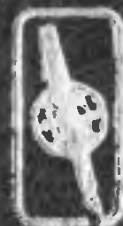

**Системные
аспекты
психической
деятельности**



УДК 6

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ МЕДИЦИНСКИХ НАУК
НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ
НОРМАЛЬНОЙ ФИЗИОЛОГИИ им. П. К. АНОХИНА

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ИНСТИТУТ ПСИХОЛОГИИ

*Ю. И. Александров
А. В. Брушлинский
К. В. Судаков
Е. А. Умрюхин*

**Системные аспекты
психической
деятельности**

Под общей редакцией
академика Российской академии медицинских наук,
профессора К. В. Судакова



**Эдиториал УРСС
Москва, 1999**

*Настоящее издание осуществлено при финансовой поддержке
Российского гуманитарного научного фонда (проект № 99-06-16012)*

Александров Юрий Иосифович
Брушлинский Андрей Владимирович
Судаков Константин Викторович
Умрюхин Евгений Алексеевич

СИСТЕМНЫЕ АСПЕКТЫ ПСИХИЧЕСКОЙ ДЕЯТЕЛЬНОСТИ

Под общей ред. акад. РАМН, проф. К. В. Судакова

М.: Эдиториал УРСС, 1999. — 272 с.

ISBN 5-8360-0021-2

Работа посвящена анализу различных проявлений психической деятельности человека и животных с позиций общей теории функциональных систем, предложенной П. К. Анохиным. В отличие от распространенного подхода к психической деятельности с позиций рефлексорной теории и известной схемы — «стимул-реакция», авторы рассматривают психическую деятельность как активный системный процесс, формирующийся доминирующими потребностями живых существ, и их удовлетворением, механизмами памяти и опережающего отражения действительности. Специально рассматриваются вопросы системных основ субъективных переживаний человека. На основе теоретических построений предлагается модель системных механизмов психической деятельности.

Группа подготовки издания:

*Директор — Доминго Марин Рикой
Заместители директора — Наталья Финногенова, Ирина Макеева
Компьютерный дизайн — Виктор Романов
Верстка — Ксения Пулькина, Наталья Бекетова
Редакционно-коррекционные работы — Елена Кудряшова, Лариса Кирдяшкينا
Обработка графики — Елена Ефремова
Обработка текста — Евгений Макаров, Анна Тюрина
Техническая поддержка — Марина Круцко, Наталья Аринчева*

Издательство «Эдиториал УРСС», 113208, г. Москва, ул. Чертановская, д. 2/11, к. п.
Лицензия ЛР № 064418 от 24.01.96 г. Гигиенический сертификат на выпуск книжной
продукции № 77 ФЦ 8.953.П.270.3.99 от 30.03.99 г. Подписано к печати 07.07.99 г.
Формат 60×90/16. Тираж 1000 экз. Печ. л. 17. Зак. № 282.
Отпечатано в ГУП «Обиздат», 248640, г. Калуга, пл. Старый торг, 5.



ISBN 5-8360-0021-2

© Ю. И. Александров, А. В. Брушлинский,
К. В. Судаков, Е. А. Умрюхин, 1999
© Эдиториал УРСС, 1999

*Авторы посвящают труд
100-летию со дня рождения
выдающегося отечественного физиолога
Петра Кузьмича Анохина*

Предисловие

Представляемая читателям книга «Системные аспекты психической деятельности» посвящается 100-летию со дня рождения Петра Кузьмича Анохина, выдающегося отечественного физиолога, автора теории функциональных систем. Теория функциональных систем явилась творческим развитием теории условных рефлексов И. П. Павлова и теории доминанты А. А. Ухтомского.

Системный подход выступил в качестве новой парадигмы, объясняющей общие закономерности процессов жизнедеятельности. Саморегулирующиеся, саморегулирующиеся функциональные системы, все составляющие элементы которых взаимодействуют достижению полезных для системы и организма в целом результатов, представляют объективно существующую реальность. Функциональные системы, проявляются на разных уровнях жизнедеятельности: молекулярном, гомеостатическом, поведенческом, психическом, популяционном, включая большие системы человеческих общественно-экономических формаций. Системная организация физиологических функций, наряду с распространенным рефлексорным принципом стала самостоятельным принципом для объяснения процессов жизнедеятельности, особенно поведения и психической деятельности человека и животных.

С позиций теории функциональных систем авторы книги рассматривают поведение и психическую деятельность человека на основе системной архитектуры, предложенной П. К. Анохиным, последовательно развертывающейся на структурах мозга при формировании потребности и ее удовлетворения в так называемых «системоквантах» поведения. Системная архитектура поведенческого и психического актов включает по П. К. Анохину последовательно сменяющие друг друга стадии афферентного синтеза, принятия решения, акцептора результата действия, эфферентный синтез, целенаправленное действие и постоянную оценку параметров достигнутых результатов с помощью обратной афферентации, поступающей к акцептору результатов действия.

Ю. И. Александров

Глава 2

Теория функциональных систем
и системная психофизиология

«В сущности интересует нас в жизни только одно: наше психическое содержание», — писал И. П. Павлов. — «Психическое содержание» исследуется представителями как естественных наук, например, физиологии, так и общественных наук, к которым принято относить психологию, сочетающую естественнонаучные методы с «герменевтическими» (Павлов И. П., 1949, с. 351).

Контакты между названными науками, возникающие при решении проблем, представляющих взаимный интерес, часто «искрятся» (Швырков В. Б., 1995), что вызывает у многих физиологов и психологов желание изолировать свою дисциплину, оградить ее от посторонних посягательств. Однако многим выдающимся психологам уже давно было очевидно, что предпринимаемые как психологами, так иногда и физиологами попытки эмансипировать психологию от физиологии совершенно неправомерны, поскольку предмет психологии — нейропсихический процесс (Бехтерев В. М., 1991), целостная психофизиологическая реальность (Выготский Л. С., 1982), которая лежит в основе всех без изъятий психических процессов, включая и самые высшие (Рубинштейн С. Л., 1973). Со стороны психофизиологии также были приведены веские аргументы в пользу того, что самостоятельная, отделенная от психологии физиология не может выдвинуть обоснованной концепции целостной деятельности мозга (Швырков В. Б., 1995).

«Изоляция какой-либо дисциплины есть верный показатель ее неадекватности», — справедливо заключает М. Бунге, отвечая на вопрос «Является ли психология автономной дисциплиной?». Психология же тесно взаимодействует и даже перекрывается с биологией, в частности, с физиологией (Bunge M., 1990), причем область их взаимодействия постоянно увеличивается. Логика развития методологии и методов науки, а также «социальные заказы», заставляющие преодолевать междисциплинарные барьеры (Абульханова К. А. и др., 1996), определяют возможность и необходимость все большего привлечения методов физиологии для разработки проблем профессионального и психического здоровья, сознания и бессознательного, изучения структуры сложной деятельности человека — совместной, речевой, операторской и мн. др. Связь

и взаимозависимость психологии и физиологии оказываются настолько сильными, что позволяют рассматривать их развитие как коэволюцию (Bunge M., 1990; Churchland P., 1986).

Каково же место психофизиологии, науки, обязанной своим происхождением и даже названием сосуществованию психологии и физиологии и призванной устанавливать между ними связь в ходе коэволюции? Каков ее специфический вклад? Можно ли свести роль психофизиологии к использованию методов физиологии для изучения психических процессов и состояний? Как будет показано в настоящей главе, в зависимости от методологических установок на эти вопросы могут быть даны разные ответы.

При всем многообразии теорий и подходов, используемых в психологии, психофизиологии и нейронауках, их можно условно разделить на две группы. В первой из групп в качестве основного методологического принципа, определяющего подход к исследованию закономерностей организации поведения и деятельности, рассматривается реактивность, во второй — активность.

Использование принципа реактивности как объяснительного в научном исследовании базируется на идеях Рене Декарта. Декарт полагал, что организм может быть изучен, как машина, основной принцип действия которой — рефлекс, обеспечивающий связь между стимулом и ответом. Животные при этом оказывались живыми машинами, и крики боли животных рассматривались как «скрип несмазанных машин» (Роуз С., 1995). Человека, тело которого — машина, наличие души освободило от автоматического реагирования. Душа его состоит из разумной субстанции, отличной от материи тела, и может влиять на последнее через эпифиз. Идеи Декарта давно уже стали достоянием не только науки, но и основой бытовой или обыденной психологии (folk psychology), под которой понимается основанное на здравом смысле, не требующее точных определений понимание психических процессов и состояний (Сеченов И. М., 1873; Churchland P., 1986). Люди в быту свободно оперируют понятиями «стимул», «рефлекс», «реакция», начинают рассматривать их как нечто само собой разумеющееся и составляющее «реальность» (Московичи С., 1995). Что же касается науки, совершенно очевидно, что серебрившийся «благородной сединой столетий» рефлекс (Анохин П. К., 1945) оставался центральным инвариантным звеном психофизиологических теорий, несмотря на целый ряд изменений, которые претерпели эти теории (Соколова Л. В., 1995). С рефлекторных позиций события, лежащие в основе поведения, в общем представляются как линейная последовательность, начинающаяся с действия стимулов на рецепторные аппараты и заканчивающаяся ответным действием.

Рассмотрение поведения и деятельности как направленных в будущее, включает понимание активности как принципиального свойства живой материи; конкретная же форма проявления активности зависит

от уровня организации этой материи (Анохин П. К., 1978). Категориальное ядро представлений данной группы значительно менее гомогенно, по сравнению с первой. Это ядро сформировалось в результате многочисленных, особенно в последнем столетии, попыток, исходя из разнообразных теоретических посылок, преодолеть механистические реактивные схемы, заменив их представлениями об активном, целенаправленном поведении (см.: Alexandrov Yu. I., Jarvilehto T., 1993).

Так, Дж. Икскуль (J. von Uexkull, 1957) полагал, что поведение должно быть рассмотрено не как линейная последовательность событий, начинающаяся с возбуждения рецепторов, а как функциональное кольцо. Дж. Гибсон (1988) считал, что среда и организм не являются отдельностями, но образуют функциональное единство, к анализу которого принцип стимул-реакция не может быть применен. Разработан целый ряд других существенно различающихся концепций, которые объединяло признание активности в качестве базового методологического принципа (Tolman E. C., 1932; Кoffka K., 1935; Бернштейн Н. А., 1966; Dewey J., 1969 и др.). Специально следует подчеркнуть, что центральным пунктом теории деятельности, развитой в отечественной психологии, является представление об активном, а не реактивном субъекте.

В последнее время представление об активном, целенаправленном характере поведения человека и животного становится все более пространственным. Наряду с положительными следствиями этот процесс имеет и отрицательные. Необходимость в поиске «механизмов» целенаправленной активности ориентироваться на нейронауку — ту область исследований, в которой позиции рефлекса очень прочны, а также недооценка того, что парадигмам активности и реактивности соответствуют принципиально различающиеся способы описания поведения и деятельности, обуславливают эклектичность многих теорий в психологии и психофизиологии (Александров Ю. И., 1995).

Утверждения, базирующиеся на разных видах эклектического объединения понятий сопоставляемых парадигм (активности и реактивности), можно, упрощая, свести к трем связанным группам. 1) «Филогенетическая» эклектика. Люди ведут себя целенаправленно, а животные отвечают на стимулы. Целенаправленность — преобразованная в процессе эволюции реактивность (см. выше о «живых машинах»). 2) «Уровневая» эклектика. В основе целенаправленного поведения и деятельности лежат рефлекторные «механизмы», или «реализаторы». На высших уровнях организации деятельности, психических процессов, поведения, движения и т. д. действует принцип активности, целенаправленности, а на низших — реактивности. Целостный организм осуществляет целенаправленное поведение, а его отдельный элемент, нейрон, реагирует на стимул. 3) «Анатомическая», или «центрально-периферическая», эклектика. Нейроны центральных структур пластичны, их активность зависит от поведенческого контекста, мотивации, цели и т. д. Периферические элементы

ригидны и являются лишь преобразователями энергии внешних воздействий в импульсные коды или исполнителями центральных команд.

Оценивая системность как один из основных объяснительных принципов в науке, М. Г. Ярошевский (1996) справедливо замечает, что антиподом системности является эклектизм — смешение разнородных, зачастую противоположных, положений и принципов, замена одних логических оснований другими. Именно эклектика, наряду с неадекватным решением психофизиологической проблемы (см. раздел 2.5), является наиболее серьезным препятствием на пути синтеза психологического и физиологического знания в рамках методологически непротиворечивой психофизиологии.

Последовательное развитие теории функциональных систем заставило отказаться от представления о реактивности не только на организменном, но и на клеточном уровне в пользу представлений об активности и целенаправленности, что, в свою очередь, обусловило существенное изменение методологии, задач и методов объективного исследования субъективного мира и привело к формированию нового направления в психологии — **системной психофизиологии**.

Концептуальные построения многих авторов, относящиеся к парадигме активности, могут быть, с теми или иными оговорками, рассмотрены как варианты методологии системного подхода. Системный подход — не новинка в психологии (Зинченко В. П., Моргунев Е. Б., 1994), а сам термин «системный подход» стал использоваться уже больше трех десятилетий назад (Блауберг И. В., Юдин Б. Г., 1986). Понимание системности изменялось на последовательных этапах развития науки; не одинаково оно и для разных вариантов системного подхода, существующих на одном и том же этапе (Анохин П. К., 1975). В частности, и в психофизиологии системный подход далеко не однородное направление и общим для таких авторов как П. К. Анохин, Н. Ю. Беленков, Н. П. Бехтерева, М. Н. Ливанов, А. Р. Лурия, Е. Р. Джон (E. R. John) и многих других оказывается главным образом лишь признание того, что «функция» (что бы под ней ни понимали разные авторы) реализуется не отдельными структурами или клетками, а их системами (Швырков, 1995). Системная психофизиология является развитием теории функциональных систем, разработанной академиком П. К. Анохиным и его школой.

2.1. Отличие теории функциональных систем от других вариантов системного подхода

Термин «система» обычно применяется для того, чтобы указать на собранность, организованность группы элементов, ограниченность ее от других групп и элементов. Давалось множество определений системы, которые характеризовали ее, выделяли из «несистем». В общем, они сводились к пониманию системы как комплекса взаимодействующих

элементов, объединенных определенной структурой. При этом под структурой понимались законы связи и функционирования элементов. П. К. Анохин (1975), подробно проанализировав разные варианты системного подхода, пришел к следующим аргументированным заключениям. Взаимодействие элементов само по себе, с одной стороны, не дает исследователю в какой-либо конкретной области науки ничего нового, так как является даже для начинающего исследователя аксиомой. С другой стороны, взаимодействие не может рассматриваться как механизм ограничения огромного числа степеней свободы каждого из множества элементов живых систем; взаимодействие их создаст не систему, а хаос.

Главным препятствием для использования проанализированных вариантов системного подхода в конкретном исследовании П. К. Анохин считал отсутствие в их методологии понятия о системообразующем факторе, детерминирующем формирование и реализацию системы. До тех пор пока исследователь не определит такой фактор, который, 1) являясь неотъемлемым компонентом системы, ограничивал бы степени свободы ее элементов, создавая упорядоченность их взаимодействия и 2) был бы изоморфным для всех систем, позволяя использовать систему как единицу анализа в самых разных ситуациях, все разговоры о системах и преимуществах системного подхода перед несистемным останутся только разговорами (Анохин П. К., 1975, с. 32).

Важнейшим событием в развитии теории функциональных систем стало определение **системообразующего фактора — результата системы**, под которым понимается полезный приспособительный эффект в соотношении организма и среды, достигаемый при реализации системы. Таким образом в качестве детерминанты поведения в теории функциональных систем рассматривается **не прошлое** по отношению к поведению событие — стимул, а будущее — результат. При анализе внешнего поведения индивида мы можем описать результат как определенное соотношение организма и внешней среды, которое прекращает действие, направленное на его достижение, и делает возможной реализацию следующего поведенческого акта (Швырков В. Б., 1978). Как выглядит достижение результата «изнутри», станет ясно, когда мы обсудим проблему системной детерминации активности нейронов.

На основании результатов уже самых ранних своих экспериментов П. К. Анохин пришел к выводу о том, что для понимания приспособительной активности индивида следует изучать не «функции» отдельных органов или структур мозга в их традиционном понимании (как непосредственных отправлений того или иного субстрата (Александров Ю. И., 1989)), а формирование системных организаций, захватывающих множество разнородных морфологических образований. Суть таких организаций состоит в том, что отдельные вовлеченные в них компоненты не взаимодействуют, а взаимодействуют, координируют свою активность для получения конкретного результата. Рассмотрев **функцию**

как достижение этого результата, П. К. Анохин дал следующее определение **функциональной системы**. Системой можно назвать только такой комплекс избирательно вовлеченных компонентов, у которых взаимодействие и взаимоотношение приобретает характер взаимодействия компонентов, направленного на получение полезного результата.

Каким образом результат — событие, которое наступит в будущем, может детерминировать текущую активность? Решением этого «временного парадокса» была разработка представления об «информационном эквиваленте результата», о модели будущего результата — цели, которая и выступает в качестве такой детерминанты. Введение понятия **акцептор результатов действия**, который формируется до реального появления результата и содержит его прогнозируемые параметры, стало существеннейшим этапом в развитии теории функциональных систем. Закономерности формирования и функционирования акцептора результатов действия разных функциональных систем были проанализированы в многочисленных экспериментах и на самых разных уровнях: от поведенческого до тонкого нейрофизиологического и молекулярно-биологического.

Характерно, что уже для Аристотеля (1937) была очевидна целенаправленность поведения. Т. е. идея целенаправленности никак не может считаться новой, хотя в истории можно выделить период, когда она была надолго вытеснена из научного обихода формирующимся механицизмом. В результате открытий эпохи Ренессанса в области анатомии и физиологии, а главное вследствие появления классической механики, в которой детерминистическое описание исключало ссылки на цель, возникло представление о природе, оказавшееся полностью механистическим (Бор Н., 1961).

Однако позже понятие целенаправленности вновь стали использовать в своих теоретических построениях как физиологи, так и психологи. Теперь уже утверждается, что цель должна быть «центральной концепцией в любой модели поведения» (Hesenberg M., 1994). Тем не менее в связи с отсутствием у авторов адекватной теории, позволяющей изучать целевую детерминацию естественнонаучными методами, целенаправленность, присутствующая у них на уровне концептуальных схем, сразу исчезает, сменяясь реактивностью, как только дело доходит до «реальных механизмов» обеспечения активности организма и, в частности, мозга. В результате неизменно появляются эклектические представления.

