 429-447.
296. *Cobie B., Porter R.* «Premotor» area of the monkey's cerebral cortex: activity of neurones during performance of a visuomotor task // *Proc. Austral. Physiol. and Pharmacol. Soc.* 1982. Vol. 13, N 2. P. 91.
297. *Cody F. W. J., Harrison L. M., Taylor A.* Analysis of activity of muscle spindles of the jaw-closing muscles during normal movements in the cat // *J. Physiol. (Gr. Brit.)*. 1975. Vol. 253, N 2. P. 565-582.
298. *Collet T.* The efferent control of sensory pathways // *The biology of brains.* Publ. by Inst. of Biology. Blackwell, Sci. Publ. 1973. P. 11-42.
299. *Collewijn H.* Eye and head movements in freely moving rabbits // *J. Physiol. (Gr. Brit.)*. 1977. Vol. 266, N 2. P. 471-498.
300. *Connolly K. B.* The nature of motor skill development // *J. Hum. Mov. Stud.* 1977. Vol. 3, N 3. P. 128-143.
301. *Corbin K. B., Harrison F.* Function of mesencephalic root of fifth cranial nerve // *J. Neurophysiol.* 1940. Vol. 3, N 2. P. 423-435.
302. *Costalupes J. A., Dewson J. H., Placone R. C.* et al. Behavioural evidence of multimodal function of superior temporal cortex in monkeys // *Neurosci. Lett.* 1980. Vol. 19, suppl. 5. P. 216.
303. *Cragg B. G.* Centrifugal fibres to the retina and olfactory bulb and composition of the supraoptic commissures in the rabbit // *Exp. Neurol.* 1962. Vol. 5, N 3. P. 406-427.
304. *Craig W.* Appetites and aversions as constituents of instincts // *Biol. Bull. Mar. Biol. Lab.* 1981. Vol. 34, N 2. P. 97-107.
305. *Cummins R.* Functional analysis // *J. Philos.* 1975. Vol. 72, N 20. P. 741-765.
306. *Davey M. R., Taylor A.* Activity of cat jaw muscle stretch receptors recorded from their cell bodies in the mid-brain during spontaneous jaw movements // *J. Physiol. (Gr. Brit.)*. 1966. Vol. 185, N 2. P. 62-63.
307. *Davey M. R., Taylor A.* The activity of jaw muscle spindles recorded together with active jaw movement in the cat recovering from anaesthesia // *Ibid.* 1967. Vol. 190, N 2. P. 8P-9P.
308. *Davis W. J., Mpitsos G. J.* The behavioral hierarchy of the mollusk Pleurobranchaea. 2. Hormonal suppression of feeding associated with egg-laying // *J. Comp. Physiol.* 1974. Vol. 90, N 3. P. 225-244.
309. *Daw N. W., Wyatt H. J.* Raising rabbits in a moving visual environment: An attempt to modify directional sensitivity in the retina // *J. Physiol. (Gr. Brit.)*. 1974. Vol. 240, N 2. P. 309-330.
310. *Delius W., Hagbarth K. E., Hongell A., Wallin B. G.* Manoeuvres affecting sympathetic outflow in human skin nerves // *Acta physiol. scand.* 1972. Vol. 84, N 2. P. 177-186.
311. *De Long M. R., Strick P. L.* Relation of basal ganglia, cerebellum and motor cortex units to ramp and ballistic limb movements // *Brain Res.* 1974. Vol. 71, N 2. P. 327-335.
312. *Deutsch J. A.* The structural basis of behaviour. Cambridge: Univ. press, 1960.
313. *Diamond I. T., Hall W. C.* Evolution of neocortex // *Science.* 1969. Vol. 164, N 3877. P. 251-262.
314. *Diamond I. T., Randall N., Springer L.* Tactual localization in cats deprived of cortical areas SI and SII and the dorsal columns // *Psychon. Sci.* 1964. Vol. 1, N 2. P. 261-262.
315. *Dietz V., Hoth J.* Pre-innervation and stretch responses of triceps brachii in man falling with and without visual control // *Brain Res.* 1978. Vol. 142, N 3. P. 576-579.
316. *Dill D. B.* Life: heat and altitude. Cambridge: Harvard Univ. press, 1938.
317. *Dinnett J., Keating E. G.* The prime visual system after bilateral removal of striate cortex. Survival of complex pattern vision // *Exp. Brain Res.* 1981. Vol. 41, N 3/4. P. 338-345.
318. *Doty E.* Centrifugal impulses in rabbits retina // *J. Neurophysiol.* 1956. Vol. 19, N 4. P. 301-307.
319. *Döngen P. A. M. van, Bercen J. H. L. van.* Structure and function in neurobiology: a conceptual framework and localization of functions // *Intern. J. Neurosci.* 1981. Vol. 15, N 1. P. 49-68.
320. *Doty R. W.* Electrical stimulation of the brain in behavioral context // *Anna. Rev. Psychol.* 1969. Vol. 20. P. 289-320.
321. *Dubner R., Hoffman D. S., Hayes R. L.* Neuronal activity in medullary dorsal horn of awake monkeys trained in a thermal discrimination task. 3. Task related responses and their functional role // *J. Neurophysiol.* 1981. Vol. 46, N 3. P. 444-464.
322. *Eason R. G., Oakley M., Flowers L.* Central neural influences on the human retina during selective attention // *Physiol. Psychol.* 1983. Vol. 11, N 1. P. 18-28.
323. *Feder R., Ranck J. B.* Studies on single neurons in dorsal hippocampal formation and septum in unrestrained rats. 2. Hippocampal slow waves and theta cell firing during bar pressing and other behaviors // *Exp. Neurol.* 1973. Vol. 41, N 2. P. 532-555.
324. *Feinberg T. E., Pasik T., Pasik P.* Extrageniculostriate vision in the monkey. 6. Visually guided accurate reaching behavior // *Brain Res.* 1978. Vol. 152, N 2. P. 422-428.
325. *Fetz E. E.* Neuronal activity associated with conditioned limb movements // *Handbook of behavioral neurobiology.* N. Y.; L.: Plenum press, 1981. Vol. 5: Motor coordination. P. 493-526.
326. *Fetz E. E., Cheney P. D.* Muscle fields of primate corticoneuronal cells // *J. Physiol. (France)*. 1978. Vol. 74, N 2. P. 239-245.
327. *Fetz E. E., Finocchio D. V.* Correlations between activity of motor cortex cells and arm muscles during operantly conditioned response patterns // *Exp. Brain Res.* 1975. Vol. 23, N 3. P. 217-240.
328. *Fifkova I., Marsala J.* Stereotaxic atlases for the cat, rabbit and rat brains. Prague, 1960.
329. *Flynn J. T., Flynn T. E.* Development of the eye and retina of kittens // *Frontiers in visual science.* N. Y.; B.: Springer, 1978. P. 954-603.
330. *Fox M. W.* Multidiscipline studies of the postnatal development of the CNS and behavior of the dog // *Ontogenesis of the brain.* Prague: Univ. Caroblina, 1968. P. 119-130.
331. *Fregnac Y., Imbert M.* Development of neuronal selectivity in primary visual cortex of cat // *Physiol. Rev.* 1984. Vol. 64, N 1. P. 325-434.
332. *Furshpan E. J., Potter D. D.* Transmission at the giant motor synapses of the crayfish // *J. Physiol. (Gr. Brit.)*. 1959. Vol. 145, N 2. P. 289-325.
333. *Fuster J. M., Bauer R. H., Jervey J. P.* Cellular discharge in the dorsolateral prefrontal cortex of the monkey in cognitive tasks // *Exp. Neurol.* 1982. Vol. 77, N 3. P. 679-694.
334. *Gangloff H., Monnier M.* Rabbit brain research atlas for stereotaxis brain research on the conscious rabbit // *Rabbit brain research.* Amsterdam: Elsevier, 1961. P. 76-98.
335. *Garcia-Rill E., Dubrovsky B.* Organization of visual input in cat motor-sensory cortex // *Exp. Neurol.* 1971. Vol. 33, N 3. P. 597-606.

