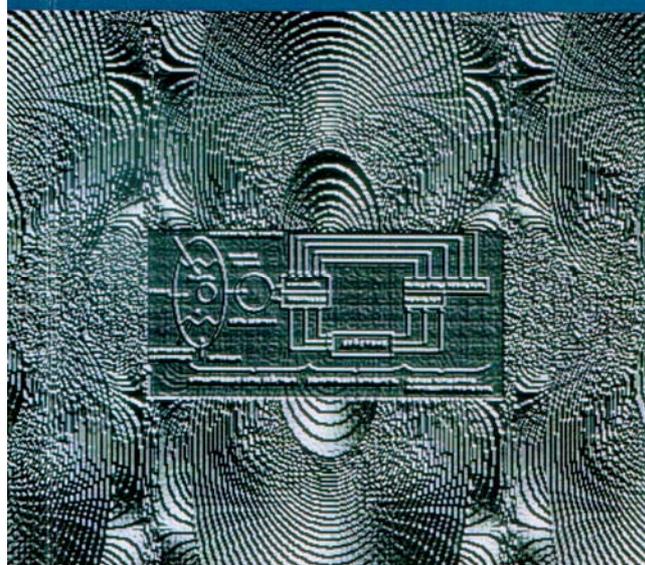


ЛЕОНИД БОБРОВНИКОВ

**ОСНОВЫ
КВАНТОВОЙ СИНЕРГЕТИКИ
ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ**



Москва
2008

Russian Academy of Natural Science

Department of Psychophysiology

L.V. Bobrovnikov

**THE FOUNDATION OF THE FUNCTION
SYSTEMES QUANTUM SYNERGISM
(PART I)**

Moscow 2008

**Российская академия
естественных наук**

Отделение психофизиологии

Л.В. Бобровников

**ОСНОВЫ КВАНТОВОЙ СИНЕРГЕТИКИ
ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ
(ЧАСТЬ I)**

Москва 2008

Absit invidia verbo

“Априори у нас нет способов, позволяющих судить о том, что просто и что сложно. Подобно тому, как неожиданная сложность возникает в вынужденных колебаниях маятника, неожиданная простота обнаруживается в ситуациях, которые складываются под влиянием совместного действия множества факторов” (И.Пригожин, И.Стенгерс “Время, хаос, квант”)

*Работа выполнена без поддержки со стороны государственных
и частных фондов финансирования фундаментальных научных
исследований*

**Российская академия естественных наук
Отделение психофизиологии**

**Академия медико-технических наук
Российской Федерации**

Л.В. Бобровников

**ОСНОВЫ КВАНТОВОЙ СИНЕРГЕТИКИ
ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ (ЧАСТЬ I)**

Рецензент: Заслуженный деятель науки РФ, академик РАЕН,
доктор медицинских наук, профессор, О.Я.Боксер

Л.В.Бобровников. Основы квантовой синергетики функциональных систем. – М.: Российская академия естественных наук, 2008. – 187 с.

В предлагаемой вниманию читателей монографии представлены результаты экспериментальных и теоретических исследований, проведенных за последние годы в рамках разработки нового научного направления - теории нейрооперантных групп. Впервые на основе анализа реальных свойств нейронов головного мозга, демонстрируемых ими в естественных условиях свободного поведения животных, разработана принципиально новая нейро-сетевая модель, которая обладает способностью к результативной деятельности и самоорганизации, инициируемой «снизу» (с уровня элементов системы). Показано, что решающим фактором возникновения таких функциональных свойств является механизм формирования у отдельных клеточных единиц оперантно детерминированных паттернов импульсной активности.

ISBN 978-5-91506-008-0

© Л.В.Бобровников, 2008

©Российская академия естественных наук

©Академия медико-технических наук РФ

Введение

Поразительное многообразие выполняемых мозгом человека и животных функций, способность этого органа к одновременному решению множества сложнейших задач вполне обоснованно принято связывать с наличием в его структуре большого числа различных функционально специализированных зон.

Особенно широкое их представительство характерно для коры головного мозга. Высказывалось даже мнение, что не специализированных участков нервной ткани здесь вообще нет - каждой конкретной корковой области непременно соответствует та или иная психофизиологическая функция (рис.1).

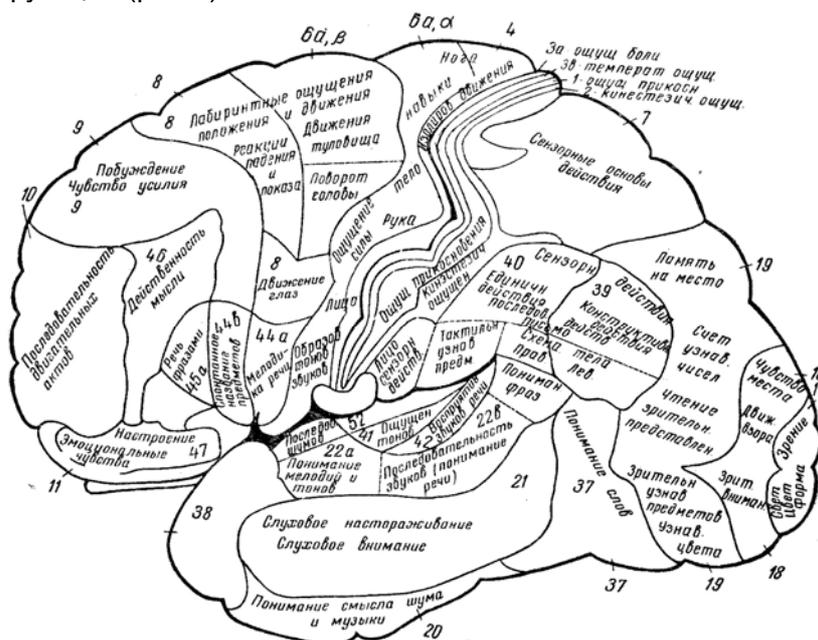


Рис.1. Локализационная карта коры мозга, составленная К.Клейстом на основе анализа последствий различных черепно-мозговых травм (по А.Р.Лурия, 1973).

Появления «свободных» от функциональной нагрузки зон не наблюдается и при переходе к изучению все более и более мелких участков коры мозга. Напротив, отмечается существенное расширение числа различных типов ее специализации (рис.2).

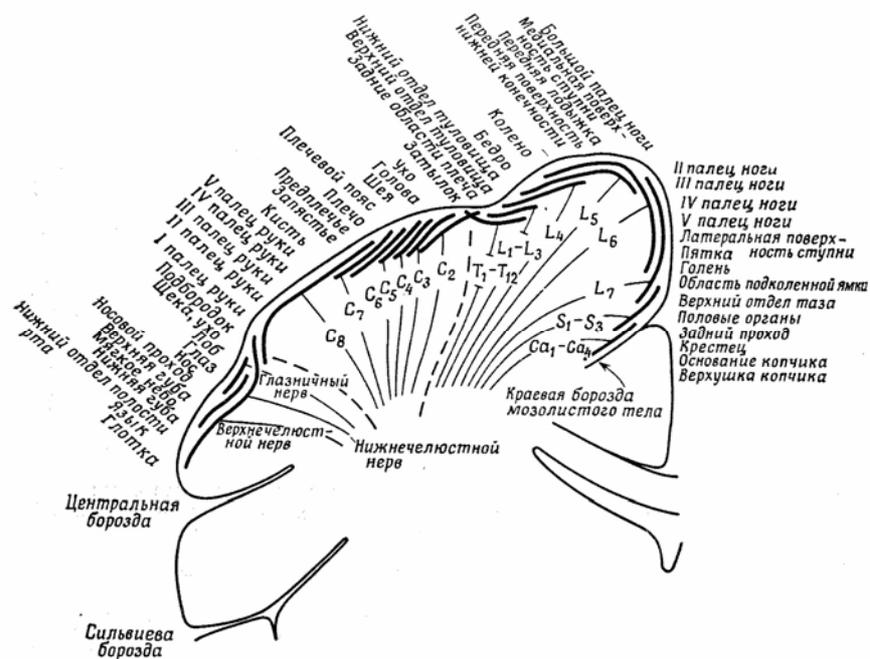


Рис.2. Реконструкция, показывающая представительности поверхности тела в постцентральной извилине коры, определенные с помощью корковых потенциалов при раздражении поверхности тела (Woolsey C. et al.)

В свете этих представлений можно было бы ожидать, что при переносе основного акцента исследований на клеточный («элементарный») уровень организации нервной ткани указанная тенденция проявиться в еще более выраженной форме.

Однако результаты проведенных к настоящему времени экспериментальных работ не подтверждают обоснованность данного предположения.

Прежде всего, значительная часть нейронов мозга, как выяснилось, вообще относится к числу «молчащих» клеток. Т.е. у них никогда не наблюдается разрядная форма активности, свидетельствующая об их участии в построении каких-либо психофизиологических функций. Причем, по оценкам некоторых авторов доля подобных нейронов может достигать 98% от общего числа образующих мозг нервных клеток [Швырков В.Б., 1978. С.27].

Кроме того, даже среди «не молчащих» нейронов в каждой зоне непременно присутствуют клетки, имеющие несвойственный ей тип специализации. Так, например, в моторной области коры обнаружен значительный процент нейронов-детекторов, кодирующих определенные зрительные признаки [Александров И., 1982]. В зрительной же зоне были обнаружены клетки, функционально связанные с рецепцией звуковых сигналов [Гринченко Ю., 1982]. «Наличие одинаково специализированных нейронов в различных структурах и нейронов различной специализации в одной и той же структуре – подчеркивал в этой связи В.Б.Швырков, - показывает, что любая «функция» обеспечивается избирательной совокупностью элементов различных структур, а любая структура состоит из элементов, обеспечивающих различные функции» [Швырков В., 1986.С.9].

В ходе микроэлектродных исследований удалось установить еще одно, не менее примечательное свойство клеток головного мозга – их способность радикальным образом менять тип своей функциональной специализации в зависимости от условий проведения опыта. Несомненный интерес в этом плане представляют результаты сравнительного анализа вызванной нейронной активности, возникающей в ответ на один и тот же афферентный стимул, который предъявляется сначала в ситуации тестирования рецептивных полей (т.е. в условиях иммобилизации под-

опытного животного), а затем - в ходе развертывания инструментального поведения [Александров Ю., Гринченко Ю., 1986]. Как показывают полученные данные, значительная часть нейронов, соответствующих критерию “нейрон-детектор” [Hubel G., Wiesel T., 1959], полностью утрачивают свои “детекторные” свойства после того, как животному предоставляется возможность выполнять целенаправленные приспособительные действия. Никаких ответных реакций у этих клеток в моменты самораздражения животным исследуемой рецептивной зоны в последнем случае уже не наблюдается. Зато возникает феномен поведенческой специализации. То есть, на аналогичных этапах поведения появляются закономерно повторяющиеся характерные фазные повышения разрядной частоты, не приуроченные к моментам соответствующей афферентной стимуляции.