По-видимому, подмена активности и целенаправленности реактивностью определялась и определяется тем, что естественнонаучные и вообще экспериментальные методы сочетаются, как правило, с каузальным объяснением поведения. Это объяснение традиционно связывается с парадигмой реактивности, в то время как парадигма активности, целенаправленности соотносится с телеологическим объяснением (Дружинин В. Н., 1993). Данная ситуация противоречия между «респектабельным» каузальным и «сомнительным» телеологическим объяснениями

остроумно описывается словами, которые любил цитировать П. К. Анохин: «Телеология — это дама, без которой ни один биолог не может жить, но стыдится появляться с ней на людях».

Заслуга П. К. Анохина состоит не в том, что он использовал понятие цели в анализе поведения, а в том, что, введя представление об акцепторе результатов действия, он устранил противоречие между каузальным и телеологическим описанием поведения. Поэтому рассмотрение поведенческого акта с позиций теории функциональных систем и как целенаправленного, и как причинного вполне правомерно (Швырков В. Б., 1978).

Проблема цели тесно связана с вопросом о специфике жизни. С виталистических позиций она решалась постулированием существования особой силы, такой как «мнема Блейлера», «руководящая сила Бернара» или «энтелехия Дриша». Так, Г. Дриш (1915) на вопрос о том, есть ли в цели нечто, объясняемое присущей только живому закономерностью, отвечал утвердительно. В качестве такой закономерности, не сводимой к явлениям неорганического мира, рассматривалась энтелехия — «элементарное начало», или «витальный фактор», жизни. Разработка представления об энтелехии способствовала критике механистических взглядов на причинность в биологии. Поэтому данное представление можно оценить, используя терминологию Ю. А. Шрейдера, как плюс-фикцию, сыгравшую положительную роль в развитии науки, наряду с такими фикциями как флогистон, «демоны» Максвелла, гравитационные, электромагнитные поля и многие другие представления, фиктивный характер которых очевиден (Клайн М., 1984).

Анализ проблем происхождения и развития жизни привел П. К. Анохина (1978) к необходимости введения новой категории: опережающее отражение действительности. Опережающее отражение действительности появилось с зарождением на Земле жизни и является отличительным свойством последней. Как условие, определившее возможность появления жизни, П. К. Анохин рассматривал существование «предбиологических систем». Они обладали свойствами, обеспечивавшими устойчивость против возмущающих воздействий. Примером могут служить «аллостерические системы», устойчивость которых достигается за счет ретроингибирования: торможения начальных стадий химических превращений при достижении определенной концентрации конечного продукта этих превращений.

Опережающее отражение связано с активным отношением живой материи к пространственно-временной структуре мира и состоит в опережающей, ускоренной подготовке к будущим изменениям среды. Ясно, что опережающее отражение могло появиться только постольку, поскольку в мире имелись повторяющиеся ряды событий. Так как принцип активного опережающего отражения начал действовать вместе с возникновением жизни, он представлен на всех уровнях ее организации. Поэтому речь должна идти не о смене реактивности активностью

на определенном этапе онто- или филогенеза, на определенном уровне организации тех или иных процессов, а только о том, в какой форме этот принцип представлен на данном этапе и уровне.

Рассматривая в связи со сказанным выше утверждение В. М. Бехтерева о том, что «реакция на внешнее воздействия происходит не в одних только живых организмах, но и в телах мертвой природы» (1991, с. 21), мы можем согласиться только с последней его частью. Да, тела мертвой природы реагируют, отвечают реакциями на внешние воздействия. Что же касается живого организма, то если рассматривать его не как физическое тело, а как целостный индивид, совершающий приспособительное поведение, следует признать, что он отражает мир опережающе, его активность в каждый данный момент — не ответ на прошлое событие, а подготовка, обеспечение будущего.

Итак, первое важнейшее преимущество и признак, отличающий теорию функциональных систем от других вариантов системного подхода, введение представления о результате действия в концептуальную схему. Таким образом теория функциональных систем, во-первых, включила в концептуальный аппарат системного подхода изоморфный системобразующий фактор и, во-вторых, кардинально изменила понимание детерминации поведения.

Следует отметить, что когда теория уже четко сформулирована, при ретроспективном анализе литературы могут быть обнаружены высказывания, предвосхитившие какие-либо из набора ее положений. Такова ситуация и с теорией функциональных систем. Так, Дж. Дейви еще в конце прошлого века отмечал, что «действие детерминировано не предшествующими событиями, а потребным результатом» (Dewey J., 1969, p. 100). В двадцатых годах настоящего столетия А. А. Ухтомский (1978) выдвигал представление о «подвижном функциональном органе», под которым понималось любое сочетание сил, приводящее к определенному результату. Тем не менее, обоснованную не только теоретически, но и богатейшим экспериментальным материалом, целостную систему представлений и последовательность состоит в том, что идея активности, целенаправленности не просто включается в теорию функциональных систем наряду с другими положениями, но, действительно, определяет основное содержание, теоретический и методический аппарат теории. Эта идея определяет и подходы к анализу конкретных механизмов достижения результата поведения, действующих на уровне целостного организма, и понимание организации активности отдельного нейрона (см. ниже).

Как же отвечает теория функциональных систем на вопрос о механизмах, обеспечивающих объединение элементов в систему и достижение ее результата? В чем состоят принципиальные различия рефлекторной теории и теории функциональных систем?

В качестве ключевых положений рефлекторной теории П. К. Анохин выделял 1) исключительность пускового стимула как фактора, детерминирующего действие, являющегося его причиной, 2) завершение поведенческого акта рефлекторным действием, ответом, 3) поступательный ход возбуждения по рефлекторной дуге.

Очевидно, что наличие пускового стимула не является достаточным для возникновения адекватного поведения. Оно возникает а) после обучения, т. е. при наличии соответствующего материала памяти, б) при наличии соответствующей мотивации и в) в соответствующей обстановке. Эти компоненты рассматривали, конечно, и другие авторы, но лишь как модуляторы или условия, при которых данный стимул вызывает данную, связанную с ним реакцию. П. К. Анохин отмечал, что при появлении определенного стимула и изменении условий животное может достигать результат поведения самыми разными способами, никогда с этим стимулом не связывавшимся. Например, оно может использовать вместо подхода к кормушке подплывание к ней, если вода вдруг становится преградой.

Согласно теории функциональных систем интеграция всех этих компонентов осуществляется в рамках специального системного механизма **афферентного синтеза**, в процессе которого на основе мотивации, при учете обстановки и прошлого опыта создаются условия для устранения избыточных степеней свободы — **принятия решения** о том что, как и когда сделать, чтобы получить полезный приспособительный результат. Принятие решения завершается формированием **акцептора результатов действия**, который представляет собой аппарат прогнозирования параметров будущих результатов: этапных и конечного и их сличения с параметрами результатов, реально полученных при реализации **программы действия**. При сличении с параметрами полученных этапных результатов выявляется соответствие хода выполнения программы запланированному (подробнее см.: Батуев А. С., 1978; А. Х. Пашина, Швырков В. Б., 1978). Указанные системные механизмы составляют **операциональную архитектуру** любой функциональной системы. Их введение в концептуальную схему функциональных систем — второй важный признак, отличающий теорию функциональных систем от других вариантов системного подхода.

Формирование в теории функциональных систем представления о том, что интеграция элементарных физиологических процессов осуществляется в рамках качественно отличных от них специфических системных процессов, имело принципиальное значение для развития психофизиологического подхода к анализу поведения и деятельности, а также системного решения психофизиологической проблемы (см. раздел 2.4). Разработка представлений о качественной специфичности процессов интеграции явилась открытием нового вида процессов в целостном организме — системных процессов, организующих частные физиологические процессы и несводимых к последним.

Открытие системных процессов позволило, в отличие от рассмотренного в качестве основы поведения материально-энергетических отношений между локальным воздействием и реакцией, трактовать поведение как обмен организованностью, или информацией между организмом и средой, осуществляемый в рамках этих информационных процессов. При этом было обосновано положение о том, что системные категории теории функциональных систем описывают одновременно и организацию активности элементов организма, и ее связь с организацией внешней среды (Швырков В. Б., 1995).

В стабильных условиях, например, лабораторного эксперимента, пусковой стимул реализует готовую **предпусковую интеграцию**, которую можно охарактеризовать как готовность функциональных систем поведения, формирующихся до его выполнения. Стабильность ситуации создает впечатление детерминированности поведения предшествующим стимулом. Однако анализ нейронной активности в поведении четко показывает, что организация последней определяется тем, какой результат достигается в данном поведении, тогда как стимул лишь «запускает», «разрешает» реализацию поведения. В тех случаях, когда один и тот же по физическим параметрам стимул «запускает» разные поведенческие акты (например, пищедобывательный или оборонительный), разными в этих актах оказываются не только характеристики активности нейронов, но даже и сам набор вовлеченных клеток, в том числе и в «специфических» по отношению к стимулу областях мозга (например, в зрительной коре при предъявлении зрительного стимула; см.: Швыркова Н. А., 1978; Александров Ю. И., 1989).

Что касается положения рефлекторной теории о завершении поведенческого акта действием, в теории функциональных систем считается, что действие, которым «классическая «дуга» завершалась... имеет только промежуточный характер» (Анохин П. К., 1973, с. 241). В качестве же заключительного этапа развертывания любого акта рассматривается сличение прогнозируемых в акцепторе результатов действия параметров с параметрами реально полученных результатов. Если параметры соответствуют прогнозируемым, то индивид реализует следующий поведенческий акт. Если нет, то в аппарате акцептора результатов действия возникает рассогласование, ведущее к перестройке интеграции.

Наконец, положение о поступательном ходе возбуждения по дуге рефлекса, «по самой своей сути исключает возможность какого-либо предсказания будущих событий» (Анохин П. К., 1973, с. 236). В соответствии с этим положением, реализацию поведения обеспечивает активация последовательно включающихся в реакцию структур мозга. Сначала сенсорных структур, обрабатывающих сенсорную информацию, затем эффекторных структур, которые формируют возбуждение, активирующее железы, мышцы и т. д. Однако, в специальных экспериментах было показано, что при реализации поведенческого акта имеет место

не последовательное включение афферентных и эфферентных структур, а синхронная активация нейронов, расположенных в разных областях мозга (Александров Ю. И., Швырков В. Б., 1974). Паттерн активаций нейронов в этих структурах оказывается общим, имеет общемозговой характер. Компоненты этого паттерна — последовательные фазы активаций соответствуют последовательности развертывания описанных выше системных механизмов (Швырков В. Б., 1978, 1995). Экспериментальные результаты, подтверждающие данные о синхронности активаций нейронов в поведении, продолжают накапливаться и в последнее время (Roelfsema P.R. et al., 1997) и им придается все большее значение в понимании не только организации дефинитивного поведения, но и обучения.

Итак, вовлечение нейронов разных областей мозга в системные процессы происходит синхронно. Эти процессы — общемозговые и не могут быть локализованы в какой-либо области мозга. В различных областях мозга в поведенческих актах протекают не локальные афферентные или эфферентные, а одни и те же общемозговые системные процессы организации активности нейронов в систему, которая является не сенсорной или моторной, а функциональной. Активность нейронов этих областей отражает не обработку сенсорной информации или процессы регуляции движений, а вовлечение нейронов в определенные фазы организации (афферентный синтез и принятие решения) и реализации системы. Активность любой структуры одновременно соответствует как определенным свойствам среды, так и характеру двигательной активности (Швырков В. Б., 1978; Судаков К. В., 1987).

Единый паттерн активаций и синхронность вовлечения нейронов разных областей мозга в общемозговые системные процессы не означают эквивалентности (равнозначности) мозговых структур; вклад этих структур в обеспечение поведения зависит от специфики «проекции» на них индивидуального опыта (см. раздел 2.7).

До сих пор мы с дидактическими целями использовали понятие пускового стимула. Однако ясно, что использование этого понятия в рамках парадигмы активности ведет к эклектике. Кажущаяся его необходимость отпадает при рассмотрении поведенческого акта не изолированно, а как компонента поведенческого континуума, последовательности поведенческих актов, совершаемых индивидом на протяжении его жизни. При этом оказывается, что следующий акт в континууме реализуется после достижения и оценки результата предыдущего. Этот результат и рассматривается традиционно как стимул для следующего акта. Оценка результата — необходимая часть процессов организации поведения. Эти процессы, таким образом, могут быть рассмотрены как «трансформационные» или процессы перехода от одного акта поведения к другому.

Таким образом, поведение может быть охарактеризовано как континуум результатов (Анохин П. К., 1978), а поведенческий акт рассмотрен как отрезок поведенческого континуума от одного результата до другого (Швырков В. Б., 1978).

2.2. Системная детерминация активности нейронов

Как мы уже отмечали, с позиций парадигмы реактивности поведения индивида представляет собой реакцию на стимул. В основе реакции лежит проведение возбуждения по рефлекторной дуге: от рецепторов через центральные структуры к исполнительным органам. Нейрон при этом оказывается элементом, входящим в рефлекторную дугу, а его функция — обеспечением проведения возбуждения. Тогда совершенно логично рассмотреть детерминацию активности этого элемента следующим образом: «...ответ на стимул, подействовавший на некоторую часть ее (нервной клетки. — Ю. А.) поверхности, может распространяться дальше по клетке и действовать как стимул на другие нервные клетки...» (Бринк Ф., 1960, с. 93). Следовательно, в рамках парадигмы реактивности рассмотрение нейрона вполне методологически последовательно: нейрон, как и организм, реагирует на стимулы. В качестве стимула выступает импульсация, которую нейрон получает от других клеток, в качестве реакции — следующая за синаптическим притоком импульсация данного нейрона.

К сожалению, такая методологическая последовательность отсутствовала в рамках парадигмы активности. Как правило, анализ «нейронных механизмов» целенаправленного поведения приводил авторов к тому, что мы назвали выше «уровневой эклектикой»: представлению о том, что индивид осуществляет целенаправленное поведение, а его отдельный элемент — нейрон реагирует на приходящее к нему возбуждение — стимул. Важнейшей задачей стало устранение подобной эклектики.

Подход к нейрону как к проводнику возбуждения встречал возражения уже давно, например, со стороны Дж. Э. Когхилла, который, однако, не мог в отсутствие целостной и последовательной теории, вписывающейся в парадигму активности, дать решение адекватное сформулированной задаче. Его нейрон реагирует «на окружающую среду так же, как живой организм» (Когхилл Дж. Э., 1934, с. 56). Решающий шаг в направлении решения этой задачи был сделан П. К. Анохиным (1975), который в своей последней работе подверг аргументированной критике общепринятую, как он ее назвал, «поведенческую концепцию» нейрона и предложил вместо нее системную концепцию интегративной деятельности нейрона.

Вне зависимости от конкретных, усложняющихся с развитием науки представлений о функционировании нейрона, в традиционном рассмотрении центральной оставалась идея об электрической суммации потен-

циалов на мембране нейрона. В соответствии с ней предполагалось, что возбуждающие и тормозные постсинаптические потенциалы, возникающие на мембране постсинаптического («получающего») нейрона под действием пресинаптической импульсации за счет изменения ионных градиентов, суммируясь, действуют на генераторный пункт нейрона, продуцирующий распространяющиеся потенциалы действия — импульсы.

П. К. Анохин назвал парадоксальным перенос с нервного волокна на нейрон представления о проведении возбуждения как главной деятельности последнего. Если задача состоит лишь в том, чтобы передать возбуждение от одного нейрона к другому, то не ясно для чего между входным и выходным импульсами «вставлены» сложные промежуточные этапы: выделение медиатора, его воздействие на субсинаптическую мембрану и химические превращения в ней. «Неужели для того, чтобы, начав с электрического потенциала терминали, сформировать в конце концов тот же спайковый потенциал, весьма сходный по своим физическим параметрам с потенциалом, пришедшим по аксонной терминали?» (Анохин П. К., 1975, с. 368).

Эти этапы приобретают смысл в том случае, если принять, что процесс, обеспечивающий переход от пре- к постсинаптическим образованиям, продолжается в непрерывную цепь химических процессов внутри нейрона и — главное, что все межклеточные контакты служат обмену метаболитическими субстратами между контактирующими клеточными образованиями. Переход от «проведенческой концепции» к рассмотрению нейрона как живой клетки, получающей необходимые ей для жизнедеятельности метаболиты из окружающей «микросреды», и был тем шагом, который предопределил последующую разработку проблемы в направлении ее системного решения.

Необходимость дальнейшей разработки определялась тем, что в рамках концепции интегративной деятельности нейрона последовательность событий в принципе оставалась той же, что и в парадигме реактивности. В обоих случаях процесс начинался приходом возбуждения к нейрону и заканчивался генерацией этим нейроном потенциалов действия. Разница, которую подчеркивал П. К. Анохин, состояла в том, какими процессами заполнялся интервал между действием медиатора на субсинаптическую мембрану нейрона и генерацией потенциала: химическими преобразованиями внутри нейрона в первом случае и электрической суммацией во втором.

Устранение эклектики и приведение представления о детерминации активности нейрона в соответствие с требованиями системной парадигмы было достигнуто отказом от рассмотрения активности нейронов как реакции на синаптический приток и принятием положения о том, что нейрон, как и любая живая клетка, реализует генетическую программу, нуждаясь в метаболитах, поступающих к нему от других клеток (Швырков В. Б., 1995). В связи с этим последовательность событий

в деятельности нейрона становится аналогичной той, которая характеризует активный целенаправленный организм, а его импульсация — аналогичной действию индивида.

Активность нейрона, как и поведение организма, является не реакцией, а средством изменения соотношения со средой, «действием», которое обуславливает устранение несоответствия между «потребностями» и микросредой, в частности, за счет изменений кровотока, метаболического притока от глиальных клеток, активности других нейронов. Эти изменения, если они соответствуют текущим метаболическим «потребностям» нейрона, приводят к достижению им «результата» (получение набора метаболитов, соединяющихся с его рецепторами (см. ниже)) и прекращению его импульсной активности. Таким образом, нейрон — не «кодирующий элемент», «проводник» или «сумматор», отвечающий на входные воздействия, а «организм» в организме, обеспечивающий свои «потребности» за счет метаболитов, поступающих от других элементов.

Предполагается, что несоответствие между «потребностями», определяемыми генетически, и реально поступающими метаболитами может иметь место как при генетически обусловленных изменениях метаболизма клетки, так и при несоответствии реально имеющегося притока метаболитов «потребному» в данный момент.