336. *Georgopoulos A. P., Kalaska J. F., Caminiti R., Massey J. T.* Interruption of motor cortical discharge subserving aimed arm movement // *Exp. Brain Res.* 1983. Vol. 49, N 3. P. 327-340.
337. *Gibson J. J.* Observations on active touch // *Psychol. Rev.* 1962. Vol. 69, N 6. P. 474-491.
338. *Gibson J. J.* The senses considered as a perceptual systems. Boston: Houghton Mifflin, 1966. 335 p.
339. *Gibson J. J.* The theory of affordances // *Perceiving, acting and knowing.* Hillsdale: L. Erlbaum, 1977. P. 67-82.
340. *Gloor P.* Amygdala // *Handbook of physiology. Neurophysiology.* Wash. (D. C.): Amer. Physiol. Soc., 1960. Vol. 2. P. 1395-1420.
341. *Goldberg L. J., Chandler S. H.* Evidence for pattern generator control of the effects of spindle afferent input during rhythmical jaw movements // *Canad. J. Physiol. and Pharmacol.* 1981. Vol. 59, N 5. P. 707-712.
342. *Goldberg R. B., Fuster J. M., Alvarez-Pelaez R.* Frontal cell activity during delayed-response performance in squirrel monkey // *Physiol. and Behav.* 1980. Vol. 25, N 3. P. 425-432.
343. *Goldberger M. E.* Motor recovery after lesions // *Trends Neurosci.* 1980. Vol. 3, N 11. P. 288-291.
344. *Goodale M. A., Dale R. H. I.* Radial-maze performance in the rat following lesions of posterior neocortex // *Behav. brain res.* 1981. Vol. 3, N 2. P. 273-288.
345. *Goodwin G. M., Hoffman D., Luschei E. S.* The strength of the reflex response to sinusoidal stretch of monkey jaw closing muscles during voluntary contraction // *J. Physiol. (Gr. Brit.).* 1978. Vol. 279, N 1. P. 81-111.
346. *Goodwin G. M., Luschei E. S.* Discharge of spindle afferents from jaw closing muscles during chewing in alert monkeys // *J. Neurophysiol.* 1975. Vol. 38, N 3. P. 560-571.
347. *Gorska T.* Functional organization of cortical motor areas in adult dogs and puppies // *Acta neurobiol. exp.* 1974. Vol. 34, N 1. P. 171-203.
348. *Gorska T., Zalewska-Walkowska M.* Cortical control of forelimb distal movements in the dog: behavioral study // *Bull. Acad. pol. sci. Ser. sci. biol.* 1980. Vol. 28, N 8/9. P. 555-561.
349. *Gottlieb G.* Ontogenesis of sensory function in birds and mammals // *The biopsychology of development.* N. Y.; L.: Acad. press, 1971. P. 67-128.
350. *Granit R.* The functional role of muscle spindles-facts and hypotheses // *Brain.* 1975. Vol. 98, N 4. P. 531-556.
351. *Granit R.* *The purposive brain.* Cambridge: MIT press, 1977. 244 p.
352. *Gray T., Meyer D. R.* Effects of mixed training and overtraining on recoveries from amnesias in rats with visual cortical ablations // *Physiol. Psychol.* 1981. Vol. 9, N 1. P. 54-62.
353. *Greenough W. T., Lynch G., Rosenzweig M. R.* et al. Neural plasticity in recovery of function and memory // *BIS Conf. Rep.* 1978. N 47. P. 1-19.
354. *Greenough W. T., Schwark H. D.* Age-related aspects of experience effects upon brain structure // *Continuities and discontinuities in development.* N. Y.; L.: Plenum press, 1984. P. 69-91.
355. *Grobstein P., Chow K. L., Spear P. D., Mathers L. H.* Development of rabbit visual cortex: late appearance of a class of receptive fields // *Science.* 1973. Vol. 180, N 4050. P. 1185-1187.
356. *Gutman H.* Structure and function // *Genet. Psychol. Monogr.* 1964. Vol. 70, N 1. P. 3-56.
357. *Gutman H.* Structure and function in living systems // *Hierarchical structures.* N. Y.: Elsevier, 1969. P. 229-232.
358. *Hagbarth K.-E., Wallin G., Lofstedt L.* Muscle spindle activity in man during voluntary fast alternating movements // *J. Neurol., Neurosurg. and Psychiat.* 1975. Vol. 38, N 7. P. 625-635.
359. *Hall R. D., Lindholm E. P.* Organization of motor and somatosensory neocortex in the albino rat // *Brain Res.* 1974. Vol. 66, N 1. P. 23-38.
360. *Hall W. G., Bryan T. E.* The ontogeny of feeding in rats. 2. Independent ingestive behavior // *J. Comp. and Physiol. Psychol.* 1980. Vol. 94, N 4. P. 746-756.
361. *Hallin R. G., Torebjork H. E.* Single unit sympathetic activity in human skin nerves during rest and various manoeuvres // *Acta physiol. scand.* 1974. Vol. 92, N 2. P. 303-317.
362. *Hallin R. G., Wiesenfeld-Hallin Z.* Does sympathetic activity modify afferent inflow at receptor level in man? // *J. Auton. Nerv. Syst.* 1983. Vol. 5, N 3/4. P. 391-397.
363. *Harrison F., Corbin K. B.* The central pathway for the jaw-jerk // *Amer. J. Physiol.* 1942. Vol. 135, N 4. P. 439-445.
364. *Hasselt P. van.* The centrifugal control of retina function: A review // *Ophthalmol. Res.* 1972/1973. Vol. 4, N 5. P. 298-320.
365. *Hein A.* Eye motility and visual motor development // *Frontiers in visual science.* N. Y.; B.: Springer, 1978. P. 720-724.
366. *Heinemann H., Stock G., Shaefer H.* Temporal correlation of responses in blood pressure and motor reaction under electrical stimulation of limbic structures in unanaesthetized unrestrained cats // *Pflügers. Arch.* 1973. Vol. 343, N 1. P. 27-40.
367. *Hillyard S. A., Bloom F. E.* Brain functions and mental processes // *Life Sci. Res. Rep.* 1982. N 21. P. 13-32.
368. *Hinrichsen C. F. L.* Coupling between cells of the trigeminal mesencephalic nucleus // *J. Dent. Res.* 1970. Vol. 49, N 6. P. 1369-1373.
369. *Hinrichsen C. F. L., Larramendi L. M.* Synapses and cluster formation of the mouse mesencephalic fifth nucleus // *Brain Res.* 1968. Vol. 7, N 2. P. 296-299.
370. *Hinrichsen C. F. L., Larramendi L. M.* Features of trigeminal mesencephalic nucleus structure and organization. 1. Light microscopy // *Amer. J. Anat.* 1969. Vol. 126, N 4. P. 497-506.
- 370a. *Hobbelen J. F., Hof D. M. W. van.* Monocular pattern discrimination in rabbits with unilateral lesions of the motor cortex // *Physiol. and Behav.* 1978. Vol. 21, N 1. P. 119-124.
371. *Holloway R. L.* The evolution of the primate brain; some aspects of quantitative relations // *Brain Res.* 1968. Vol. 7, N 2. P. 121-172.
372. *Hubel D. H.* Single unit activity in lateral geniculate body and optic tract of unrestrained cats // *J. Physiol. (Gr. Brit.).* 1960. Vol. 150, N 1. P. 91-104.
373. *Hubel D. H., Wiesel T. N.* Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex // *Ibid.* 1962. Vol. 160, N 1. P. 106-154.
374. *Hull C. L.* The concept of the habit-family hierarchy and maze learning // *Psychol. Rev.* 1934. Vol. 41, N 2. P. 143-152.
375. *Humphrey T.* Some correlations between the appearance of human fetal reflexes and the development of the nervous system // *Progr. Brain Res.* 1964. Vol. 4, N 1. P. 93-135.
376. *Huttenlocher P. R.* Development of cortical neuronal activity in the neonate cat // *Exp. Neurol.* 1967. Vol. 17, N 3. P. 247-262.
377. *Hyvarinen J.* CNS: afferent mechanisms with emphasis on physiological and behavioral correlations // *Anna. Rev. Physiol.* 1973. Vol. 35. P. 243-272.
378. *Hyvarinen J.* Discussion on mechanisms of parietal cortex: how to study associative systems // *Brain and behavior: Proc. XXVIII Congr. physiol. sci. Budapest; Oxford: Oxford Univ. press,* 1981. P. 299-304.
379. *Hyvarinen J.* *The parietal cortex of monkey and man.* B. etc.: Springer, 1982. 202 p.
380. *Isaacson R. L.* The myth of recovery from early brain damage // *Aberrant development in infancy.* Hillsdale: Erlbaum, 1975. P. 1-25.
381. *Jackson J. H.* Selected writing of John Hughlings Jackson. N. Y.: Basic Books. 1958.
382. *Järvilehto T., Hämäläinen H., Soininen K.* Peripheral neural basis of tactile sensations in man. 2. Characteristics of human mechanoreceptors in the hairy skin and correlations of their activity with tactile sensations // *Brain Res.* 1981. Vol. 219, N 1. P. 13-27.
383. *John E. R., Schwartz E. L.* The neurophysiology of information processing and cognition // *Annu. Rev. Psychol.* 1978. Vol. 29. P. 1-29.
384. *Kaada B. R.* Cingulate, posterior orbital, anterior insular and temporal pole cortex // *Handbook of physiology. Neurophysiology.* Wash. (D. C.): Amer. Physiol. Soc., 1960. Vol. 2. P. 1345-1372.

