

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

О ДЕТЕРМИНАЦИИ АКТИВНОСТИ НЕЙРОНОВ
МОТОРНОЙ КОРЫ В ПОВЕДЕНИИ¹

*Александров Ю. И., Гринченко Ю. В., Швырков В. Б.,
Ярвилехто Т., Самс М.*

Основные представления о нейрофизиологических механизмах поведения сформировались в рамках рефлекторного подхода, согласно которому поведение представляет собой реакции организма на внешние стимулы, причем любая реакция является следствием поэтапно осуществляющихся сенсорных («кодирование информации», «восприятие стимула» и т. д.), интегративных («перекодирование», «ассоциативные процессы» и т. п.) и моторных процессов («центральная команда», «программа» и т. п.). Этот подход предполагает, что сенсорные процессы должны быть локализованы в сенсорных структурах, интегративные — в интегративных и моторные — в моторных.

В соответствии с этими представлениями активность нейронов, например, сенсорных структур сопоставляется с параметрами стимулов [8, 21, 31, 37, 41 и др.], моторных структур — с биомеханическими характеристиками движений [18, 19, 22, 24, 29, 38 и др.], а мотивационных структур — с уровнем и качеством мотивации [13, 32, 40 и др.] и т. д. Получаемые в таких исследованиях данные как будто подтверждают представления о локализации функций, сформированные на основе экспериментов с экстирпацией или раздражением отдельных структур; однако сходные данные получаются и при исследовании сенсорных функций в моторных структурах или моторных функций в сенсорных. Так, например, у нейронов моторной коры обнаружены дирекционально чувствительные зрительные «рецептивные поля» [20, 39], а нейроны зрительной коры демонстрируют связь с движениями [34] или с ЭМГ-активностью шейных мышц [12]. Более того, для некоторых структур, в которых активность нейронов сопоставлялась с разными функциями, обнаруживается связь со всеми этими функциями. Так, нейроны гиппокампа и «реагируют на стимулы» разной модальности [2], и дают активации, сопоставимые с движением [16], и являются специальными «place units», на которых могут быть представлены «когнитивные карты» среды [23]; нейроны ретикулярной формации оказываются связанными с движениями глаз, ушей, мелкими движениями тела, локомоцией, обонянием, слухом, зрением, дыханием, страхом, болью, привыканием и т. д., причем связь с совершенно различными функциями может быть продемонстрирована в одних и тех же стереотаксических координатах [35, 36]. Аналогичная ситуация складывается и при изучении базальных ганглиев [25] и других структур.

¹ Работа выполнена в лаборатории нейрофизиологии функциональных систем Института психологии АН СССР.

В свете этих фактов становится очевидным, что результаты аналитического изучения функций той или иной структуры путем сопоставления активности нейронов со стимулами или реакциями создают лишь иллюзию подтверждения концепции локализации функций, поскольку эти результаты оказываются уже заданными самой методикой.

Согласно теории функциональной системы [1], поведение рассматривается не как реакции на внешние стимулы, а как целенаправленная активность, детерминированная «опережающим отражением действительности», причем в основе поведения лежат качественно специфические общемозговые системные процессы, объединяющие (для достижения определенной цели) одновременно протекающую активность и физиологические функции элементов самой различной анатомической принадлежности. Активность нейронов детерминирована вовлечением их в ту или иную систему, извлекаемую из памяти в соответствующем поведении, и, следовательно, должна сопоставляться с реализацией определенных систем, составляющих структуру памяти организма. С этих позиций более оправданной является постановка не проблемы локализации «функций», а проблем системной принадлежности нейронов различных структур и топографии элементов, принадлежащих разным системам.

Для установления «таксономии функциональных систем» предстоит еще большая работа, однако очевидно, что в структуре памяти отражаются структура потребностей организма, структура его двигательных возможностей и структура среды, установленная с помощью двигательной активности, когда-либо использованной для удовлетворения определенных потребностей.

В связи с этим данные, полученные в рамках аналитического подхода, можно было бы интерпретировать как аргумент в пользу предположения, что различные аспекты структуры памяти, т. е. структура двигательной активности, среды и целей поведения, могут быть представлены в различных областях мозга. В пользу этого предположения говорят как будто и данные О'Кифа [23] о локализации «нейронов места» только в гиппокампе, и данные Роллса [32] о зависимости от мотивации активности нейронов гипоталамуса и независимости — нейронов зрительной коры и т. д.

В противоречии же с этими данными находятся результаты исследований Маунткастла [27], обнаружившего в париетальной коре обезьян самые разные типы нейронов, причем зависимые как от мотивации, так и от «экстраперсонального» пространства. По Маунткастлу, например, «париетальная кора является существенной частью широко распространенной мозговой системы, которая создает и поддерживает нейрональный образ формы тела, положения тела в ближайшем окружающем пространстве, связи частей тела друг с другом и с полем тяготения, направление взора и зрительного внимания»; этот образ одновременно связан с «потребностями и интересами» и «время от времени генерирует команды для действий» [27, с. 37]. Существуют также данные о связи активности нейронов, например, префронтальной коры [28] или гиппокампа [30] с конкретными элементами поведения, в которых разные аспекты не могут быть разделены.

Исследования, проведенные с позиций теории функциональной системы, показали, что как в зрительной [3, 14, 34], так и в моторной областях коры [7, 15, 34], а также в ретикулярной формации [15, 33], гиппокампе [4] и в обонятельной луковице [6] активации части нейронов связаны с реализацией определенных систем, выделяемых по критерию достигаемых целей — результатов. Часть клеток при этом активировалась в соответствии с определенными движениями, которые рассматривались как «субсистемы» поведенческих актов с результатами в виде определенного соотношения частей тела [7, 15]. Хотя в этих экспериментах системоспецифичность активаций устанавливалась не только по по-

стоянству их связи с определенным будущим событием, но и на основании их независимости от текущей информации из среды и от конкретных движений или сокращения конкретных мышц, остается возможность наличия в исследованных структурах и других типов клеток, так как специального анализа связи активаций всех нейронов со средой и с движениями сделано не было.

