

В. Б. ШВЫРКОВ, Ю. И. АЛЕКСАНДРОВ

ОБРАБОТКА ИНФОРМАЦИИ, ПОВЕДЕНЧЕСКИЙ АКТ И КОРКОВЫЕ НЕЙРОНЫ

(Представлено академиком П. К. Анохиным 12 V 1973)

Как известно, в ответ на афферентный стимул многие нейроны проекционных корковых областей разряжаются в соответствии с теми или иными фазами вызванного потенциала (³, ⁵). Поскольку функции этих областей принято связывать с обработкой афферентной информации, то и компоненты вызванных потенциалов (в.п.), и реакции отдельных нейронов анализируются обычно в плане выяснения способов кодирования тех или иных свойств стимула.

Вместе с тем, одинаковый компонентный состав в.п. во многих структурах мозга (¹¹), зависимость конфигурации в.п. не только от параметров стимула, но и от целого ряда других факторов (⁹, ¹², ¹⁴), а также тот факт, что в.п. занимает весь временной интервал между стимулом и началом поведенческой реакции (⁷, ¹⁰), заставили предположить, что в.п. соответствует не только анализу стимула, но и всем процессам, приводящим к осуществлению поведенческого акта (⁷). Из теории функциональной системы, разработанной в лаборатории П. К. Анохина, следует, что процессами, предшествующими осуществлению поведенческого акта, являются: афферентный синтез, принятие решения, формирование акцептора результатов действия и интегрирование афферентных возбуждений — программы действия (¹, ²).

Для выяснения соотношения между процессами обработки информации и узловыми механизмами функциональной системы поведенческого акта необходимо прежде всего решить вопрос, существуют ли эти процессы раздельно и если да, то в какой момент заканчиваются одни и начинаются другие.

Как показали специальные эксперименты, при выработке условного рефлекса на свет на основе электрокожного подкрепления, функциональные системы условного и безусловного поведенческих актов оказываются весьма сходными (⁷), в то время как информации, поступающие на «вход» сомато-сензорной коры при действии света и электрокожного раздражения, очевидно, различны. В настоящей работе мы пытались выделить те фазы реакций корковых сомато-сензорных нейронов, которые появляются в ответ как на безусловный, так и на условный сигнал и, следовательно, связаны с осуществлением поведенческого акта, и те фазы, которые имеются только при специфическом для сомато-сензорного анализатора электрокожном раздражении.

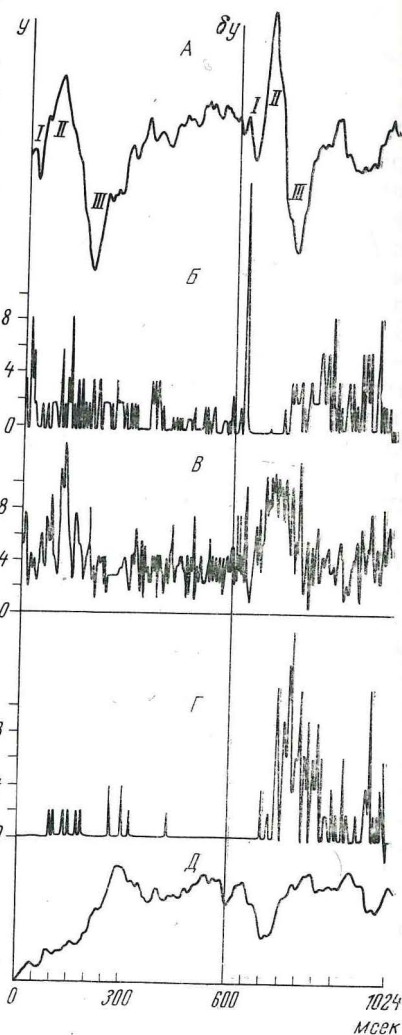
Эксперименты проведены на 12 кроликах, фиксированных в стереотаксисе с применением только новокаина. Условным сигналом служила вспышка света (0,3 дж, 50 мсек.), синхронизированная со звуковым щелчком. Электрокожное раздражение — прямоугольный импульс амплитудой 20—80 в от стимулятора «Физиовар» — подавалось на игольчатые электроды, вкладываемые в кожу в области рецептивного поля регистрируемого нейрона. Интервал между вспышкой и электрокожным раздражением составлял 600 мсек., межсигнальные интервалы 20—120 сек.

Импульсную активность нейрона, отводимую стеклянным микроэлек-

тродом, в.п. с поверхности коры, электромиограмму шейных мышц или передней лапы и служебные отметки после усиления с помощью универсальной установки «Биофаз» записывали на магнитную ленту многоканального «Магнетора». Усреднение в.п. и построение постстимульных гистограмм нейронов производили на АИ-256 при воспроизведении магнитных записей.