385. *Kalaska J. F., Caminiti R., Georgopoulos A. P.* Cortical mechanisms related to the direction of two-dimensional arm movements: relations in parietal area 5 and comparison with motor cortex // *Exo. Brain Res.* 1983. Vol. 54, N 2. P. 247—260.
386. *Kappers C. U. R., Huber G. C., Crosby E. C.* The comparative anatomy of the nervous system of vertebrates including man. N. Y.: McMillan, 1936. Vol. 2. 184 p.
387. *Kelahan A. M., Ray R. H., Carson R. Y.* et al. Functional reorganization of adult raccoon somatosensory cerebral cortex following neonatal digit amputation // *Brain Res.* 1981. Vol. 223, N 1. P. 151—159.
388. *King J. A.* Parameters relevant to determining the effect of early experience upon the adult behavior of animals // *Animal behavior.* N. Y.: Holt, Rinehart and Winston, 1965. P. 236—247.
389. *Kiss J.* Relations on the evolution of the nervous system // *Acta biol. Acad. sci. hung.* 1980. Vol. 34, N 4. P. 475—501.
390. *Kojima S., Matsumura M., Kubota K.* Prefrontal neuron activity during delayed-response performance without imperative GO signals in the monkey // *Exp. Neurol.* 1981. Vol. 74, N 2. P. 396—407.
391. *Kolb B., Holmes C.* Neonatal motor cortex lesions in the rat: absence of sparing of motor behaviors and impaired spatial learning concurrent with abnormal cerebral morphogenesis // *Behav. Neurosci.* 1983. Vol. 97, N 5. P. 697—709.
392. *Komisaruk B. R., Olds J.* Neuronal correlates of behavior in freely moving rats // *Science.* 1968. Vol. 162, N 3855. P. 810—812.
393. *Kubota K., Hamada I.* Monkey pyramidal tract neuron activities and visual tracking tasks // *J. Physiol. Soc. Jap.* 1979. Vol. 41, N 8/9, P. 434.
394. *Kwan H. C., Mackay W., Murphy J. T., Wong Y. C.* An intracortical microstimulation study of output organization in precentral cortex of awake primates // *J. Physiol. (France).* 1978. Vol. 74, N 3. P. 231—233.
395. *Lamarre Y., Spidalieri G., Lund J. P.* Patterns of muscular and motor cortical activity during a simple arm movement in the monkey // *J. Physiol. and Pharmacol.* 1981. Vol. 59, N 7. P. 748—756.
396. *Lashley K. S.* In search of the engram // *Physiological mechanisms in animal behavior.* Cambridge: Univ. press, 1950. P. 456—482.
397. *Lemon R. N.* Functional properties of monkey motor cortex neurones receiving afferent input from the hand and fingers // *J. Physiol. (Gr. Brit.).* 1981. Vol. 311, N 2. P. 497—519.
398. *Lilly J. C.* Distribution of «motor» functions in the cerebral cortex in the conscious intact monkey // *Science.* 1956. Vol. 124, N 3228. P. 937.
399. *Linseman M. A., Olds J.* Activity changes in rat hypothalamus preoptic area and striatum associated with pavlovian conditioning // *J. Neurophysiol.* 1973. Vol. 36, N 6. P. 1038—1050.
400. *Livingston R. B.* Central control of receptors and sensory transmission systems // *Handbook of physiology, Neurophysiology.* Wash. (D. C.): Amer. Physiol. Soc., 1959. Vol. 1. P. 741—760.
401. *Livingston R. B.* Sensory processing, perception and behavior. N. Y.: Rawen press, 1978. 106 p.
402. *Lolley R. N.* Postnatal neurochemical development of the retina: a prototype of regional CNS ontogeny // *Brain: Development and behavior.* N. Y.: Acad. press, 1971. P. 109—128.
403. *Loos H. van der, Woolsey T. A.* Somatosensory cortex: structural alterations following early injury to sense organs // *Science.* 1973. Vol. 179, N 4071. P. 395—398.
404. *Lubar J. F., Middaugh L. D.* Avoidance conditioning in cats with striate and auditory cortex lesions and contrasting effects of peripheral blindness // *J. Comp. and Physiol. Psychol.* 1971. Vol. 76, N 1. P. 26—30.
405. *Lubar J. F., Perachio A. A., Kavanagh A. J.* Deficits in active avoidance behavior following lesions of the lateral and posterolateral gyrus of the cat // *Ibid.* 1966. Vol. 62, N 2. P. 263—269.
406. *Lubar J. F., Schostal C. J., Perachio A. A.* Non-visual functions of visual cortex in the cat // *Physiol. and Behav.* 1967. Vol. 2, N 2. P. 179—184.
407. *Luschei E. S., Garthwaite C. R., Armstrong E.* Relationship of firing patterns of units in face area of monkey precentral cortex to conditioned jaw movements // *J. Neurophysiol.* 1971. Vol. 34, N 4. P. 552—561.
408. *Malmö H. P., Malmö R. B.* Movement related forebrain and midbrain multiple unit activity in rats // *Electroencephalogr. and Clin. Neurophysiol.* 1977; Vol. 42, N 3. P. 501—509.
409. *Mann M. D.* Sets of neurons in somatic cerebral cortex of the cat and their ontogeny // *Brain Res. Rev.* 1979. Vol. 1, N 1. P. 3—45.
410. *Mano N., Yamamoto K.* Simple-spike activity of cerebellar Purkinje cells related to visually guided wrist tracking movement in the monkey // *J. Neurophysiol.* 1980. Vol. 43, N 3. P. 713—728.
411. *Marg E., Adams J. E.* Evidence for a neurological zoom system in vision form angular changes in some receptive fields of single neurons with changes in fixation distance in the human visual cortex // *Experientia.* 1970. Vol. 26, N 2. P. 270—272.
412. *Marsden C. D.* The enigma of the basal ganglia and movement // *Trends Neurosci.* 1980. Vol. 3, N 11. P. 284—287.
413. *Martin R. F., Haber L. H., Willis W. D.* Primary afferent depolarisation of identifies cutaneous fibers following stimulation in medial brain stem // *J. Neurophysiol.* 1979. Vol. 42, N 3. P. 779—790.
414. *Mascetti G. G., Marzi C. A., Berlucchi G.* Sympathetic influences on the dark-discharge of the retina in the freely moving cat // *Arch. ital. biol.* 1969. Vol. 107, fasc. 2. P. 158—166.
415. *Mascetti G. G., Marzi C. A., Berlucchi G.* Changes in resting activity of retinal ganglion cells produced by electrical stimulation of the cervical sympathetic trunk // *Ibid.* P. 167—174.
416. *Masland R. H., Chow K. L., Stewart D. L.* Receptive field characteristics of superior colliculus neurons in rabbit // *J. Neurophysiol.* 1971. Vol. 34, N 1. P. 148—156.
417. *Masland R. H., Schwartzkroin P. A., Chow K. L.* Responses of single lateral geniculate cells during performance of a visually guided discrimination // *Brain Res.* 1972. Vol. 45, N 1. P. 271—277.
418. *Masterton R. B., Berkley M. A.* Brain function: Changing ideas on the role of sensory, motor and association cortex in behavior // *Annu. Rev. Psychol.* 1974. Vol. 25. P. 277—342.
419. *Mathers L. H., Chow K. L., Spear P. D., Grobstein P.* Ontogenesis of receptive fields in the rabbit striate cortex // *Exp. Brain Res.* 1974. Vol. 49, N 1. P. 20—35.
420. *Matsunami K., Hamada I.* Characteristics of the ipsilateral movement-related neuron in the motor cortex of the monkey // *Brain Res.* 1981. Vol. 84, N 1. P. 29—42.
421. *Matsunami K., Hamada I.* Activities of single precentral neurons of the monkey during different tasks of forelimb movements // *Jap. J. Physiol.* 1983. Vol. 33, N 3. P. 309—322.
422. *Matsunami K., Kubota K.* Muscle afferents of trigeminal mesencephalic tract nucleus and mastication in chronic monkey // *Ibid.* 1972. Vol. 22, N 5. P. 545—555.
423. *McBride R. L., Klemm W. R.* Stereotaxic atlas of rabbit brain based on the rapid method of photography of frozen, unstained sections // *Commun. Behav. Biol.* A. 1968. Vol. 2, N 5. P. 179—215.
424. *McNeill H.* Motor adaptation and accuracy: An experimental study. Louvain, 1934. (Etud. psychol.; Vol. 5).
425. *Meessen H., Olszewski J.* A cytoarchitectonik atlas of the rhombencephalon of the rabbit. Basel; N. Y.: Skarger, 1949.
426. *Merzenich M. M., Kaas J. H., Sur M., Lin C.-S.* Double representation of the body surface within cytoarchitectonic areas 3b and 1 in «S1» in the OWI monkey (*Aotus trivigatus*) // *J. Comp. Neurol.* 1978. Vol. 181, N 1. P. 41—73.
427. *Meyer-Lohmann J., Hore J., Brooks V. B.* Cerebellar participation in generation of promote arm movements // *J. Neurophysiol.* 1977. Vol. 40, N 5. P. 1038—1050.