Задачей настоящего исследования было сопоставление активности нейронов моторной коры кролика одновременно со всеми тремя аспектами функционирования систем: с изменениями среды, движениями и целями — с тем, чтобы попытаться выяснить возможную специфичность нейронов моторной коры относительно этих аспектов.

МЕТОДИКА

В экспериментах использована описанная ранее [3] модель циклического пищедобывательного поведения в несколько измененном варианте. Опыты проводились на кроликах в условиях свободного поведения в клетке, оборудованной двумя педалями и двумя автоматически подающимися кормушками (рис. 1). Педали (4, 5) располагались у задней стенки в правом и левом углах; у передней стенки в правом и левом углах находились кормушки (1, 6). При нажатии левой педали подавалась левая кормушка, правой — правая. Подача кормушек сопровождалась звуком. Кроликов обучали нажимать на педаль и получать пищу из соответствующей кормушки. Процесс обучения занимал, как правило, 1—2 недели для разных кроликов. Вначале животные обучались получать пищу из автоматически подаваемых левой и правой кормушек. На втором этапе различными способами (помещение пищи на педаль, в педальный угол, смазывание педали морковным или капустным соком) привлекали кролика к одной из педалей и обучали нажимать на нее для

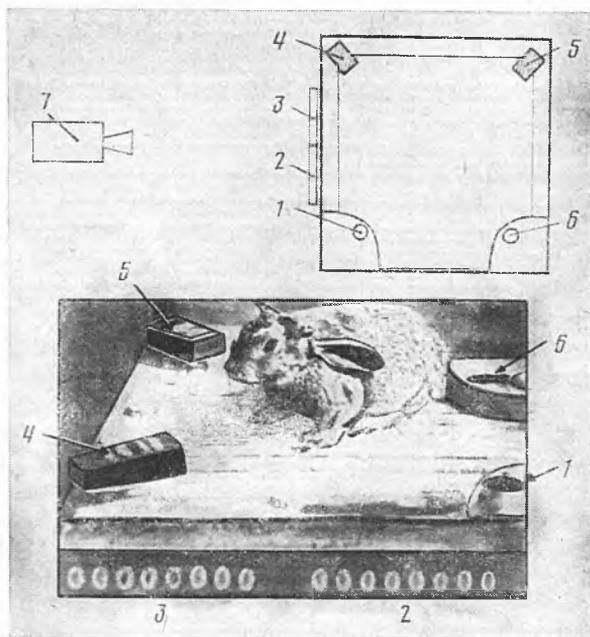


Рис. 1. Схема экспериментальной установки. Сверху справа — схема оборудования экспериментальной клетки (60×60): 1 — левая кормушка, 2 — цифровой индикатор таймера, 3 — цифровой индикатор счетчика импульсов нейрона, 4 — левая педаль, 5 — правая педаль, 6 — правая кормушка; слева: 7 — телекамера. Внизу — фотография кролика в экспериментальной клетке

получения пищи. На третьем этапе тем же способом привлекали внимание животного к другой педали. Процедура обучения заканчивалась после того, как животное научалось переходить от неэффективной к эффективной педали.

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, эффективной делалась другая педаль. Кролик еще 2—3 раза нажимал на неэффективную педаль и проверял кормушку, затем развивалось поисковое поведение, во время которого кролик обследовал педали и кормушки в различной последовательности и в конце концов нажимал эффективную педаль и получал пищу. После этого поведение быстро снова становилось циклическим.

Пищедобывательное поведение разных кроликов имело некоторые отличия, однако у всех кроликов 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, при появлении звука подачи кормушки поворот головы и подход к кормушке, наклон головы и 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 позволяло в соответствии с задачей исследования сопоставлять активность нейронов при достижении животным сходных целей в различной среде и с использованием различных движений, при использовании одного и того же движения для достижения различных целей в разной среде и при использовании разных движений для достижения разных целей в той же среде.

Активность нейронов моторной области коры (L — 3—5; A — 3—4 по атласу [26]) отводили стеклянными микроэлектродами со стекловолочном, заполненными 2,5 М раствором KCl; диаметр кончика электрода 1—3 мкм. Продвижение микроэлектрода осуществлялось с помощью модифицированного микроманипулятора Ю. В. Гринченко и В. Б. Швыркова [5]. С помощью фотозлектрических датчиков регистрировались поведенческие отметки: нажатие на правую и левую педали и опускание морды в правую и левую кормушки. Для более точного определения момента захвата пищи регистрировали электрическую активность собственно жевательной мышцы [15].

Импульсная активность и поведенческие отметки записывались на 7-канальном магнитографе НО-46 и после эксперимента воспроизводились на бумагу с редуцией скорости в 10 раз. Параллельно велась видеозапись поведения животного на видеоманитофон «Электроника-509». При воспроизведении видеозаписи поведение животного сопоставлялось с импульсной активностью нейрона, записанной на звуковой канал видеоманитофона. Внизу кадра помещали два счетчика, один из которых запускался спайками регистрируемого нейрона (рис. 1—2), а другой (рис. 1—3) — от генератора прямоугольных импульсов с частотой 50 Гц и отмечал время; эти импульсы записывались также на магнитную ленту магнитографа НО-46, что позволяло сопоставлять видеозаписи поведения с соответствующими отрезками записи нейрональной активности на бумаге. Эксперименты проведены на пяти кроликах.