Обращает на себя внимание и способность отдельных нервных клеток «кодировать» глобальные психофизиологические функции. Оказалось, что в естественных условиях нейроны головного мозга работают не как детекторы элементарных сенсорных или моторных признаков, а отражают в своей активности процесс формирования полноценных функциональных систем организменного уровня [Швырков В., 1995].

Если с учетом вышеизложенного попытаться внести весь набор необходимых уточнений в исходную схему структурно-функциональной организации мозга, то в результате она станет кардинальным образом отличаться от изначально предлагаемых ее вариантов. И главное отличие будет состоять в том, что области функциональной специализации придется теперь уже определять в ней не как «зоны» (рис.1), а как некие разветвленные, тонко дифференцированные сетевые образования, включающие в себя множество отдельных клеточных элементов, разбросанных по разным мозговым структурам (рис. 3).

Последнее заключение касается любых, даже самых простейших физиологических функций. Здесь нельзя

не вспомнить пророческие слова И.П.Павлова, сказанные им еще в начале прошлого века при обсуждении проблемы дыхательного центра. «Если с самого начала думали, что это – точка с булавочную головку в продолговатом мозгу...», то «теперь он чрезвычайно расплзся, поднялся в головной мозг и спустился в спинной, и сейчас его границы никто не укажет» [Полное собр. соч. 1949. Т.4. С.241].

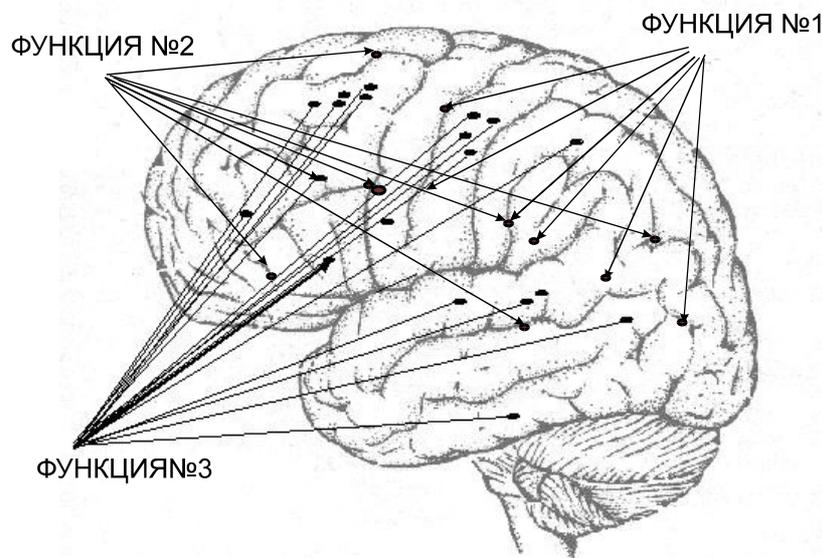


Рис.3. Схема, иллюстрирующая реальную картину нейронального обеспечения различных психофизиологических функций.

Обоснованность этих представлений в настоящее время полностью подтверждается результатами многочисленных экспериментальных исследований. Вместе с тем, полученные за последние годы данные так и не позволили получить ответа на главный вопрос – вопрос о механизмах

формирования подобных мультинейронных систем (рис.3). До сих пор еще остается не ясным, каким образом лежащие в разных структурах мозга нервные клетки, обладая выраженной индивидуальностью и метаболической изолированностью друг от друга, в определенные периоды времени начинают вдруг работать как единое целое. По-прежнему не понятно, что именно заставляет тот или иной нейрон включаться в процесс коллективной деятельности, которая разворачивается «на фоне» полного бездействия остальной (предположительно, подавляющей) массы клеток центральной нервной системы? Как согласованная активность этой («инициативной») группы нейронов трансформируется в целенаправленное поведение организма?

Ответ на все эти вопросы и сегодня еще остается открытым. Достаточно определенно, пожалуй, можно говорить лишь о некоторых общих методологических принципах их решения. Прежде всего, это переход от изучения суммарной биоэлектрической активности мозга (электроэнцефалограммы и вызванных потенциалов) к анализу разрядной деятельности отдельных нервных клеток, локализацию которых уже нельзя ограничивать пределами близко расположенных друг к другу участков мозга.

Кроме того, используемые экспериментальные модели должны давать возможность анализировать корреляционные соотношения активности множества нервных клеток, входящих в состав одной и той же интеграции. И, наконец, подобные исследования должны проводиться на свободноподвижных животных при наличии точного контроля всех выполняемых ими действий и достигаемых в ходе их реализации полезных приспособительных результатов. Руководствуясь этими соображениями, нами была проведена серия специальных микроэлектродных исследований, целью которых было максимально точное установление свойств системоспецифичных нейронов головного мозга и анализ существующих между ними функциональных взаимосвязей.

РАЗДЕЛ I

НЕЙРОН КАК ЭЛЕМЕНТ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

Глава 1

ЯВЛЕНИЕ ПОВЕДЕНЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ НЕРВНЫХ КЛЕТОК

Для начала, рассмотрим одну из самых простых экспериментальных моделей, в рамках которой подопытные животные (кролики) во время регистрации у них активности отдельных нервных клеток были обучены выполнять нажатие передними лапами на площадку специальной педали для получения пищи [Швыркова Н., Бобровников Л., 1979; Швырков В., 1979].

Методика. Опыты проводили в экспериментальной камере (70x50x80 см), в противоположных углах которой были установлены автоматическая кормушка и педаль, нажатие на которую обеспечивало получение пищи (3-4 гр. моркови) (рис.4). Подача каждой кормушки происходила в течение 1 сек и сопровождалась 4-мя характерными звуковыми сигналами (щелчками, громкостью около 20 дБ).

Поведенческая активность всех подготовленных к проведению экспериментов животных носила стереотипный характер: после помещения в камеру кролик, как правило, подбегал к кормушке и, убедившись в отсутствии там пищи, направлялся к педали, нажимал на неё передними лапами, затем вновь следовала побежка к кормушке, поедание из неё пищи, повторное движение к педали и т.д.

Такого рода циклическое инструментальное поведение продолжалось в течение 15-20 минут, после чего возникала относительно непродолжительная пауза, когда пищеводобывательные действия временно сменялась комфортным, территориальным поведением и копрофагией. В ходе ориентировочно - исследовательской деятельности кролик метил выделениями подбродочной железы определенные места экспериментальной камеры, активно

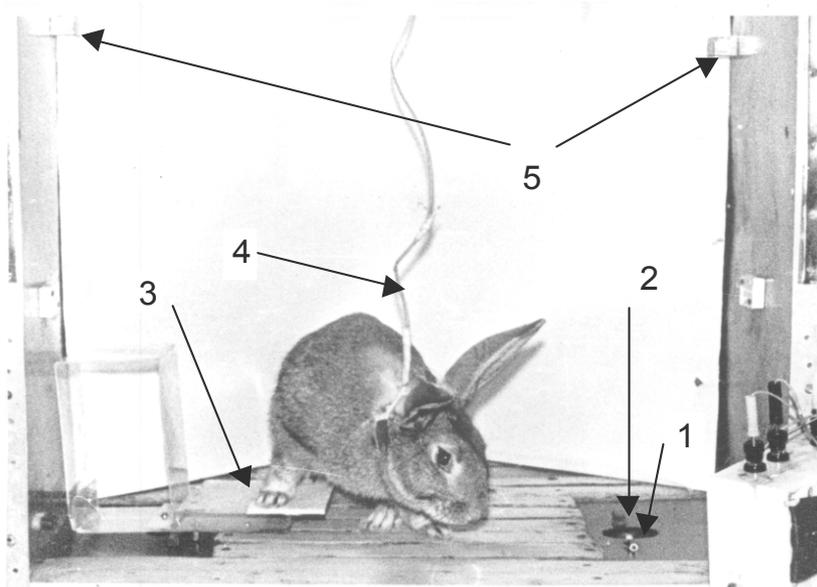


Рис.4. Экспериментальная установка для проведения микроэлектродных исследований на свободноподвижных животных. 1- кормушка; 2- фотозлектронный датчик взятия пищи; 3- педаль; 4- провода, идущие к вращающимся контактам; 5- фотозлементы актограммы перемещения животного по камере.

обследовал её, часто вставая на задние лапы (“вертикальная активность”). Однако через 5-7 минут исходное циклическое инструментальное поведение снова возобновлялось и продолжалось еще 10-15 минут. Было установлено, что показатели двигательной активности животного во втором периоде реализации пищедобывательной деятельности статистически достоверно отличались от первого. Это касалось как продолжительности отдельных стадий, так и количества и длительности нажатий на педаль. Существенно возрастали и показатели вариативности соответствующей

щих величин. Это наблюдалось у всех без исключения подопытных животных.

С помощью чернилопишущего прибора проводилась регистрация актограммы и отметок взятия пищи. Для регистрации актограммы к ошейнику животного прикрепляли миниатюрные электролампочки, а на противоположных стенах камеры (возле педали и кормушки) устанавливали фотоэлектрические пластины. По величине суммарной фото ЭДС можно было судить о местоположении животного в тот или иной момент времени (рис.5).

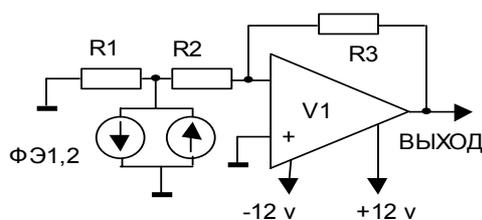
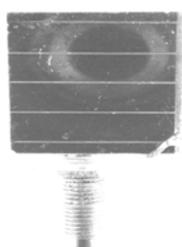


Рис.5 Схема устройства для регистрации актограммы перемещения животного по экспериментальной камере. V1 – K140УД9; R1=10k; R2=0,91k; R3=51k. Слева – фотография одного из двух фотоэлектронных датчиков движения.

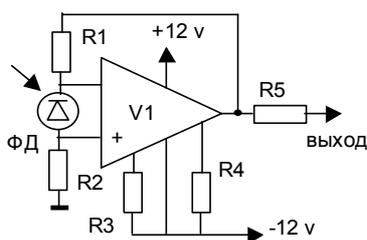


Рис.6. Принципиальная схема устройства для регистрации взятия пищи из кормушки. R1, R2=3,3 Мом; R3, R4=5,1k; R5=1k; V1 – K140УД6.