428. Miles F. A. Centrifugal control of the avian retina. 3. Effects of electrical stimulation of the isthmo-optic tract of the receptive field properties of retinal ganglion cells // Brain Res. 1972. Vol. 48. P. 115—129.
429. Miller J. M., Beaton R. D., O'Connor T., Pfingst B. E. Response pattern complexity of auditory cells in the cortex of unanaesthetized monkeys // Ibid. 1974. Vol. 69, N 1. P. 101—113.
430. Miller J. M., Sutton D., Pfingst B. E. et al. Single cell activity in the auditory cortex of rhesus monkeys: behavioral dependency // Science. 1972. Vol. 177, N 4047. P. 449—451.
431. Mohler C. W., Wurtz R. H. Organization of monkey superior colliculus: intermediate layer cells discharging before eye movements // J. Neurophysiol. 1976. Vol. 39, N 4. P. 722—765.
432. Monakow C. von. Die Lokalisation im grosshirn und der Abban der Function durch kortikale Herde. Weisbaden, 1914. Цит. по: Riese W., Hoff E. C., 1951.
433. Monakow C. von. The emotions, morality and the brain. Wash. (D. C.); N. Y.; 1925. 95 p.
434. Morasso P. Spatial control of arm movements // Exp. Brain Res. 1981. Vol. 42, N 2. P. 223—227.
435. Moray N. Attention: Selective processes in vision and hearing. Essex: Hutchinson, 1969. 218 p.
436. Mountcastle V. B., Lynch J. C., Georgopoulos A. et al. Posterior parietal association cortex of the monkey: command functions of operations within extrapersonal space // J. Neurophysiol. 1977. Vol. 38, N 4. P. 871—908.
437. Muir N. D., Mitchell D. E. Visual resolution and experience: acuity deficits in cats following early selective visual deprivation // Science. 1973. Vol. 180, N 4084. P. 420—422.
438. Munk H. Über die Functionen der Grosshirnrinde. B.: August Hirschwald, 1890. Цит. по: Braun S. S. et al., 1981.
439. Murata K., Gramer H., Bach-y-Rita P. Neuronal convergence of noxious, acoustic and visual stimuli in the visual cortex of the cat // J. Neurophysiol. 1965. Vol. 28, N 6. P. 122—123.
440. Murphy E. H., Stewart D. L. Effects of neonatal and adult striate lesions on visual discrimination in the rabbit // Exp. Neurol. 1974. Vol. 42, N 1. P. 89—96.
441. Murphy J. T., Kwan H. C., MacKay W. A., Wong Y. C. Precentral unit activity correlated with angular components of a compound arm movement // Brain Res. 1982. Vol. 246, N 1. P. 141—145.
442. Nakamura R. K., Mishkin M. Blindness in monkeys following nonvisual cortical lesions // Ibid. 1980. Vol. 188, N 2. P. 572—577.
443. Nakamura Y., Goldberg L. J., Clemente C. D. Nature of suppression of the masseteric monosynaptic reflex induced by stimulation of the orbital gyrus of the cat // Ibid. 1967. Vol. 6, N 1. P. 184—198.
444. Neville H. J., Hillyard S. A. Neurophysiological approaches state of the art report // Life Sci. Res. Rep. 1982. N 21. P. 333—353.
445. Niki H. Prefrontal unit activity during delayed alternation in the monkey. 1. Relation to direction of response // Brain Res. 1974. Vol. 68, N 1. P. 185—196.
446. Niki H. Prefrontal unit activity during delayed alternation in the monkey. 2. Relation to absolute versus relative direction of response // Ibid. P. 197—201.
447. Niki H., Watanabe M. Prefrontal unit activity and delayed response: relation to cue location versus direction of response // Ibid. 1976. Vol. 105, N 1. P. 79—88.
448. Nishino H., Ono T., Fukuda M. et al. Single unit activity in monkey caudate nucleus during operant bar pressing feeding behavior // Neurosci. Lett. 1981. Vol. 21, N 4. P. 105—109.
449. Noell W. K. Differentiation, metabolic organization and the viability of the visual cell // Arch. Ophthalmol. 1958. Vol. 60, N 5. P. 702—733.
450. Norton T. T. Receptive-field properties of superior colliculus cells and development of visual behavior in kittens // J. Neurophysiol. 1974. Vol. 37, N 4. P. 674—690.
451. Nuboer J. F., Wessels R. H. A. Spectral systems in the rabbit's retina // Netherl. J. Zool. 1975. Vol. 25, N 4. P. 398—406.
452. O'Keefe J. Place units in the hippocampus of the freely moving rat // Exp. Neurol. 1976. Vol. 51, N 1. P. 78—109.
453. O'Keefe J. A review of the hippocampal place cells // Progr. Neurobiol. 1979. Vol. 13, N 4. P. 419—439.
454. O'Keefe J., Conway D. H. Hippocampal place units in the freely moving rat: why they fire where they fire // Exp. Brain Res. 1978. Vol. 31, N 4. P. 573—590.
455. Olds J. Drives and reinforcements: Behavioral studies of hypothalamic functions. N. Y.: Raven press, 1977.
456. Olds J., Disterhoft J. K., Segal M. Learning centers of rat brain mapped by measuring latencies of conditioned unit responses // J. Neurophysiol. 1972. Vol. 35, N 2. P. 202—219.
457. Olton S., Branch M., Best P. J. Spatial correlates of hippocampal unit activity // Exp. Neurol. 1978. Vol. 58, N 3. P. 387—409.
458. Paillard J. Le corps et ses langages d'espace // Le corps en psychiatrie. 1982. P. 53—69. Цит. по: Cowey A. On blind criticism // Behav and Brain Sci. 1983. Vol. 6, N 2. P. 451—452.
459. Passatore M., Filippi G. M. Sympathetic modulation of peridental mechanoreceptors // Arch. ital. biol. 1983. Vol. 121, N 1. P. 55—65.
460. Passatore M., Luchii M. L., Filippi G. M. et al. Localization of neurons innervating masticatory muscle spindle and periodontal receptors in the mesencephalic trigeminal nucleus and their reflex action // Ibid. N 2. P. 117—130.
461. Passingham R. E., Perry V. H., Wilkinson F. The long-term effects of removal of sensorimotor cortex in infant and adult rhesus monkey // Brain. 1983. Vol. 106, N 3. P. 675—705.
462. Penfield W. Studies of the cerebral cortex of man: A review and an interpretation / Brain mechanisms and consciousness. Springfield: Thomas, 1954. P. 284—309.
463. Pennington L. A. The function of the brain in auditory localization // J. Comp. Neurol. 1937. Vol. 66, N 3. P. 415—442.
464. Phillips C. G., Porter R. The pyramidal projection to motoneurons of some muscle groups of the baboon's forelimb // Physiology of spinal neurons. Amsterdam: Elsevier, 1964. P. 222—242. (Progr. Brain Res.; Vol. 12).
465. Picton T. W., Hillyard S. A., Galambos R., Schiff M. Human auditory attention: a central or peripheral process? // Science. 1971. Vol. 173, N 3994. P. 351—353.
466. Pierce J. P., Roberts W. J. Sympathetically induced changes in the responses of guard hair and type II receptors in the cat // J. Physiol. (Gr. Brit.). 1981. Vol. 314, N 3. P. 411—428.
467. Pöppel E., Held R., Frost D. Residual visual function after brain wounds involving the central visual pathways in man // Nature. 1973. Vol. 243, N 5405. P. 295—296.
468. Pribram K. H. What makes man human? N. Y.: Amer. Mus. Natur. hist. 1971. Цит. по: Weimer W. B., 1977.
469. Prochazka A., Westerman R. A., Ziccone S. P. Discharges of single hindlimb afferents in the freely moving cat // J. Neurophysiol. 1976. Vol. 39, N 5. P. 1090—1104.
470. Pulos B. H. Factors affecting cutaneous mechanoreceptor response. 2. Changes in mechanical properties of skin with repeated stimulation // Ibid. 1982. Vol. 47, N 3. P. 530—542.
471. Ranck J. B. Studies of single neurons in dorsal hippocampal formation and septum in unrestrained rats. 1. Behavioral correlates and firing repertoires // Exp. Neurol. 1973. Vol. 41, N 2. P. 461—531.
472. Rapisardi S. C., Chow K. L., Mathers L. H. Ontogenesis of receptive field characteristics in the dorsal lateral geniculate nucleus of the rabbit // Exp. Brain Res. 1975. Vol. 22, N 2. P. 295—305.
473. Reed E. S. An outline of action systems // J. Mot. Behav. 1982. Vol. 14, N 2. P. 98—134.
474. Reed E. S. From action gestalts to direct action // Bernstein reassessed. Amsterdam, 1987.
475. Reisen A. H. Problems in correlating behavioral and physiological development // Brain development and behavior. N. Y.; L.: Acad. press, 1971. P. 59—70.
476. Rhoades R. W., Mooney R. D., Jacquin M. F. Complex somatosensory receptive fields of cells in the deep laminae of the hamster's superior colliculus // J. Neurosci. 1983. Vol. 3, N 7. P. 1342—1354.