С позиций традиционных представлений о нейроне, отвечающем реакциями на синаптический приток, его «обычная» активность представляется «экзогенной», вызванной внешним стимулом. В той же ситуации, когда она возникает в отсутствие «входной» импульсации, говорят об «эндогенной» активности, имеющей, так сказать, «внутреннее», а не «внешнее» происхождение. Ясно, что с системных позиций эти виды активности имеют общее происхождение — они детерминированы метаболитическими «потребностями» нейрона. И возникают при рассогласовании между состоянием «микросреды» нейрона и этим «потребностям», что может иметь место как при появлении несоответствующего притока (в том числе и в ситуации эксперимента, например, при электрической стимуляции пресинаптических элементов), так и в отсутствие синаптического притока к нейрону, когда он необходим.

Еще в 90-х годах XIX века М. Ферворн рассматривал отдельную клетку многоклеточных «как... элементарный организм» (1897, с. 540), а несколько позже и Ч. Шеррингтон высказал соображения, близкие к представлению о нейроне как об «организме», имеющем и удовлетворяющем свои «потребности»: «нервные клетки, как все другие клетки, ведут индивидуальное существование, — писал он, — они дышат, они ассимилируют, они расходуют свои собственные запасы энергии, они воссоздают утраченные части собственного тела; короче говоря, каждая клетка является самостоятельной живой единицей, осуществляющей более или менее совершенно регуляцию трофических процессов протекающих в ней» (1969, с. 29–30; выделено мной. — Ю. А.).

Эти кажущиеся очевидными утверждения долгое время сосуществовали с представлением о нейроне как об электрическом устройстве (или «микросхеме» — см. ниже), передающем сигнал, возбуждение, информацию и т. п. по дуге, цепи и т. п. Нейроны, активирующиеся в отсутствие «входных воздействий», должны были бы, кажется, несколько мешать этому мирному сосуществованию. Но в конце концов при построении концептуальных схем разного рода «нейронных механизмов» (движения, восприятия, научения и т. д.) можно было производить некоторые модификации «защитного пояса» (Лакатос И., 1995) рефлекторной теории или, проще, забывать об эндогенной активности нейронов, что и делалось многими авторами. «Забывание» это осуществляется настолько эффективно, что в последнее время приходится применять специальные меры, чтобы скорректировать содержание программ изучения нейробиологии. Отмечается, что у студентов формируется неадекватное понимание нейрона как «микросхемы, которая перерабатывает поступающую информацию и пересылает ее дальше, чтобы повлиять на другие микросхемы, с которыми она соединена». Реальности же соответствует следующее положение: «многие, если не все, нейроны часто продуцируют эндогенную активность, а не просто отвечают на команды» (Milburn N., 1990, p. 508; выделено автором). В рамках представления о системной детерминации активности нейронов эндогенная их активность оказывается совершенно ординарным и предсказываемым, а не «мешающим» и отклоняющимся от удобных схем феноменом (см. выше).

Следует подчеркнуть, что для последовательно системного понимания детерминации активности нейрона существенны оба компонента: признание направленности активности нейрона в будущее и ее обусловленности метаболическими «потребностями» нейрона. То, что только первого из них недостаточно, видно на примере интересной концепции гедонистического нейрона, разработанной А. Г. Клопфом (Klopf A. H., 1982). Утверждая, что целенаправленный мозг состоит из целенаправленных нейронов, А. Г. Клопф отвечает на вопрос «В чем нейроны нуждаются и как они это получают?» в соответствии со следующей логикой. Аристотель рассматривал получение удовольствия как главную цель поведения. Следовательно, организм гедонистичен. Нейрон есть организм, полагает А. Г. Клопф, следовательно, нейрон гедонистичен. «Удовольствие» для нейрона — возбуждение, а «неудовольствие» — торможение. Активация нейрона — «действие», обеспечивающее получение им возбуждения. Нейрон является гетеростатом, т. е. системой, направленной на максимизацию «удовольствия», т. е. возбуждения.

Таким образом, отсутствие второго из двух необходимых компонентов ведет к необходимости предположения наличия у нейрона довольно странных и экзотически аргументированных «потребностей», особенно, если принять во внимание популярную концепцию «токсического

перевозбуждения» (excitotoxic), в рамках которой сильное возбуждение нейронов рассматривается как причина их гибели.

В то же время, наиболее часто у авторов отсутствует первый из компонентов, что при анализе нейронного обеспечения поведения ведет к рассмотрению сложных метаболических превращений внутри нейрона, главным образом, как фактора, обеспечивающего проведение возбуждения и пластичность (модификацию проведения при разных видах научения). При этом сложнейшие механизмы изменения «белкового фенотипа» оказываются направленными, например, на изменение чувствительности постсинаптической мембраны к пресинаптическому возбуждению.

Охарактеризуем очень кратко некоторые существенные «потребности» нейрона. Они определяются необходимостью синтеза новых молекул, в т. ч. белков, расходуемых в процессе жизнедеятельности («типичная» белковая молекула разрушается в среднем через два дня после того, как она была синтезирована (Албертс Б. и др., 1986), или обеспечивающих структурные перестройки нейрона, имеющие место при научении. В том случае, если в клетке нет соответствующей информационной РНК, направляющей синтез белка в цитоплазме, экспрессируются (становятся активными, «выраженными») гены, среди которых выделяются гены «домашнего хозяйства» (универсальные «потребности» клеток), гены «роскоши» (специфические «потребности» клетки) или «ранние» и «поздние» гены, экспрессируемые на последовательных стадиях формирования памяти, и т. д. Как предполагается, именно усложнение процессов регуляции экспрессии генов, а не их числа определяет эволюционное усложнение живых систем (Албертс Б. и др., 1986; Анохин К. В., 1996).

Различия в экспрессии, а не потеря или приобретение генов, определяют различия специализации клеток организма. Особенно велики эти различия для клеток мозга, в которых экспрессируются десятки тысяч уникальных для мозга генов. Считается, что метаболическая гетерогенность нейронов, обусловленная генетически и зависящая от условий индивидуального развития, т. е. являющаяся результатом взаимодействия фило- и онтогенетической памяти, лежит в основе разнообразия функциональной специализации нейронов, определяет специфику их участия в обеспечении поведения (Пигарева З. Д., 1979; Шерстнев В. В. и др., 1987; Александров Ю. И., 1989; Швырков В. Б., 1995).

Роль большинства химических соединений, поступающих в «микросреду» клетки, сводится к изменению свойств и скорости синтеза имевшихся в ней белков или к инициации синтеза новых белков. Гидрофобные молекулы (например, стероидные или тиреоидные гормоны) могут проникать внутрь нейрона и соединяться там с рецепторами. Рецепторы — это, главным образом, белковые структуры, роль которых состоит в «узнавании» соответствующих молекул и обеспечении последующего развертывания тех или иных метаболических процессов. Но как влияют на метаболизм нейрона нейромедиаторы, выделяе-

мые из терминалей контактирующих с ним нейронов и являющиеся гидрофильными молекулами, не проникающими в клетку и сразу разрушающимися после действия на мембрану данного нейрона? Отправной точкой этого действия является соединение медиатора с рецептором постсинаптической мембраны. Соединяясь со «своим» рецептором, медиатор не только изменяет проницаемость ионных каналов, но и оказывает влияние на внутриклеточные процессы, выступая в качестве индукторов внутриклеточного синтеза (см., например, Третьяк Т. М., Архипова Л. В., 1992).

Нейрон может обеспечить «потребности» своего метаболизма только объединяясь с другими клетками организма в функциональную систему. Их взаимодействие, совместная активность обеспечивает достижение результата, нового соотношения целостного индивида и среды. «Изнутри», на уровне отдельных нейронов достижение результата выступает как удовлетворение метаболических «потребностей» и прекращает их активность.

В рамках традиционного подхода к пониманию межнейронных отношений закономерно возникал вопрос, четко сформулированный Э. Кенделом: «Почему имеются разные нейротрансмиттеры, если лишь одного достаточно для того, чтобы опосредовать передачу всех электрических сигналов?» (см.: Сахаров Д. А., 1990). С позиций представлений о системной детерминации активности нейронов медиатор больше не рассматривается как стимул, действующий на нейрон (или отдельный его локус), а нейрон как передатчик электрических сигналов. Медиаторы являются метаболитами, обеспечивающим удовлетворение «потребностей» клетки. Многообразие и сложность этих потребностей таково, что разнообразие медиаторов само по себе не кажется удивительным. Проблема же «множественности нейротрансмиттеров» (Сахаров Д. А., 1990) превращается при этом в проблему определения специфики метаболических паттернов, связанных с обеспечением тех или иных «потребностей», модификации паттернов при формировании специализации нейронов в процессе системогенеза (см. ниже) и т. д.

Системный подход к пониманию активности нейронов заставил применить для ее анализа вместо традиционных «постстимульных» гистограмм, выявляющих закономерные изменения активности нейрона после предъявления стимула, «предрезультатные» гистограммы, которые позволяют обнаружить нейроны, импульсная активность которых закономерно увеличивается при реализации поведения, направленного на получение конкретных результатов, и прекращается при их достижении.

Итак, поскольку системная психофизиология отвергает парадигму реактивности, основывая свои положения на представлении об опережающем отражении, о направленной в будущее активности не только индивида, но и отдельных нейронов, постольку она обеспечивает для

психологии, оперирующей понятиями активности и целенаправленности, возможность избавиться от эклектических представлений, часто появляющихся при использовании материала нейронаук.

2.3. Индивид и среда

Рассмотрение соотношения индивида и среды с позиций теории функциональных систем уже давно привело к заключению о том, что поведенческий континуум целиком занят процессами организации и реализации функциональных систем; специального временного интервала для процессов обработки сенсорной информации не обнаруживается (Швырков В. Б., Александров Ю. И., 1973). Представление о том, что индивид не реагирует на стимулы, кодируя и декодируя информацию об их свойствах, а реализует активность, направленную в будущее, т. е. опережающее отражение, связанное с формированием внутренней субъективной модели будущего события — результата, с необходимостью требует признания отражения субъективным.

На начальных этапах формирования системной психофизиологии казалось обоснованным представление о том, что коротколатентные активации некоторых нейронов могут быть сопоставлены с кодированием физических параметров стимула для последующего сличения с имеющейся в памяти моделью (Александров Ю. И., 1971). Однако скоро стало ясно, что даже самые ранние активации нейронов в поведенческом акте — не кодирование, а уже результат сличения с субъективными моделями, сформированными в рамках предыдущего акта континуума (Швырков В. Б., Александров Ю. И., 1973; Швырков В. Б., 1978).

Сказанное находится в соответствии с положением о «пристрастности» отражения среды, о зависимости последнего от мотивов и целей поведения и имеющегося у индивида опыта. Это свойство психического отражения обозначается как **субъективность** и предполагает несводимость описания отражения к языку сенсорных модальностей, выражающих в «сенсорном коде» физические параметры объектов (Леонтьев А. Н., 1975; Ломов Б. Ф., 1984 и др.).

В четкой форме опережающий характер отражения представлен в когнитивной психологии концепцией У. Найссера (1981), который считает, что образы — не «картинки в голове», появляющиеся после действия сенсорных стимулов, а «предвосхищения будущего». Автор подчеркивает, что предвосхищение не обязательно является реалистическим.

Действительно, мы можем рассмотреть опыт индивида как состоящий из прошедших (а может быть также и некоторых не прошедших (см., например, Smyth M. M. et al., 1987)) тестирование актов-гипотез, включающих параметры планируемых результатов, пути их достижения и т. д. Можно полагать, что отбор из ряда актов «удачного», попадающего в видовую память (Швырков В. Б., 1995), определяется наибольшим

соответствием гипотезы реальным свойствам и закономерностям среды. В то же время возможность достижения конкретным индивидом в тех или иных поведенческих актах требуемого соотношения организма и среды, т. е. результата, не означает, что выдвигаемые индивидом удачные гипотезы целиком базируются на упомянутых свойствах и закономерностях.

Говоря о тестировании гипотез, уместно отметить, что оно может происходить как во внутреннем, так и во внешнем плане. Описание соотношения организма со средой в новой ситуации именно как процесса, включающего выдвижение и селекцию гипотез, было в яркой форме представлено К. Поппером (Popper K. R., Eccles J. C., 1977). Д. Деннетт (Dennett D., 1995), рассматривая гипотетическое существо, которое он называет скиннеровским, осуществляющим отбор одного удачного акта из ряда путем осуществления последовательных проб «вслепую», отмечает, что каждая из таких проб может привести к гибели существа. Автор справедливо считает более эффективным способом формирования нового опыта соотношения организма со средой предварительную, «внутреннюю» селекцию актов. Именно способность совершения проб и ошибок «в уме», без реализации их во внешнем поведении, рассматривалось Л. В. Крушинским (1986) в качестве показателя развития поведения в филогенезе. В области практической деятельности человека (спортивной, музыкальной и т. д.) реальность этой стадии формирования опыта уже давно была осознана. Анализ процесса освоения нового музыкального произведения или обучения новому акробатическому элементу приводит, соответственно, к следующим заключениям. «... Каждый пассаж должен быть вполне готов психически, прежде чем он будет испробован на роле» (Гофман И., 1911); «... чем лучше... занимающийся представит изучаемое движение, тем быстрее будет происходить процесс обучения» (Игнашенко А. М., 1951).

«Внутренняя» селекция делает возможной ситуацию, в которой, по словам К. Поппера, вместо нас гибнут наши гипотезы. Существо, которое производит внутреннюю селекцию (использующую, кстати, не точные копии, а лишь субъективные модели среды), Деннетт называет попперовским. Причем отмечает, что производить предварительную селекцию умеют не только люди. С позиций представления об опережающем отражении действительности как отличительном свойстве жизни, предполагающем построение моделей будущих событий (см. выше), логично полагать, что это «умение» есть у всех индивидов, совершающих целенаправленные поведенческие акты.

Можно думать, что выдвижение акта-гипотезы (пробная организация совместной активности новой совокупности нейронов) и его тестирование во внутреннем плане (т. е. проверка гипотезы на соответствие структуре опыта индивида) разделяются временным интервалом. Величина интервала, видимо, зависит от многих обстоятельств и является варьирующей. В результате тестирования фиксируется новая интеграция,

т. е. происходит изменение структуры индивидуального опыта. В литературе имеются данные, которые свидетельствуют в пользу возможности подобной фиксации. В экспериментах с регистрацией активности нейронов у обезьян, решающих пространственную проблему, показано, что характеристики активности нейронов существенно изменяются на этапе «консолидации» (реализация успешных актов в соответствии с найденным решением) по сравнению с этапом поиска решения (Ргосук Е. et al., 1998). Авторы специально подчеркивают, что подобные изменения характеристик активности нейронов имеют место и в тех ситуациях, когда животное нашло правильное решение, но еще ни разу не проверило его реализацией внешнего поведения, завершающегося пищевым подкреплением. Таким образом, можно считать, что фиксация новой интеграции не обязательно требует достижения результата внешнего поведения. Но это, однако, не означает, что нарушается одно из основных положений теории функциональных систем: о результате как системообразующем факторе. В качестве системообразующего фактора в этом случае выступает результат тестирования гипотезы во внутреннем плане.

Нет оснований думать, что консолидация памяти, лежащая в основе описанной фиксации интеграции, происходит одновременно. Тогда возникает вопрос, отличаются ли стадии консолидации памяти в этом случае и, если отличаются, то как, от подробно описанных в литературе на психологическом, поведенческом, нейрофизиологическом и молекулярно-биологическом уровне стадий консолидации памяти, сопровождающих реализацию внешнего поведения (Роуз С., 1995; К. В. Анохин 1996, 1997; Bailey С. Н., Kandel E. R., 1993 и др.; см. также раздел 2.5)? Получение ответа на этот вопрос важно для разработки проблем обучения и памяти на всех упомянутых уровнях.

В части случаев вновь сформированная интеграция как таковая не предполагает реализацию специального поведения для своего тестирования во внешнем плане. Такие зафиксированные интеграции входят, по-видимому, в состав той части опыта, характеристики которой сопоставимы с таковыми «семантической памяти» (Tulving E., 1985). В других случаях прошедший внутреннее тестирование акт-гипотеза формируется для того, чтобы совершить то или иное конкретное внешнее поведение (внешнее тестирование). Здесь после внутреннего тестирования могут иметь место минимум два исхода: такое поведение будет реализовано или нет. В первом случае, как и в ситуации с внутренним тестированием, временной интервал между последним и внешним тестированием может очень сильно варьировать, причем очень сильно: от миллисекунд до лет. Можно предположить, что характер процессов консолидации памяти должен существенно зависеть от величины этого интервала и что если консолидация после внутреннего тестирования уже завершилась, ее тестирование во внешнем плане, возможно, сопоставимо (хотя не идентично) с теми изменениями, которые имеют место при реконсолидации

вследствие реактивации памяти (Przybyslawski J., Sara S.J., 1997). Повидимому, результирующая структура опыта, состояние его нейронного и молекулярно-биологического обеспечения будут разными в зависимости от того, произошло ли внешнее тестирование и, если да, то с какой задержкой после внутреннего.

В экологической психологии убедительные аргументы против того, что среда состоит из стимулов и отображается как «картинка», рассматриваемая гомункулюсом, приведены Дж. Гибсоном (1988). Им разработана стройная теория, которая, как справедливо замечает А. Д. Логвиненко (см.: Гибсон Дж., 1988, с. 17), в руководствах либо игнорируется, либо искажается до неузнаваемости в связи с невозможностью ее ассимилировать, оставаясь в рамках традиционной парадигмы. И это не удивительно, так как принципиальными положениями этой теории является отрицание не только схемы «стимул—реакция», но и самого понятия стимула. Автор отвергает также идею о необходимости обработки и передачи сенсорной информации — ее некому принимать. Ниже мы еще вернемся к теории Дж. Гибсона.

Более 30 лет назад Дж. Леттвин и др. (1963), изучив связь активности нейронов сетчатки лягушки с поведением, сформулировали в очень яркой форме свое представление о том, что выделяет организм в среде: «лягушки интересуются жуками и мухами, в то время как границы и углы интересуют только ученых». Еще раньше в гештальтпсихологии, характеризуемой Л. Берталини как исторический предшественник системного подхода (см.: Чуприкова Н. И., 1997), были обоснованы положения о том, что среда должна определяться не физически, а психобиологически (Левин К., 1980), и что целостное восприятие не составляется из отдельных элементарных «кусков» (Вертеймер М., 1980). «Куски», физические характеристики, в соответствии с которыми ранжируются стимулы и связь с которыми устанавливается при анализе активности нейронов или отчетов испытуемых, появляются в результате специального поведения, направленного на выделение этих характеристик: классификация, сравнение объектов, например, в науке, искусстве и т. п. Следует согласиться с Дж. Гибсоном (1988) в том, что объект не складывается из качеств, но мы можем выделить их, если это надо для целей эксперимента. На что же мы дробим среду, что выделяем в ней, если не упомянутые физические характеристики?

