

УДК 612.821.6+612.822.3

**ЭЛЕКТРОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ АКЦЕПТОРА  
РЕЗУЛЬТАТОВ ДЕЙСТВИЯ В ИНСТРУМЕНТАЛЬНОМ  
ПОВЕДЕНИИ****В. Б. ШВЫРКОВ и Ю. В. ГРИНЧЕНКО***Лаборатория общей физиологии центральной нервной системы  
Института нормальной и патологической физиологии АМН СССР, Москва*

Как известно, в основе разработанной П. К. Анохиным [1, 2] концепции функциональной системы лежит положение, что любой целостный поведенческий акт завершается достижением определенного биологически значимого результата. Центральным пунктом этой концепции является представление об акцепторе результатов действия — специальном физиологическом аппарате предвидения, в котором на основе процессов афферентного синтеза еще до совершения действия формируются афферентные параметры (модель) цели поведения. Хотя тот или иной приспособительный результат имеется при любой форме поведения, наиболее очевидно стремление к достижению цели выступает в инструментальных реакциях, когда животное получает подкрепление, совершая какое-либо действие. Инструментальный условный рефлекс в этом плане наиболее близок к естественному поведению.

В случае обычного пищевого инструментального условного рефлекса в акцепторе результатов действия должны быть представлены параметры самого подкрепления. Эти параметры обычно многомодальны (запах, цвет и т. п.) и сложно организованы во времени [7]. Процессы в нервной системе, соответствующие отражению этих параметров, в настоящее время недоступны для идентификации; тем более трудно идентифицировать процессы, соответствующие их предвидению. Это являлось тормозом в изучении нейрофизиологических механизмов формирования акцептора действия.

В естественном поведении цель часто достигается лишь после целого ряда действий, каждое из которых заканчивается этапным результатом, служащим, в свою очередь, начальной стадией для формирования следующего действия и получения следующего результата. В акцепторе результатов действия такого сложного поведенческого акта представлены афферентные параметры как самого подкрепления, так и всех факторов, предшествующих подкреплению. Это обстоятельство открывает теоретическую возможность ввести в состав акцептора действия модель любого раздражителя, сделав его непосредственным результатом одного из этапов поведения.

В связи со сказанным выше первой задачей настоящей работы было ввести в состав акцептора действия такой элементарный «меченый» раздражитель, каким являются ритмические вспышки света. Предвидение параметров мономодального светового раздражителя, очевидно, должно формироваться в зрительном анализаторе, куда поступает также и обратная афферентация от реально действующего света. Это позволяет поставить вторую задачу настоящей работы — определения электрографических проявлений формирования афферентной модели света и

сравнения заготовленной модели с обратной афферентацией от реального света как результата конкретного действия. Эти задачи мы решали при выработке инструментального поведения, в котором инструментальная реакция — потягивание за кольцо — подкреплялась сочетанным и последовательным появлением света и кормушки.

## МЕТОДИКА

Эксперименты проведены на 16 кроликах, находившихся в свободном состоянии в специально оборудованной клетке (рис. 1). Вспышки света подавались сверху с расстояния 70 см над полом клетки. Энергия вспышки — 0,3 Дж, длительность — 50 мксек (импульсная лампа стимулятора «Сонеклат»). В опытах на 8 кроликах была использована серия из шести вспышек света с интервалами между ними 500 мсек; в экспериментах на других 8 кроликах давали серии из трех вспышек с интервалами 700 мсек.

Во всех опытах электрическая активность зрительной и сенсомоторной областей коры отводилась монополярно вживленными электродами. Индифферентный электрод располагался над лобными пазухами. Для отведения электромиограммы шейных мышц применялись специальные булавки из нержавеющей стали, которые прикалывались к коже с обеих сторон шеи. ЭЭГ и ЭМГ регистрировались на электроэнцефалографе «Полиграф»; кроме того, в экспериментах на 8 кроликах, в которых давались три вспышки света, применялась магнитная запись.