477. *Rise W., Hoff E. C.* A history of the doctrine of cerebral localization. 2. Methods and main results // *J. Hist. Med.* 1951. Vol. 6, N 4. P. 439—470.
478. *Rizzolatti G., Scandolara C., Gentilucci F., Camarada R.* Response properties and behavioral modulations of «mouth» neurons of the postarcuate cortex (area6) in macaque monkeys // *Brain Res.* 1981. Vol. 225, N 2. P. 424—424.
479. *Roberts W. J., Levitt G. R.* Histochemical evidence for sympathetic innervation of hair receptor afferents in cat skin // *J. Comp. Neurol.* 1982. Vol. 210, N 2. P. 204—209.
480. *Robertson L. T., Grimm R. J.* Responses of primate dentate neurones to different trajectories of the limb // *Exp. Brain Res.* 1975. Vol. 23, N 5. P. 447—462.
481. *Rodieck R. W.* Maintained activity of cat retinal ganglion cells // *J. Neurophysiol.* 1967. Vol. 30, N 5. P. 1043—1071.
482. *Rolls E. T.* Functions of hypothalamic and extrahypothalamic neurons in feeding // *Appetite.* 1983. Vol. 4, N 3. P. 221.
483. *Rolls E. T., Burton M. J., Mora F.* Hypothalamic neuronal responses associated with the sight of food // *Brain res.* 1976. Vol. 111, N 1. P. 53—66.
484. *Rolls E. T., Thorpe J., Maddison S.* et al. Activity of neurones in neostriatum and related structures in the alert animal // *Neostriatum proc. work-shop.* Oxford, 1979. P. 163—182.
485. *Rosenzweig M. R., Bennett E. L., Diamond M. C.* et al. Influences of environmental complexity and visual stimulation on development of occipital cortex in rat // *Brain Res.* 1969. Vol. 14, N 2. P. 427—445.
486. *Rosenzweig M. R., Leimah A. L.* Brain functions // *Annu. Rev. Psychol.* 1968. Vol. 19. P. 55—98.
487. *Rosner B. S.* Brain functions // *Ibid.* 1970. Vol. 21. P. 555—594.
488. *Rubel E. W.* A comparison of somatotopic organization in sensory neocortex of newborn kittens and adult cats // *J. Comp. Neurol.* 1971. Vol. 143, N 4. P. 447—480.
489. *Ruiz-Marcos A., Sala R., Alvarez R.* Effect of specific and non-specific stimuli on the visual and motor cortex of the rat // *Brain Res.* 1979. Vol. 170, N 1. P. 61—69.
490. *Rüegg D., Wiesendanger M.* Corticofugal effects form sensorimotor area I and somatosensory area II on neurones of the pontine nuclei in the cat // *J. Physiol. (Gr. Brit.).* 1975. Vol. 247, N 3. P. 745—757.
491. *Sacata H., Iwamura Y.* Cortical processing of tactile information in first somatosensory and parietal association areas in the monkey // *Active touch.* Oxford: Pergamon press, 1978. P. 55—72.
492. *Sandeman D. C., Rosenthal N. P.* Efferent axons in the fish optic nerve and their effect on the retinal ganglion cells // *Brain Res.* 1974. Vol. 68, N 1. P. 41—54.
493. *Sanderson K. J., Welker W. I., Shambes G. M.* Sensory and motor maps in rat sensorimotor cortex // *Neurosci. Lett.* 1982. Suppl. N 8. P. 77.
494. *Santini M.* Towards a theory of sympathetic-sensory coupling: the primary sensory neuron as a feedback target of the sympathetic terminal // *Sensory functions of the skin.* Oxford: Pergamon press, 1976. P. 15—35.
495. *Scheibel M. E., Scheibel A. B.* Selected structural-functional correlations in postnatal brain // *Brain development and behavior.* N. Y.; L.: Acad. press, 1971. P. 1—21.
496. *Schiff J. D.* Role of the sympathetic innervation of the pacinian corpuscle // *J. Gen. Physiol.* 1974. Vol. 63, N 4. P. 601—608.
497. *Schmidt M. E., Jost R. G., Davis K. K.* Reexamination of the force relationship of cortical cell discharge patterns with conditioned wrist movements // *Brain Res.* 1975. Vol. 83, N 2. P. 213—220.
498. *Schneirla T. C., Rosenblatt J. C.* Behavioral organization and genesis of the social bond in insects and mammals // *Animal behavior.* N. Y.: Holt, Rinehart and Winston, 1965. P. 247—270.
499. *Schultz W.* Movement related neurone activity in mesencephalic reticular formation of awake monkey // *Exp. Brain Res.* 1979. Vol. 36, N 3. P. 21—22. Цит. по: РЖ физиологии человека и животных. 1979. 12П648.
500. *Schwartzman R. J.* Somaesthetic recovery following primary somatosensory projection cortex ablations // *Arch. Neurol.* 1972. Vol. 27, N 4. P. 340—349.