Из 107 зарегистрированных нейронов проанализирована активность 82 клеток, наблюдавшихся в течение двух и более смен эффективной педали.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Активность многих корковых нейронов была весьма вариативна, особенно в нестандартном поисковом поведении и при ошибках, когда кролик недостаточно нажимал на педаль, но тем не менее направлялся к



Рис. 2. Активация нейрона, появляющаяся при подходе к левой педали и ее нажатии: I — два пищедобывательных цикла в левой половине клетки; II — два пищедобывательных цикла в правой половине клетки; III — поисковое поведение кролика в правой (две попытки) и левой (две попытки) половинах клетки. На этом и следующих рисунках верхний канал — записи нейронограммы, второй — отметки нажатия на левую педаль (отклонение вверх) и опускания морды в левую кормушку (отклонение вниз), третий — отметка нажатия на правую педаль (отклонение вверх) и опускания морды в правую кормушку (отклонение вниз). Отметка времени 500 мс

пустой кормушке. В настоящей работе анализировались только те нейроны, которые давали активации, т. е. появление или выраженное учащение импульсации на определенном этапе поведения в 100% случаев. Таких нейронов оказалось 49.

Поскольку любой этап поведения осуществлялся только в каких-либо местах экспериментальной клетки, для ограниченного числа целей и с помощью не слишком разнообразных движений, то специфическая связь какой-либо активации с одним из этих аспектов поведения могла быть установлена фактически только по независимости ее от двух других. В тех случаях, когда не удавалось разделить эти аспекты в стандартном поведении, приходилось использовать дополнительные тесты. Поэтому приводимое ниже разделение нейронов на группы в действительности является несколько условным.

С учетом этих оговорок 33 нейрона могли быть классифицированы как «нейроны целей». Один из них активировался при повороте головы от любой кормушки к любой педали, т. е. в одном случае налево, в другом — направо и, естественно, в разной среде; целью и результатом этого акта можно считать визуальный контакт с любой педалью. Три нейрона давали активации при подходе кролика к любой педали, т. е. также при разных движениях и в разной среде, но в связи с одним и тем же результатом, по-видимому, тактильным контактом с любой педалью. Один активировался при нажатии на обе педали, и один — только на левую педаль. Событием, прекращавшим активность первого, был звук подачи любой кормушки, второго — только левой.

На рис. 2 представлены нейрон, который давал активацию только при нажатии на левую педаль. Эта активация не могла быть связана с движением нажатия самим по себе, так как такое же нажатие и той же лапой осуществлялось и в правом цикле, где активация полностью отсутствовала; но без учета результата нажатия этот нейрон мог быть классифицирован и как «нейрон места» в соответствии с определением О'Кифа [23], так как его активация наблюдалась только в левом педальном углу. Только специальный анализ видеозаписи и сопоставление ее с записью активности на бумаге показали, что активность данного нейрона предшествовала именно появлению звука кормушки и после появления звука прекращалась, несмотря на то что животное продолжало еще некоторое время находиться в левом педальном углу (рис. 3, I). В поисковом поведении, когда обе педали делались неэффективными, активации при нажатии на неэффективную левую педаль про-

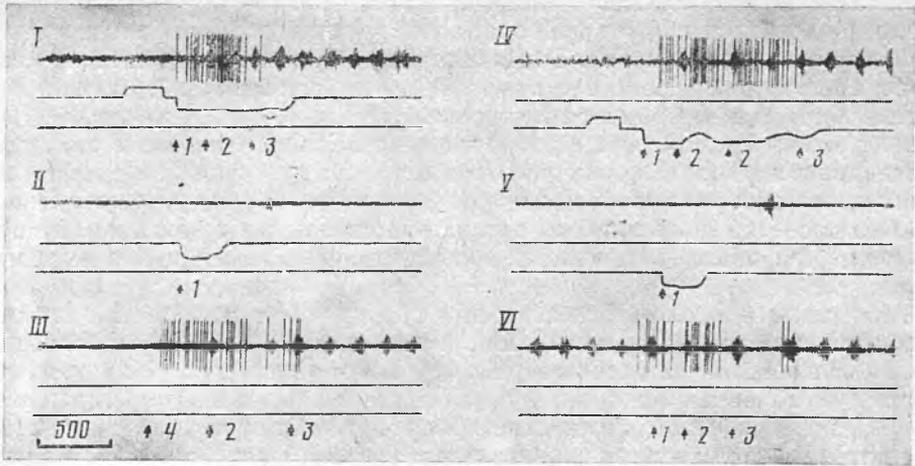


Рис. 3. Активация нейрона, появляющаяся при захвате пищи в различной среде и при использовании разнообразных движений. Пищедобывательный цикл в левой (I) и правой (IV) половинах клетки; проверочное опускание морды в левую (II) и правую (V) кормушку; захват пищи, подаваемой экспериментатором с руки сверху (III); VI — захват пищи с пола экспериментальной клетки. Отметка времени — 500 мс. Каналы записи на I—VI как на рис. 2. На записях цифры со стрелками обозначают отдельные моменты поведения, выделенные при сопоставлении видео- и бумажной записи. 1 — наклон головы к пище, 2 — захват пищи зубами, 3 — начало регулярного жевания, 4 — подъем головы за пищей

должались в течение всего времени нахождения лапы на педали и прекращались лишь при повороте к кормушке (см. рис. 3, III).