В этих опытах электрическую активность коры и ЭМГ после усиления с помощью универсальной установки «Биофаз» записывали на магнитную ленту «Магнетора» (Ампекс). Полоса пропускания всей системы для ЭЭГ-каналов была 0,5—500 гц. Электрическая активность при воспроизведении с магнитной ленты усреднялась с помощью накопительной установки «Мнемограф».

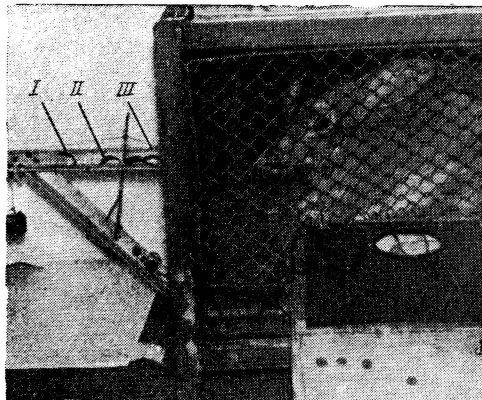


Рис. 1. Потягивая зубами за кольцо, кролик передвигает рычаг и последовательно замыкает контакты I, II и III

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В первых экспериментах у животных вырабатывали классический условный рефлекс: вспышки света подкрепляли автоматически подаваемой кормушкой с 10—20 г капусты. Управляющий импульс для подачи кормушки был отставлен от последней вспышки на 500 мсек; таким образом, начало света опережало подачу кормушки более чем на 2 сек. О выработке условного рефлекса судили по электромиограмме шейных мышц (рис. 2, а). Уже после 3—5 сочетаний кролики поворачивали голову и направлялись в сторону кормушки по условному сигналу. После 10—30 сочетаний условная реакция появлялась в 100% случаев.

Во время второго — четвертого экспериментов, т. е. после 100—150 сочетаний и упрочения условного рефлекса, приступали к выработке инструментальной реакции потягивания за кольцо, в которое сначала (3—5 раз) вставляли капустный лист. Кольцо при помощи нити было соединено с тремя контактами, размещенными таким образом, что для замыкания первого из них требовалось вытянуть кольцо на 3 см, второго — на 8 см, а третьего — на 14 см (рис. 1). Потягивая за кольцо, кролик мог последовательно замыкать эти контакты, однако свет и кормушку он получал только при замыкании того контакта, который экспериментатор соединял со стимулятором.

Интересно отметить, что уже при первых пробах многие кролики, потянув за вставленный в кольцо капустный лист и непреднамеренно

замкнув контакт, при появлении света бросали лист и направлялись к кормушке, в которой еще не было капусты.

Сначала эффективным делали первый контакт; когда же кролики научились тянуть пустое кольцо и после упрочения этого навыка (обычно после 50—75 упражнений), эффективными попеременно делали каждый из трех контактов. Смену контактов мы старались производить в случайном порядке: процедура смены эффективного контакта состояла в бесшумном повороте переключателя на пульте за 3 м от клетки. Таким образом, кролик не получал сигнала о факте смены контакта, а тем более о том, какой именно контакт будет эффективным при следующем потягивании за кольцо.