501. *Scott J. P.* Critical periods in behavioral development // *Animal behavior.* N. Y.: Holt, Rinehart and Winston, 1965. P. 271—286.
502. *Sedlacek J.* Cortical responses to visual stimulation in the developing guinea pig during the prenatal and perinatal period // *Physiol. bohemosl.* 1971. Vol. 20, N 3. P. 213—220.
503. *Sedlacek J.* Development of primary evoked responses in the somaesthetic cortex of foetal and newborn guinea pigs // *Ibid.* 1973. Vol. 22, N 1. P. 29—36.
504. *Segal M.* Flow of conditioned responses in limbic telencephalic system of the rat // *J. Neurophysiol.* 1973. Vol. 36, N 5. P. 840—854.
505. *Semjen A.* Form motor learning to sensorimotor skill acquisition // *J. Hum. Mov. Stud.* 1977. Vol. 3, N 3. P. 182—191.
506. *Sherman S. M., Stone J.* Physiological normality of the retina in visually deprived cats // *Brain Res.* 1973. Vol. 60, N 1. P. 224—230.
507. *Shinoda Y., Zarzecki P., Asanuma H.* Spinal branching of pyramidal tract neurons in the monkey // *Exp. Brain Res.* 1979. Vol. 34, N 1. P. 59—72.
508. *Siegel J. M.* Behavioral function of the reticular formation // *Brain Res. Rev.* 1979. Vol. 1, N 1. P. 69—105.
509. *Siegel J. M., Wheeler R. L., Breedlove S. M., McGinty D. J.* Brain stem units related to movements of the pinna // *Brain Res.* 1980. Vol. 202, N 1. P. 183—188.
510. *Siegel J. M., McGinty D. J.* Pontine reticular formation neurons: relationship of the discharge to motor activity // *Science.* 1977. Vol. 196, N 4290. P. 678—680.
511. *Sillito A. M.* The use of iontophoretically alluded bicuculine to investigate inhibitory mechanisms in the visual cortex // *Exp. Brain Res.* 1976. Suppl. N 1. P. 389—393.
512. *Singer W.* Learning to see: mechanisms in experience-dependent development // *The biology of learning.* B. etc.: Springer, 1984. P. 461—477.
513. *Smith C. U. M.* Anatomical concepts and the problem of mind // *J. Soc. and Biol. Struct.* 1983. Vol. 6, N 4. P. 384—392.
514. *Soininen K., Järvilehto T.* Task influences on peripheral unit activity and somatosensory evoked potentials in man // *Symp. DDR—Finland of psychophysiol.: Found. and appl. B.,* 1983. Vol. of abstr. P. 27.
515. *Sorkin L. S., Morrow T. J., Casey K. L.* Spinal cord unit activity: behaviorally related excitability changes in the awake cat // *Pain.* 1981. Vol. 10, suppl. 1. P. 128.
516. *Spinelli D. N.* Neural correlates of visual experience in single units of cats visual and somatosensory cortex // *Frontiers in visual science.* N. Y.; B.: Springer, 1978. P. 674—688.
517. *Spinelli D. N., Pribram K. H., Weingarten M.* Centrifugal optic nerve response evoked by auditory and somatic stimulation // *Exp. Neurol.* 1965. Vol. 12, N 3. P. 303—319.
518. *Spinelli D. N., Weingarten M.* Afferent and efferent activity in single units of the cat's optic nerve // *Ibid.* 1966. Vol. 15, N 3. P. 347—362.
519. *Stein D. G., Finger S., Hart T.* Brain damage and recovery: problems and perspectives // *Behav. and Neurol. Biol.* 1983. Vol. 37, N 2. P. 185—222.
520. *Strauss E., Kosaka B., Waada J.* The neurobiological basis of lateralized cerebral function: A review // *Hum. Neurobiol.* 1983. Vol. 2, N 3. P. 115—127.
521. *Stubbs D. F.* What the eye tells the hand // *J. Mot. Behav.* 1976. Vol. 8, N 1. P. 43—58.
522. *Sumi T.* Some properties of cortically evoked swallowing and chewing in rabbits // *Brain Res.* 1969. Vol. 15, N 1. P. 107—120.
523. *Taylor A., Cody F. W. J.* Jaw muscle spindle activity in the cat during normal movements of eating and drinking // *Ibid.* 1974. Vol. 71, N 2/3. P. 523—530.
524. *Taylor A., Davey M. D.* Behaviour of jaw muscle stretch receptors during active and passive movements in the cat // *Nature.* 1968. Vol. 220, N 5164. P. 301—302.
525. *Terzuolo C. A., Adey W. R.* Sensorimotor cortical activities // *Handbook of physiology. Neurophysiology.* Wash. (D. C.): Amer. Physiol. Soc., 1960. Vol. 2. P. 797—833.
526. *Teyler T., Shaw C., Thompson R. F.* Unit responses to moving visual stimuli in the motor cortex of the cat // *Science.* 1972. Vol. 176, N 4036. P. 811—813.