На отрезке цикла после нажатия на педаль 19 нейронов давали активации только при одной форме активности животного и восемь — в течение нескольких актов. Один нейрон активировался при подходе и наклоне в обе кормушки; один — при подходе, наклоне, захвате пищи зубами и ее грызении; три — при наклоне, захвате, грызении пищи; один из них и при ее жевании; один — при наклоне и захвате пищи; два — только при наклоне в кормушки; 11 — только при захвате пищи зубами; два — при захвате, грызении и жевании; один — только при грызении пищи и пять — только при ее жевании.

Все эти нейроны, очевидно, были связаны с элементами поведения в целом, однако дополнительный анализ позволил выявить их связь с тем или иным результатом. На основании однотипности активаций как в правом, так и в левом циклах вывод о независимости от среды и движений может быть сделан только относительно активаций, связанных с подходами к кормушкам, так как наклон, захват, грызение и жевание достаточно стереотипны в обоих циклах. Проверкой отсутствия связей активаций при наклоне и захвате пищи со специфическими движениями и средой 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 подавали сверху, чтобы животное совершало движение, оппонентное наклону головы в стандартном поведении, — поднимание головы вверх, либо подносили прямо ко рту животного, чтобы минимизировать движения, совершаемые при приближении к пище и ее захвате; кроме того, кусок пищи помещали на полу клетки в разных ее участках. Во всех перечисленных ситуациях, несмотря на совершенно различный двигательный состав и среду, нейроны данной подгруппы активировались так же, как и в стандартном поведении, в актах приближения ротового отверстия к пище и ее захвата. С другой стороны, при наклонах головы, связанных, например, с обнюхиванием пола и с проверкой пу-

стных кормушек в поисковом поведении, активации отсутствовали. На рис. 3 представлен пример нейрона, активирующегося при захвате пищи в обеих кормушках (I, IV). Эта активация также наблюдалась при захвате пищи с руки (III) и с пола (IV). При проверочных наклонах в пустые кормушки нейрон не активировался (II, V).

Акт захвата пищи осуществляется в постоянных условиях, т. е. при определенном расположении ротового отверстия и пищи [15]; для грызения и жевания учет «внешней среды», вероятно, вообще не имеет смысла. Что касается движений, то активации, связанные с захватом, не появлялись при движениях нижней челюсти во время жевания и вылизывания.

Активации нейронов, отнесенных в группу «нейронов цели», наблюдавшиеся при грызении и жевании пищи, также нельзя было связать со специфическими движениями нижней челюсти, так как у них отсутствовала ритмическая связь с открыванием и закрыванием рта (нейроны, имеющие такую связь, были отнесены в другую группу, см. ниже).

Этот анализ позволяет связать активации, возникающие при подходе к кормушкам, с результатом в виде контакта с любой кормушкой; активации при наклонах в кормушку — с достижением результата в виде контакта с пищей (обонятельного и тактильного); активации, появляющиеся при захвате пищи, имеют своим результатом контакт пищи с зубами или «пища во рту», а активации во время грызения и жевания связаны с подготовкой пищи к глотанию.

В связи с особенностями строения челюстного аппарата грызунов и зайцеобразных (вынесенные и противопоставленные пары верхних и нижних резцов, отделенные от коренных зубов диастемой), эти животные вначале измельчают пищу резцами, а затем переносят ее на коренные зубы, которыми пища доводится до кашицеобразного состояния и проглатывается [17]. Поэтому активации при грызении, прекращающиеся в начале регулярного жевания, могут быть связаны с достижением необходимого для начала жевания размера кусков пищи, а активации при жевании, прекращающиеся на разных этапах регулярного жевания, — с результатом «кашицеобразной консистенции» пищи, необходимой для последующего глотания. (Кролик глотает несколько раз на протяжении регулярного жевания. Жевательный цикл при этом не прерывается, так как глотательное движение подстраивается к открыванию рта, имеющему место в каждом жевательном цикле [17].)

Часть активаций тех восьми нейронов, которые были активны в нескольких актах, может быть отнесена к «предваряющим» [34]. Но наличие таких активаций может говорить и о функционировании систем, которые не могли быть учтены при наших методах регистрации активности животного (например, sniffing при подходе и наклоне в кормушку [6]). Тем не менее все эти активации прекращались при достижении того или иного из учитываемых нами результатов.

Таким образом, активации рассмотренной группы из 33 клеток наблюдались перед достижением определенных результатов и соответствовали реализациям соответствующих систем, приводящих к достижению этих результатов.

В группу «нейронов движения» было отнесено 13 клеток, активации которых были связаны с определенными движениями кролика. Активации у трех из них возникали при любом движении животного и пропадали в покое, два нейрона были постоянно активны при поддержании головы в горизонтальном положении; при опускании головы в любом месте и с любой целью наблюдалось торможение активности. Один нейрон активировался при правых и левых поворотах в горизонтальной плоскости, три нейрона — только при правых поворотах и один — только при левых. Один нейрон активировался только при определенном спо-

собе движения левой лапы и два — в ритме жевания кролика в соответствии с движениями нижней челюсти.

Все эти активации возникали вне зависимости от того, в каком месте клетки и для какой «внешней» цели совершалось данное движение. Они наблюдались в связи с соответствующими движениями как в стандартном, так и в поисковом ориентировочно-исследовательском поведении и даже в оборонительном поведении при отступлении кролика от «преследуемого» его незнакомого объекта, находящегося в руке экспериментатора.