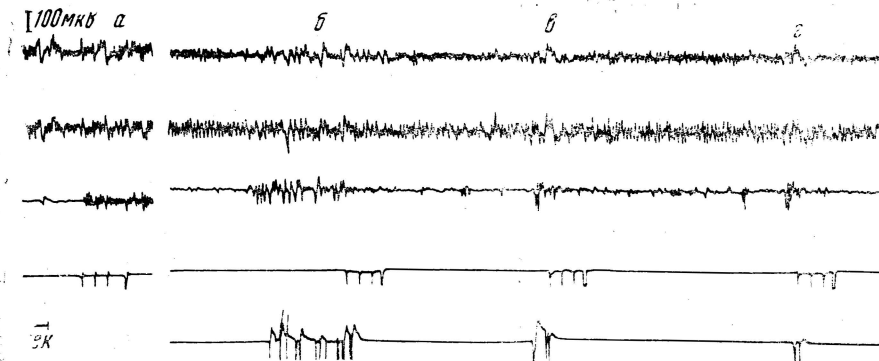


Рис. 2. Классический (а) и инструментальный (б, в, г) условные рефлексы у кролика в свободном поведении. Записи сверху вниз: ЭЭГ сенсомоторной и зрительной областей коры; ЭМГ шейных мышц; отметки трех вспышек света и подачи кормушки; отметки замыкания контактов (на б, в, г). а — условная ЭМГ-реакция, соответствующая повороту кролика к кормушке, начинается уже после первой вспышки; б — подачу света вызывает III контакт; по ЭМГ и отметкам замыкания контактов видны многократные потягивания, не прекращающиеся до появления света; в — эффективным сделан второй контакт; г — эффективен первый контакт. Во всех случаях потягивания прекращаются с появлением первой вспышки

Тем не менее опыты показали, что все кролики весьма точно соотнобили потягивание с появлением света: если они получали свет, вытянув кольцо на 3 см (рис. 2, г), то тут же отпускали кольцо и направлялись к еще пустой кормушке; если же экспериментатор делал эффективным третий контакт, то кролики вытягивали кольцо на максимальную длину. Это не всегда удавалось сделать с первого раза, однако кролики не оставляли попыток и не направлялись к кормушке, пока не получали свет (рис. 2, б). При неудачах они часто становились «столбиком» и обнюхивали лампу. Одному из кроликов, который не мог вытянуть кольцо на 14 см движением одной только головы, приходилось для этого сначала оттягивать кольцо вниз лапами, а затем, захватив зубами идущую от кольца к контактам нитку, дополнительно вытягивать ее движением головы. Как только появлялся свет, кролик бросал и нитку, и кольцо и направлялся к кормушке.

Так как перед потягиванием не подавалось никакого сигнала о том, на какое расстояние нужно вытянуть кольцо, а кролики каждый раз вытягивали его на разную длину, необходимо признать, что в наших опытах объем и прекращение потягиваний определялись не условным сигналом, а достижением цели, сформированной в виде акцептора результатов действия.

Сигналом, запускающим потягивания, можно было бы считать саму клетку или колечко, однако эти раздражители были постоянны, а кро-

лики каждый раз вытягивали колечко на разную длину, для чего совершали различные действия, в том числе и такие, которым их специально не обучали. Так как объем движений был разнообразным и не мог определяться каким-либо стимулом до движений, то стимул, прекращавший потягивания, должен был появляться в результате движений. Очевидно, что таким стимулом не могла быть кинестетическая афферентация, так как кролики вытягивали колечко на разную длину, и афферентация, возникающая при вытягивании кольца, например на 3 см, в одних случаях сопровождалась прекращением действий, а в других — продолжением. Очевидно также, что таким стимулом не могла быть и сама кормушка, поскольку кролики отпускали кольцо уже с появлением первой вспышки света.

Результатом, всегда прекращавшим потягивания и необходимым для прекращения потягиваний при любом способе их выполнения, был именно свет. Меняя эффективные контакты, экспериментатор всегда мог предсказать, какое действие будет совершено и когда оно прекратится. Таким образом, наши эксперименты показывают, что именно результат, а не какой бы то ни было условный сигнал, определяя окончание действий, определяет тем самым объем и способы действий, производимых для его достижения.

Свет появляется как результат потягиваний и, конечно, не может их инициировать; для того, чтобы потягивания начались и продолжались, необходимо предвидение (на основе прошлого опыта), что эти потягивания приведут именно к появлению света. Любое потягивание приводит ко многим результатам: появляется звук движения рычажка, изменяется положение колечка, поза кролика и т. д.; однако свойством прекращать потягивания обладает только свет. Отличие света от остальных результатов состоит именно в том, что он является предвидимым и потребным результатом, т. е. целью потягиваний.