527. *Thezton A. J., Hiemae K. M., Crompton A. W.* Food consistency and bite size as regulators of jaw movement during feeding in the cat // *J. Neurophysiol.* 1980. Vol. 44, N 3. P. 456—474.
528. *Thomson L. C.* The localization of function in the rabbit retina // *J. Physiol.* (Gr. Brit.). 1953. Vol. 119, N 2/3. P. 191—209.
529. *Thorpe N. H.* Learning and instinct in animals. Cambridge. (Mass.): Harvard Univ. press, 1956.
530. *Thorpe S. J., Maddison S., Rolls E.* Single unit activity in the orbitofrontal cortex of behaving monkey // *Neurosci. Lett.* 1979. Vol. 13, supp. 3. P. 77.
531. *Tinbergen N.* The hierarchical organization of nervous mechanisms underlying instinctive behaviour // *Physiological mechanisms in animal behavior.* Cambridge: Univ. press, 1950. P. 305—312.
532. *Tinbergen N.* The study of instinct. Oxford: Univ. press, 1955.
533. *Tolman E. C.* Purposive behaviour in animals and men. N. Y.; L., 1932.
534. *Tomko D. L., Barbaro N. M.* Effect of body tilt on receptive field orientation of simple visual cortical neurons in unanaesthetized cats // *Exp. Brain Res.* 1981. Vol. 43, N 3/4. P. 309—314.
535. *Travis R. P., Sparks D. L.* Changes in unit activity during stimuli associated with food and shock reinforcement // *Physiol. and Behav.* 1967. Vol. 2, N 2. P. 171—177.
536. *Turvey M. T.* Preliminaries to a theory of action with reference to a vision // *Perceiving, acting and knowing.* Hillsdale: Erlbaum, 1977. P. 67—82.
537. *Vallbo A. B., Hagbarth K.-E.* Activity from skin mechanoreceptors recorded percutaneously in awake human subjects // *Exp. Neurol.* 1968. Vol. 21, N 3. P. 270—289.
538. *Vanderwolf C. H.* The role of the cerebral cortex and ascending activating systems in the control of behavior // *Handbook of behavioral neurobiology.* N. Y.; L.: Acad. press, 1983. Vol. 6. P. 67—104.
539. *Volokhov A. A.* Ontogenetic development of higher nervous activity in animals // *Developmental neurobiology.* Springfield: Thomas, 1970. P. 581—610.
540. *Vrensen G.* Postnatal development of synapses in the visual cortex of rabbits // *Neurosci. Lett.* 1978. Suppl. 1. P. 396.
541. *Walker A. E.* Stimulation and ablation: Their role in the history of cerebral physiology // *J. Neurophysiol.* 1957. Vol. 20, N 4. P. 435—449.
542. *Wall P. D.* The laminar organization of dorsal horn and effects of descending impulses // *J. Physiol.* (Gr. Brit.). 1967. Vol. 188, N 3. P. 403—423.
543. *Wall P. D., Freeman J., Major D.* Dorsal horn cells in spinal and freely moving rats // *Exp. Neurol.* 1967. Vol. 19, N 4. P. 519—531.
544. *Ware C. B., Casagrande V. A., Diamond I. T.* Does the acuity of the tree shrew suffer from removal of striate cortex? // *Brain Behav. and Evol.* 1972. Vol. 5, N 1. P. 18—29.
545. *Watanabe M.* Prefrontal unit activity during delayed conditional discriminations in the monkey // *Brain Res.* 1981. Vol. 225, N 1. P. 51—65.
546. *Wei J. Y., Marczynski T. J.* Pulvinar and lateral geniculate neuronal activity in the cat during operantly conditioned appetitive behavior // *Ibid.* 1979. Vol. 166, N 1. P. 9—25.
547. *Weimer W. B.* A conceptual framework for cognitive psychology: motor theories of the mind // *Perceiving, acting and knowing.* Lawrence: Erlbaum, 1977. P. 267—311.
548. *Weingarten M., Spinelli D.* Retinal receptive field changes produced by auditory and somatic stimulation // *Exp. Neurol.* 1966. Vol. 15, N 3. P. 363—373.
549. *Weisendanger M.* The pyramidal tract // *Handbook of behavioral neurology.* N. Y.; L.: Plenum press, 1981. Vol. 5: Motor coordination. P. 401—491.
550. *Weiskrantz L.* Varieties of residual experience // *Quart. J. Exp. Psychol.* 1980. Vol. 32, N 3. P. 365—386.
551. *Weiss P.* Self-differentiation of the basic patterns of coordination // *Comp. Psychol. Monogr.* 1941. Vol. 17, N 4. P. 1—96.
552. *Whyte L. L.* Structural hierarchies: a challenging class of physical and biological problems // *Hierarchical structures.* N. Y.: Elsevier, 1969. P. 3—16.
553. *Whyte L. L., Wilson A. G., Wilson D.* Preface // *Ibid.* P. vii-vii.
554. *Wilson D.* Form of hierarchy: A selected bibliography // *Ibid.* P. 3—16.
555. *Wise S. P., Evarts E. V.* The role of cerebral cortex in movement // *Trends Neurosci.* 1981. Vol. 4, N 2. P. 297—300.
556. *Witkovsky P.* Peripheral mechanisms of vision // *Annu. Rev. Physiol.* 1971. Vol. 3. P. 257—280.
557. *Wong Y. C., Kwan H. C., Mackay W. A., Murphy J. T.* Participation of precentral neurons in somatically and visually triggered movements in primates // *Brain Res.* 1982. Vol. 247, N 1. P. 49—56.
558. *Woolsey C. N.* Organization of somatic sensory and motor areas of the cerebral cortex // *Biological and biochemical bases of behavior.* Madison: Univ. Wis. press, 1958. P. 63—81.
559. *Wright L.* Functions // *Philos. Rev.* 1973. Vol. 82, N 2. P. 139—168.
560. *Yinon U.* On the question of neuronal plasticity in the mature visual cortex // *Arch. ital. biol.* 1978. Vol. 116, N 3/4. P. 324—329.
561. *Yossii N., Ogura N.* Studies on the unit discharge of brain stem reticular formation in the cat // *Med. J. Osaka Univ.* 1960. Vol. 11, N 1. P. 11—17.
562. *Yumiya H., Larsen K. D., Asanuma H.* Motor readjustment and input—output relationship of motor cortex following cross-connection of forearm muscles in cats // *Brain Res.* 1979. Vol. 177, N 3. P. 566—570.
563. *Zielgänsberger N., Hezz A.* Changes of cutaneous receptive fields of spinocervical-tract neurones and other dorsal horn neurones by microelectrophoretic administered amino acids // *Exp. Brain Res.* 1971. Vol. 13, N 2. P. 111—126.
564. *Zubec J. P.* Studies in somesthesia. 1. Role of the somesthetic cortex in roughness discrimination in the rat // *J. Comp. Physiol.* 1951. Vol. 44, N 2. P. 339—353.
565. *Zuidam I., Collewyn H.* Vergence eye movements of the rabbit in visuomotor behavior // *Vision Res.* 1979. Vol. 19, N 2. P. 185—194.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава первая	
Общемозговое и специфическое в функционировании отдельных областей мозга и системная специализация нейронов	8
1.1. Исследование отдельных областей мозга методами разрушения, стимуляции и функционального выключения	10
1.2. Исследование отдельных областей мозга методом регистрации активности нейронов	18
1.3. Общемозговое и специфическое в функционировании отдельных областей мозга: феномены и трактовки	24
1.4. Исследование активности нейронов в поведении и их системной специализации как путь решения проблемы различия роли отдельных областей мозга в обеспечении поведения	28
1.5. Иерархия систем	30
Глава вторая	
Активность центральных и периферических нейронов в поведенческом акте и его иерархическая организация	40
2.1. Иерархическая организация систем в поведенческом акте захвата пищи	40
2.2. Активации центральных и периферических нейронов в поведенческом акте захвата пищи как показатель реализации систем разного иерархического уровня	45
Глава третья	
Активность центральных корковых нейронов при изменении среды, движений и цели поведения	64
Глава четвертая	
Активность нейронов сенсорных областей коры и механорецепторов при стимуляции их рецептивных полей в различных поведенческих актах	78
4.1. Активность нейронов соматосенсорной и зрительной областей коры при тестировании рецептивных полей и во время реализации пищедобывательного поведения	78
4.2. Влияние задачи на ответы кожных механорецепторов человека	90
Глава пятая	
Активность корковых нейронов и ганглиозных клеток сетчатки при достижении цели поведения в различной среде	101
5.1. Активность нейронов зрительной и моторной областей коры мозга при осуществлении поведенческого акта захвата пищи в условиях контакта со «зрительной частью» среды и при его исключении	101
5.2. Активность ганглиозных клеток сетчатки при осуществлении сложного пищедобывательного поведения в условиях контакта со зрительной средой и при его исключении	114