Аналогичное устройство применяли и для контроля за взятием еды из кормушки (рис.6). Отличие заключалось лишь в том, что в качестве фоточувствительного элемента

использовался фотодиод марки ФД-3А, а источником света служил светодиод АЛ-103, работающий в инфракрасном диапазоне частот.

При опускании животным морды в кормушку световой поток прерывался, резко снижалась освещенность фотодиода и, как следствие, регистрировалось характерное изменение протекающего через него тока.

Электрические провода подключали в верхней части камеры к специальным вращающимся контактам (рис.7).

Это позволяло устранить дополнительные ограничения при движении кролика по экспериментальной камере. Общая длина электрических проводов равнялась 90 см.

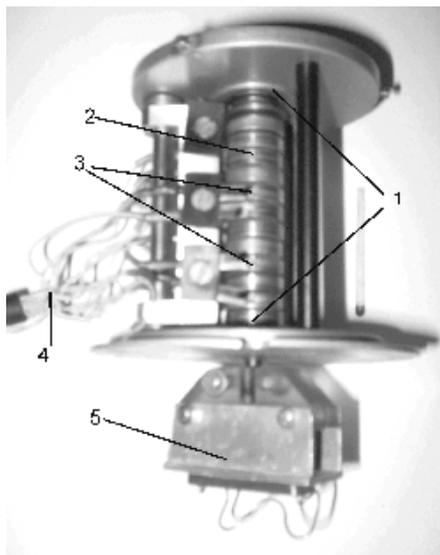


Рис.7. Внутреннее устройство вращающихся контактов для проведения микроэлектродных исследований в условиях свободного поведения животных. 1 – опорные подшипники; 2 – позолоченные контактные барабаны; 3 – контактные щетки; 4 – соединительные провода; 5 – разъем для подключения проводов, идущих от подопытного животного.

У некоторых животных по ранее описанной методике [Basmajian I., Stecko G., 1962] отводилась суммарная биоэлектрическая активность мышц. Полоса пропускания усилителя биопотенциалов составляла 1-1000 гц. С помощью диктофона велся подробный протокол каждого опыта. В ряде опытов осуществлялась запись на видеоманитофон.

Регистрация разрядной активности отдельных нервных клеток осуществлялась у животных с выработанным и закрепленным инструментальным поведением. Скальпирование осуществляли за два дня до начала нейрофизиологического эксперимента. Со свода черепа кролика удаляли мягкие ткани и надкостницу. Раневую поверхность обрабатывали антисептическими растворами. Непосредственно перед экспериментом проводили трепанацию кости черепа, после чего над областью предполагаемого введения микроэлектрода осторожно вырезали твердую мозговую оболочку. Координаты места трепанации определяли по атласу [Monnier M., Gangloff H., 1961]. Для уменьшения пульсаций ткани мозга трепанационное отверстие заполняли коллоидным раствором агар-агара.

Импульсную активность нейронов отводили экстраклеточным способом. На черепе животного при помощи жидкой пластмассы (норакрил-100) укрепляли специальный держатель для фиксации миниатюрного стереотаксического устройства (рис.8). В экспериментах использовали стеклянные микроэлектроды (диаметр кончика 0,5-1,0 мкм), которые непосредственно перед началом опыта изготавливали на полуавтомате МЭ-3. Заполнение ствола микроэлектрода 2,5 М раствором калия хлорида осуществлялось с помощью тонкой полихлорвиниловой канюли.

Оптимальными по своим параметрам считали микроэлектроды, комплексное сопротивление которых на частоте 1 кгц достигало величины 3 - 5 Мом (рис.9).

Для регистрации поведенческих показателей, а также импульсной активности нейрона использовался 4-х канальный магнитофон марки "Брюль и Кьер-7003".

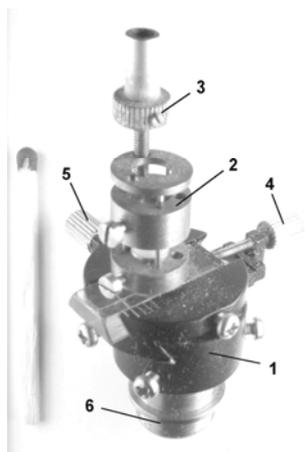


Рис.8. Миниатюрное стереотаксическое устройство для микроэлектродного сканирования мозга. 1 – корпус устройства; 2, 3– микрометрическая подача для погружения электрода в ткань мозга; 4 и 5 – микрометрическая система для выбора координат рабочей точки («X»; «Y»); 6– «колодец» для фиксации устройства на скальпе подопытного животного.

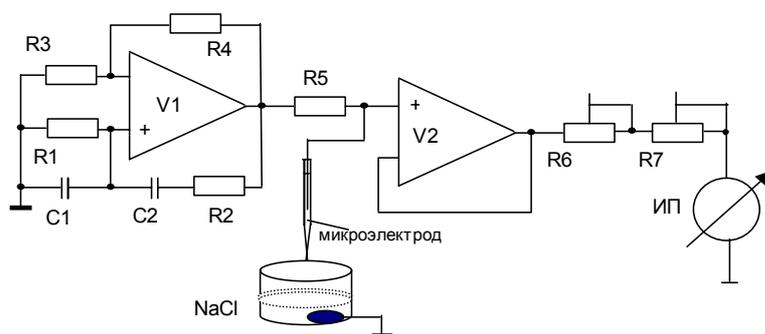


Рис. 9. Схема измерительного устройства для определения комплексного сопротивления (импеданса) микроэлектродов на частоте 1 кГц. $R_1, R_2=51k$; $R_3=10k$; $R_4=20k$; $R_5=2M\Omega$; $R_6=1k$; $R_7=10k$; V1- K140 УД7; V2 – K140УД8А

Необходимое увеличение входного сопротивления усилительного каскада осуществлялось с помощью микросхемы K504 НТ 3А, включенной по схеме, разработанной Rossetto M., Vandercar D. [1972] (рис.10). Точка «А» – под-

ключение к микроэлектроду, точки «Б» и «В» соединены с двумя вживленными в кость черепа серебряными макроэлектродами.

После окончания экспериментов магнитную запись воспроизводили с редукцией скорости в 10 раз на чернилопишущий прибор.

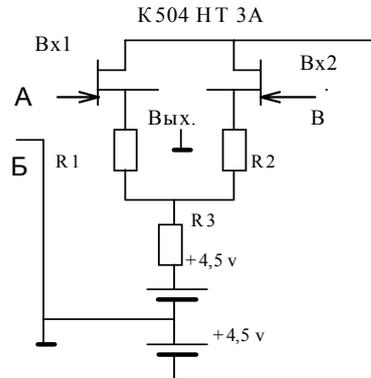


Рис.10. Схема входного каскада усилителя с высоким уровнем подавления синфазных помех. $R1 \div R3 = 10 \text{ ком}$

Анализ полученных результатов проводился в три этапа. На первом из них с помощью имеющейся системы поведенческих отметок на нейронограмме выделяли интервалы времени, соответствующие периодам реализации отдельных инструментальных пищедобывательных актов. Для каждого такого периода определяли следующие параметры разрядной деятельности регистрируемого в данный момент нейрона: среднюю частоту его импульсации, структуру фазных активаций (т.е. тип поведенческой специализации клетки) и модальность гистограмм распределения межспайковых интервалов. В последнем случае для нейронов, имеющих низкий уровень разрядной активности, построение интервальных гистограмм проводилось путем объединения данных по нескольким (3-5) "смежным" инструментальным актам.

Основной этап обработки полученных данных включал в себя анализ показателей средней частоты, специализации и интервальных характеристик нейронов в пищедо-

бывательных инструментальных актах. Затем, на основе известных методов регрессионного анализа выясняли, существуют ли направленные изменения перечисленных выше показателей в ходе постепенного снижения уровня мотивации голода по мере насыщения животного.

Достоверность полученных данных оценивали по критерию Стьюдента (уровень значимости $p < 0,05$).

Результаты исследования. В 75 опытах, проведенных на 47 кроликах, была зарегистрирована активность 239 нейронов коры головного мозга (131 сенсомоторной и 108 зрительной областей).

Первое, что сразу обращает на себя внимание при анализе полученных данных – ярко выраженная индивидуальность паттернов разрядной деятельности нервных клеток. И по показателям средней частоты, и по распределению длительности межимпульсных интервалов нельзя было найти даже двух одинаковых нейронов. Обращает на себя внимание также широкий разброс соответствующих показателей и высокий уровень вариативности на протяжении всего периода регистрации каждого из них.

Вместе с тем, было установлено, что у 101 нервных клеток на определенных этапах инструментального пищедобывательного поведения имеют место статистически достоверные ($p < 0,001$) изменения частоты их разрядов. В активности 17 нейронов отмечалось повторяющееся от акта к акту снижение величины этого показателя. У остальных 84 клеток, наоборот, наблюдалось резкое его возрастание. Как известно, это явление (феномен поведенческой специализации нейронов) констатируется в выводах большинства микроэлектродных исследований, проводимых на свободноподвижных животных. При этом отмечается очень высокий уровень стабильности подобных функциональных перестроек [Горкин А., Шевченко Д., 1990; Александров Ю. и др., 2002].

Сводные данные, отражающие все установленные нами типы поведенческой специализации исследованных

нервных клеток, приведены на рис.11.

Самую большую группу нейронов, у которых удалось выявить феномен поведенческой специализации, составляли клетки, фазно-активные на заключительной (консуматорной) стадии инструментального пищедобывательного поведения (37 нейронов).

• НЕЙРОНЫ СЕНСОМОТОРНОЙ ОБЛАСТИ КОРЫ

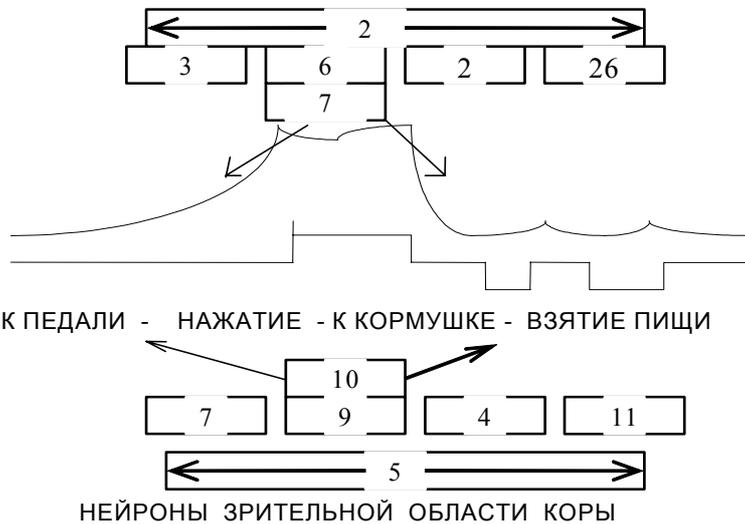


Рис.11. Сравнительный анализ структуры фазных активаций нейронов сенсомоторной (А) и зрительной (Б) коры головного мозга в пищедобывательном поведении. Числа отражают количество нейронов, фазно активирующихся на соответствующем этапе инструментального акта.