Понятно, что это свойство свет приобрел за счет предварительно выработанной сигнальной связи с кормушкой, которая была более отдаленной целью всего пищедобывательного поведенческого цикла: подход к кольцу — потягивания — получение света — подход к кормушке — получение капусты. Свет, таким образом, вводился нами в состав общего акцептора результатов действия пищедобывательного поведения и, следовательно, являлся лишь этапной, но непосредственной целью, которая достигалась при потягивании за кольцо.

В некоторых опытах мы наблюдали весьма интересную форму поведения. Наевшийся к концу экспериментального сеанса кролик начинает часто и регулярно потягивать кольцо, соотнося величину потягивания с появлением света. Он не обращает внимания на автоматически подаваемые кормушки с капустой и может тянуть кольцо даже в момент подачи кормушки (рис. 3). Вытянув кольцо на нужную длину, он ждет окончания серии вспышек, а затем снова тянет за кольцо. Создается впечатление, что свет, введенный в акцептор действия, приобретает самостоятельное подкрепляющее значение, хотя кормушка, сигналом которой он является, временно теряет подкрепляющее значение в связи с устранением мотивации голода. Эти наблюдения, на наш взгляд, также подтверждают заключение, что непосредственной целью потягивания за кольцо является свет. Достижение этой цели вызывает, по-видимому, какое-то положительное эмоциональное состояние, сходное с состоянием «удовлетворения», возникающим при достижении конечного биологически полезного эффекта [2]. Можно предположить, что в рассматриваемом случае поведение направляется уже не голодом, а вновь приобретенной вторичной [8] «световой» мотивацией.

Представленные результаты позволяют говорить о положительном решении первой задачи настоящей работы — выработки методики управляемого «обогащения» акцептора результатов действия дополни-

тельными компонентами. Эти данные относятся ко всем 16 кроликам; их поведение не зависело от того, вводились в акцептор действия шесть вспышек света или только три.

В этих же экспериментах мы пытались выявить электрографические корреляты формирования этапного акцептора действия, т. е. прогнозирования света. С этой целью мы анализировали электрическую активность коры в момент, предшествующий потягиванию за кольцо и появ-

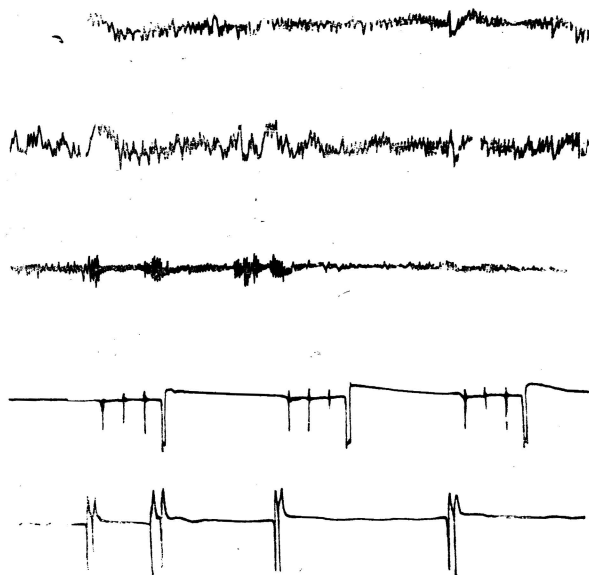


Рис. 3. Сытый кролик регулярно потягивает кольцо и получает свет, но полностью игнорирует кормушку. Обозначения как на рис. 2

лению света. Исходя из литературных данных о возможности воспроизведения ритмики «меченой» безусловной реакции по условному сигналу [5, 18], в этот период в зрительной коре можно было ожидать появления колебаний в ритме будущего света.