В сомато-сензорной коре в.п. на электрокожное раздражение, а после выработки условного рефлекса — и на условный свет, состояли, как правило, из первичного позитивного компонента, следующей за ним высокоамплитудной негативной волны и поздней позитивности (рис. 1). Сходство

Рис. 1. Временная организация нейрональных процессов в сомато-сензорной коре при действии условного (y) и электрокожного (δy) раздражений. А — в.п.; 1 — первичный, 2 — негативный и 3 — поздний позитивный компоненты; Б — постстимульная гистограмма нейрона, разряжающегося в первичный ответ и в момент поздней позитивности; В — гистограмма «негативного» нейрона; Г — гистограмма нейрона, отвечающего только в позднюю позитивность; Д — огибающая э.м.г.-реакций. Все кривые даны при суммировании по 25 реализаций. Цифры по вертикали — число импульсов за 4 мсек. в 25 ответах. Фотографии с X — У рекордера



в.п. при условном и безусловном поведенческих актах подробно обсуждено в другой работе (?). Э.м.г.-реакция как на электрокожное раздражение, так и на условный свет появлялась у разных животных с латентным периодом 50—300 мсек и совпадала по времени с поздним позитивным компонентом в.п. (рис. 1).

Из 83 зарегистрированных нейронов 49 клеток на электрокожное раздражение отвечали в связи с фазами в.п.; 12 нейронов давали разряды в момент первичного позитивного ответа, причем 6 из них имели вторую фазу активации в момент поздней позитивности; 29 клеток отвечали в момент негативного компонента и 8 — только в позднюю позитивность.

После 10—30 сочетаний реакции на условный свет появлялись у 10 из 12 «первичных» нейронов, у 17 из 29 «негативных» и у 6 из 8 «позитивных». Условный и безусловный ответы одного и того же нейрона совпадали с одной и той же фазой в.п. (рис. 1).

Сходство реакций корковых нейронов на условный и безусловный раздражители неоднократно отмечалось в литературе (⁴, ⁸). Сопоставив этот феномен с компонентами в.п. и с интервалом между стимулом и э.м.г. реакцией, мы получаем возможность вскрыть его значение.

Сходство паттернов ответов нейронов сомато-сензорной коры на условный и безусловный разномодальные стимулы, вызывающие сходные по-

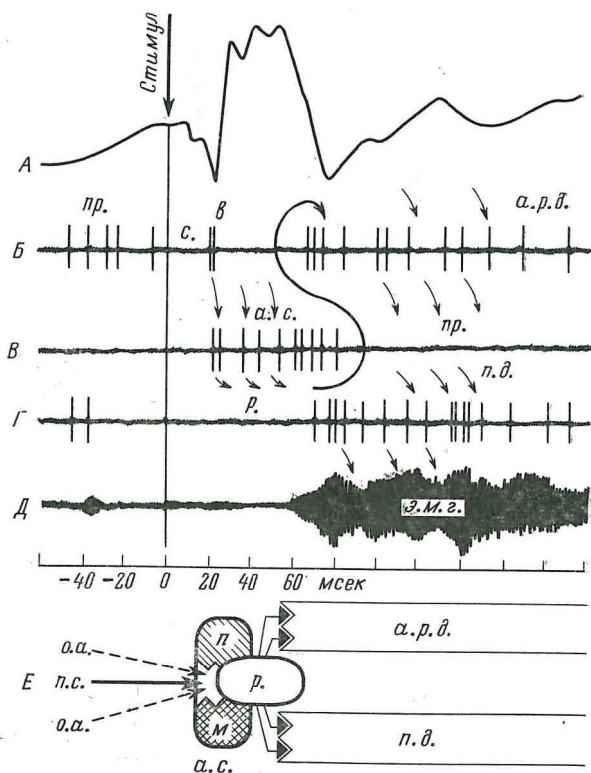


Рис. 2. Схема нейронального обеспечения узловых механизмов функциональной системы поведенческого акта в интервале между стимулом и реакцией. Обозначения А—Д как на рис. 1. Е — схема узловых механизмов функциональной системы по П. К. Анохину: о.а.—обстановочная афферентация, п.с.—пусковой стимул, п—память, м—мотивация, пр—предсказание, с—сличение, в—воспроизведение, а.с.—афферентный синтез, р—решение, а.р.д.—акцептор результатов действия, п.—программа действия, э.м.г.—электромиографическая реакция

веденческие акты, показывает, что временная организация разрядов корковых клеток не определяется характером поступающей в сомато-сензорную кору информацией, а уже с момента первичного ответа связана со всем поведенческим актом. Следовательно, обработка информации в сомато-сензорной коре, протекающая в интервале между стимулом и двигательной реакцией, осуществляется в процессе развертывания функциональной системы поведенческого акта и не включает каких-либо специальных механизмов, занимающих отдельный временной интервал.