Особенность их функциональной организации заключалась в том, что у них резко возрастала средняя частота генерации потенциалов действия каждый раз при взятии животным пищи из кормушки. В дальнейшем, как правило, наблюдалась характерная фрагментация разрядной

активности в ритме жевания. Обращает на себя внимание очень точное соответствие подобных перестроек определенной фазе жевательных движений.

Ещё одной характерной особенностью организации нейронной активности в инструментальном пищеводобывательном поведении с полным основанием можно считать предрезультатный характер перестроек импульсации. Для значительного числа зарегистрированных нейронов соответствующие фазные изменения частоты разрядов выявлялись в ходе построения не постстимульных, а предрезультатных гистограмм и растров разрядной активности. Причем, это касалось также и клеток, демонстрирующих закономерно повторяющиеся фазные торможения импульсации.

Реакции на звуковые стимулы (стук подаваемой кормушки) не наблюдалось ни у одной из зарегистрированных нами нервных клеток.

Проведенное картирование точек локализации специализированных корковых нейронов не позволило выявить какой-либо общей закономерности в их распределении. Нам не удалось также установить и наличие «колончатой» структуры [Mountcastle W., 1975, 1978] организации ансамблей сходных по своей специализации нервных клеток.

Таким образом, говоря о микроточечном принципе построения нейронных систем (рис.3), есть все основания делать вывод о случайном характере распределения в коре мозга таких элементов, точнее - об отсутствии их скоплений в каких-то особых зонах.

Определенные отличия удается установить лишь в общем процентном соотношении типов их специализации. Так, если в области зрительной коры число нейронов заключительной («консумматорной») стадии инструментального пищеводобывательного поведения составляло около 10% от общего числа зарегистрированных клеток, то в сенсомоторной коре их количество достигало уже 20% ($p < 0,05$). Число же нейронов, специализированных в отноше-

нии определенных фрагментов движения к педали и к кормушке, напротив было статистически достоверно больше именно на уровне зрительной области коры головного мозга.

Необходимо отметить и тот факт, что у значительной части зарегистрированных нейронов наблюдалось возникновение нескольких фазных активаций на разных стадиях развертывания инструментального пищедобывательного поведения (9 сенсомоторных и 16 зрительных нейронов). Причем, у 7 из них соответствующие активации охватывали весь период реализации инструментального действия.

Обсуждение результатов. Принципиально важным, на наш взгляд, моментом является то, что все без исключения, зарегистрированные нервные клетки обладали «фоновой» разрядной активностью. Феномен поведенческой специализации при этом всякий раз возникал не как процесс генерации молчащими клетками избирательных фазных активаций, приуроченных к определенному этапу инструментального действия, а в итоге фрагментации в такие периоды постоянно присутствующего «фоновых потока» биоэлектрических разрядов.

Ни одного «концептуального нейрона» по В.Б.Швыркову – т.е. рекрутированной из «нейронов запаса», исходно «молчащей» нервной клетки, выдающей исключительно системно специализированные спайки - обнаружить нам так и не удалось.

Интервальный анализ «фоновой» активности специализированных нейронов показал, что в период покоя (когда животное лежит или спокойно сидит) паттерн распределения межимпульсных интервалов чаще всего аппроксимируется либо кривой Гаусса, либо распределением Пуассона. Хотя в отдельных случаях наблюдаются и более сложные типы распределений.

Совершенно иная картина складывается, если на основе анализа интервальных характеристик попытаться оце-

нить динамику нейронной активности непосредственно в ходе формирования целенаправленной инструментальной деятельности. Рассмотрение этого вопроса заслуживает особого внимания в связи с активно разрабатываемыми в последние годы представлениями о существовании специфических «нейронных кодов» определенных функциональных состояний организма (голод, страх, жажда и др.) [Судаков К., 2006; Журавлев Б., 1986; Журавлев Б.В., Умрюхин Е.А., 1993 и мн. др.].

Как показывает проведенный нами анализ, для большинства клеток (84%) в такие периоды времени вообще не удается установить наличие каких бы то ни было общих интервальных показателей, свидетельствующих о согласованном характере нейронной активности по этому критерию. По сути дела здесь приходится говорить о соотношении: один нейрон - один паттерн.

Было установлено, что сходные пачечно-групповые конфигурации биоэлектрических разрядов возникают лишь у 14% сенсомоторных нейронов. Но даже для этой группы клеток синхронное появление импульсной активности, как выяснилось, не связано с процессом формирования мотивации голода, а обусловлено особенностями их поведенческой специализации. Оказалось, что все они относятся к числу «нейронов жевания» (рис.12).

В пользу этого заключения свидетельствует строгая корреляция их разрядной деятельности с определенной фазой жевательных движений. Кроме того, по мере насыщения животного у данной группы клеток ни разу не отмечалось постепенного снижения степени выраженности феномена "пачкообразной" ритмики при жевании. Между тем, отдельные нейроны нам удавалось регистрировать непрерывно в течение нескольких часов во время неоднократно воспроизводимых ситуаций удовлетворения пищевой потребности и ее повторного возникновения.

Если в свете этих данных вновь обратиться к примеру, представленному на рис.12, нетрудно понять, что в рамках

простых экспериментальных моделей, когда наличие мотивации голода и факт ее удовлетворения могут быть объективно определены только по критерию поедания животным пищи или отказу от нее, “нейроны жевания” неизбежно будут ошибочно идентифицироваться как нейроны соответствующего мотивационного возбуждения. А поскольку число таких клеток значительно больше (свыше 90% [Александров Ю., 1989]) в некоторых центральных структурах мозга, очень легко сделать и другой ошибочный вывод - вывод о существовании градуального распределения нейронов мотивации голода по различным отделам ЦНС [Судаков К., 1986; Журавлев Б., 1986]. Более подробно этот круг вопросов ранее уже обсуждался в дискуссии, состоявшейся в 2003 году на страницах Психологического журнала РАН [Бобровников Л.В., Журавлев Б.В., 2003].

Подводя итог результатам первой серии микроэлектродных исследований, особо хотелось бы выделить два основных момента. Во-первых, это вывод о необходимости рассмотрения феномена поведенческой специализации нейронов **как безальтернативной формы** отражения процесса их вовлечения в состав определенной функциональной системы. Анализ каких-либо других показателей, в частности, средней частоты биоэлектрических разрядов или паттерна распределения межимпульсных интервалов не позволяет выходить на решение подобных задач.

Во-вторых, не менее важно, что феномен поведенческой специализации всегда возникает только **как результат фрагментации (перегруппировки) фоновой** нейронной активности. Сегодня уже ясно, что если концептуальные системоспецифичные нейроны, рекрутируемые из «молчащих нейронов запаса» [Швырков В., 1985], когда-нибудь действительно будут обнаружены, то их доля в общем числе специализированных клеток мозга окажется ничтожно малой.

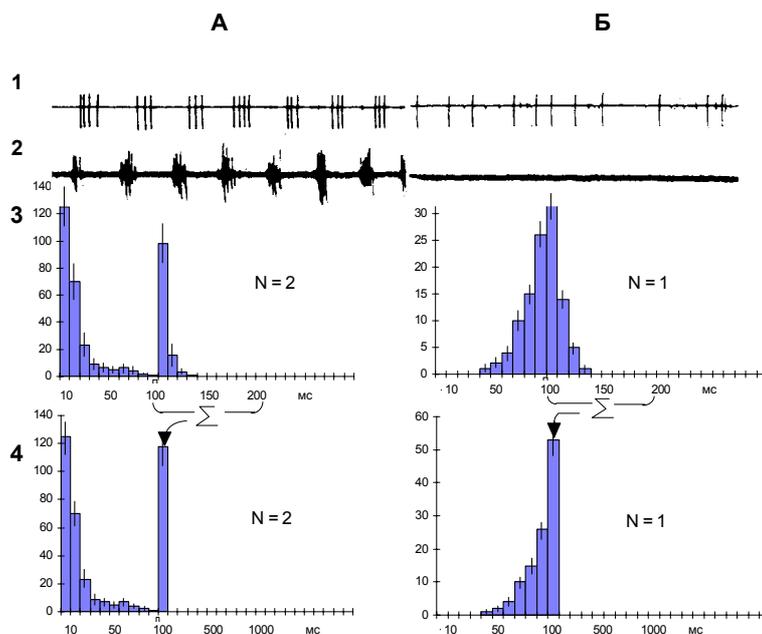


Рис. 12 Завершение процесса жевания проявляется в активности нейронов как переход от пачечно-групповой формы их импульсации (А) к регулярной (Б) 1- нейронограмма; 2- миограмма жевательных мышц; ниже - интервальные гистограммы с равномерной (3) и неравномерной (4) шкалой времени. N - число экстремумов ("модальность") соответствующих распределений.

ГЛАВА 2 ОСОБЕННОСТИ СИСТЕМНОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ НЕЙРОНОВ

Критерий системоспецифичности

Один из вопросов, который до сих пор еще сохраняет свою актуальность при рассмотрении любых поведенчески специализированных паттернов нейронной активности,

касается методологических аспектов объективизации этого нейрофизиологического явления. По-прежнему остается неясным, наличие каких именно параметров разрядной деятельности нейронов головного мозга следует считать необходимым и достаточным условием их идентификации в качестве элементов определенной функциональной системы.

В рамках большинства исследований, проводимых в настоящее время в данном направлении, при решении этой задачи продолжают использоваться не стохастические критерии. Считается, что если регистрируемый нейрон активировался на определенном этапе циклического целенаправленного поведения во время реализации пяти [Гринченко Ю., 1982; Гринченко Ю., Швырков В., Рейман К., 1979; Пашина А., 1979] или несколько большего [Горкин А, 1986; Швыркова Н., Филипович Д., Лажетич Б., 1985] числа стереотипных актов, проявившийся у него паттерн биоэлектрических разрядов будет в 100% случаев сохраняться и в дальнейшем.

По этому критерию вероятность вовлечения таких нейронов в функциональную систему любого последующего аналогичного поведенческого акта всегда равна единице независимо от величины амплитуды и вариативности реально наблюдаемого в опыте феномена.

Единице равна и “степень сходства составов интеграций” [Шевченко Д., Александров Ю., 1978] стереотипных поведенческих актов.

Рис.13 иллюстрирует те очевидные противоречия, которые несет в себе принятие такого подхода.