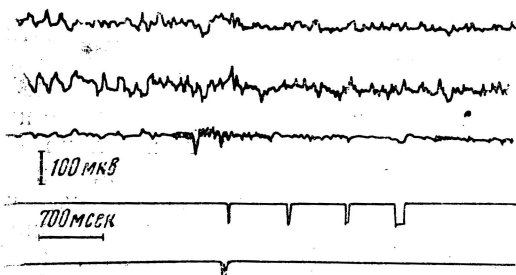


Рис. 4. 158-е потягивание за кольцо. Отсутствие ЭЭГ колебаний в ритме света как до потягивания, так и во время действия света

Кроме визуальной оценки чернильных записей (рис. 4) в серии экспериментов на 8 кроликах, которые получали три вспышки света, производили обратное усреднение с помощью «Мнемографа». Этот прием состоит в том, что магнитная запись воспроизводится при движении пленки в направлении, обратном тому, которое было при записи. Усреднение производили по 25 реализациям; триггерным сигналом служила отметка первой вспышки, время анализа составляло 2 сек.

Проведенный анализ показал, что при потягивании за кольцо в зрительной коре кроликов развивается негативное колебание, которое

предшествует появлению первой вспышки света (рис. 5, А; 2, 3, 4). При первых потягиваниях оно начинается за 1100 мсек (рис. 5, А; 2), а при упрочении инструментальной реакции — за 850 мсек до появления света (рис. 5, А; 4). Сопоставление этой негативности с началом потягивания за кольцо, к сожалению, оказалось невозможным, так как момент начала движения к кольцу в наших экспериментах не был фиксирован и само потягивание занимало каждый раз различное время. Для выяс-

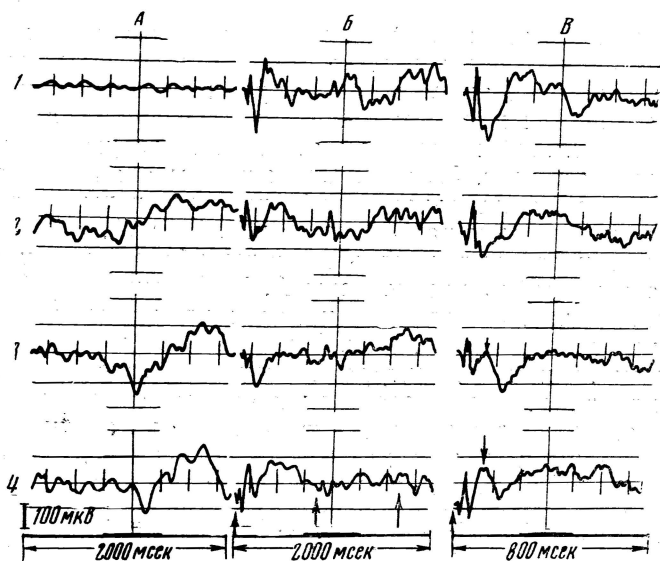


Рис. 5. Усредненная активность зрительной коры кролика при осуществлении классического условного рефлекса (1) и на разных стадиях инструментального поведения (2, 3, 4). А — активность, предшествующая предъявлению света; Б — вызванные потенциалы на все три вспышки света. Моменты вспышек отмечены внизу стрелками; В — ответы на первую вспышку света в тех же сочетаниях, но в другом временном масштабе. В каждом случае усреднение по 25 реализациям. Строки: 1 — классический условный рефлекс; 2 — инструментальное поведение, потягивания за кольцо с 14 по 39-е; 3 — потягивания с 76 по 100-е; на В стрелкой помечена дополнительная негативность; 4 — потягивания со 151 по 176-е; дополнительная негативность также указана стрелкой. Подробности в тексте

нения этого вопроса, а также для определения истинной формы колебаний, предшествующих реальному свету, нужна иная форма эксперимента.

Тот факт, что описываемое негативное колебание возрастает с упрочением навыка, сближает его с «волной ожидания» Г. Уолтера [10]. Ожидаемым стимулом в наших экспериментах являлся свет; можно предположить поэтому, что динамика негативного колебания отражает динамику формирования этапного акцептора действия. Возможно, что так называемые «предвигательные» потенциалы, предшествующие произвольным движениям у человека [13, 15, 16] и сходные с описанной выше негативностью у кролика, также отражают формирование параметров результата произвольного движения. Схемы экспериментов оказываются очень сходными, так как в большинстве исследований испытуемые получали инструкцию добиваться «хорошего» движения, наблюдая собственную ЭМГ на экране осциллографа.