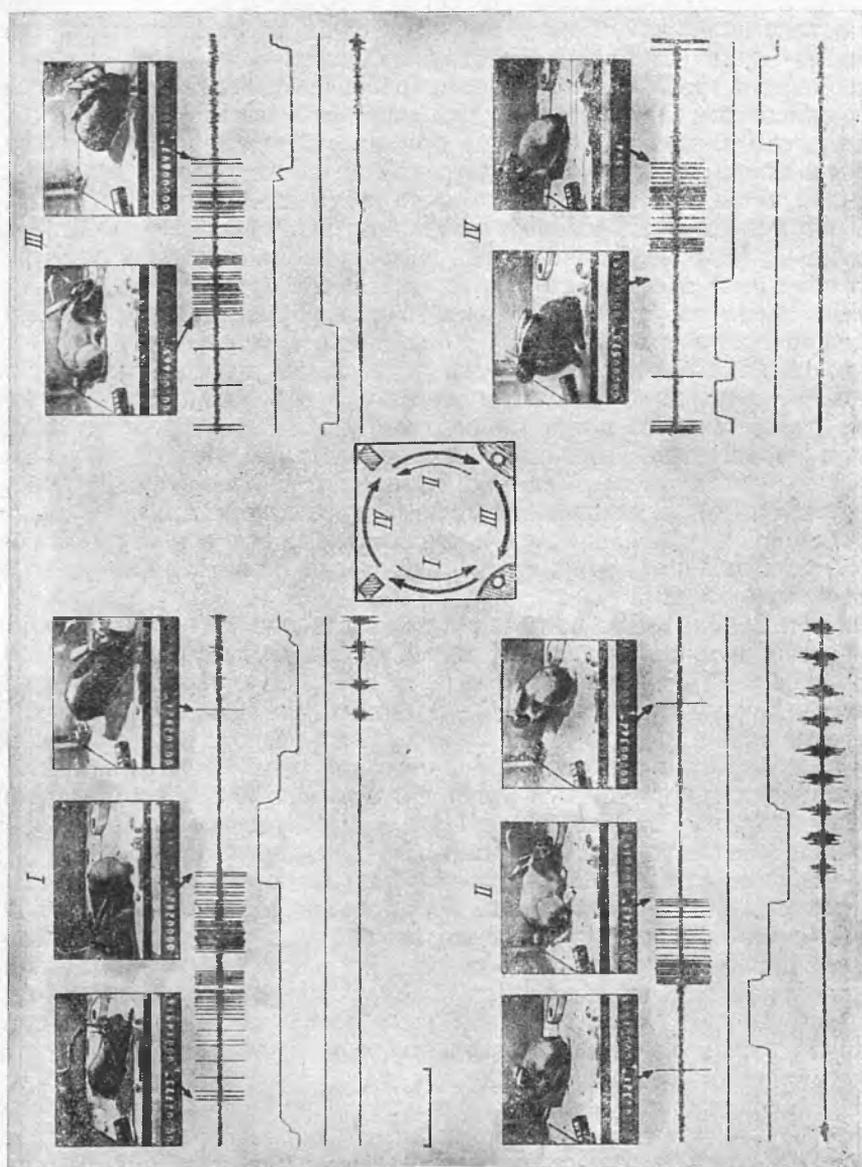
На рис. 4 представлен пример нейрона правого движения. На нейрограмме I показана активация при правом повороте от кормушки к педали в левом цикле, на II — при правом повороте от педали к кормушке в правом цикле. В поисковом поведении нейрон также активировался при правых поворотах и переходах: III — от правой кормушки к левой и IV — от левой педали к правой. При левых поворотах и переходах (см. I и II) активность отсутствовала. Активации данной группы клеток, таким образом, феноменологически определялись только одним условием — наличием определенного движения.

Активность трех нейронов феноменологически соответствовала свойствам, описанным О'Кифом [23] для «нейронов места» гиппокампа. Активации этих клеток наблюдались при нахождении животного в определенном месте клетки и прекращались при выходе его из этого места. Описывая свойства, которыми должна обладать активность нейрона, чтобы он мог быть классифицирован как «нейрон места», О'Киф [23] подчеркивает, что большинство нейронов гиппокампа имеет одно предпочитаемое поле в среде, но некоторые клетки могли иметь не одно, а два или более предпочитаемых полей в данной среде. Все три «нейрона места», обнаруженные нами в моторной коре, были именно такими: один из них активировался в обоих кормушечных углах, два других — во всех четырех углах (и в кормушечных, и в педальных). Активностью этих нейронов возникла в конце подхода животного к предпочитаемому месту и продолжалась, иногда с перерывами, все время пребывания животного в этом месте. Наличие активности в предпочитаемом месте не зависело ни от движений, совершаемых животным, ни от конкретных результатов; она выявлялась и в стандартном, и в ориентировочно-исследовательском поведении, и в покое, когда животное без движений сидело в этом месте.

На рис. 5 приведены примеры активности одного из трех нейронов этой группы, активировавшегося во всех четырех углах клетки. Нейрограммы I и II — примеры активности нейрона в левом (I) и правом (II) циклах стандартного поведения. Видно, что активность клетки появляется в конце подхода к правому и левому педальному углу, пропадает при повороте и переходе кролика к кормушкам, вновь возникает в конце подхода к кормушечным углам и исчезает при повороте кролика от кормушки после захвата пищи (I) или продолжается, если животное продолжает жевание пищи, оставаясь в кормушечном углу (II).