Слева представлен нейрон, избирательно активирующийся при нажатии животным на педаль. Величина возрастания частоты его разрядов в этот период составляет $\Delta f = 8 \pm 2$ имп/сек. Вероятность же появления у него аналогичных функциональных перестроек в последующих аналогичных поведенческих актах достигает уровня $P > 0,9$. Но, как ни парадоксально, этот нейрон по указанному критерию нельзя отнести к числу поведенчески специализированных

клеток, поскольку в пятой реализации у него не наблюдалось возникновения фазной формы активности.

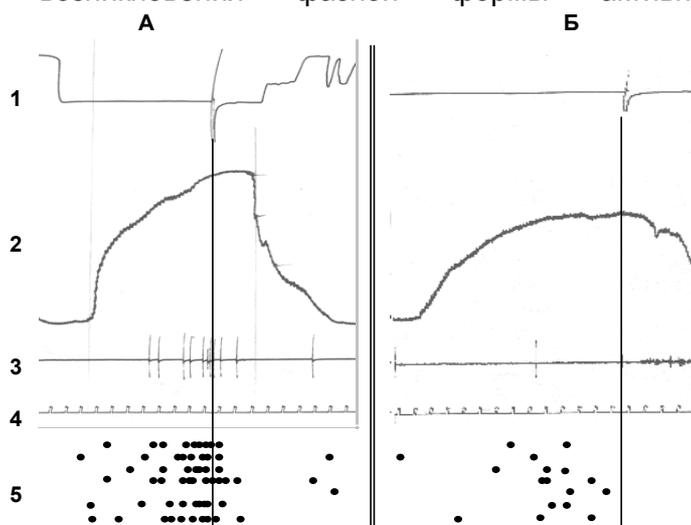


Рис.13. Разрядная активность 2-х нейронов, характеризующихся разной степенью выраженности избирательных фазных активаций. 1- отметка взятия пищи (отклонение кривой вверх и нажатия на педаль: вверх-вниз), 2- актограмма, 3- нейронограмма, 4- отметка времени 100 мс, 5- растры нейронной активности, построенные от момента нажатия на педаль.

Напротив, нейрон, представленный в правой части рис.13 (Б), по этому же признаку безусловно относится к числу системоспецифичных клеток, хотя возрастание частоты его разрядов достигает всего лишь уровня $\Delta f = 2 \pm 1$ имп/сек, а достоверность его фазных активаций оказывается ниже критериального уровня ($P < 0,85$). Т.о., получается, что нейрон «А», характеризующийся значительно более выраженным проявлением рассматриваемого феномена исключается из числа специализированных элементов системы. В то же время слабо активирующаяся клетка «Б», досто-

верность фазной активности которой к тому же не достигает уровня значимости, наоборот идентифицируется экспериментатором как «специализированная».

Сомнительный характер подобных заключений очевиден.

Между тем, как уже ранее отмечалось [Бобровников Л., 1989], возможности модели циклического поведения позволяют более строго подойти к решению данного круга вопросов. Период регистрации активности каждой клетки с полным основанием можно рассматривать как некоторую «выборку» из одной и той же (генеральной) совокупности аналогичных актов. В результате удастся установить, что на самом деле степень сходства составов интеграций последовательно развертывающихся стереотипных пищедобывательных (или оборонительных) актов не равна единице. Их нейрональную основу составляют разные, хотя и во многом сходные совокупности избирательно активирующихся клеток.

Этот вывод приобретает особое значение при решении вопросов, связанных с анализом процесса «системной» специализации нервных клеток.

Важно подчеркнуть, что речь здесь идет о качественно своеобразном нейрофизиологическом явлении, не идентичном явлению поведенческой специализации нейрона (рис.14).

Это следует не только из соответствующих определений. Кардинально различной является сама методология объективизации феноменов поведенческой и системной специализации.

Если в первом случае анализируется корреляционная зависимость между разрядной активностью **одной** нервной клетки и определенным событием, аperiodически происходящим на поведенческом уровне, то явление системной специализации нейронов предполагает установление взаимосвязи активности нервной клетки с аналогичной активностью **большой группы** других **клеточных элемен-**

ТОВ. Наличие в последнем случае каких-либо корреляций с поведением, строго говоря, вообще не является необходимым условием.

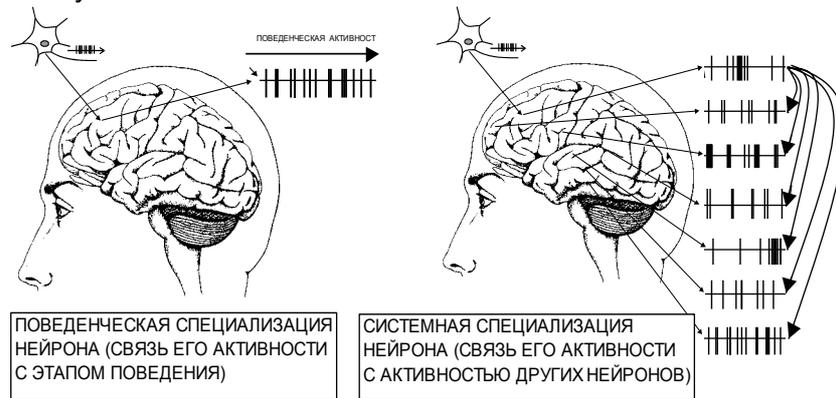


Рис.14. Поведенческая (слева) и системная (справа) формы специализации нервной клетки. Пояснение в тексте.

В работах, авторы которых используют не стохастические критерии, связь нейронной активности с поведением автоматически рассматривается и как наличие у соответствующего нейрона определенной формы системной специализации. Прямым следствием этого является и другой далеко не бесспорный вывод - вывод о полной стабильности компонентного состава нейронных интеграций [Швырков В., 1986; Горкин А., Шевченко Д., 1989].

Нет необходимости доказывать, что это заключение находится в прямом противоречии с принципом вариативности функциональных систем, который является одним из основных положений теории П.К.Анохина. Не соответствует это и классическим представлениям о построении движений человека и животных на основе механизма непрерывных сенсорных коррекций эффекторики [Бернштейн Н., 1947].

С нашей точки зрения, объективная оценка явления системной специализации, также как и специализации поведенческой, возможна только на основе вероятностно-статистических критериев. Действительно, тот факт, что амплитуда нейрональных активаций не зависит от временных показателей соответствующего инструментального акта и не меняется в процессе насыщения подопытных животных, позволяет с единых позиций подойти к анализу всей группы исследуемых нейронов. Период регистрации каждой клетки можно рассматривать как некоторую “выборку” из одной и той же (генеральной) совокупности аналогичных поведенческих актов. При этом на основе методов статистического анализа можно оценить вероятность появления соответствующих перестроек нейронной активности во всех последующих актах инструментального поведения.

Основу такого подхода можно рассмотреть на следующем примере (рис.15). Один из нейронов (№67) нам удалось зарегистрировать в период времени, когда кролик выполнил 13 инструментальных пищедобывательных актов (с 18-го по 30-й в данном опыте). Во время движений животного к педали наблюдалось возрастание частоты импульсации этого нейрона с $2,0 \pm 0,6$ до $11,0 \pm 1,3$ имп/с.

Начиная с 31-го акта, регистрировалась импульсная активность уже следующей нервной клетки (№68). Между тем результаты сравнения по критерию Стьюдента соответствующих генеральных параметров определенно показывают, что с высокой вероятностью (свыше 0,999) в этот и последующие периоды времени в разрядной активности предыдущего (уже нерегистрируемого) нейрона (№67) будет сохраняться паттерн импульсной активности, который проявился у него в актах под номером 18-30.

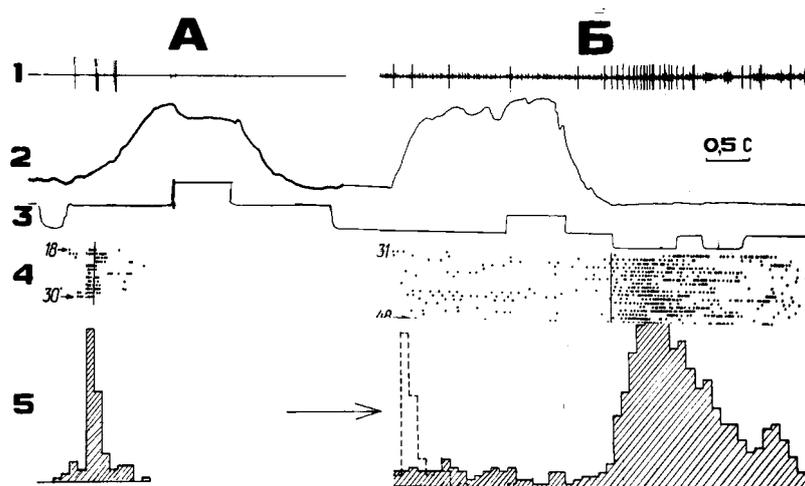


Рис.15. Иллюстрация метода опосредованных корреляций на примере анализа динамики разрядной активности двух последовательно регистрируемых в опыте нейронов. 1- нейронограмма; 2- актограмма перемещений животного в камере (побежка к педали - отклонение кривой вверх, к кормушке - вниз; 3 - отметки взятия пищи из кормушки - отклонение кривой вниз и нажатия на педаль - вверх; 4 - растры и 5 - гистограммы нейронной активности, построенные от моментов начала движения (А) и от момента опускания кроликом морды в кормушку (Б). Каждой точке соответствует один потенциал действия нейрона. Ширина канала 200 мс. Подробное пояснение в тексте.

Таким образом, период реализации инструментальных пищедобывательных актов, начиная с 31-го, характеризуется уже не одним, а как минимум двумя нейронными феноменами.

Если такой же вероятностный прогноз сделать для других нейронов рассматриваемой нами группы, окажется, что активность всех последовательно зарегистрированных в опыте клеток сопоставима с одной и той же группой поведенческих актов. При проверке нулевой гипотезы мы каждый раз исходили из предположения о нормальном законе распределения параметров генеральной совокупности [Снедекор Дж., 1961, Вентцель Е., 1969].

В ряде случаев нам удавалось убедиться в правильности такого предположения и на основе собственных данных, поскольку разрядную активность некоторых нейронов можно было наблюдать во время реализации достаточно большого числа стереотипных поведенческих актов. Например, нескольких тысяч, как это имело место для клеток, импульсация которых была фрагментирована в ритме жевания. Оценка величины асимметрии и эксцесса кривой Гаусса в этих, а также в других случаях свидетельствовала о соответствии генеральных параметров закону нормального распределения.