Необходимо отметить, что, несмотря на специальное пристальное внимание, ни при усреднении, ни при анализе каждой отдельной записи в период, предшествующий потягиванию, мы не обнаружили в зри-

тельной коре колебаний в ритме будущего света. Это, возможно, связано с тем, что в условиях наших экспериментов только первая вспышка в действительности играла и сигнальную роль, и роль результата потягиваний. Поэтому в акцепторе действия заранее воспроизводилась модель только одной вспышки и достаточность действия также оценивалась по первой вспышке. В пользу этого предположения говорит целый ряд наблюдений.

Уже при образовании классического пищевого условного рефлекса мы обнаружили, что так же, как и в оборонительном рефлексе [9, 11] вызванные потенциалы на первую и последующие вспышки условного света значительно отличаются по амплитуде и конфигурации. Условная двигательная реакция начиналась в наших экспериментах после первой вспышки (рис. 2, а) и корковые ответы на первую вспышку всегда были наибольшими (рис. 5, Б; 1). Особенно выделялось достигавшее 300 мкв позднее положительное колебание с латентным периодом около 80 мсек и максимумом на 130 мсек (рис. 5, В; 1). Генез позднего положительного колебания и связь его с выработкой различных условных рефлексов подробно рассмотрены А. И. Шумиловой [12]. В ситуации инструментального поведения кролики прекращали потягивания также сразу после первой вспышки. Ответ на первую вспышку оставался наибольшим, хотя его конфигурация менялась (рис. 5, Б, 2, 3, 4).

Изменения конфигурации состояли главным образом в появлении дополнительного позднего негативного колебания, амплитудой около 100 мкв, которое возникало на месте прежнего позднего положительного пика. На рис. 5, В; 3, 4, где это негативное колебание отмечено стрелками, видно, что поздняя позитивность не исчезает, но отодвигается во времени приблизительно на 100 мсек. У одного из кроликов появление дополнительной негативности практически не вызвало увеличения латентного периода положительного колебания, так как эта негативность занимала всего 30 мсек.

По мере упрочения навыка потягивания за кольцо дополнительное негативное колебание возрастало по амплитуде. На рис. 5 показано, что увеличение дополнительной негативности в вызванном потенциале идет параллельно с увеличением медленной негативности, предшествующей свету.

Поскольку в ситуации инструментального поведения свет не теряет значения условного сигнала кормушки, то все изменения вызванного потенциала на первую вспышку света естественно связать с приобретением светом значения результата потягивания. Связь компонентов вызванных потенциалов с процессами обработки информации убедительно показана [14, 17, 20, 21], поэтому в качестве рабочей гипотезы мы предположили, что дополнительная негативность может быть коррелятом одного из процессов, возникающих при сличении афферентации от реальной вспышки с прогнозированной моделью этого же раздражения.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предлагаемая модификация инструментального обучения не отличается принципиально от уже известных методик [3, 4, 6, 19 и мн. др.]; введение приема «переменного действия, регулируемого результатом» позволило нам убедиться, что потягивания действительно производились для достижения света.

Мы не обнаружили доказательств предвидения всех трех или шести вспышек; напротив, наши данные позволяют предполагать, что в состав акцептора действия входит афферентная модель только первой вспышки.

Формирование этапного акцептора результатов действия сопровождалось в наших экспериментах возникновением и возрастанием в зри-

тельной коре негативного колебания, предшествующего реальному свету. Вызванный потенциал на свет, ставший результатом потягиваний, обогащается дополнительным негативным компонентом.

Представленная работа выдвигает целый ряд вопросов, являющихся предметом наших дальнейших исследований. Но уже на настоящем этапе можно утверждать, что формирование акцептора действия в инструментальном поведении проявляется в электрографических феноменах и доступно прямому нейрофизиологическому изучению.