При осуществлении нестандартного поведения выявляются те же закономерности. На нейрограмме III представлена активность нейрона в ориентировочно-исследовательском поведении в правом педальном углу: активация возникает в конце подхода к этому месту и продолжается, пока кролик нажимает на педаль и делает стойку на задних лапах — «столбик» с обнюхиванием верхней части этого угла клетки. При ориентировочно-исследовательском поведении в левом педальном углу активация также наблюдается в конце подхода, продолжается при обследовании угла (нажатие не совершается) и прекращается при повороте от педали (IV). Активация наблюдается и при обследовании правого кормушечного угла (кормушка пуста (V)). На нейрограмме VI видна активность при жевании кролика в левом педальном углу и спокойном

Рис. 4. Активация нейронов, появляющаяся при правом повороте и движении к различным объектам — целям и в разной среде. Пшечдобывательный цикл в левой (I) и правой (II) половинах клетки, III — поворот и переход от правой кормушки к левой, IV — поворот и переход от левой педали к правой. В центре рисунка — схема экспериментальной клетки, на которой жирными стрелками обозначены правые перемещения, а тонкими стрелками — левые перемещения, при которых нейрон не активен. Первые три канала записей на I—IV как на рис. 2, 3. Четвертый канал — ЭМГ собственно жевательной мышцы. Отметка времени — 500 мс. На фото зафиксированы отдельные моменты поведения кролика. Стрелки указывают соответствующий момент на бумажной записи



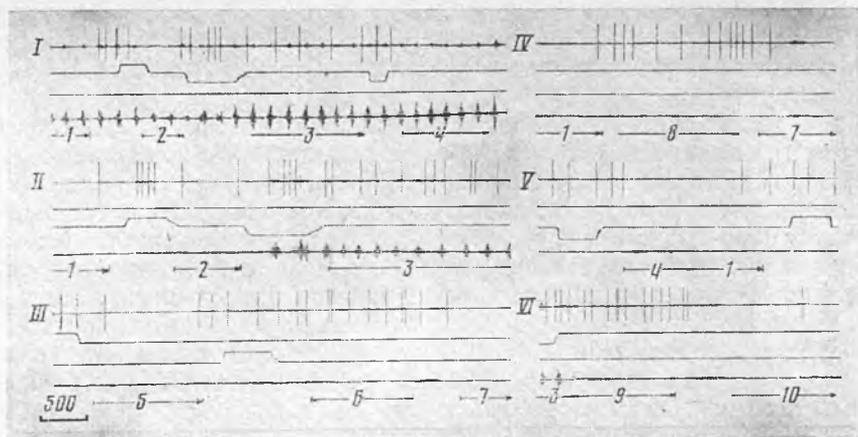


Рис. 5. Активность нейрона, появляющаяся в четырех углах клетки, при использовании различных движений для достижения разных целей. Каналы записи на I—VI как на рис. 4. Отметка времени — 500 мс. Цифры со стрелками обозначают отдельные отрезки поведения, выделенные при сопоставлении видео- и бумажной записи: 1 — подход к педали, 2 — переход от левой к правой педали, 3 — жевание над кормушкой, 4 — отход от кормушки, 5 — переход от левой к правой педали, 6 — обследование правой педали и pedalного угла («столбик»), 7 — отход от педали, 8 — обследование левой педали без нажатия, 9 — спокойное сидение у левой кормушки, 10 — спокойное сидение в центре клетки

сидении в этом месте. При повороте животного от кормушки и развороте к центру клетки активность исчезает.

Важно отметить, что все «пространственные поля» (по терминологии О'Кифа) этих нейронов локализовались в углах, т. е. в тех участках клетки, где животное достигало тех или иных результатов в своем пищедобывательном поведении и которые были объектами исследования в ориентировочном поведении.

Активность оставшихся 33 из 82 нейронов не была постоянно связана с какими-либо регистрируемыми характеристиками стандартного пищедобывательного поведения. Эта группа, однако, оказалась неоднородной. 12 нейронов имели крайне редкую частоту активности — единичные спайки за все время регистрации. 21 клетка разряжалась одиночными спайками или пачками импульсов с периодичностью, не связанной со сменой этапов регистрируемого поведения, причем 10 из них тормозились в акте захвата пищи, 6 нейронов активировались только в ориентировочно-исследовательском поведении.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Таким образом, результаты настоящих экспериментов показали, что в моторной коре кроликов, хотя и в разном количестве, имеются нейроны, активность которых дифференцированно связана либо с достижением отдельных результатов поведения, либо с движениями, либо с нахождением кролика в определенных местах экспериментальной клетки. При этом обнаружилась и разная степень специфичности различных нейронов: среди «нейронов цели» это, например, клетки, дающие активации перед любым или только перед одним звуком кормушки, т. е. при нажатии на обе или только на одну педаль; среди «нейронов движения» — связанные с любым поворотом или только направо; среди «нейронов места» — с двумя или со всеми четырьмя углами экспериментальной клетки. Эти данные можно рассматривать, с одной стороны, как доказательство отсутствия специфической связи активности нейронов моторной коры с одним из аспектов памяти и, следовательно, отсутствия специфической локализации различных аспектов памяти; с другой стороны, они

служат подтверждением предположения о том, что различные аспекты памяти, такие, как «схема тела», «образ среды» и «дерево целей», могут быть различно представлены в активности разных элементов одной и той же структуры.

Хотя реализация любой функциональной системы всегда осуществляется для конкретной цели, в конкретной среде и с помощью конкретных движений, в структуре памяти различные системы могут либо иметь «общие части» в области целей (одна и та же цель достигается разными движениями в разной среде), либо совпадать по движениям (приводящим к разным результатам в разной среде) или по среде (в которой возможно достижение разных целей разными движениями). Поскольку каждая система представлена в мозгу многими нейронами, часть из них оказывается, по-видимому, общей для различных систем. В условиях поведения из памяти одновременно извлекаются многие различные системы, поэтому активность нейронов, одновременно принадлежащих нескольким системам, общим в отношении того или иного аспекта, выглядит как связанная только с одним этим аспектом. По-видимому, выделенные нейроны «места», «цели» или «движения» являются только крайними случаями «перекрытия систем». Само выделение именно этих аспектов связано, вероятно, с тем, что в памяти «дробление» двигательной активности, среды и потребностей имеет некоторые особенности. Так, возможности дробления двигательной активности ограничены анатомически, среда имеет объективные пространственно-временные закономерности, а цели формируются как субъективные образы соотношения двигательной активности и среды, служащего условием удовлетворения потребностей. Судя по нейрональной активности, разные события, например контакты с двумя различными кормушками, оказываются «одной и той же» целью, по-видимому, в силу того, что эти два события являются «одним и тем же» условием получения пищи. Большая «конкретизация» или специализация системы возможна только через дополнительные «дробления» цели с помощью указания специфических параметров среды и движения.