Поскольку за счет предвидения, «узнавание» стимула может осуществляться уже в латентном периоде коркового в.п. (⁶, ⁷), а первичный ответ соответствует извлечению материала памяти (⁶, ⁷, ¹³), то дальнейшая обработка информации должна быть направлена на использование стимула в поведенческом акте, и занимать интервал, предшествующий двигательной реакции. В наших экспериментах этот интервал занимала негативная волна в.п. и соответствующие ей разряды нейронов. Согласно теории функциональной системы, действию должны предшествовать афферентный синтез и принятие решения. Следовательно, в функциональной системе поведенческого акта разряды нейронов в момент негативного компонента в.п. могут отражать процессы афферентного синтеза и принятия

решения: на этих нейронах осуществляется избирательная конвергенция различных афферентаций и их реакции, будучи продуктом афферентного синтеза, представляют собой решение. Таким образом, использование стимула в поведенческом акте осуществляется через механизм афферентного синтеза.

Примерно у половины (12 из 29) нейронов, отвечающих в момент негативности в.п., нам не удалось получить реакцию на условный свет, несмотря на большое число сочетаний (до 150) и наличие двигательного условного ответа. По-видимому, эти нейроны получают только соматическую составляющую афферентного синтеза и поэтому их решения относятся главным образом к тем или иным свойствам соматического стимула. Ответы других клеток (17 из 29), также совпадающие с негативностью в.п., но возникающие по условному сигналу, соответствуют другим «пунктам» решения, общим для условного и безусловного поведенческих актов.

Поздняя позитивность в.п. и разряды нейронов в момент этого компонента совпадают по времени с началом э.м.г.-реакции и могут соответствовать только процессам реализации акцептора результатов действия и программы действия. Функция предсказания связана, вероятно, с поздними активизациями тех нейронов, которые дают и первичный ответ⁽⁶⁾. Почти полная воспроизводимость по условному сигналу первичных реакций соматических нейронов и их поздних активаций заставляет думать, что соматическая информация воспроизводится и используется в функциональных системах обоих поведенческих актов. Общая схема процессов, протекающих между стимулом и реакцией, представлена на рис. 2.

Приведенные факты и соображения позволяют заключить, что процессы обработки информации в интервале между стимулом и реакцией соответствуют развитию узловых механизмов функциональной системы поведенческого акта.

Институт психологии
Академии наук СССР
Москва

Поступило
11 V 1973

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- ¹ П. К. Анохин, *Вопр. психологии*, № 3, 10 (1966). ² П. К. Анохин, *Биология нейрофизиология условного рефлекса*, М., 1968. ³ Н. Н. Василевский, С. И. Сороко, *Журн. высш. нервн. деят.*, 20, 4, 621 (1970). ⁴ Н. Н. Василевский, Н. Б. Суворов, В. В. Трубачев, Там же, 22, 4, 801 (1972). ⁵ И. Н. Кондратьева, В кн. *Современные проблемы электрофизиологии центральной нервной системы*, М., 1967, стр. 148. ⁶ В. Б. Швырков, В кн. *Принципы системной организации функций*, М., 1973, стр. 156. ⁷ В. Б. Швырков, Б. Н. Безденежных, *Ж. высш. нервн. деят.*, 23, 1, 15 (1973). ⁸ Г. И. Шульгина, *Журн. высш. нерв. деят.*, 19, 5, 778 (1969). ⁹ E. Callaway, M. Buchsbaum, *EEG and Clin. Neurophysiol.*, 19, 5, 476 (1965). ¹⁰ R. G. Eason, M. R. Harter, C. T. White, *Physiol. Behav.*, 4, 3, 283 (1969). ¹¹ E. R. John, P. P. Morgades, *Exp. Neurol.*, 23, 3, 412 (1969). ¹² E. R. John, M. Shimokachi, F. Bartlett, *Science*, 164, 3887, 1534 (1969). ¹³ J. Olds, J. Disterhoft et al., *J. Neurophysiol.*, 35, 2, 202 (1972). ¹⁴ D. N. Spinelli, K. H. Pribram, *Brain Res.*, 17, 2, 377 (1970).