Поступило  
21.VI.1971

### Литература

1. Анохин П. К. Проблемы центра и периферии. Горький, 1935.
2. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., «Медицина», 1968.
3. Асратян Э. А. Очерки по физиологии условных рефлексов. М., «Наука», 1970.
4. Беритов И. С. Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных. М., Изд-во АН СССР, 1961.
5. Джон Э. В. сб.: Концепция информации и биологические системы. М., «Мир», 1966, стр. 225
6. Конорски Ю. Интегративная деятельность мозга. М., «Мир», 1970.
7. Лаптев И. И. В сб.: Проблемы центра и периферии. Горький, 1935, стр. 353.
8. Миллер Н. В. В кн.: Экспериментальная психология (под ред. С. Стивенса). М., Изд-во иностр. лит., 1960, стр. 577.
9. Наумова Т. С. и Попова Н. С. Ж. высш. нервн. деят., 1967, т. 17, № 2, стр. 202.
10. Уолтер Г. В. сб.: Рефлексы головного мозга. М., «Наука», 1965, стр. 365.
11. Швырков В. Б. и Величкина С. В. В сб.: Кибернетические аспекты в изучении работы мозга. М., «Наука», 1970, стр. 109.
12. Шумилина А. И. В сб.: Современные проблемы физиологии и патологии нервной системы. М., «Медицина», 1965, стр. 240.
13. Deescke L., Scheid P. a. Kornhuber H. Exptl. Brain Res., 1969, v. 7, No. 2, p. 158.
14. Donchin E. a. Lindsley D. EEG a. Clin. Neurophysiol., 1965, v. 19, No. 4, p. 325.
15. Gilden L., Vaughan H. a. Costa L. EEG a. Clin. Neurophysiol., 1966, v. 20, No. 5, p. 433.
16. Jarvilehto T. a. Fruhstorfer H. Exptl. Brain Res., 1970, v. 11, No. 3, p. 309.
17. John E. a. Morgades P. Exptl. Neurol., 1969, v. 23, No. 3, p. 412.
18. Ruchkin D. a. John E. Science, 1966, v. 153, No. 3732, p. 87.
19. Skinner B. The behavior of organisms. N. Y., Appleton — Century — Grofts, 1938.
20. Spehlmann R. EEG a. Clin. Neurophysiol., 1965, v. 19, No. 6, p. 560.
21. Sutton S., Tueting P. a. Zubin J. Science, 1967, v. 155, No. 3768, p. 1436.

## ELECTROPHYSIOLOGICAL STUDY OF THE ACCEPTOR OF ACTION RESULTS IN INSTRUMENTAL BEHAVIOUR

V. B. SHVYRKOV and Yu. V. GRINCHENKO

*Laboratory of General Physiology of the Central Nervous System, Institute of Normal and Pathological Physiology, USSR Academy of Medical Sciences, Moscow*

In experiments on rabbits an alimentary conditioned reflex was first elaborated, in which the series of flashes was reinforced by presentations of a feeding trough with cabbage. Then the animals learned to pull a ring; the movement was reinforced by a combined presentation of light and then of the feeding trough. To get the reinforcement, the ring was to be pulled every time to a different length (from 3 to 14 cm).

The rabbits exactly coordinated the length of pulling with the appearance of light: they did not let go the ring until the light appeared and



stopped pulling at the first flash. This led to the assumption that the appearance of the light was an intermediate goal of pulling the ring, and the afferent light model formed a component of the acceptor of results of action in the food-procuring behaviour.

Processing of tape records of the electrical activity of the visual cortex by methods of forward and backward averaging has shown that the appearance of light is preceded by a slow negative oscillation, while the evoked potential to light, which is the result of action, contains an additional negative component. These phenomena are regarded as electrographic correlates of the formation of an intermediate acceptor of action and of processes originating during the collation of the afferentation from the real light with its prepared afferent model.

---