С позиций парадигмы активности с давних пор представлялось очевидным, что из среды активно «отбирается» индивидом то, что может быть использовано для достижения цели (Dewey J., 1969), причем число объектов, которые может различить индивид, равно числу функций, которые он может реализовать (J. von Uexkull, 1957). Анализ среды как обеспечивающей активность индивида в ней, дан в теории *affordance* (Гибсон Дж., 1988). Неологизм *affordance* (эффорданс) — существительное, образованное Дж. Гибсоном от глагола *afford* — предоставлять,

разрешать. Эффордансы — это то, что окружающий мир предоставляет индивиду, чем он его обеспечивает для совершения того или иного поведения. Эффордансы нельзя предъявить индивиду, так как они не являются стимулами. Можно лишь обеспечить их наличие. Автор считает, что индивид соотносится не с миром, описываемым в физических терминах, а с экологическим миром. Он понимает экологическую нишу вида как набор эффордансов. Понятие эффорданс подразумевает взаимодополнительность мира и индивида. Дж. Гибсон понимает под ним «нечто, относящееся одновременно и к окружающему миру, и к животному таким образом, который не передается ни одним из существующих терминов» (Гибсон Дж., 1988, с. 188).

Как мы указывали выше, основным понятием в теории функциональных систем является результат, под которым понимается соотношение организма и среды и который, следовательно, так же как эффорданс, относится одновременно к окружающему миру и к индивиду. Однако, в отличие от эффорданса, результат, как и валентность у К. Левина (1980), включает субъективный компонент, от которого отказывается Дж. Гибсон, постулируя независимость эффордансов от потребностей и опыта наблюдателя. Поэтому для ответа на вопрос о том, как дробит среду индивид, как она представлена в его субъективном мире мы должны дополнить экологический мир субъективным компонентом, т. е. подчеркнуть аспект использования эффордансов индивидом.

При этом оказывается, что среда дробится тем или иным образом в соответствии с опытом совершения индивидом тех или иных поведенческих актов на протяжении его индивидуального развития и в соответствии с его потребностями. Индивид отражает не внешний мир как таковой, а историю своих соотношений с миром. Описание среды индивидом основано на оценках его соотношения с объектами-целями поведенческих актов, т. е. на оценках результатов. Образно говоря, можно рассматривать жизнь индивида как «ассимиляцию» экологического мира, превращающую для индивида экологический мир в мир результатов.

В этой части излагаемая здесь система представлений довольно близко примыкает к концепции У. Матурана (1996), который считает, что мнение об организме, имеющем входы и выходы, и о нервной системе, кодирующей информацию об окружающей среде, не выдерживает критики. Автор справедливо утверждает, что состояния активности репрезентируют отношения (между организмом и средой), а не являются описанием окружающей среды. Это описание может быть дано исключительно в терминах, содержащихся в «когнитивной области наблюдателя», в терминах поведения организма.

Убедительные примеры того, как субъективность отражения проявляется в организации активности мозга, можно получить при анализе зависимости от целей поведения активности нейронов «сенсорных»

структур, которую принято считать детерминированной модально-специфической стимуляцией.

Одним из способов изучения процессов обработки сенсорной информации является тестирование рецептивного поля нейрона, под которым понимается участок рецептивной поверхности, занимаемый совокупностью рецепторов, при стимуляции которых изменяется активность определенного нервного элемента. С точки зрения теории функциональных систем связь активности нейрона со стимуляцией данной рецептивной поверхности показывает, что одним из условий, при котором данный нейрон вовлекается в достижение результата поведения, является контакт объектов среды с этой поверхностью (Швырков В. Б., 1978; Александров Ю. И., 1989).

В экспериментах многих авторов показано, что при изменении поведения, реализуемого животным, рецептивное поле нейрона может изменяться по свойствам или даже «исчезать» (см.: Александров Ю. И., 1989). Так, при сравнении активности одного и того же нейрона сенсорных областей коры мозга в разных поведенческих актах обнаруживается, что активация данного нейрона (повышение частоты его импульсной активности) может возникать при контакте объектов среды с соответствующей рецептивной поверхностью в одном поведении, но не в другом. Следовательно, характеристики активности и набор вовлеченных нейронов сенсорных структур зависят от цели поведения, изменяясь при изменении цели даже в условиях постоянства «специфической стимуляции».

Зависит ли от цели поведения активность периферических сенсорных элементов — рецепторов? Традиционная точка зрения о ригидной периферии и пластичном центре предполагает отрицательный ответ на этот вопрос. В то же время понимание того, что организация процессов в функциональной системе детерминирована результатом и что система является не центральным, а общеорганизменным образованием, а также данные и представления об эфферентных влияниях на периферию (см.: Александров Ю. И., 1989) предполагают наличие такой зависимости. Это предположение было подтверждено в экспериментах с регистрацией активности механорецептивных волокон лучевого нерва человека (Alexandrov Yu. I., Jarvilehto T., 1993). Оказалось, что при одинаковом давлении плексигласового зонда на участок кожи руки в области рецептивного поля данного механорецептора характеристики активности последнего зависят от цели поведения испытуемого. Зависящие от цели изменения характеристик активности рецепторов при постоянстве физических свойств среды определяются упомянутыми выше **эфферентными влияниями**. Эти влияния оказываются через эфферентные волокна — аксоны нейронов центральной нервной системы, направляющиеся к исполнительным органам и периферическим сенсорным аппаратам.

Если мы утверждаем, что активность любой клетки, в том числе и нейрона сенсорной структуры, «целенаправленна» и не детерминиро-

вана специфическим «сенсорным входом», следует ожидать, что она будет возникать при достижении соответствующего результата и в условиях искусственной блокады данного входа. Действительно, обнаружено, что для возникновения у нейронов зрительной коры и ганглиозных клеток сетчатки активаций, приуроченных ко всем этапам реализуемого поведения не необходим контакт со «зрительной средой» (контакт устранялся закрыванием глаз животного с помощью светонепроницаемых колпачков; подробно см.: Александров Ю. И., 1989). Эти результаты можно рассматривать, с нашей точки зрения, как сильный аргумент в пользу представления о «целенаправленности» активности нейронов.

Связь активности ганглиозных клеток сетчатки с поведением при закрытых глазах обусловлена уже упоминавшимися эфферентными влияниями. Еще в начале века Р. Кахаль высказал предположение о том, что эфферентные влияния регулируют возбудимость рецепторов, и связал их функцию с механизмами внимания. В 40-е годы в нашей стране П. Г. Снякиным (1971) была разработана концепция функциональной мобильности рецепторов, в соответствии с которой изменение их чувствительности, обусловленное эфферентной активностью, рассматривалось как механизм настройки анализаторов на восприятие модально специфических стимулов. Вместе с тем данные о появлении активаций ганглиозных клеток сетчатки и других периферических сенсорных элементов в отсутствие стимулов специфической модальности позволяют считать, что роль эфферентных влияний не может быть сведена к модуляции ответов периферических сенсорных элементов на специфическую стимуляцию. В рамках теории функциональных систем развито представление (Александров Ю. И., 1989) о том, что эфферентные влияния отражают процесс согласования активности периферических и центральных элементов. Этот процесс необходим потому, что только их совместная активность (взаимосодействие) как в условиях контакта со средой специфической модальности, так и вне его может обеспечить достижение результата, а, следовательно, и удовлетворить метаболические «потребности» клеток обеих групп.

2.4. Решение психофизиологической проблемы и задачи системной психофизиологии

В настоящем разделе мы ответим на следующие вопросы. Как зависит понимание задач психофизиологии от методологических установок? Существует ли специфическая задача психофизиологии в общей проблематике психологии? Если да, то в чем она состоит, в рамках какой методологии может быть сформулирована и каково значение ее решения для психологии?

С позиций бихевиоризма можно полагать, что «рассмотрение проблемы дух—тело не затрагивает ни тип выбираемой проблемы, ни формули-

ровку решения этой проблемы» (Уотсон Дж. Б., 1980, с. 25). Мы считаем, что именно от решения этой проблемы зависит понятийный аппарат исследования, его задачи и методы. Поэтому ответы на поставленные вопросы мы дадим в контексте решения **психофизиологической проблемы**.

Традиционные психофизиологические исследования проводятся, как правило, с позиций «**коррелятивной (сопоставляющей) психофизиологии**». В этих исследованиях психические явления напрямую сопоставляются с локализуемыми элементарными физиологическими явлениями. Задачей подобных исследований, формулируемой, как правило, в терминах парадигмы реактивности, является разработка представлений о физиологических механизмах психических процессов и состояний. В рамках подобных представлений «психические процессы» описываются в терминах возбуждения и торможения мозговых структур, свойств рецептивных полей нейронов сенсорных структур и т. п. Решение задач коррелятивной психофизиологии не требует какой-либо специальной методологии, которая могла бы, по выражению П. К. Анохина, стать «концептуальным мостом» между психологией и физиологией. Если психолог при изучении восприятия сложных зрительных паттернов регистрирует какой-либо электрофизиологический показатель или нейрофизиолог при обсуждении свойств активности нейронов сенсорных структур использует термины «восприятие», «образ» и т. п., их работы могут рассматриваться как психофизиологические с позиций коррелятивной психофизиологии. Коррелятивная психофизиология неоднократно подвергалась аргументированной критике как со стороны психологов, так и со стороны психофизиологов (Гиппенрейтер Ю. Б., 1988; Швырков В. Б., 1989, 1995; Александров Ю. И., 1995 и др.).

Принципиальным недостатком коррелятивной психофизиологии является прямое сопоставление психического и физиологического, что с точки зрения психологии малопродуктивно (Шадриков В. Д., 1982; Рубинштейн С. Л., 1989; Ярошевский М. Г., 1996) и неизменно приводит к рассмотрению психологических и физиологических процессов как тождественных, параллельно протекающих (при этом психика оказывается эпифеноменом) или взаимодействующих (при этом допускается действие нематериальной психики на материю мозга). Названные варианты решения психофизиологической проблемы существуют уже столетия, меняются лишь термины в рамках все тех же альтернатив (Леонтьев А. Н., 1975). Так, например, дуализм Декарта, предполагающий воздействие психики на мозг через эпифиз, сменяется «триализмом» у К. Поппера и Дж. Экклса (Popper K. R., Eccles J. C., 1977). Они выделяют три мира: Мир I — физических объектов и состояний (включающий неорганические и биологические структуры, в т. ч. мозг), Мир II — состояний психического (включающий субъективные знания, мышление, эмоции и т. д.), Мир III — знаний в объективном смысле (включающий знания, зафиксированные на материальных носителях и теоретические системы).

Мир I взаимодействует с Миром II, а Мир II с Миром III. Воздействие психики на мозг осуществляется в области синапсов.

Пытаясь избежать методологические проблемы подобного рода, Г. Спенсер (1897) и В. М. Бехтерев (1991) утверждали, что субъективное и объективное являются характеристиками единого процесса (у Бехтерева — нейропсихического). Что же это за процесс? Возможность рассмотрения в качестве такового рефлекторного процесса как обеспечивающего поведение, специфический язык которого может служить для перевода с психологического на физиологический язык, и наоборот (см.: Ярошевский М. Г., 1996), отпадает, что следует из логики самой рефлекторной теории. В соответствии с ней несопоставимость «рефлекторного механизма, составляющего фундамент центральной нервной деятельности», и «психологических понятий» аргументируется пространственной локализацией первых и непространственным характером вторых (Павлов И. П., 1949, с. 385).

Как отмечает П. С. Чарчленд (Churchland P. S., 1986), психологи и философы в качестве основного препятствия на пути к синтезу психологического и физиологического знания рассматривают эмерджентность психического, т. е. появление на уровне психического таких специфических качеств, которыми не обладает физиологическое. Системное решение психофизиологической проблемы, данное В. Б. Швырковым (1978, 1995), превращает эмерджентность, которая была пропастью, разделяющей психологию и нейронауку, в «концептуальный мост», объединяющий эти дисциплины и формирующий новое направление исследований — **системная психофизиология**. В качестве «концептуального моста», соединяющего психологию и нейронауку, в системной психофизиологии использовано развитие в рамках теории функциональных систем представление о качественной специфичности, эмерджентности системных процессов, в которых для достижения результатов поведения организуются частные, локальные физиологические процессы, но которые несводимы к последним. С этих позиций, заменив рефлекторные механизмы поведения на системные, можно принять приведенное выше положение о существовании специфического языка, связывающего психологию и нейронауку и относящегося к поведенческому уровню организации жизнедеятельности (Ярошевский М. Г., 1996).

Суть системного решения психофизиологической проблемы заключена в следующем. Психические процессы, характеризующие организм и поведенческий акт как целое, и нейрофизиологические процессы, протекающие на уровне отдельных элементов, сопоставимы только через информационные системные процессы, т. е. процессы организации элементарных механизмов в функциональную систему. Иначе говоря, психические явления могут быть сопоставлены не с самими локализуемыми элементарными физиологическими явлениями, а только с процессами их организации. При этом психологическое

и физиологическое описание поведения и деятельности оказываются частными описаниями одних и тех же системных процессов.

Психика в рамках этого представления рассматривается как субъективное отражение объективного соотношения организма со средой, а ее структура — как «система взаимосвязанных функциональных систем». Изучение этой структуры есть изучение субъективного, психического отражения. Поскольку, исходя из сказанного, можно полагать, что психическое появляется в индивидуальном развитии вместе с функциональными системами, соотносящими организм со средой, постольку эти представления согласуются с гипотезой о том, что психика индивида зарождается еще в пренатальном (внутриутробном) периоде (Брушлинский А. В., 1977).

Приведенное решение психофизиологической проблемы избегает

- 1) отождествления психического и физиологического, поскольку психическое появляется только при организации физиологических процессов в систему; 2) параллелизма, поскольку системные процессы — есть процессы организации именно элементарных физиологических процессов; 3) взаимодействия, поскольку психическое и физиологическое — лишь аспекты рассмотрения единных системных процессов.

В последнее время предлагается решать психофизиологическую проблему с привлечением концепции информации следующим образом. Физическое (мозговые процессы) и психическое рассматриваются как два базовых аспекта единого информационного состояния, или, по крайней мере, «некоторого информационного состояния» (Chalmers D. J., 1995). Однако сразу возникает закономерный вопрос: какой именно информационный процесс обладает таким свойством? И этот вопрос оценивается как не менее трудный, чем сама исходная проблема (Crick F., Koch C., 1995). Содержание настоящего раздела позволяет дать на него определенный ответ.

Использование приведенного решения психофизиологической проблемы в системной психофизиологии в качестве одного из важнейших компонентов методологии позволяет избежать редукционизма и эклектики — частых следствий психофизиологических корреляций (Анохин П. К., 1980; Зинченко В. П., Моргунов Е. Б., 1994), т. е. избежать тех именно ошибок, от которых избавляет использование методологически последовательного системного подхода (Брушлинский А. В., 1990). При этом системный язык оказывается пригодным для описания субъективного отражения в поведении и деятельности с использованием объективных методов исследования. Этот подход позволяет объединить психологические и естественнонаучные стратегии исследования в рамках единой методологии системной психофизиологии. Специфические задачи последней состоят в изучении закономерностей формирования и реализации систем, их таксономии, динамики межсистемных отношений в поведении и деятельности. Значение системной психофизиологии для

психологии состоит в том, что ее теоретический и методический аппарат позволяет избавить последнюю от эклектики при использовании материала нейронаук (см. выше) и описать структуру и динамику субъективного мира на основе объективных показателей, в том числе электро-, нейрофизиологических и т. п.

Аппарат системной психофизиологии может быть также применен для системного описания состояний субъективного мира, соответствующих тем или иным понятиям не только научной, но и обыденной психологии (Александров Ю. И., 1997), которые отражают важные в практическом отношении характеристики поведения человека, такие как, например, «сомнение», «уверенность», «ненависть», «внимание» и мн. др. Поскольку настроения, самооценка, поступки людей «определяются объективными законами субъективной реальности», постольку представляется очевидным, что изучение этих закономерностей в системной психофизиологии может быть чрезвычайно эффективным (Швырков В. Б., 1989).

В философии науки утверждается полезность сосуществования альтернативных теорий, способствующего их взаимной критике и ускоряющего развитие науки (Фейрабенд П., 1986). Хорошим примером справедливости этого утверждения являются коррелятивная и системная психофизиология. Несмотря на различие их задач и методологии, они взаимодействуют, являясь участниками общего процесса коэволюции психологии и нейронаук. В частности, выявление сходных положений при сравнении своих теоретических построений с формулируемыми в рамках другого направления и анализ причин подобного совпадения очень полезен для исследователя, так как способствует сохранению целостности и последовательности развиваемых им представлений.

Конечно, взаимно используется и экспериментальный материал. Следует учесть, однако, что в случае, когда исследователь, получивший материал, проинтерпретировал его в полном соответствии с методологическими требованиями своего направления, то представитель другого направления, также желающий оставаться последовательным, должен использовать для заимствования процедуру «межпарадигмального перевода». Это объясняется тем, что факты, которыми оперируют ученые, есть эмпирические явления, проинтерпретированные в терминах той или иной теории. Поэтому в рамках разных парадигм одно и то же явление превращается в разные факты (Черняк В. С., 1986).

2.5. Системогенез

В предыдущем разделе при формулировке задач системной психофизиологии не случайно на первое место поставлена задача изучения формирования систем. Именно история формирования поведения и деятельности определяет закономерности их реализации.

Идея развития, наряду с идеей системности, относится к основным идеям, лежащим в истоках теории функциональных систем. Обе они были воплощены в концепции **системогенеза**, развитой с привлечением огромного экспериментального материала, накопленного при исследовании взаимосвязи процессов формирования нервной системы и поведения. В этих исследованиях обнаружено, что в процессе раннего онтогенеза избирательно и ускоренно созревают именно те элементы организма, имеющие самую разную локализацию, которые необходимы для достижения результатов систем, обеспечивающих выживание организма на самом раннем этапе индивидуального развития (Анохин П. К., 1975).