Как известно, при проведении вероятностно-статистического анализа основной акцент делается не только на наличии у каждого регистрируемого нейрона поведенческой специализации, но и на определении динамики степени выраженности этого феномена в процессе развертывания циклического целенаправленного поведения.

В результате, удается установить, что по мере насыщения животного и, как следствие, снижения уровня пищевой потребности амплитуда активаций (или торможений) нервных клеток также статистически достоверно не меняется. Ни в одном случае нам не удалось выявить корреляционной зависимости между величиной изменения частоты нейронной активности на соответствующем этапе поведения и количеством съеденных кроликом порций пищи.

В то же время, в рамках последовательных реализаций инструментального поведения в активности одного и того же нейрона наблюдались значительные не направлен-

ные изменения уровня фазных перестроек импульсации. При этом особого внимания заслуживает независимость степени их выраженности от двигательных параметров соответствующего действия, включая даже траекторию перемещения животного от кормушки к педали (кругом или челноком).

Так, например, на рис.16 представлен один из зарегистрированных нами нейронов, характерной особенностью которого является наличие закономерно повторяющихся в период взятия животным пищи из кормушки избирательных фазных активаций.

Нетрудно заметить, что степень выраженности этих активаций претерпевает существенные изменения от акта к акту. Минимальная её величина для данного нейрона составляет $\Delta F=2$ имп/сек. Максимальное же значение достигает уровня $\Delta F=21$ имп/сек. Вариативны и различные параметры соответствующих действий животного (рис.16 А-Г).

Однако, если в рамках корреляционного анализа сопоставить степень выраженности фазных нейронных активаций с величиной отклонения соответствующих поведенческих параметров от их средних значений, никакой достоверной взаимосвязи выявить не удаётся (рис.16 а-г). Это было установлено практически у всех исследованных нами нервных клеток.

Несомненный интерес представляет тот факт, что по критерию вероятности синхронного возникновения разрядной активности исследованная нами совокупность системоспецифических нейронов была крайне неоднородна. С одной стороны, имелась многочисленная группа клеток, образующих как бы “лабильную” по своему составу часть нейронной интеграции. Вероятность синхронных изменений активности у них имела значение, не достигающее критерияльного уровня, который позволяет говорить о достоверности этого явления.

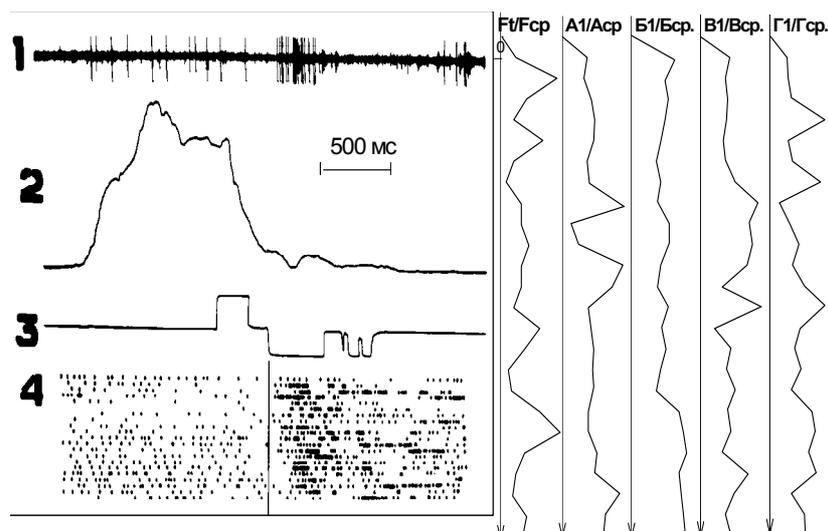


Рис.16. Независимость степени выраженности феномена поведенческой специализации нервной клетки от различных параметров инструментального акта. 1- 4 - обозначения как на рис.20. F- относительная величина отклонения амплитуды фазной активации нейрона от её среднего значения ($F_{ср.}$) А-Г - тоже самое, но для различных показателей поведенческой активности животного: А- время цикла (период между двумя смежными актами взятия пищи из кормушки); Б- продолжительность побежки к кормушке; В- длительность нажатия на педаль; Г- продолжительность периода подхода к педали.

С другой стороны, выделялась совокупность нейронов, у которых аналогичные синхронные изменения разрядной активности проявлялась с уже высокой вероятностью. Подобная синхронизация в рамках указанной группы носила устойчивый характер. На уровне клеток сенсомоторной

области коры этот феномен не зависел от двигательных параметров поведенческого акта и не менялся в процессе насыщения подопытного животного.

Для того чтобы выяснить, какие именно факторы определяют принадлежность нервной клетки к стабильной или нестабильной составляющей функциональной системы, нами была проведена серия специальных микроэлектродных исследований.

Вариативность как аргумент функции системной специализации

Методика. Эксперименты проводили на животных (кроликах), обученных нажимать передними лапами на площадку специальной педали для получения пищи и избегания по звуковому сигналу болевого электрокожного раздражения [Бобровников Л., 1982].

Автоматическая кормушка и педаль располагались в противоположных углах экспериментальной камеры на расстоянии около 50 см друг от друга. После суточной пищевой депривации исходно у всех животных наблюдалось циклическое инструментальное пищедобывательное поведение. Кролик нажимал передними лапами на педаль, подбегал к кормушке и поедал из нее порцию пищи (3-4 г моркови). Затем следовало возвращение к педали, очередное нажатие на нее и т.д.

В ходе опыта животным периодически, каждые 2-3 мин предъявлялся тон 800 Гц. Он служил сигналом того, что через 5 с после его включения последует болевое электрокожное раздражение (ЭКР). Величина ЭКР составляла 6-14 мА, длительность - 10 секунд. В ходе опыта подавалось 20-25 таких сочетаний. Однако, согласно условиям проведения экспериментов, нажимая на ту же самую педаль, животные могли либо прерывать болевое раздражение, либо вообще предотвращать его воздействие. В последнем случае они должны были успеть осуществить инструментальный оборонительный акт до мо-

мента включения ЭКР, т.е. в 5-с интервал времени изолированного действия звукового тона 800 гц. Необходимо сразу отметить, что доля актов избегания ЭКР в общем числе оборонительных актов у обученных животных всегда превышала уровень 80%.

При проведении этой серии экспериментов использовались микроманипуляторы конструкции Гринченко Ю., Швырков В., 1974 (рис.17).

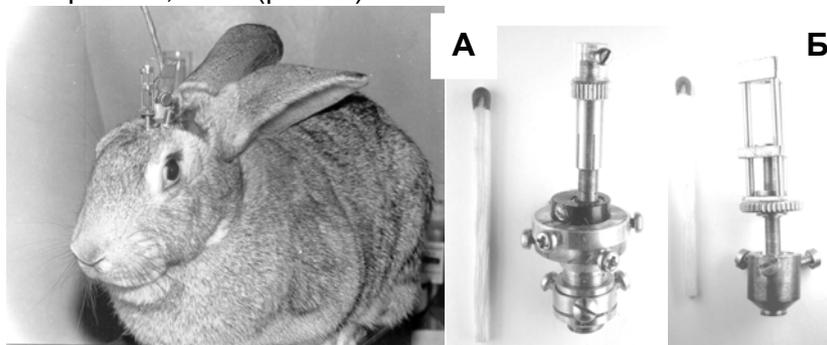


Рис.17. Кролик перед началом проведения микроэлектродных исследований в условиях свободного поведения. Справа - увеличенные фотографии 2-х типов микроманипуляторов («А»- с эксцентриком и «Б»- с наклоняемой шаровой опорой), которые использовались для введения микроэлектродов в ткань мозга.

Изменение трека проходки достигалось либо путем регулировки угла наклона микроманипулятора в «колодце» (Б), либо за счет поворота эксцентрика, в котором микроманипулятор был неподвижно закреплен в вертикальном положении (А).

Разрядная активность отдельных нейронов сенсомоторной области коры головного мозга отводилась экстраклеточным способом во время реализации выработанного пищедобывательного и оборонительного инструментального поведения. В экспериментах использовали стеклянные микроэлектроды (диаметр кончика около 1

мкм), которые непосредственно перед началом опыта заполняли раствором KCL (конц. 2,5 моль/л). Регистрацию поведенческих показателей, а также усиленную импульсную активность нейрона проводили с помощью магнитофона "Брюль и Кьер-7003".

После окончания опытов магнитная запись воспроизводилась с редуцией скорости в 10 раз на чернилопишущем приборе НТ-3705. Обработку полученных данных проводили на основе методов статистического анализа. Достоверность результатов оценивали по критерию Стьюдента.

Результаты исследования. Как и в первой серии опытов ни у одного из зарегистрированных нейронов нам не удалось наблюдать реакций на звуковые стимулы (стук подаваемой кормушки, тон 800 гц). Вместе с тем, у 66 из 134 исследованных клеток были выявлены статистически достоверные изменения частоты разрядной активности, приуроченные к определенным этапам реализации пищедобывательного и/или оборонительного инструментального поведения. У 48 из них подобные перестройки проявлялись во всех без исключения наблюдаемых поведенческих актах. 18 нейронов характеризовались отсутствием фазной активности в рамках одной из регистрируемых реализаций стереотипного поведения.

Было установлено, что поведенческие показатели каждой из этих особей в нейрофизиологическом плане реализаций достоверно не отличаются от соответствующих параметров автоматизированной формы инструментальной деятельности. В этом мы убедились при проведении двух различных вариантов сравнительного анализа, давших в итоге сходные результаты. Во-первых, параметры всей группы инструментальных актов, в которых не проявлялся феномен поведенческой специализации "специализированных" ($p < 0,05$) нейронов, сопоставляли с показателями совокупности автоматизированных инструментальных действий.

Конкретно рассматривали: длительность латентного периода двигательной активности, время поведенческого акта, продолжительность "исполнительного действия", количество и продолжительность нажатий на педаль. А, во-вторых, аналогичное сравнение проводилось уже в индивидуальном порядке - для каждого из 18 "нестабильных" нейронов в отдельности. В качестве базовых параметров в этом случае брали только показатели поведенческих актов, развертывающихся в период регистрации данной клетки. Критерием различия здесь считался выход соответствующей переменной за границы доверительного интервала базового параметра.

Достоверных различий между сравниваемыми поведенческими характеристиками не было выявлено ни в одном случае. Полученные результаты, на наш взгляд, вполне определенно указывают на то, что нестабильность проявления феномена поведенческой специализации нервной клетки не связана с какими бы то ни было аномалиями двигательной активности животного. Факторы, обуславливающие ее возникновение, по-видимому, имеют совершенно иную природу.