С этой точки зрения различная степень специфичности нейронов во всех аспектах может быть объяснена, вероятно, спецификой «областей перекрытия» различных систем, которым одновременно принадлежит данный нейрон. Например, нейроны, активные в любом пищедобывательном поведении — или при любых горизонтальных движениях, или во всех углах клетки, должны быть общими для большего числа систем, чем нейроны, активные только в одном акте — или только при поворотах направо, или только в кормушечных углах.

Во всяком случае, активность нейронов моторной коры в поведении связана с межсистемными отношениями в структуре памяти и не связана прямо с какими-либо биомеханическими характеристиками конкретных движений. Это позволяет предполагать, что специфическая «двигательная функция» моторной коры, выявляемая при повреждении этой области, может быть связана только со специфическими морфологическими связями ее элементов; функционирование же этих элементов и организация их активности подчиняются системным закономерностям. Специфичность же элементов моторной коры в системном аспекте может быть выявлена при сопоставлении их системной принадлежности с системной принадлежностью элементов других структур мозга.

ВЫВОДЫ

1. В условиях пищедобывательного поведения в моторной коре кролика могут быть выделены нейроны, активные как при осуществлении определенных движений («нейроны движения»), так и в определенной

среде («place cells») и при достижении определенных результатов («целеспецифические нейроны»).

2. Все эти виды активаций связаны с реализацией извлекаемых из памяти функциональных систем различного уровня «общности» и специализации.

3. Специфика «двигательной функции» моторной коры может быть связана только со спецификой морфологических связей ее элементов, детерминация активности этих элементов подчинена общесистемным закономерностям.

Авторы благодарят М. Д. Петропавловского за помощь в проведении фоторабот.

ЛИТЕРАТУРА

1. Анохин П. К. Философские аспекты теории функциональной системы. М., 1978.
2. Виноградова О. С. Гиппокамп и память. М., 1975.
3. Гринченко Ю. В. Нейрофизиологические механизмы смены отдельных актов в сложном поведении.— В кн.: Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М., 1979, с. 19—71.
4. Гринченко Ю. В., Швырков В. Б., Рейман К. Организация активности нейронов гиппокампа в пищедобывательном поведении.— В кн.: Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М., 1979, с. 84—91.
5. Гринченко Ю. В., Швырков В. Б. Простой микроманипулятор для исследования нейрональной активности у кроликов в свободном поведении.— ЖВНД, 1974, т. 24, вып. 4, с. 870—874.
6. Карпов А. П. Системная организация активности нейронов обонятельной луковицы.— В кн.: Материалы советско-финского симпозиума по психофизиологии. М., 1982.
7. Пашина А. Х. Нейрофизиологическое изучение исполнительных механизмов поведения.— В кн.: Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М., 1979, с. 146—169.
8. Супин А. Я. Избирательность нейронов зрительной коры кролика к скорости движения стимула.— ЖВНД, 1973, т. 23, вып. 6, с. 1251—1257.
9. Швырков В. Б. Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М., 1978.
10. Швырков В. Б. О единстве физиологического и психического в поведении.— Психол. ж., 1981, т. 2, № 2, с. 19—32.
11. Швырков В. Б. Нейрофизиологическое изучение структуры психики.— В кн.: Материалы советско-финского симпозиума по психофизиологии. М., 1982.
12. Швыркова Н. А. Связь активности нейронов зрительной коры с движениями и зрительной обстановкой.— В кн.: Механизмы деятельности мозга. М., 1979, с. 56—57.
13. Швыркова Н. А., Швырков В. Б. Активность нейронов зрительной коры при пищевом и оборонительном поведении.— Нейрофизиология, 1975, т. 7, № 1, с. 100—105.
14. Шевченко Д. Г. О детерминации активности нейронов зрительной коры в пищедобывательном поведении.— В кн.: Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М., 1979, с. 92—100.
15. Aleksandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V. Hierarchical organization of physiological subsystems in elementary food-acquisition behaviour.— In: Neural mechanisms of goal-directed behaviour and learning/Eds Thompson R. F., Hicks L. H., Shvyrkov V. B. Acad. Press, 1980, p. 177—188.
16. Amerigo J. A., Buno N., Garcia-Austt E. Hippocampal unit activity related to voluntary movements in monkeys.— Exptl. Brain Res., 1975, v. 23, suppl., p. 8.
17. Ardran C. M., Kemp F. H. A radiographic analysis of mastication and swallowing in the domestic rabbit: *Oryctolagus cuniculus* (L).— Proc. Zool. Soc. London, 1958, v. 130, p. 257—268.
18. Evars E. V. The third Stevenson lecture changing concepts of central control of movement.— Canad. J. Physiol. and Pharmacol., 1975, v. 53, 2, p. 191—201.
19. Fromm C., Evars E. V. Relation of motor cortex neurons to precisely controlled and ballistic movements.— Neurosci. Lett., 1977, v. 5, p. 259—265.
20. Garcia-Rill E., Dubrovsky B. Organization of visual input in cat motor-sensory cortex.— Exptl. Neurol., 1971, v. 33, p. 597—606.
21. Goldberg M. E., Robinson D. L. Behavioural modulation of visual responses of neurons in monkey superior colliculus and cerebral cortex.— In: Neural mechanisms of goal-directed behaviour and learning/Eds Thompson R. F., Hicks L. H., Shvyrkov V. B. Acad. Press, 1980, p. 397—408.
22. Hepp-Reymond M. C., Nyss U. P., Anner R. Neuronal coding of static force in the primate motor cortex.— J. physiol. (France), 1978, v. 74, 3, p. 287—291.
23. O'Keefe J. A review of the hippocampal place cells.— Progr. in Neurobiol., 1979, v. 13, p. 419—439.