В отличие от концепции органогенеза, постулирующей поэтапное развитие отдельных морфологических органов, выполняющих соответствующие локальные «частные» функции, концепция системогенеза утверждает, что гетерохронии в закладках и темпах развития связаны с необходимостью формирования не сенсорных или моторных, активационных или мотивационных, а «общерегистральных» целостных функциональных систем, которые, как мы уже говорили, требуют вовлечения множества разных элементов из самых разных органов и тканей. Образно говоря, если концепция органогенеза предполагает, что развитие — это поэтапное строительство дома (фундамент, стены, крыша и т. д.), то концепция системогенеза утверждает, что в отличие от этого дома, живой «домик», хотя и усложняется, модифицируется в процессе онтогенеза, но на каждом этапе он — целый и имеет все те части, которые позволяют использовать его в качестве «дома», все более и более обустроенного.

Системогенетический анализ процессов развития позволил П. К. Анохину сформулировать следующие принципы, раскрывающие системный характер морфогенетических процессов. 1) Принцип гетерохронной закладки компонентов функциональной системы. За счет **внутрисистемной гетерохронии** — неодновременной закладки и разной скорости формирования различных по сложности компонентов функциональной системы (более ранняя закладка и формирование более сложных компонентов), эти компоненты «подгоняются» к одновременному началу функционирования в рамках данной системы. 2) Принцип фрагментации органа. В связи с наличием **межсистемной гетерохронии** — формирование отдельных функциональных систем на последовательных этапах онтогенеза, состав данного органа в каждый момент развития неоднороден по своей зрелости. Наиболее зрелыми оказываются те элементы, которые должны обеспечить реализацию систем, формирующихся на наиболее ранних этапах. Так, например, у птенца формируется не внутреннее ухо и слуховая кора вообще, но в них избирательно и ускоренно созревают те элементы, которые оказываются чувствительными к частоте «пищевых» сигналов матери, т. е. необходимые для обеспечения ранних форм пищелобывательного поведения (Хаяутин С. Н., Дмитриева Л. П., 1991). 3) Принцип минимального обеспечения функциональных систем.

Функциональная система становится «продуктивной» (обеспечивающей достижение результата и имеющей все необходимые составляющие операциональной архитектоники до того, как все ее компоненты получают окончательное структурное оформление (Судаков К. В. и др., 1997).

С позиций представлений о системном характере морфогенетических процессов, в особенности, имея в виду принцип фрагментации (см. выше), можно рассмотреть **орган**, представляющий собой обособленный комплекс тканей, в качестве общей эволюционно фиксированной «части» множества систем, направленных на достижение разных результатов. Характеристика данного множества в традиционных терминах описывается как «специфическая функция» органа. Заметим здесь, что существует определенное соответствие между этим утверждением и точкой зрения, высказанной Маунткастлом о том, что «крупные структуры являются частями многих распределенных систем» (Эделмен Д., Маунткастл В., 1981, с. 57).

Отвечая на вопрос о том, почему специализированные клетки, принадлежащие разным функциональным системам, в процессе эволюции оформились как локальное морфологическое образование-орган, можно предположить действие факторов, обуславливающих обособление клеточных элементов с различающимися наборами экспрессированных генов. С одной стороны, к подобным факторам можно отнести наличие особых метаболических «потребностей», динамика которых требует срочных обменов специфическими метаболическими субстратами между близко расположенными клетками определенных специализаций (см., например, Weinberg R. J., 1997). Известно, что клетка функционирует нормально в достаточно узкой области параметров внешних условий и что конкретные характеристики этой области зависят от специализации данной клетки (Фок М. В., Зарицкий А. Р., 1997). С другой стороны, компартментализация, по-видимому оказывается способом пространственного разобщения несовместимых генов (Козлов А. П., 1983; Швырков В. Б., 1990).

В настоящее время становится общепризнанным, что многие закономерности модификации функциональных, морфологических свойств нейронов, а также регуляции экспрессии генов, лежащие в основе научения у взрослых, сходны с теми, что действуют на ранних этапах онтогенеза (Анохин К. В., 1996; Судаков К. В. и др., 1997). Это дает авторам основание рассматривать научение как «реювенилизацию» или «реактивацию процессов развития», имеющих место в раннем онтогенезе. В рамках теории функциональных систем, наряду с признанием специфических характеристик ранних этапов индивидуального развития, по сравнению с поздними (Александров Ю. И., 1989; Шулейкина К. В., Хаяутин С. Н., 1989), уже довольно давно психофизиологами (Швырков В. Б., 1978 а), физиологами (Судаков К. В., 1979) и психологами (Шадриков В. Д., 1982) было обосновано представление о том, что системогенез имеет

место не только в раннем онтогенезе, но и у взрослых, так как формирование нового поведенческого акта есть формирование новой функциональной системы.

Принципиальным для понимания различий роли отдельных нейронов в обеспечении поведения является учет истории формирования поведения (Александров Ю. И., Александров И. О., 1980), т. е. истории последовательных системогенезов, и разработана системно-селекционная концепция научения (Shvyrkov V. B., 1986). Она представляет собой составную часть системно-эволюционной теории, которая сформулирована В. Б. Швырковым (1995) и является важнейшим компонентом методологической базы системной психофизиологии.

Системно-селекционной концепции созвучны современные идеи о «функциональной специализации», пришедшие на смену идеям «функциональной локализации», и о селективном (отбор из множества клеток мозг нейронов с определенными свойствами), а не инструктивном (изменение свойств, «инструктирование» клеток соответствующими сигналами) принципе, лежащем в основе формирования нейронных объединений на ранних и поздних стадиях онтогенеза (Edelman G. M., 1987). Дж. Эдельман приводит аргументы против инструктивного принципа, заключающиеся в том, что этот принцип требует точной копии каждого сигнала. Копия может формироваться новыми структурами, включающими старые компоненты, или совершенно новыми структурами. В первом случае необходим механизм высшего порядка (гомункулус) для различения старых и новых элементов; во втором — система будет быстро истощена. Альтернатива — селекция. Принцип селекции, с его точки зрения, означает, что в мозгу формируются группы нейронов, каждая из которых по-своему активируется при определенных изменениях внешней среды. Специфика группы обусловлена как генетически, так и эпигенетическими модификациями, происшедшими независимо от упомянутых изменений. Когда определенное изменение среды происходит, оно приводит к отбору из числа имеющихся такой группы, которая, в терминах Дж. Эдельмана, может обеспечить надлежащую реакцию. Изменение среды и группа могут считаться соответствующими друг другу в том случае, если клетки последней отвечают на данное изменение более или менее специфично. Селекция имеет место уже при созревании мозга в раннем онтогенезе, в процессе которого множество (50% и более) нейронов гибнет. Отобранные же клетки составляют первичный ассортимент. Вторичный ассортимент, полагает Дж. М. Эдельман, формируется в результате селекции, происходящей в процессе поведенческого взаимодействия со средой. Как справедливо считает Э. С. Рид (Reed E. S., 1989), принятие положения о селекции как основе развития на всех его этапах устраняет дихотомию между созреванием и научением.

Дж. Эдельман проводит аналогию между селекцией нейронов, селекцией в эволюции и клональной селекцией в иммунологии. Гарантия успеха во всех случаях — предсуществующее многообразие нейронов, индивидов или лимфоцитов. Так, в иммунологии раньше считалось, что антиген «инструктирует», изменяет лимфоцит. Однако затем стало ясно, что антиген «отбирает» лимфоцит, обладающий соответствующими свойствами, и соединяется с ним. Отобранные лимфоциты начинают делиться, образуя популяцию однородных клеток (клон). В результате продукция необходимых в данном случае антител увеличивается в 105–106 раз.

В рамках системно-селекционной концепции научения формирование новой системы рассматривается как фиксация этапа индивидуального развития — формирование нового элемента индивидуального опыта в процессе научения. Известно, что как молекулярно-биологическое, так и морфологическое «обеспечение» достижения одного и того же результата нового поведенческого акта сразу после завершения обучения и через несколько часов или дней после этого существенно различается (Роуз С., 1995; Анохин К. В., 1996). Возможно, в процессе фиксации элемента опыта действует принцип минимального обеспечения систем (см. выше). Сравнительный анализ нейронного обеспечения реализации данного элемента на ранней стадии его существования, когда упомянутая выше модификация морфологических свойств нейронов еще не произошла, и на поздних стадиях представляется актуальной задачей.

Специализация нейронов относительно вновь формируемых систем — **системная специализация** — постоянна, т. е. **нейрон системоспецифичен**. В настоящее время обнаружены нейроны, специализированные относительно самых разнообразных элементов опыта: актов использования определенных слов у людей (Heit G. et al., 1988), актов «социального контакта» с определенными особями в стаде у обезьян (Petrett D. I., 1996), актов инструментального поведения у кроликов (Александров Ю. И., 1989; Швырков В. Б., 1989, 1995), актов ухода за новорожденными ягнятами у овец (Kendrick K. M. et al., 1992).

Селекция нейронов из резерва (ранее молчавших, неактивных клеток) лежит в основе формирования новых функциональных систем при обучении и зависит от их индивидуальных свойств, т. е. от особенностей их метаболических «потребностей». Представления о резерве «молчавших» клеток и о генетической детерминации активности нейронов развивались также Л. В. Крушинским (1986). В экспериментах с использованием метода микронофореза было показано, что искусственное изменение «микросреды» «молчавших» нейронов ведет к появлению у них импульсации (моделирует вовлечение из резерва) и что разные «молчавшие» нейроны чувствительны к разным медиаторам (это, возможно, связано с различием их «потребностей») (Шерстнев В. В., 1972). Видимо, именно нарастание разнообразия метаболических «потребностей» нейронов обуславливает

филогенетическое усложнение поведения: белковый и пептидный состав нейронов усложняется в филогенезе (см.: Шерстнев В. В. и др., 1987).

Поскольку считается, что нервная система состоит из нейронов, обладающих своеобразной «индивидуальностью» (см.: Анохин П. К., 1975; Кэндел Э., 1980; Александров Ю. И. и др., 1997), постольку представляется логичным предположение, что число нейронов в известной мере отражает их разнообразие и предопределяет поведенческие возможности. Можно полагать поэтому, что не только межвидовые, но и индивидуальные различия связаны с различием в числе нейронов, имеющих у сравниваемых индивидов или видов. Аргументы в пользу наличия этой связи приводились уже давно в рамках обсуждения результатов, демонстрирующих корреляцию таких показателей как размер мозга с межвидовыми и индивидуальными различиями в способности к обучению (см., например, Hahn M. E. et al., 1979; Jerison H. J., 1973; Deary I. J., Saryl P. G., 1997). В последнее время предлагается гипотеза, согласно которой могут быть выделены две группы факторов, определяющих увеличение размеров мозга (Aboitiz F., 1996). Первая связана с увеличением размеров тела, обуславливающим увеличение размера мозга в целом. Вторая — экологические факторы, которые определяют отбор специфических форм поведения и обуславливают избирательное увеличение размеров определенных мозговых структур и числа нейронов в них. Показано, что птицы, которые запасают и прячут корм, чтобы потом его извлечь и использовать, имеют значимо больший гиппокамп, чем птицы тех видов, для которых это поведение не характерно (см.: Rosenzweig M. R., Bennett E. L., 1995). Что касается числа нейронов, в экспериментах В. С. Уорда et al. получены убедительные данные, показывающие наличие высоко значимой связи между числом нейронов в определенных структурах мозга у птиц и их способностью к выучиванию специфического поведения — воспроизведению видовой песни: чем больше нейронов у данной птицы в этих структурах, тем более точно она воспроизводит услышанные от других птиц фрагменты видовой песни (Ward B. C. et al., 1998).

Положение о селекции и системоспецифичности не означает абсолютной предопределенности: как в раннем онтогенезе селекция не означает полную готовность, предопределенность моделей результатов даже видоспецифических актов — они формируются в зависимости от особенностей индивидуального развития (см.: Александров Ю. И., 1989; Хаютин С. Н., Дмитриева Л. П., 1991), так и у взрослого — наличие групп нейронов со специфическими свойствами, которые могут быть отобраны при научении, по-видимому, означает возможность сформировать не определенный акт, а определенный класс актов. Выяснение границ и характеристик подобных классов — перспективная задача.

В процессе формирования индивидуального опыта вновь сформированные системы не сменяют предсуществующие, но «наслаиваются» на них. Что значит «не сменяют, но наслаиваются»? Ответ на этот вопрос будет дан в следующем разделе.

2.6. Структура и динамика субъективного мира человека и животных

Представления о закономерностях развития многими авторами разрабатываются в связи с идеями уровневой организации (см.: Анохин П. К., 1975, 1980; Роговин М. С., 1977; Александров Ю. И., 1989, 1995, 1997). Процесс развития рассматривается как переход не от части к целому, но от одного уровня интегрированности к другому; причем, формирование новых уровней в процессе развития не отменяет предыдущих (Бернштейн Н. А., 1966; Maclean P. D., 1969) и первые не вступают со вторыми в отношения доминирования (управления) — подчинения (исполнения) (Bunge M., 1969).

В теории функциональных систем разработана концепция изоморфности иерархических уровней (Анохин П. К., 1975). Изоморфность уровней заключается в том, что все они представлены функциональными системами, а не какими-либо специальными процессами и механизмами, например, периферического кодирования и центральной интеграции, классического обуславливания и инструментального обучения, регуляции простых рефлекторных и сложных произвольных движений, и т. п. Системообразующий фактор для всех этих систем независимо от уровня — результат. Фактором же, определяющим структурную организацию уровней, их упорядоченность, является история развития (Александров Ю. И., 1989). Данное утверждение согласуется с представлением о преобразовании последовательности стадий психического развития в уровни психической организации. Это представление является стержнем концепции Я. А. Пономарева (1976) о превращении этапов развития явления в структурные уровни его организации. Ж. Пиаже также подчеркивал соответствие стадий развития уровням организации поведения, полагая при этом, что формирование нового поведения означает «ассимиляцию новых элементов в уже построенные структуры» (1986, с. 240).

Наряду с изложенными идеями, высказываются также и мнения о том, что «истинное развитие» представляет собой не «наслоение», а смену одних образований другими (Роговин М. С., 1977). Однако эти мнения опровергаются данными многочисленных экспериментов. Обнаружено, что в основе образования нового элемента опыта лежит не «переспециализация» ранее специализированных нейронов, а, как уже говорилось, установление постоянной специализации относительно вновь формируемой системы части нейронов резерва. Данные о неонейрогенезе у взрослых млекопитающих (Weiss S. et al., 1996), а также

недавно полученные результаты, показывающие, что нейрогенез у взрослых крыс увеличивается в обогащенной среде (Kempermann G. et al., 1998), позволяют предположить, что наряду с рекрутированием клеток «резерва» и нейрогенез может вносить вклад в процессы системогенеза на поздних стадиях консолидации систем.

Таким образом, новая система оказывается «добавкой» к ранее сформированным, «наслаиваясь» на них. В связи с этим появление клеток новой специализации приводит к увеличению общего числа активных в поведении клеток. Положения о наличии в мозге животных разных видов множества молчащих клеток, об увеличении числа активных клеток при обучении, а также о том, что при обучении происходит скорее вовлечение новых нейронов, чем переобучение старых находят подтверждение в работах ряда лабораторий (Wilson M. A., McNaughton B. L., 1993; Bradley P. M. et al., 1996; Swadlow H. A., Hicks T. P., 1997). Как же используются элементы опыта разного «возраста» в достижении результатов поведения?

Обнаружено, что, осуществление поведения обеспечивается реализацией не только новых систем, сформированных при обучении актам, составляющим это поведение, но и **одновременной** реализацией множества более старых систем, сформированных на предыдущих этапах индивидуального развития (Швырков В. Б., 1989, 1995; Александров Ю. И., 1989; Александров Ю. И. и др., 1997). Последние могут вовлекаться в обеспечение многих поведенческих актов, т. е. относиться к элементам индивидуального опыта, общим для разных актов.

Например, **при захвате пищи**, предъявленной после нажатия животным на педаль и находящейся в одной из двух имеющихся в экспериментальной камере кормушек, **одновременно активны** нейроны, принадлежащие к наиболее древним системам, — активируются при любом открывании рта (при захвате пищи, жевании, в оборонительном поведении и т. д.); нейроны, принадлежащие к системам, сформированным позже предыдущих, но до обучения животного инструментальному поведению в экспериментальной камере, активируются только при открывании рта для захвата пищи, поданной в любой кормушке, на полу камеры, экспериментатором с руки и т. д.; наконец, нейроны, принадлежащие к наиболее новым системам, сформированным при обучении инструментальному поведению, активируются только при определенном захвате пищи — из одной, но не из другой кормушки. Заметим, что если один и тот же нейрон вовлекается в разные акты, то характеристики его активаций в этих актах различаются, так как в них он должен согласовывать свою активность с активностью разных наборов клеток (Александров Ю. И., 1989).

Таким образом, функциональные системы, реализация которых обеспечивает достижение результата поведенческого акта, формируются на последовательных стадиях индивидуального развития, поэтому

системная структура поведения отражает историю его формирования. Иначе говоря, **реализация поведения есть**, так сказать, **реализация истории формирования поведения**, т. е. множества функциональных систем, каждая из которых фиксирует этап становления данного поведения.

Ранее нами обосновывалась концепция, согласно которой во всем множестве функциональных систем, сформированных на протяжении индивидуального развития, могут быть выделены базовые и дифференцированные *системы*, а также *субсистемы* (Александров Ю. И., 1989). Причем предполагалось, что формирование функциональной системы означает появление нового целостного поведенческого акта, направленного на достижение полезного для индивида результата. «Врожденная» же субсистема, хотя и не является готовым «кирпичиком» и формируется в зависимости от конкретных условий развития, всегда оказывается лишь составной частью какого-либо акта. Иначе говоря, ни на каком этапе онтогенеза результаты субсистем не являются результатами целостных, самостоятельных актов, соотносящих среду и организм как целое. Они были таковыми лишь в эволюционном прошлом (Швырков В. Б., 1995). В настоящее время представляется, что это предположение не является достаточно последовательным. Во всяком случае, если речь идет о «субсистемах движений».