Это заключение подтверждают и данные корреляционного анализа, в рамках которого оценивалась зависимость между величиной отклонения определенного поведенческого параметра от своего среднего значения и аналогичным отклонением амплитуды фазной нейронной активности, регистрируемой в том же поведенческом акте. Отсутствие достоверной корреляционной зависимости было выявлено не только здесь, но и между величиной изменения частоты нейронной активности на соответствующем этапе поведения и количеством съеденных животным порций пищи, т.е. в процессе удовлетворения пищевой потребности.

В свете всех этих данных вполне обоснованным выглядит общее заключение о том, что различия показателей стабильности поведенческой специализации нервных кле-

ток обусловлены не особенностями двигательной активности животного, а какими-то функциональными свойствами самих нейронов. И, действительно, в дальнейшем нам удалось установить целый ряд существенных различий организации разрядной деятельности стабильно- и нестабильно-активных нервных клеток.

Основные результаты проведенного сравнительного анализа приведены на рис.18 и рис.19.

Необходимость отражения на графиках не только самого факта наличия или отсутствия у нейронов фазных активаций (см. рис.11), но и степени выраженности этого феномена для последующего определения его статистической достоверности, заставило нас разработать новый (векторный) метод числового представления результатов микроэлектродных исследований (см. рис.18 – 19).

Каждая из векторных диаграмм отражает разрядную активность нейронов, у которых на определенных этапах реализации пищедобывательного (А) и/или оборонительного (Б) инструментального поведения имели место статистически достоверные ($p < 0,05$) изменения частоты импульсации.

Номер вектора на диаграммах соответствует индексу нервной клетки. Окружность меньшего диаметра условно отражает средний уровень "фоновой" разрядной активности (для разных нейронов он, естественно, был различен).

Возрастание или, наоборот, снижение частоты генерации потенциалов действия на определенном этапе поведения выражается в сдвигах по определенной оси в сторону от центра (активация) или к центру (торможение). Поскольку амплитуда таких изменений у разных нейронов варьировала в довольно широких пределах, соответствующие величины откладывали по осям в логарифмическом масштабе (рис.18, 19).

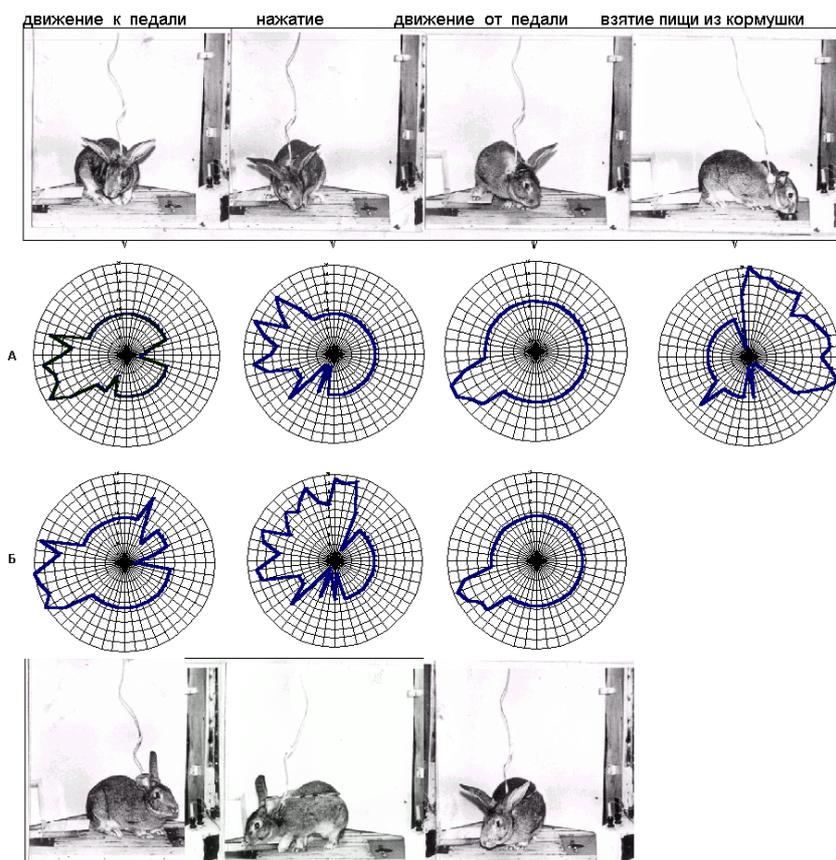


Рис.18. Разрядная деятельность стабильно-активных нейронов на последовательных этапах реализации инструментального пищедобывательного (А) и оборонительного (Б) поведения. Номер вектора на диаграммах отражает индекс нервной клетки. Пояснение в тексте.

Полученные результаты позволяют сделать следующий ряд основных выводов. Прежде всего, обращает на

себя внимание, что группа нестабильно-активных нейронов в процентном отношении составляет статистически достоверно ($p < 0,05$) меньшую часть от общего числа зарегистрированных клеток. Большинство же нейронов характеризуется не просто 100%-ой воспроизводимостью феномена поведенческой специализации в рамках наблюдаемой последовательности стереотипных поведенческих актов, но и исключительно высоким уровнем значимости соответствующих параметров генеральной совокупности ($p < 0,0001$).

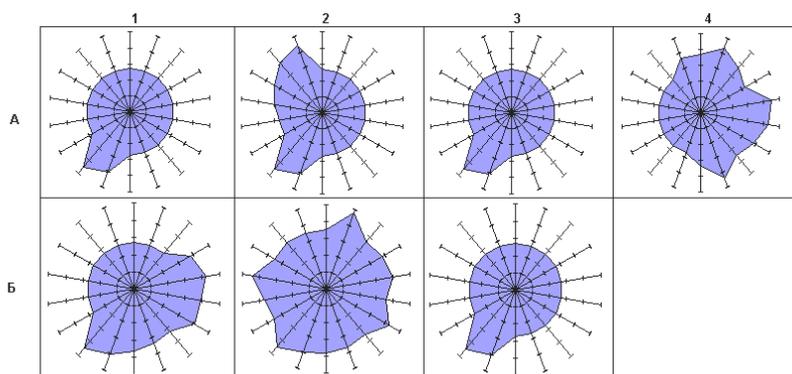


Рис.19. Структура фазных изменений частоты импульсации нестабильно-активных нервных клеток на последовательных этапах пищедобывательного (А) и оборонительного (Б) инструментального поведения. Обозначения как на рис. 18.

Принципиально важное значение имеет и тот факт, что к числу таких стабильно-активных нейронов относятся все без исключения клетки, специализированные в отношении только какой-то одной из рассматриваемых нами форм целенаправленной приспособительной деятельности. На-

против, каждый из зарегистрированных нами "нестабильных" нейронов вовлекался в состав и пищедобывательной, и оборонительной интеграции.

Особую группу в этом плане образуют клеточные единицы, у которых при смене мотивационной основы инструментального поведения имеет место кардинальная реорганизация паттерна разрядной деятельности. В каждом из таких случаев, как выяснилось, вероятность стабильного воспроизведения соответствующей формы импульсации в рамках пищедобывательных и оборонительных актов существенно различна.

Несколько странным с позиций принципа непрерывных сенсорных коррекций эффекторики [Бернштейн Н., 1947] представляется тот факт, что среди нестабильно активных клеток не оказалось ни одной, которую по известной классификации [Швырков В., 1986] можно было бы отнести к числу именно нейронов "движения". Скорее всего, это связано с ограниченным объемом рассматриваемой нами выборки данных. Однако не исключено, что указанная закономерность свидетельствует и об определенных издержках классификации специализированных клеток по критерию: нейроны "цели – движения - среды" [Шевченко Д., Александров Ю., Гаврилов В., 1986; Швырков В., 1986]. Решение этого вопроса требует проведения специальных исследований. Наконец, заслуживает определенного внимания и тот факт, что фазные торможения нейронной активности по нашим данным представляет собой исключительно устойчивый, мало вариативный в своих проявлениях процесс.

Обсуждение результатов. Рассмотренные выше данные, прежде всего, подтверждают сделанный ранее общий вывод об исключительно высоком уровне стабильности проявления феномена поведенческой специализации нервных клеток. Как выяснилось, и по своей структуре, и по степени выраженности закономерно повторяющиеся от акта к акту фазные нейронные активации сохраняются не только

при значительных изменениях различных параметров двигательной активности животного, но даже в случае кардинальной реорганизации некоторых основных условий достижения приспособительного результата. При этом обращает на себя внимание отсутствие направленной динамики их изменения в ходе развертывания большого числа идентичных целенаправленных действий. Сходные закономерности отмечаются в работах многих авторов.

Если процесс реализации стереотипных поведенческих актов рассматривать как последовательность аналогичных стимульных ситуаций, в которых оказывается животное, приходится признать явную парадоксальность нейрофизиологической феноменологии свободного поведения.

Действительно, в соответствии с известными результатами аналитических исследований, повторное предъявление одного и того же комплекса внешних раздражителей в условиях иммобилизации вызывает возникновение стабильных ответов лишь у относительно небольшой части регистрируемых в опыте нейронов. Для значительного же их числа характерным является постепенное снижение амплитуды ответных реакций. Такого рода процесс "привыкания" отражает одно из базовых функциональных свойств любой нервной клетки (как определенной биологической единицы) и наблюдается даже в случае прямой микроионофоретической аппликации возбуждающих нейромедиаторов [Котляр Б., Мясников А., Медведовский Б. 1986] или при деполяризации клеточной мембраны [Соколов Е., 1970].

Весьма характерной в условиях аналитических экспериментов (проводимых на обездвиженных животных) является и выраженная зависимость нейронных ответов от текущего функционального состояния организма, в частности, от уровня мотивационного возбуждения и его биологической модальности [Хяутин С., 1972].

В свете этих данных не может не вызывать удивления тот факт, что в литературе до сих пор не описано ни

одного случая аналогичных изменений амплитуды фазных перестроек нейронной активности во время реализации автоматизированных форм целенаправленного поведения животных. Более того, несмотря на значительное число исследований, проведенных к настоящему времени в этом направлении, ни в одной публикации, насколько нам известно, не отмечалось постепенного снижения степени выраженности феномена поведенческой специализации нервной клетки в процессе удовлетворения пищевой потребности или при адаптации к электрокожному раздражению.

Эти и многие другие данные закономерно приводят к парадоксальному на первый взгляд выводу о том, что предоставление подопытному животному возможности выполнять целенаправленные приспособительные действия, инициируя тем самым неконтролируемую дестабилизацию функционального состояния организма и создавая непредсказуемо меняющийся фон обстановочной афферентации, приводит не к резкому повышению показателей вариативности соответствующих фазных нейронных активации, а, наоборот, к аномально высокой стабилизации основных их параметров.