24. *Mano N.-I., Yamamoto K.-I.* Two groups of cerebellar Purkinje cells in relation to the velocity of wrist movement.— *Neurosci. Let.*, 1979, v. 13, Suppl. 2, p. 33.
25. *Marsden C. D.* The enigma of the basal ganglia and movement.— *Trends Neurosci.*, 1980, v. 3, 11, p. 284—287.
26. *Monnier M., Gangloff H.* Rabbit brain research atlas for stereotaxic brain research on the rabbit.— In: *Rabbit brain research*. V. 1. Amsterdam: Elsevier, 1961, p. 76.
27. *Mountcastle V. B.* Some neural mechanisms for directed attention.— In: *Cerebral correlates of conscious experience*/Eds Buser, Ronguel-Buser, Elsevier, North-Holland Biomed. Press, 1978, p. 871.
28. *Niki H.* Prefrontal unit activity during alternation in the monkey. I. Relation to direction of response.— *Brain Res.*, 1974, v. 68, p. 185—196.
29. *Porter R., Lewis M.* Relationship of neuronal discharges in the precentral gyrus of monkeys to the performance of arm movements.— *Brain Res.*, 1975, v. 98, p. 21—39.
30. *Ranck J. B.* Studies of single neurons in dorsal hippocampal formation and septum in unrestrained rats. I. Behavioural correlates and firing repertoires.— *Exptl Neurol.*, 1973, v. 41, p. 461—555.
31. *Robinson D. L., Wurtz R. H.* Use of an external signal by monkey superior colliculus neurons to distinguish real from self-induced stimulus movement.— *J. Neuroph.*, 1976, v. 39, 4, p. 852—870.
32. *Rolls E. T., Burton M. J., Mora F.* Hypothalamic neuronal responses associated with the sight of food.— *Brain Res.*, 1976, v. 11, 1, p. 53—66.
33. *Schultz W.* Movement related neurone activity in mesencephalic reticular formation of awake monkey.— *Exptl Brain Res.*, 1979, v. 36, 3, p. 21—22.
34. *Shvyrkov V. B.* Goal as a system-forming factor in behaviour and learning.— In: *Neural mechanisms of goal-directed behaviour and learning*/Eds Thompson R. F., Hicks L. H., Shvyrkov V. B. Acad. Press, 1980, p. 40.
35. *Siegel J. M.* Behavioural function of the reticular formation.— *Brain Res. Rev.*, 1979, v. 1, p. 69—105.
36. *Siegel J. M., Wheeler R. L., Breedlove S. M., Meginty D. J.* Brain stem units related to movements of the pinna.— *Brain Res.*, 1980, v. 202, 1, p. 183—188.
37. *Sovijärvi A. R. A., Hyvärinen J.* Auditory cortical neurons in the cat sensitive to the direction of sound source movement.— *Brain Res.*, 1974, v. 73, p. 455—471.
38. *Tanji J., Taniguchi K., Fukushima.* Relation of slowly conducting pyramidal tract neurons to specific aspects of forearm movement.— *J. physiol. (France)*, 1978, v. 74, 3, p. 293—296.
39. *Teyler T. J., Shaw C., Thompson R. F.* Unit responses to moving visual stimuli in the motor cortex of the cat.— *Science*, 1972, v. 176, p. 811—813.
40. *Travis R. F., Sparks D. L.* Changes in unit activity during stimuli associated with food and shock reinforcement.— *Physiol. and Behav.*, 1967, v. 2, p. 171—177.
41. *Whitsel B. L., Roppolo J. R., Werner J.* Cortical information processing of stimulus motion on primate skin.— *J. Neuroph.*, 1972, v. 35, p. 691—717.

Поступила в редакцию
16.XI.1981

Начало см. стр. 58, 73

Цалобанов В. В. Основы социальной психологии и педагогики в партийной работе: Библиографическое пособие. М.: Изд-во Академии общественных наук при ЦК КПСС, 1981. 152 с.

В издании содержится обширное описание литературы по вопросам социально-психологической и педагогической теории, психологическим аспектам организационно-партийной, идеологической и политико-воспитательной работы, партийного руководства процессами повышения эффективности производства и качества работы трудового коллектива.

Попов В. Д. Экономическое сознание: сущность, формирование и роль в социальстическом обществе. М.: Мысль, 1981. 240 с.

Экономическое сознание представляет собой относительно самостоятельный вид общественного сознания с присущими ему идеологическими социально-психологическими аспектами; в книге анализируются психолого-педагогические факторы превращения экономических знаний в убеждения и поступки тружеников социалистического общества.

Белявский И. Т., Шкуратов В. А. Проблемы исторической психологии. Ростов: Изд-во РГУ, 1982. 224 с.

В книге исследуются истоки и пути становления исторической психологии, особенности психолого-исторического понимания личности (исторического персоне́за), проблемы психологической реконструкции некоторых свойств личности и облика ушедших поколений; критикуются тенденции психологизации буржуазного общественнознания в целом.