Можно полагать, что уже на стадии пренатального онтогенеза появляются первые функциональные *системы*, реализация которых характеризуется разнообразными «генерализованными» и «локальными» движениями и которые выступают в качестве самостоятельных актов, соотносящих плод и его среду как целое. В литературе были приведены данные, позволяющие выдвинуть представление о том, что данные функциональные системы становятся элементами индивидуального опыта, особенности которого зависят от конкретных условий развития и что этот опыт используется индивидом в организации поведения на стадии постнатального онтогенеза, причем характеристики поведения оказываются связанными с особенностями ранних этапов развития (Gottlieb G., 1973; Pedersen P. E., Blass E. M., 1981). Изменения функционирования материнского организма, наступающие вслед за актами, реализуемыми плодом, обеспечивают в каждый данный момент специфическое приспособление условий среды к динамике текущих потребностей плода. Поэтому движения плода рассматриваются как имеющие приспособительное значение и способствующие полноценному внутриутробному развитию (Аршавский И. А., 1960; Гармашева Н. Л., 1967; Гармашева Н. Л., Константинова Н. Н., 1978; Butterworth G., Harris M., 1994). Одни движения (ротационные) предотвращают «прилипание» плода к стенке матки (Butterworth G., Harris M., 1994). Другие — обеспечивают захват и заглатывание околоплодных вод или ведут к увеличению поступления питательных веществ и кислорода за счет интенсификации пупочно-плацентарного кровотока. В связи с движениями плода наблюдаются изменения

в активности ряда мозговых структур матери, а также повышение тонуса мышц матки, отражающееся на кровотоке в ней и выступающее в качестве фактора, обеспечивающего отсеченную интенсификацию кровотока (Бурсиан А. В., 1983; Гармашева Н. Л., 1967). В том случае, если концентрации питательных веществ в среде, с которой контактирует плод, повышается (потребление пищи или введение матери раствора глюкозы), частота движений плода падает, а при голодании матери, наоборот, — возрастает (Гармашева Н. Л., 1967; Гармашева Н. Л., Константинова Н. Н., 1978). В экспериментах О. В. Богданова и сотрудников (Богданов О. В., 1978; Богданов О. В. и др., 1986) было прямо показано, что куриный эмбрион может минимизировать биологически отрицательные воздействия внешней среды (электрическая стимуляция) посредством модификации своей двигательной активности: повышая амплитуду движений в одной экспериментальной ситуации и снижая — в другой.

Таким образом, двигательная активность может быть рассмотрена как «форма... поведения (в частности, пищевого. — Ю. А.) плода», который «через посредство скелетной мускулатуры активно добывает себе пищу». Даже дыхательные движения плода являются не просто тренировкой будущего дыхания, но приспособлением к текущим условиям внутриутробного существования, обеспечивающем выделение, питание и дыхание плода (Аршавский И. А., 1960, с. 292, 163).

Из сказанного следует, что важнейшей характеристикой, по которой оцениваются результаты движений плода, является адаптивное изменение среды, окружающей плод. В связи с этим важно отметить одновременность формирования мышечных рецепторов-веретен (активность которых «регулируется» интрафузальными мышечными волокнами, растягивающимися при своем сокращении веретенную капсулу) и экстрафузальных (сократительных) мышечных волокон. Формирование веретенного аппарата и его иннервации запаздывает по отношению к формированию экстрафузальных мышечных волокон и появлению движений плода (Калугина М. А., 1956; Лепехина Л. М., 1972; Hamburger V., 1973; Zelena J., 1957). При этом следует иметь в виду, что у сформированного организма при активации γ -мотонейронов, иннервирующих интрафузальные волокна, состояние веретен опережающе «подстраивается» под параметры планируемого движения; таким образом создается возможность сопоставить реально достигнутые и планируемые параметры результатов мышечного сокращения (Granit R., 1975; Stein R. B., 1974).

Изложенные выше данные являются дополнительным свидетельством в пользу того, что оценка результатов первых пренатальных систем базируется, по крайней мере, в значительной степени, на характеристиках изменений именно внешней для плода среды и представляет собой оценку результатов, достигнутых при реализации самостоятельных актов, соотносящих среду и организм как целое. В более поздние периоды пренатального онтогенеза (Богданов О. В., 1978; Богданов О. В. и др., 1986)

и в постнатальном онтогенезе роль мышечной рецепции в оценке результатов возрастает. На стадии постнатального развития данные «системы движений» действительно не являются уже подобными самостоятельными актами, а лишь «обслуживают» достижение более дифференцированных результатов целостных поведенческих актов, включаясь во множества систем, их реализующих. Иначе, конечно, обстоит дело со спортивными, балетными движениями. Однако, в этом случае мы имеем дело, по существу, со специальными актами, «построение» и мозговое обеспечение которых принципиально отличается от такового «обслуживающих» систем и соответствует системной организации самостоятельного целенаправленного поведения (подробно см.: Бернштейн Н. А., 1966). На стадии постнатального онтогенеза в оценке параметров результатов «систем движений» принципиальную роль начинают играть мышечные рецепторы.

Что касается увеличения дифференцированности поведения от прек постнатальному периоду, в качестве показателя этого увеличения можно привести, например, увеличение числа вариантов поведения захвата пищевых веществ. Увеличение связано с изменением потребностей, обусловленным созреванием, и усложнением среды, в которой поведение формируется: усложнением как объективным — роды, так и субъективным — нарастание степени «дробления» среды индивидом и возможности учесть все больше ее параметров (см.: Александров Ю. И., 1989; Хаютин С. Н., Дмитриева Л. П., 1991). Таким образом, пищедобывательное поведение развивается от движений плода, ведущих к увеличению пупочно-плацентарного кровотока и заглатыванию околоплодной жидкости, к сосанию, представляющему собой сложное целенаправленное поведение (Бласс Э., 1982), зависящее от множества факторов (в том числе, от конкурентной активности сибсов (Шулейкина К. В., 1971)). Далее — к манипулированию непищевыми объектами, которое является особым этапом формирования пищедобывательного поведения (Крымов А. А., 1983), и ко все возрастающему разнообразию актов, направленных на захват разных видов твердой пищи.

И в раннем пренатальном онтогенезе, и у взрослого достигнута результатов, описываемых на уровне целостного организма как изменение соотношения организма и среды, на уровне отдельных клеток соответствует удовлетворение разнообразнейших метаболических «потребностей» этих клеток (см. раздел 2.2). Поэтому реализация поведенческого акта на любом этапе индивидуального развития может быть охарактеризована как в аспекте изменения соотношения целостного организма и внешней среды, так и в аспекте внутренних изменений, обеспечивающих потребности метаболизма отдельных клеток. Следует, однако, думать, что имеется специфика этих «потребностей» в раннем онтогенезе, связанная с постоянной необходимостью обеспечения сравнительно более массивного, чем у взрослого, морфогенеза. При этом представляется непоследовательным с системной точки зрения

разделять формирующийся организм на отдельные части: элементы, «работающие», обеспечивающие достижение результатов и поэтому взаимодействующие, и элементы, которые не принимают в «работе» участия, так как «заняты» своим делом — созреванием. Справедливым кажется утверждение О. В. Богданова и др. (1986, с. 15) о необходимости «отбросить...» рассуждения о дофункциональном периоде развития нервной клетки при анализе ее «структурного созревания». Следовательно, и на ранних этапах онтогенеза следует рассматривать весь мозг и весь организм, клетки более зрелые и менее зрелые как целое, как совокупность элементов, взаимодействующих в достижении результата и обеспечивающих в ходе этого взаимодействия метаболические «потребности» друг друга. В связи с этим неудивительно, что наличие движений оказывается необходимым условием нормального созревания нервной системы, искусственное же ограничение движений приводит к нарушению процессов дифференциации нейронов, синаптогенеза и др. (Богданов О. В. и др., 1986).

Можно предположить, что различающиеся движения плода, которые приводят к результатам весьма сходным (но, вероятно, неидентичным) в первом аспекте (например, интенсифицируют пупочно-плацентарный кровоток, увеличивая поступление питательных веществ и кислорода), оказываются существенно разными во втором аспекте, приводя к удовлетворению «потребностей» разных групп созревающих центральных и периферических клеток. Можно предположить также, что динамика «потребностей» этих групп «подстраивается» к динамике потребностей плода как целого так, чтобы поступление питательных веществ достигалось в один момент (когда необходимо удовлетворение «морфогенетических потребностей» одной группы клеток) с помощью одного движения и, следовательно, при активации специфического набора клеток, а в другой — другого. Именно следствием подобного «подстраивания», видимо, является следующий феномен, наблюдаемый на всех стадиях развития плода: движения разных частей тела сменяют друг друга в «непредсказуемой» последовательности и сочетаниях, выглядя как «неинтегрированные» (Narayanan G. H. et al., 1971, с. 105).

Итак, мы считаем, что совершение плодом движений никоим образом не должно рассматриваться как функционирование частей будущей целостной конструкции, не имеющих в данный момент приспособительного значения. Плод живет, а не готовится к жизни, представляя собой целостный «домик», а не фундамент будущего дома (см. раздел 2.5). Элементы индивидуального опыта формируются уже на стадии пренатального онтогенеза. Их реализация, характеризуясь теми или иными движениями, соотносит плод и его среду как целое, обеспечивая достижение адаптивных поведенческих результатов и, одновременно, способствуя процессам созревания.

Можно предположить, что в основе процесса специализации нейрона находится не только преходящая экспрессия генов (например, «ранних» (Анохин К. В., 1997)), но и стойкая долговременная их активация, изменяющая его метаболические «потребности» таким образом, что он становится более избирательным в отношении своей «микросреды». Кажется логичным предположить также, что нейрогенез повышает разнообразие клеток, т. е. разнообразие паттернов экспрессированных ими генов. Если все это так, можно ожидать, что в онтогенезе число генов, экспрессированных в нервной системе, увеличивается. Действительно, показано, что как число активных генов в нервных клетках, так и «вес» генетического фактора в детерминации, например, интеллекта нарастают по ходу индивидуального развития (см.: Шерстнев В. В. и др., 1987; Сергиенко Е. А., Рязанова Т. Б., 1999). С позиций высказанных соображений индивидуальное развитие может быть представлено как последовательность системогенезов и «актуализация» генома, связанная с системогенезами.

Если полагать, что в основе видоспецифических различий в размере гиппокампа птиц запасующих и не запасующих корм (см. выше) лежат соответствующие различия их геномов, можно рассмотреть данные N. S. Clayton и J. R. Krebs (1994), которые показали, что данные различия появляются лишь в том случае, когда птицам предоставляется возможность формировать опыт запасания, как свидетельство в пользу существования связи между системогенезом и «актуализацией».

Специализация нейронов относительно элементов индивидуального опыта, сформированных на стадиях пре- и постнатального онтогенеза, означает, что в их активности отражается не внешний мир как таковой, а соотношение с ним индивида (см. также раздел 2.4). Поэтому описание системных специализаций нейронов оказывается одновременно описанием субъективного мира, а изучение активности этих нейронов — изучением субъективного отражения. В рамках такого описания субъективный мир выступает как структура, представленная накопленными в эволюции и в процессе индивидуального развития системами, закономерности отношений между которыми — межсистемные отношения — могут быть описаны качественно и количественно и которые можно, упрощая, свести к отношениям синергии и оппонентности, а субъект поведения — как весь набор функциональных систем, из которых состоит видовая и индивидуальная память. Состояние субъекта поведения при этом определяется через его системную структуру как совокупность систем разного фило- и онтогенетического возраста, одновременно активированных во время осуществления конкретного поведенческого акта.

С этих позиций динамика субъективного мира может быть охарактеризована как смена состояний субъекта поведения в ходе развертывания поведенческого континуума. Упомянувшиеся ранее трансформационные (переходные) процессы теперь предстают как смена одного специфического для данного акта набора функциональных систем на другой набор,

специфичный для следующего акта в континууме. Во время трансформационных процессов отмечается «перекрытие» активаций нейронов, относящихся к предыдущему и последующему актам, а также активация «лишних» нейронов, не активирующихся в упомянутых актах (Швырков В. Б., 1978, 1987; Гринченко Ю. В., 1979; Максимова Н. Е., Александров И. О., 1987).

Перекрытие может быть рассмотрено как «коактивация» нейронов, во время которой происходит согласование состояний одновременно активных клеток, принадлежащих к функциональным системам разных поведенческих актов, связанным логикой межсистемных отношений. Вероятно, это согласование лежит в основе системных процессов, которые включают оценку индивидом достигнутого результата, зависимость от данной оценки организацию следующего акта и реорганизацию отношений между функциональными системами только что реализованного акта. Наличие активаций «лишних» нейронов показывает, что данные процессы происходят с вовлечением и, возможно, с модификацией также и остальных элементов опыта, представителями которых являются «нелишние», в действительности, нейроны.

Еще Ф. Барлетт предлагал полностью отбросить взгляды, в соответствии с которыми «воспроизведение из памяти» рассматривается как «повторное возбуждение неизменных «следов»» (Bartlett F., 1932, p. VI). Позже было четко продемонстрировано, что не только сложные акты могут обнаруживать направленную динамику (совершенствоваться) в течение тысяч и даже миллионов реализаций, но даже простые акты являются «повторением без повторения» (Бернштейн Н. А., 1966; Gottlieb G. et al., 1988).

Анализ активности системно специализированных нейронов показывает: как «мы никогда не имеем по-настоящему изолированные функциональные системы» (Анохин П. К., 1975, с. 42; любой акт — одновременная реализация множества систем), так же мы не имеем и изолированного извлечения из памяти (в «чистом виде») специфического набора систем, соответствующего данному акту. В связи с наличием упоминавшихся выше сложнейших отношений, существующих между элементами индивидуального опыта, и в зависимости от них, актуализация одного элемента «затрагивает» другие. Результат поведенческого акта достигается за счет актуализации множества связанных логикой межсистемных отношений элементов опыта, образовавшихся при формировании разных актов. Процессам реализации одиночного акта поведения соответствует сложная и динамичная системная структура, представленная как функциональными системами, неизменно вовлекающимися в его осуществление, так и системами, набор которых модифицируется от реализации к реализации данного акта, но которые неизменно вовлекаются в реализацию каких-либо других актов.

Модификация набора систем определяется невозможностью полного воспроизведения в повторных реализациях акта структуры межсистемных отношений. Каждый последующий акт отличается от предыдущего хотя бы уже потому, что ему предшествует большее число реализованных актов, а следовательно, он может характеризоваться иным уровнем мотивации, степени автоматизированности и т. п. Кроме того, параметры полученного результата не «математически точно соответствуют заданным», но «всегда имеют множественный разброс около... предсказанного акцептором действия эталона» (Анохин П. К., 1978, с. 275). Таким образом, трансформационные процессы, в которых задается конкретная структура межсистемных отношений, не могут быть точной копией предыдущих. Следует учесть и необходимость срочных реорганизаций межсистемных отношений в связи с меняющимися условиями среды, в которых осуществляется поведение. Модификация набора актуализированных систем определяет изменчивость субъективного мира при повторных реализациях «одного и того же» действия. Изучение нейронной активности позволяет сделать закономерности актуализации отдельных элементов опыта, лежащие в основе этой изменчивости, предметом количественного анализа (Александров Ю. И. и др., 1998).

Ясно, что одной из главных целей изучения мозгового обеспечения формирования и реализации индивидуального опыта у животных является обнаружение таких закономерностей, которые могли бы быть использованы для разработки представлений о субъективном мире человека. Однако на традиционных путях достижения этой цели возникают существенные методологические препятствия. Предполагается, что упомянутые закономерности могут существенно изменяться от животного к человеку. В связи с этим высказывается следующая точка зрения. В изучении специфически человеческих функций, таких, например, как использование языка, данные, полученные в экспериментах с животными, не могут быть использованы (Tulving E., Markowitsch H. J., 1994). Не отрицая специфики субъективного мира человека и понимая необходимость ее анализа (Швырков В. Б., 1985), можно считать, вместе с тем, приведенную выше радикальную и довольно распространенную точку зрения следствием методологии парадигмы реактивности, в которой активирование отдельных структур мозга связывается с выполнением специфических функций, таких как сенсорный анализ, генерация моторных программ, построение когнитивных карт и т. д. При этом, естественно, оказывается, что в экспериментах с животными нельзя изучать те специфические функции, под которые у них не существует специальных структур и механизмов.

В системной психофизиологии эти препятствия устраняются. С позиций развитой в ней системно-эволюционной теории активность нейронов связывается не с какими-либо специфическими «психическими» или «телесными» функциями, а с обеспечением функциональных систем,

в которые вовлекаются клетки самой разной анатомической локализации и которые, различаясь по уровню, сложности и качеству достигаемого результата, подчиняются общим принципам организации функциональных систем (Анохин П. К., 1975, 1978). Поэтому системные закономерности, выявленные при изучении нейронной активности у животных, могут быть применены для разработки представлений о системных механизмах формирования и использования индивидуального опыта в разнообразной деятельности человека, например, в описанной в следующем разделе задаче категоризации слов родного и иностранного языка (см. и сравни с точкой зрения Tulving и Markowitsch), а также в операторских задачах, в совместной игровой деятельности у детей и взрослых, в ситуации ответа испытуемых на тестовые вопросы психодиагностических методов (Безденежных Б. Н., Пашина А. Х., 1987; Александров Ю. И. и др., 1997).

Существование наряду с общесистемными закономерностями и специфики человеческого опыта можно особенно ярко продемонстрировать, сравнив у человека и животных только что рассмотренные трансформационные процессы, включающие оценку результата (Alexandrov Yu. I., 1996). Заметим, что именно эти процессы приводил в пример П. К. Анохин (1978, с. 397), утверждая изоморфность системных механизмов (операциональной архитектуры систем) и различное их «заполнение» у человека и животного.

Конечно, оценка результатов поведения осуществляется как животными, так и человеком. Однако состав индивидуального опыта, вовлекаемого в этот процесс, у них различается. Животное использует лишь опыт его собственных отношений со средой или, возможно, в специальных случаях, опыт особи, с которой оно непосредственно контактирует. Человек же использует опыт всего общества, опыт поколений. У человека индивидуальный опыт включает специфические элементы, являющиеся трансформированными единицами общественного опыта (Рубинштейн С. Л., 1989), знаниями, которые усвоены им в процессе индивидуального развития (Симонов П. В., 1993). Использование этих трансформированных единиц означает, что, оценивая результаты своего поведения, человек как бы смотрит на себя «глазами общества» и «отчитывается» ему. Специальный инструмент трансформации и отчета — речь.

Очевидно, что наиболее адекватным психофизиологическим методом исследования субъективного мира человека, дающим возможность прямого описания таксономии и отношений между элементами опыта, был бы анализ динамики активности нейронов, специализированных относительно систем разного возраста (Швырков В. Б., 1995). Однако по целому ряду этических и методических причин наиболее распространенным методом изучения активности мозга у человека наряду с другими методами картирования мозга продолжает оставаться анализ ЭЭГ. В. Б. Швырковым были теоретически и экспериментально обоснованы положения о соответствии компонентов ЭЭГ-потенциалов разрядам

нейронов и динамике системных процессов на последовательных этапах реализации поведения, в том числе переходным процессам, и о неправомочности классификации потенциалов как сенсорных, моторных, когнитивных и т. д. (Швырков В. Б., 1978, 1987). Была также показана связь нейронов различной системной специализации с фазами ЭЭГ-колебаний (Гаврилов В. В., 1987). В рамках упомянутых представлений знания о связи ЭЭГ и активности нейронов с динамикой системных процессов, полученные в экспериментах на животных, могут служить основой для использования регистрации суммарной электрической активности мозга в решении задач системной психофизиологии, относящихся к изучению закономерностей формирования и реализации индивидуального опыта у человека (Швырков В. Б., 1978, 1987; Александров Ю. И. и др., 1997; Максимова Н. Е., Александров И. О., 1987).