Глава шестая

Активность нейронов моторной и зрительной областей коры при изменении двигательных характеристик поведенческого акта	130
--	-----

Глава седьмая

Активность нейронов моторной и зрительной областей коры при изменении цели и постоянстве двигательных характеристик поведения	142
---	-----

Глава восьмая

Сопоставление специализации центральных и периферических нейронов. Исторический подход	152
8.1. Специализация нейронов зрительной и моторной областей коры	152
8.2. Специализация центральных и периферических нейронов и межсистемные отношения в поведенческом акте	172
8.3. Специализация нейронов в филогенезе	174
Заключение	179
Литература	183

Научное издание

Александров Юрий Иосифович
**ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ
ЗНАЧЕНИЕ
активности
центральных и периферических
нейронов в поведении**

Утверждено к печати
Институтом психологии АН СССР

Редактор Т. В. Саркитова

Художник Б. К. Шаповалов

Художественный редактор И. Д. Богачев

Технические редакторы В. В. Тарасова, Е. Ф. Альберт

Корректор Т. И. Чернышова

ИБ № 38102

Сдано в набор 28.02.89

Подписано к печати 20.06.89

А-03904. Формат 60×90¹/₁₆

Бумага офсетная № 1

Гарнитура обыкновенная. Фотонабор

Печать офсетная

Усл. печ. л. 13. Усл. кр. отт. 13. Уч.-изд. л. 15,7

Тираж 2700 экз. Тип. зак. 1356

Цена 2 р. 40 к.

Ордена Трудового Красного Знамени
издательство «Наука»
117864, ГСП-7, Москва, В-485,
Профсоюзная ул., 90

Ордена Трудового Красного Знамени
Первая типография издательства «Наука»
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12