Теоретический и методический аппарат качественного и количественного анализа системных процессов, лежащих в основе формирования и реализации индивидуального опыта в норме и его реорганизации в условиях патологии (см. раздел 2.7), позволяет объединить в рамках системной психофизиологии исследования самого разного уровня: от клеточных и субклеточных механизмов формирования новых системных специализаций и межсистемных отношений; отражения истории обучения и межвидовых различий в системной организации активности нейронов; характеристик нейронных механизмов модификации и использования предсуществующих элементов опыта в рамках вновь формируемых потребностей до системной организации высоко- и низкоэффективной операторской деятельности и динамики ее усовершенствования; закономерностей формирования и реализации индивидуального опыта в деятельности, предполагающей субъект-субъектные отношения; особенностей структуры индивидуального опыта, опосредующей валидные формы отчетной деятельности испытуемых. К актуальным для дальнейшего развития системной психофизиологии направлениям исследований, кроме уже упоминавшихся в этом и предыдущем разделах, можно отнести также исследования генетической детерминации системной специализации нейронов, системных закономерностей категориального обучения, социальных детерминант структуры индивидуального опыта и др.

2.7. Проекция индивидуального опыта на структуры мозга в норме и патологии

Из всего сказанного выше с очевидностью следует, что с позиций системной психофизиологии проблема «локализации психических функций» должна быть сформулирована как проблема проекции индивидуального опыта на структуры мозга (Швырков В. Б., 1995).

Яркие данные в пользу зависимости корковых проекций от особенностей ранних этапов индивидуального развития были получены

Д. Н. Спинелли (Spinelli D. N., 1978), который обнаружил, что обучение котят оборонительным движениям передней лапы приводит к увеличению, по сравнению с контролем, числа нейронов, имеющих рецептивные поля на этой лапе; область ее представительства в соматосенсорной коре существенно расширяется. Позднее было обнаружено, что обусловленное обучением формирование рецептивных полей нейронов с характеристиками, соответствующими свойствам распознаваемых объектов, имеет место и у взрослых животных (Тапака К., 1993). В настоящее время не вызывает сомнений, что рецептивные поля и «корковые карты» могут модифицироваться в течение всей жизни (Wall J. T., 1988), хотя объем этих модификаций в разном возрасте может быть разным. Так, показано, что представительство пальцев левой руки у музыкантов, играющих на струнных инструментах, расширено, по сравнению с контролем, тем сильнее, чем в более раннем возрасте началось обучение игре (Elbert T. et al., 1995).

Выше мы уже отмечали, что с точки зрения теории функциональных систем при тестировании рецептивных полей нейронов выявляется их вовлечение в обеспечение систем тех или иных поведенческих актов. В связи с этим представленные выше данные можно рассмотреть как указание на то, что проекция индивидуального опыта на структуры мозга животных и человека изменяется в процессах системогенеза на всех стадиях индивидуального развития и зависит от особенностей последнего.

Для того чтобы получить данные, непосредственно характеризующие проекцию тех или иных элементов опыта на структуры мозга, необходимо сопоставить паттерны системной специализации нейронов этих структур. Под **паттерном системной специализации нейронов** данной области мозга понимается конкретный состав функциональных систем, по отношению к которым специализированы нейроны данной структуры, и количественное соотношение нейронов, принадлежащих к разным системам. Сопоставление паттернов специализации нейронов лимбической и моторной коры кролика на последовательных стадиях обучения инструментальному поведению (нажатия на педали для получения пищи в автоматически предъявляемой кормушке) показало, что паттерны изменяются, причем в разной степени в сравниваемых областях коры. Изменение происходит за счет появления после обучения (например, нажатия на педаль) новой группы активных нейронов, специфически связанных с этим актом. Таких клеток в лимбической коре появляется достоверно больше, чем в моторной. Поэтому результирующие паттерны специализации нейронов этих структур кардинально различаются. Хотя нейроны одной специализации есть в разных структурах, но эти структуры различаются по соотношению специализаций: в лимбической коре (как и в гиппокампе) значительно больше нейронов новых специализаций, чем в моторной коре.

Эксперименты, в которых анализировалась системная специализация нейронов многих центральных и периферических структур мозга,

показали, что, в целом, нейроны новых специализаций максимально представлены в коре мозга (хотя, как это было только что отмечено, отдельные ее области могут сильно различаться по этому параметру) и в меньшей степени или совсем отсутствуют в ряде филогенетически древних и периферических структур. Нейроны же более старых специализаций в значительном числе представлены в корковых, как и в других структурах. Можно полагать, что специфика проекции на структуры мозга зависит от специфически метаболических «потребностей». Эти свойства определяют вовлечение нейронов данной структуры в формирование конкретной функциональной системы.

В качестве основного критерия эволюционных преобразований мозга рассматривается развитие его коры. Как изменяется проекция опыта на корковые структуры в процессе исторического развития от животного к человеку? В филогенезе нарастают прямые связи между периферическими, спинномозговыми элементами и корой, что связывается с нарастанием выраженности эффектов ее повреждения в эволюционном ряду. Это позволяет говорить о «прогрессивной кортикализации функций» (Лурия А. Р., 1973). С позиций теории функциональных систем кортикализация была интерпретирована в терминах системной специализации нейронов (Александров Ю. И., 1989) как увеличение пропорции нейронов, принадлежащих к более старым системам в первичных проекционных областях коры. Таким образом, паттерн специализации «одной и той же» области мозга, а, следовательно, и ее роль в обеспечении поведения, изменяется в филогенезе.

Параллельно с упомянутой модификацией первичных областей происходит бурное развитие вторичных и третичных («гностических», «специфически человеческих») областей коры мозга; при этом относительные размеры первичных областей уменьшаются. За счет этого развития увеличивается представленность в коре нейронов, принадлежащих к системам нового, наиболее сложного индивидуально специфического поведения, которое у человека включает использование трансформированных единиц общественного опыта (см. раздел 2.6).

Проекция опыта на структуры мозга может изменяться не только при нормальном ходе индивидуального развития. Повреждающие воздействия, такие, например, как перерезка нервов или ампутация пальцев, заставляющие перестроить поведение, также приводят к модификации рецептивных полей и соответствующим изменениям «корковых карт» (Wall J. T., 1988). У бинокулярно депривированных после рождения животных и у слепых людей зрительное представительство по сравнению с нормой уменьшается, в то время как тактильное и слуховое — увеличивается (Rauschecker J. P., 1995).

Сказанное выше свидетельствует в пользу справедливости положения о том, что для полного понимания развития психики, ее внутренней структуры и нейрональных основ необходимо учитывать материал пато-

логии (Лурия А. Р., 1973; Зейгарник Б. В., 1986). В противном случае останутся вне проблемного поля те «законные вариации нормальных процессов» (К. Goldstein, 1933; Давыдовский И. В., 1969), которые традиционно относятся к патологии и подчеркивание специфики которых, в сравнении с «нормой», обусловлено потребностями практики. В действительности же эти процессы являются не хаосом, дезорганизацией, нарушением функций, «ненормальностью» или чем-то в этом роде, но выработанной в эволюции формой приспособления индивида, которая оказывается хотя и «новым порядком движений и вещей», но при этом принципиально тождественной нормальным формам (Давыдовский И. В., 1969).

Первый систематический анализ амнезий, который позволил сформулировать представления об организации памяти, основанные на данных об ее повреждении, был, по мнению Л. Р. Сквайра (L. R. Squire), проведен в прошлом веке французским философом и психологом Т. Рибо (Т. Ribot). Затем эта линия исследований была продолжена многими авторами. Клинический материал, демонстрирующий различие характера амнезий после поражения разных структур мозга, протрактованный в терминах реализации этими структурами специфических функций, лег в основу современных представлений о множественности «систем памяти». Наиболее признанной их классификацией является предложенное Л. Р. Сквайром (Squire L. R., 1994) деление на две большие группы «систем»: декларативная память (относящаяся к тому материалу, о котором субъект может сообщить, дать отчет) и недеklarативная память (характеризующая неосознаваемый материал) (см. раздел 2.6). Предполагается, что разные «системы памяти» могут лежать в основе разного поведения.

Трудно дать однозначную трактовку в терминах системной психофизиологии всей совокупности материала, накопленного в рамках этого направления, в связи с его разнородностью, а также в связи с тем, что при локальных поражениях мозга можно локализовать симптом, а не функцию и, наконец, в связи с тем, что повреждение мозга означает не просто изъятие его части, а реорганизацию проекции опыта на интактные области. Так, например, после двустороннего разрушения зрительной области коры, паттерн специализации нейронов моторной коры изменяется: доля нейронов, специализированных относительно новых функциональных систем, увеличивается (Alexandrov Yu. I. et al., 1990).

Однако в самом общем виде этот материал можно оценить следующим образом. Как мы уже знаем, системные процессы, лежащие в основе поведенческого акта, имеют общемозговой характер. В обеспечение поведенческого акта вовлекается множество систем разного возраста. Симптомы, дающие основание говорить о повреждении той или иной «системы памяти», появляются при воздействии на данное множество. С этих позиций кажется адекватной точка зрения Д. Л. Счактера и Э. Тулвинга (Schacter D. L., Tulving E., 1994), в соответствии с которой считается правилом вовлечение в обеспечение задачи разных «систем памяти»; они

обладают общим свойством: направленностью на результат и различаются по времени их появления в онто- и филогенезе. Тогда различие характера амнезий может быть связано с тем, какие именно представители данного множества поражены в наибольшей степени, а, следовательно, какие именно нарушения формирования и реализации этой целостной организации выходят на первый план: использование трансформированных состояний рассматривал изменения, при которых в первую очередь модифицируются «психические функции», сформированные последними. Анализ модификации активности нейронов, лежащей в основе вызванных острым введением алкоголя нарушений поведения животных, выявил уменьшение числа активных в поведении клеток. Паттерн специализации нейронов изменяется (в лимбических структурах, но не в моторной коре) следующим образом: доля активных нейронов, принадлежащих к новым функциональным системам, падает за счет избирательного подавления активности этих нейронов, в особенности клеток, лежащих в верхних (II–IV) слоях коры (Alexandrov Yu. I. et al., 1991, 1993). Интересно отметить, что эти слои являются филогенетически более молодыми, чем нижние, и их развитие в эволюции связывается с усложнением психической деятельности (Лурия А. Р., 1973).

Та же закономерность обнаруживается при исследованиях человека, в которых анализируются эффекты острого введения алкоголя на ЭЭГ-потенциалы, соответствующие категоризации слов родного и иностранного языка. В этих исследованиях выявлено достоверно более выраженное угнетающее влияние в задаче категоризации слов иностранного языка, усвоенного на сравнительно более поздних этапах индивидуального развития (Александров Ю. И. и др., 1997 а). Только что описанные данные об избирательном влиянии алкоголя на нейроны, принадлежащие к более новым функциональным системам, позволяют считать, что в основе дифференцированного эффекта алкоголя на элементы индивидуального опыта разного возраста у человека лежит более выраженное действие алкоголя на те нейроны, которые обеспечивают актуализацию опыта, усвоенного испытуемыми на более поздних стадиях индивидуального развития.

В случае острого влияния алкоголя мы имеем дело с обратимым изменением проекции индивидуального опыта. В результате же хронической алкоголизации, как и в ситуации с локальным поражением мозга, модификации оказываются стойкими. Основной мишенью повреждающего действия хронической алкоголизации являются как раз нейроны

новых функциональных систем, локализующиеся в тех слоях и областях мозга, которые наиболее чувствительны к острому введению алкоголя. Именно за счет этих клеток уменьшается плотность корковых нейронов (они гибнут) и изменяется паттерн специализации. Так, например, в лимбической коре численное соотношение нейронов новых и старых систем становится обратным по сравнению со здоровыми животными: нейроны, принадлежавшие старым функциональным системам, которых в норме значительно меньше, чем нейронов новых функциональных систем, становятся преобладающими (Александров Ю. И. и др., 1997).

Можно полагать, что повышенная чувствительность нейронов новых функциональных систем, являясь психофизиологическим основанием закона Рибо, определяет описываемую им феноменологию.

Таким образом, проекция индивидуального опыта на структуры мозга изменяется в филогенезе, определяется историей обучения в процессе индивидуального развития и модифицируется при патологических воздействиях. Как в нормальной, так и в патологической ситуациях текущее поведение определяется реализацией элементов опыта, сформированных на последовательных этапах развития. Изменение «порядка» в последнем случае выражается в модифицированных, по сравнению с нормой, характеристиках исторически детерминированной системной организации. Это изменение представляет для нас особый интерес. Конечно, патологическое воздействие на новые системы не означает их простое «вычитание», «негатив развития» (Зейгарник Б. В., 1986), так же как локальное поражение мозговой структуры не означает простое «вычитания» ее из общемозговой организации (см. выше). Но как исследование симптомов локального поражения структур в нейропсихологии оказывается эффективным путем разработки представлений о мозговых основах психической деятельности человека, так и возможность избирательного воздействия на функциональные системы определенных уровней представляет уникальный материал, позволяющий судить о роли этих уровней в системной организации поведения и об ее «законных вариациях».

Литература

1. Абульханова К. А., Александров Ю. И., Брушлинский А. В. Комплексное изучение человека // Вестник РГНФ. 1996. № 3. С. 11–19.
2. Албертс Б., Брей Д., Льюис Дж., Рэфф М., Робертс К., Уотсон Дж. Молекулярная биология клетки. М.: Мир, 1986. Т. 1–5.
3. Александров Ю. И. Отражение интенсивности электрокожного раздражения в ответах корковых нейронов // Материалы 22–23 итоговой сессии СНО. М.: МЗ СССР, 1971. С. 21–29.
4. Александров Ю. И. Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении. М.: Наука, 1989.
5. Александров Ю. И. Макроструктура деятельности и иерархия функциональных систем // Психол. журн. 1995. Т. 16. № 1. С. 26–29.

6. Александров Ю. И. Психология + физиология ≠ психофизиология // Психологическая наука: традиции, современное состояние и перспективы. Труды Ин-та психологии. М., 1997. Т. 2. С. 263–268.
7. 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. 551–553.
8. Александров Ю. И., Александров И. О. Активность нейронов зрительной и моторной областей коры мозга при осуществлении поведенческого акта с открытыми и закрытыми глазами // Журн. высш. нервн. деят. 1980. Т. 31. № 6. С. 1179–1189.
9. Александров Ю. И., Греченко Т. Н., Гаврилов В. В., Горкин А. Г., Шевченко Д. Г., Гринченко Ю. В., Александров И. О., Максимова Н. Е., Безденежных Б. Н., Бодунов М. В. Закономерности формирования и реализации индивидуального опыта // Журн. высш. нервн. деят. 1997. Т. 47. № 2. С. 243–260.
10. Александров Ю. И., Самс М., Лавикайнен Ю., Рейникайнен К., Наатанен Р. Зависимость свойств связанных с событиями потенциалов от возраста элементов субъективного опыта, актуализируемых при категоризации слов родного и иностранного языка // Психол. журн. 1997а. Т. 18. № 1. С. 133–145.
11. Александров Ю. И., Шевченко Д. Г., Горкин А. Г., Гринченко Ю. В. Динамика системной организации поведения в его последовательных реализациях // Психол. журн. 1999. Т. 20. № 2 (в печати).
12. Анохин К. В. Обучение и память в молекулярно-генетической перспективе // Двенадцатые сеченовские чтения. М.: Диалог-МГУ, 1996. С. 23–47.
13. Анохин К. В. Молекулярные сценарии консолидации долговременной памяти // Журн. высш. нервн. деят. 1997. Т. 47. № 2. С. 261–280.
14. Анохин П. К. От Декарта до Павлова. М.: Медгиз, 1945.
15. Анохин П. К. Системный анализ условного рефлекса // Журн. высш. нервн. деят. 1973. Т. 23. № 2. С. 229–247.
16. Анохин П. К. Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Медицина, 1975.
17. Анохин П. К. Философские аспекты теории функциональной системы. М.: Наука, 1978.
18. Анохин П. К. Из тетрадей П. К. Анохина // Психол. журн. 1980. № 4. С. 185–188.
19. Аристотель. О душе. М.: Соцэкгиз, 1937.
20. Аршавский И. А. Физиология кровообращения во внутриутробном периоде. М.: Медгиз, 1960.
21. Батуев А. С. Обратная связь в системе управления движением // Теория функциональных систем в физиологии и психологии. М.: Наука, 1978. С. 195–219.
22. Безденежных Б. Н., Пашина А. Х. Структура ЭЭГ-активности при печатании предложения на пишущей машинке // ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 185–197.
23. Бернштейн Н. А. Очерки по физиологии движений и физиологии активности. М.: Медицина, 1966.
24. Бехтерев В. М. Объективная психология. М.: Наука, 1991.

25. Бласс Э. Онтогенез сосания — целенаправленного поведения // Нейрофизиологические механизмы поведения. М.: Наука, 1982. С. 229–237.
26. Блауберг И. В., Юдин Б. Г. Системный подход как современное общенаучное направление // Диалектика и системный анализ. М., 1986. С. 136–144.
27. Богданов О. В., Медведева М. В., Василевский Н. Н. Структурно-функциональное развитие конечного мозга. Л.: Наука, 1986.
28. Богданов О. В. Функциональный эмбриогенез мозга. Л.: Медицина, 1978.
29. Бор Н. Атомная физика и человеческое познание. М.: Изд-во ИЛ, 1961.
30. Бринк Ф. мл. Возбуждение и его проведение по нейрону // Экспериментальная психология. Т. 1. М.: Изд-во ИЛ, 1960. С. 93–141.
31. Брушлинский А. В. О природных предпосылках психического развития человека. М.: Знание, 1977.
32. Бурсиан А. В. Ранний онтогенез моторного аппарата теплокровных. Л.: Наука, 1983.
33. Вертгеймер М. О гештальттеории // Хрестоматия по истории психологии. М.: Изд-во МГУ, 1980. С. 84–97.
34. Выготский Л. С. Собрание сочинений. Т. 1: Вопросы теории и истории психологии. М.: Педагогика, 1982.
35. Гаверилов В. В. Соотношение ЭЭГ и импульсной активности нейронов в поведении у кролика // ЭЭГ и нейронная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 33–44.
36. Гармашева Н. Л. Плацентарное кровообращение. Л.: Медицина, 1967.
37. Гармашева Н. Л., Константинова Н. Н. Введение в перинатальную медицину. М.: Медицина, 1978.
38. Гофман И. Фортелианная игра. М., 1911 (цит. по: Дымерский В. Я. О применении воображаемых действий в процессе восстановления и сохранения навыков // Вопросы психологии. 1955. № 6. С. 50–61).
39. Гринченко Ю. В. Нейрофизиологические механизмы смены отдельных актов в сложном поведении // Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: Наука, 1979. С. 19–71.
40. Гибсон Дж. Экологический подход к зрительному восприятию. М.: Прогресс, 1988.
41. Гиппенрейтер Ю. Б. Введение в общую психологию. М.: Изд-во МГУ, 1988.
42. Давыдовский И. В. Общая патология человека. М.: Медицина, 1969.
43. Дриш Г. Витализм. Его история и система. М.: Наука, 1915.
44. Дружинин В. Н. Структура и логика психологического исследования. М.: Ин-т психологии, 1993.
45. Зейгарник Б. В. Патопсихология. М.: Изд-во МГУ, 1986.
46. Зинченко В. П., Моргунов Е. Б. Человек развивающийся. Очерки российской психологии. М.: Тривола, 1994.
47. Игнашенко А. М. Акробатика. М., 1951 (цит. по: Дымерский В. Я. О применении воображаемых действий в процессе восстановления и сохранения навыков // Вопросы психологии. 1955. № 6. С. 50–61).
48. Калугина М. А. К вопросу о развитии проприорецепторов поперечнополосатых мышц млекопитающих // Архив анат. гистол. эмбриол. 1956. Т. 33. № 1. С. 60–63.
49. Клайн М. Математика. Утрата определенности. М.: Мир, 1994.

50. Когхилл Дж. Э. Анатомия и проблема поведения. Эмбриология против рефлексологии. М.—Л.: Гос. изд-во биол. и мед. лит-ры, 1934.
51. Козлов А. П. Принципы многоуровневого развития организмов // Проблемы анализа биологических систем. М.: Изд-во МГУ, 1983. С. 48–61.
52. Крушинский Л. В. Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд-во МГУ, 1986.
53. Крымов А. А. Развитие психической деятельности млекопитающих в игровом периоде онтогенеза: Автореф. дисс... канд. психол. наук. 1983.
54. Кэндел Э. Клеточные основы поведения. М.: Мир, 1980.
55. Лакатос И. Фальсификация и методология научно-исследовательских программ. М.: Медиум, 1995.
56. Левин К. Топология и теория поля // Хрестоматия по истории психологии. М.: Изд-во МГУ, 1980. С. 122–131.
57. Леонтьев А. Н. Деятельность. Сознание. Личность. М.: Политиздат, 1975.
58. Лепехина Л. М. О развитии у крыс спонтанной двигательной активности в эмбриональном и раннем постнатальном периодах // Бюл. эксперим. биол. и мед. 1972. Т. 73. С. 6–9.
59. Ломов Б. Ф. Методологические и теоретические проблемы психологии. М.: Наука, 1984.
60. Леттвин Дж., Матурана У., Мак-Калок У., Питтс У. Что сообщает глаз лягушки мозгу лягушки? // Электроника и кибернетика в биологии и медицине. М., 1963. С. 211 (цит. по: Швырков, 1978).
61. Лурья А. Р. Основы нейропсихологии. М.: Изд-во МГУ, 1973.
62. Максимова Н. Е., Александров И. О. Типология медленных потенциалов мозга, нейронная активность и динамика системной организации поведения // ЭЭГ и нейронная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 44–72.
63. Матурана У. Биология познания // Язык и интеллект. М.: Прогресс, 1996. С. 95–142.
64. Московичи С. Социальные представления: исторический взгляд // Психол. журн. 1995. Т. 16. № 2. С. 3–14.
65. Павлов И. П. Избранные произведения. М.: Изд-во АН СССР, 1949.
66. Пашина А. Х., Швырков В. Б. О сокращении времени реакции при обучении // Теория функциональных систем в физиологии и психологии. М.: Наука, 1978. С. 347–357.
67. Пиаже Ж. Теория Пиаже // История зарубежной психологии. М.: Изд-во МГУ, 1986.
68. Пигарева З. Д. Развитие нейронов мозга млекопитающих в аспекте их функционально обусловленной биохимической гетерогенности // Нейронные механизмы развивающегося мозга. М.: Наука, 1979. С. 227–243.
69. Пономарев Я. А. Психология творчества. М.: Наука, 1976.
70. Рибо Т. Психология чувств. СПб.: Изд. Ф. Павленкова, 1898.
71. Роговин М. С. Структурно-уровневые теории в психологии. Ярославль: ЯГУ, 1977.
72. Роуз С. Устройство памяти от молекул к сознанию. М.: Мир, 1995.
73. Рубинштейн С. Л. Проблемы общей психологии. М., 1973.
74. Рубинштейн С. Л. Основы психологии. М.: Педагогика, 1989. Т. II.

75. Сахаров Д. А. Множественность нейротрансмиттеров: функциональное значение // Журн. эвол. биох. и физиол. 1990. Т. 26. № 5. С. 733–740.
76. Сергиенко Е. А., Рязанова Т. Б. Младенческое близнецовое исследование: специфика психического развития // Психол. журн. 1999. Т. 20. № 2. С. 1–15.
77. Сеченов И. М. Кому и как разрабатывать психологию? (1873) // Избранные философские и психологические произведения. М.: ОГИЗ, 1947. С. 222–308.
78. Симонов П. В. Сознание и мозг // Журн. высш. нервн. деят. 1993. Т. 43. № 1. С. 211–223.
79. Снякин П. Г. Функциональная мобильность рецепторов // Успехи физиол. наук. 1971. Т. 2. № 3. С. 31–56.
80. Соколова Л. В. Развитие учения о мозге и поведении. СПб., 1995.
81. Спенсер Г. Основания психологии. СПб.: Изд. Сытина, 1897.
82. Судаков К. В. Системогенез поведенческого акта // Механизмы деятельности мозга. М.: Госнаучтехиздат, 1979. С. 88–89.
83. Судаков К. В. Теория функциональных систем. М.: РАН, 1996.
84. Судаков К. В., Надирашвили С. А., Швыркова Н. А., Александрова Е. А., Купец Т. В., Гладкова А. И., Анохин К. В., Богомолова Е. М., Курочкин Ю. А., Макаренко Ю. А. Теория системогенеза. М.: Горизонт, 1997.
85. Третьяк Т. М., Архипова Л. В. Внутриклеточная активность нейромедиаторов // Усп. совр. биол. 1992. Т. 112. № 2. С. 265–272.
86. Функциональные системы организма / Под ред. К. В. Судакова. М.: Медицина, 1987.
87. Шадриков В. Д. Проблемы системогенеза профессиональной деятельности. М.: Наука, 1982.
88. Швырков В. Б. Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М.: Наука, 1978.
89. Швырков В. Б. Нейрональные механизмы обучения как формирование функциональной системы поведенческого акта // Механизмы системной деятельности мозга. Горький, 1978 а. С. 147–149.
90. Швырков В. Б. Структура субъективного мира животных и человека: сходства и отличия // Принципы и механизмы деятельности мозга человека. Тезисы докладов. Л.: Наука, 1985. С. 113.
91. Швырков В. Б. Психофизиология // Тенденции развития психологической науки. М.: Наука, 1989. С. 181–200.
92. Швырков В. Б. Что такое нейрональная активность и ЭЭГ с позиций системно-эволюционного подхода // ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 5–23.
93. Швырков В. Б. Нейрональные основы памяти // Исследование памяти. М.: Наука, 1990. С. 193–215.
94. Швырков В. Б. Введение в объективную психологию. Нейрональные основы психики. М.: Ин-т психологии РАН, 1995.
95. Швырков В. Б., Александров Ю. И. Обработка информации, поведенческий акт и корковые нейроны // ДАН СССР. 1973. Т. 212. № 4. С. 1021–1024.
96. Швыркова Н. А. Анализ импульсной активности нейронов при пищевом и оборонительном поведении кроликов // Системный анализ механизмов поведения. М.: Медицина, 1979. С. 319–326.

97. Шеррингтон Ч. Интегративная деятельность нервной системы. Л.: Наука, 1969.
98. Шерстнев В. В. Нейрохимическая характеристика «молчащих» нейронов коры мозга // ДАН СССР. 1972. Т. 202. № 6. С. 1473–1476.
99. Шерстнев В. В., Никитин В. П., Рылов А. Л. Молекулярные механизмы интегративной деятельности нейронов // Функциональные системы организма. М.: Медицина, 1987. С. 319–352.
100. Шулейкина К. В. Системная организация пищевого поведения. М.: Наука, 1971.
101. Шулейкина К. В., Хаютин С. Н. Развитие теории системогенеза на современном этапе // Журн. высш. нервн. деят. 1989. № 1. С. 3–19.
102. Уотсон Дж. Б. Психология с точки зрения бихевиориста // Хрестоматия по истории психологии. М.: Из-во МГУ, 1980. С. 17–34.
103. Ухтомский А. А. Избранные труды. Л.: Наука, 1978.
104. Фейерабенд П. Избранные труды по методологии науки. М.: Прогресс, 1986.
105. Ферворн М. Общая физиология. М.: Т-во И. Д. Сытина, 1897.
106. Фок М. В., Зарицкий А. Р. Авторегуляция как основа гомеостаза клеток. М.: Косминформ, 1997.
107. Хаютин С. Н., Дмитриева Л. П. Организация раннего видоспецифического поведения. М.: Наука, 1991.
108. Черняк В. С. Природа научного факта // Природа. 1986. № 3. С. 83–91.
109. Чуприкова Н. И. Психология умственного развития: принцип дифференциации. М.: Столетие, 1997.
110. Эделмен Д., Маунткастл В. Разумный мозг. М.: Мир, 1981.
111. Ярошевский М. Г. Наука о поведении: русский путь. М.—Воронеж: Изд-во «Ин-т практической психологии», 1996.
112. Aboitiz F. Does bigger mean better? Evolutionary determinants of brain size and structure // Brain, behav. and evolut. 1996. Vol. 47. P. 225–245.
113. Alexandrov Yu. I. Levels of consciousness related with the dynamics of behavior: humans and animals // Toward a science of consciousness 1996. Tucson II. Arizona. The Univ. Arizona. 1996. P. 106.
114. Alexandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V., Jarvilehto T. Change in the pattern of behavioral specialization of neurons in the motor cortex of the rabbit following lesion of the visual cortex // Acta Physiol. Scand. 1990. Vol. 139. P. 371–385.
115. Alexandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V., Laukka S., Jarvilehto T., Maz V. N. Acute effects of alcohol on unit activity in the motor cortex of freely moving rabbits: Comparison with the limbic cortex // Acta Physiol. Scand. 1991. Vol. 142. P. 429–435.
116. Alexandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V., Laukka S., Jarvilehto T., Maz V. N., Korpusova A. V. Effect of ethanol on hippocampal neurons depends on their behavioral specialization // Acta Physiol. Scand. 1993. Vol. 149. P. 105–115.
117. Alexandrov Yu. I., Jarvilehto T. Activity versus reactivity in psychology and neurophysiology // Ecological Psychology. 1993. Vol. 5. P. 85–103.
118. Baily C. H., Kandel E. R. Structural changes accompanying memory storage // Ann. Rev. Physiol. 1993. Vol. 53. P. 397–426.
119. Bartlett F. Remembering. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1932.

120. Bradley P. M., Burns B. D., King T. M., Webb A. C. Electrophysiological correlates of prior training: an in vitro study of an area of the avian brain which is essential for early learning // *Brain Res.* 1996. Vol. 708. P.100–107.
121. Bunge M. The mataphysics, epistemology and methodology of levels // *Hierarchical structures.* N. Y.: Elseiver, 1969. P.17–28.
122. Bunge M. What kind of discipline is psychology: autonomous or dependent, humanistic or scientific, biological or sociological // *New ideas in psychology.* 1990. Vol. 8. P.121–137.
123. Butterworth G., Harris M. Principles of developmental psychology. Lawrence Erlbaum Associates, Publishers, Hillsdale. 1994.
124. Chalmers D. J. The puzzle of conscious experience // *Scientific Amer.* 1995. Vol. 273. P.62–68.
125. Churchland P. S. Neurophilosophy. Toward a unified science of the mind-brain. London. A Bradford Book. 1986.
126. Clayton N. S., Krebs J. R. Hippocampal growth and attrition in birds affected by experience // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 1994. Vol. 91. P.7410–7414.
127. Crick F., Koch C. Why neuroscience may be able to explain consciousness // *Scientific Amer.* 1995. Vol. 273. P.66–67.
128. Deary I. J., Caryl P. G. Neuroscience and human intelligence differences // *TINS.* 1997. Vol. 20. № 8. P.365–371.
129. Dennett C. D. Darwin's dangerous idea. N. Y.: Simon & Schucter, 1995.
130. Dewey J. The early works, 1882–1898. London.: Southern Illinois Univ. Press, 1969.
131. Edelman G. M. Neural Darwinism: The theory of neuronal group selection. N. Y.: Basic, 1987.
132. Elbert T., Pantev C., Wienbruch C., Rockstroh B., Taub E. Increased cortical representation of the fingers of the left hand in string players // *Science.* 1995. Vol. 270. P.305–307.
133. Hahn M. E., Jensen C., Dudek B. C. eds. Development and evolution of brain size. N. Y.: Academic Press, 1979.
134. Hamburger V. Anatomical and physiological basis of embryonic motility in birds and mammals // *Studies on the development of behavior and the nervous system.* Vol. 1. Behavioral embryology. Ed. G. Gottlieb. N.Y. & London: Acad. Press, 1973. P.52–76.
135. Heisenberg M. Voluntariness (Willkurfahigkeit) and the general organization of behavior // *Flexibility and constraint in behavioral systems.* England: John Wiley & Sons Ltd, 1994. P.147–156.
136. Goldstein K. The organism. N. Y., 1933.
137. Gottlieb G. Introduction to behavioral embryology // *Studies on the development of behavior and the nervous system.* Vol. 1. Behavioral embryology. Ed. G. Gottlieb. N. Y. & London: Acad. Press, 1973. P.3–43.
138. Gottlieb G. L., Corcos D. M., Jaric S. Practice improves even the simplest movements // *Exp. Brain. Res.* 1988. Vol. 73. P.436–440.
139. Granit R. The functional role of the muscle spindles — facts and hypotheses // *Brain.* 1975. Vol. 98. P.531–556.
140. Heit G., Smith M. E., Halgren E. Neural encoding of individual words and faces by the human hippocampus and amygdala // *Nature.* 1988. Vol. 333. P.773–775.
141. Jerison H. J. Evolution of the brain and intelligence. N. Y.: Academic Press, 1973.

142. Kempermann G., Kuhn G. H., Gage F. H. Experience-induced neurogenesis in the senescent dentate gyrus // *The J. Neurosci.* 1998. Vol. 18. № 9. P.3206–3212.
143. Kendrick K. M., Levy F., Keverne E. B. Changes in the sensory processing of olfactory signals induced by birth in sheep // *Science.* 1992. Vol. 256. P.833–836.
144. Klopff A. H. The hedonistic neuron. A theory of memory, learning, and intelligence. Washington: Hemisphere publ. Corporation, 1982.
145. Koffka K. Principles of gestalt psychology. N. Y., 1935.
146. Maclean P. D. The paranoid streak in man // *Beyond reductionism.* Boston: Beacon Press, 1969 (curr. no: Ch. Hampden-Turner. Maps of the mind. London: Mitchell Beasley Publishers Ltd, 1981).
147. Milburn N. Falling stereotypes and new cell models in neurobiology // *Amer. Zool.* 1990. Vol. 30. P.507–512.
148. Narayanan G. H., Fox M. W., Hamburger V. Prenatal development of spontaneous and evoked activity in the rat (*Rattus norvegicus albinus*) // *Behavior.* 1971. Vol. 15. P.100–133.
149. Pedersen P. E., Blass E. M. Prenatal and postnatal determinants of the first suckling episode in albino rats // *Dev. Psychobiol.* 1981. Vol. 15. P.349–355.
150. Perrett D. I., Oram M. W., Lortincz E., Emery N. E., Baker C. Monitoring social signals arising from the face: studies of brain cells and behaviour // 8th world congress of IOP. Tampere. 1996. P.201.
151. Popper K. R., Eccles J. C. The self and it's brain. Berlin: Springer, 1977.
152. Procyk E., Tanaka J. L., Joseph J.-P. Monkey cingulate neural activities related to a sequential problem solving task // *Exp. J. Neurosci.* 1998. Vol. 10. Suppl. 10. P.86.
153. Przybylski J., Sara S. J. Reconsolidation of memory after its reactivation // *Behav. Brain Res.* 1997. Vol. 84. P.241–246.
154. Rauschecker J. P. Compensatory plasticity and sensory substitution in the cerebral cortex // *TINS.* 1995. Vol. 18. P.36–43.
155. Reed E. S. Neural regulation of adaptive behavior // *Ecological Psychology.* 1991. Vol. 1. P.97–117.
156. Roelfsema P. R., Engel A. K., Konig P., Singer W. Visuomotor integration is associated with zero time-lag synchronization among cortical areas // *Nature.* 1997. Vol. 385. P.157.
157. Rosenzweig M. R., Bennett E. L. Psychobiology of plasticity: effects of training and experience on brain and behavior // *Behavioral Br. Res.* 1996. Vol. 78. P.57–65.
158. Schacter D. L., Tulving E. What are the memory systems of 1994? // *Memory systems 1994.* London: A Bradford Book, 1994. P.2–35.
159. Shvyrkov V. B. Behavioral specialization of neurons and the system-selection hypothesis of learning // *Human memory and cognitive capabilities.* Amsterdam: Elsevier, 1986. P.599–611.
160. Smyth M. M., Morris P. E., Levy Ph., Ellis A. W. Cognition in action. Lawrence erlbaum associates, Publishers. Hillsdale, 1987.
161. Spinelli D. N. Neural correlates of visual experience in single units of cats visual and somatosensory cortex // *Frontiers in visual science.* N. Y.: Springer, 1978. P.674–688.
162. Squire L. R. Declarative and nondeclarative memory: multiple brain systems supporting learning and memory // *Memory systems 1994.* London: A Bradford Book, 1994. P.203–235.