С нашей точки зрения, один из немногих на сегодняшний день концептуальных подходов, который позволяет дать исчерпывающий ответ на этот вопрос, связан с разработкой теории функциональных систем [Анохин П.К., 1968]. Согласно развиваемым здесь представлениям нейрофизиологическую основу поведения человека и животных составляют процессы формирования совершенно иных по набору своих компонентов центрально-периферических интеграций, нежели те, которые можно объективизировать по критерию эффективного синаптического межклеточного взаимодействия (на что и обращается основное внимание в рамках аналитических исследований). Указанное взаимодействие рассматривается лишь как один из многих факторов, определяющих процесс вовлечения отдельного компонента в состав соответствующей функциональной системы.

Общий же принцип формирования каждой такой интеграции определяется как принцип избирательного взаимосодействия всех ее составляющих на получение "полезного для организма приспособительного результата" [Анохин П.К., 1975, С.41].

С этих позиций аномально высокая стабильность фазных перестроек нейронной активности в поведении на самом деле является проявлением функциональных свойств не конкретно регистрируемой в опыте нервной клетки, а выражением согласованной деятельности большой группы клеточных единиц, объединенных в функциональную систему на основе принципов взаимосодействия и коллективной саморегуляции. Соответственно, анализируя конкретные показатели стабильности феномена поведенческой специализации нейрона, мы, по сути дела, рассматриваем закономерности организации элементарных микрокомпенсаторных функций организма, реализующихся на уровне определенных ансамблей нервных клеток.

В рамках такого подхода вполне обоснованной представляется точка зрения ряда исследователей, которые считают возможным делать конкретные выводы о характере системных процессов и даже об особенностях межсистемных отношений по показателям поведенческой специализации отдельных нейронов [Александров Ю., 1989; Горкин А., Шевченко Д., 1989]. Однако при этом трудно согласиться с заключением тех же авторов о возможности детерминации группы "системоспецифичных" клеток по критерию достоверной (не стохастической) взаимосвязи фазных перестроек их импульсации с определенными событиями организменного уровня.

В этом легко убедиться, проведя несложные статистические расчеты. Как показывают полученные нами результаты, вероятность сохранения наблюдаемого в опыте паттерна нейронной активности хотя и имеет значения, близкие к единице, все же ни в одном случае не достигает своей максимальной величины. Более того, есть все осно-

вания считать, что вывод этот отражает функциональные свойства не только конкретной группы зарегистрированных нами клеток. Он в полной мере распространяется и на результаты других аналогичных исследований. Ведь в соответствии с основными положениями современной биометрии достоверная (т.е. с вероятностью, равной единице) оценка параметров любой генеральной совокупности по любой выборке в принципе невозможна [Снедекор Дж. 1961].

Это обстоятельство предопределяет и соответствующий вывод при решении вопроса о системной специализации нейрона, т.е. о его принадлежности к определенной совокупности сходных с ним в плане функциональных проявлений клеточных единиц. Наличие огромного числа элементов, составляющих каждую функциональную систему, неизбежно приводит к тому, что вероятность совместного проявления их специализированных функций в рамках любого конкретного поведенческого акта всегда оказывается ниже уровня значимости [Бобровников Л., 1989].

На наш взгляд, следует признать, что вопрос о существовании особой группы нервных клеток, поведенческая и тем более системная специализация которых носит достоверный характер (со 100%-ой вероятностью проявляется во всех без исключения актах стереотипного поведения), в настоящее время остается открытым. Известные сегодня факты, хотя и не отрицают самой возможности обнаружения такой формы организации нейронной активности, все же определенно указывают на необходимость ее рассмотрения пока только в чисто гипотетическом плане.

Необоснованными с этих позиций являются и представления о функциональной системе как некоем стабильном по компонентному составу образовании, которое "хранится в памяти" и периодически (по мере надобности) актуализируется на поведенческом уровне [Александров Ю., 1999; [Швырков В., 1985](#)]. Сегодня уже ясно, что память любого живого организма представляет собой значительно

более сложное во всех отношениях явление, нежели простой «склад» запасенных на разные случаи жизни функциональных систем. Ни сами системы, ни отдельные их фрагменты (как-то: цели действия, программы действия, модели будущих результатов, аппараты АРД) не являются «единицами энграмм» памяти. Формирование любого из этих системных механизмов всегда происходит только «ex tempo», в ходе динамического развертывания исполнительных или интериоризованных действий.

Таким образом, мы имеем достаточно серьезные основания рассматривать феномен фазных повышений частоты разрядной активности нервной клетки как отражение процессов вовлечения данного клеточного элемента в состав определенной функциональной системы. Этот вывод в полной мере распространяется на все без исключения нейроны, у которых в наблюдаемой последовательности стереотипных поведенческих актов (независимо от конкретного объема репрезентативной выборки) отмечаются статистически достоверные ($p < 0,05$) повышения частоты импульсации.

Вместе с тем, необходимо иметь в виду, что любая нейрофизиологическая интеграция, в которую в качестве элемента вовлекается определенная клеточная единица, не имеет строго детерминированного компонентного состава и чрезвычайно неоднородна по критерию стабильности входящих в нее компонентов. Хотя какой-то четкой границы между более устойчивой частью функциональной системы и менее устойчивой нет, структура поведенческой специализации наиболее выраженных в этом отношении групп нервных клеток по ряду позиций достоверно различна. В результате любая попытка применить не стохастические критерии разделения всей совокупности регистрируемых нейронов на "специализированные" и "неспециализированные" элементы и произвольное игнорирование последних неизбежно приводит к искажению общей картины организа-

ции элементарных нейрофизиологических механизмов, лежащих в основе исследуемой формы поведения.

ГЛАВА 3

ОСОБЕННОСТИ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ ВЗАИМОСВЯЗИ НЕЙРОНОВ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Рассмотренные выше данные позволяют существенным образом уточнить предлагаемые ранее локализационные карты коры мозга (рис.1-3). Применительно к функциональным системам поведенческого уровня суть этих уточнений сводится к следующему:

1. Базовым нейрофизиологическим феноменом целенаправленной деятельности является феномен поведенческой (системной) специализации нервной клетки. Проявляется он в том, что у отдельных нейронов в поведении наблюдается возникновение повторяющихся однонаправленных изменений частоты импульсации, приуроченных к строго определенным этапам целенаправленного действия. Появляясь одновременно в сенсорных и моторных областях головного мозга, они характеризуются аномально высоким уровнем стабильности, который невозможно объяснить с позиций основных положений классической нейрофизиологии.

2. У значительного числа нервных клеток указанные перестройки носят выраженный предрезультатный характер (рис.20). Т.е. по моменту своего возникновения они не следуют, а предшествуют событию, с которым связано их появление.

3. Феномен поведенческой специализации нейронов аномально стабилен по уровню воспроизводимости. И по своей структуре, и по степени выраженности закономерно повторяющиеся от акта к акту фазные нейронные активации сохраняются не только при значительных изменениях различных параметров двигательной активности животного, но даже в случае кардинальной реорганизации некоторых

основных условий достижения приспособительного результата.

Обращает на себя внимание и отсутствие направленной динамики изменения фазных перестроек нейронной импульсации в ходе развертывания большого числа иден-

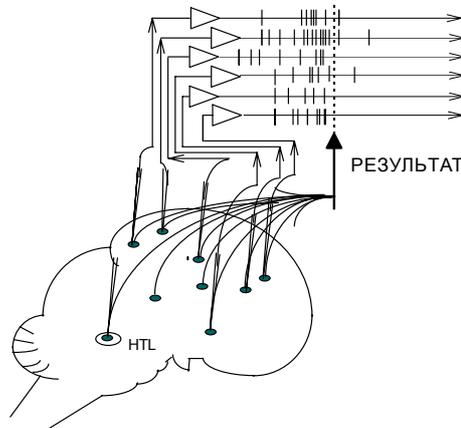


Рис.20. Базовый нейрофизиологический феномен целенаправленного поведения - феномен системной специализации нервных клеток - проявляется в форме возникновения у огромного числа дистантно расположенных нейронов головного мозга характерных фазных активаций.

тичных целенаправленных действий. Устойчивость явления системной специализации нервных клеток имеет место даже в случае прямого воздействия на них «возбуждающих» или «тормозных» нейромедиаторов. При изменении средней частоты импульсной активности структура фазной активности не меняется.

4. Вместе с тем, необходимо иметь в виду, что любая нейрофизиологическая интеграция, в которую в качестве элемента вовлекается определенная клеточная единица, не имеет строго детерминированного компонентного состава и чрезвычайно неоднородна по критерию стабильности входящих в нее компонентов. Как выяснилось, наряду с относительно стабильным «ядром», в состав любой

функциональной системы входит и значительная часть клеточных единиц, образующих своего рода лабильную периферию.

5. Степень выраженности явления системной специализации, несмотря на аномально высокую стабильность, для разных нейронов одной и той же системы существенно различна. Значительные изменения этого параметра отмечаются и в ходе последовательной реализации стереотипных инструментальных действий. Анализ динамики соответствующих показателей позволяет сделать вывод о градуальном характере процесса вовлечения нервных клеток в состав любой функциональной системы. Это означает, что в рамках одной и той же интеграции всегда существуют менее и более глубоко вовлеченные в ее состав элементы. Причем, этот параметр не является «визитной карточкой» нейронов: в ходе реализации последовательности автоматизированных целенаправленных действий он может непредсказуемым образом меняться. Направленная динамика его изменения наблюдается лишь в процессе формирования нового поведенческого акта.

6. Как показывают результаты вероятностно-статистического анализа, нейроны, обладающие определенными типами поведенческой специализации, являются компонентами одной и той же системы, в рамках которой активность всех ее составляющих характеризуется очень высоким уровнем временной синхронизации. Узловыми моментами проявления такого рода синхронизации, как правило, выступают определенные события организменного уровня, связанные с достижением животным этапных или конечных результатов. При этом любые формы поведения млекопитающих характеризуется колоссальной избыточностью вовлеченных в процесс своего обеспечения нервных клеток, число которых при формировании даже простейших движений (например, открывание рта при жевании) может достигать многих сотен тысяч, а, возможно, и миллионов.

7. Особого внимания при этом заслуживает тот факт, что в рамках набора клеток, специализированных в отношении одного и того же поведенческого акта, наблюдается существенный разброс параметров их импульсации. Здесь нет простой синхронизации их разрядной активности “спайк в спайк”. И по конфигурации (паттерну) разрядов, и по степени выраженности феномена поведенческой специализации, и по динамике его вариативности нейроны одной и той же функциональной системы существенным образом различаются между собой. Объективному описанию их совместной работы в наибольшей мере соответствует статистическое распределение вероятностей генерации определенных поведенчески-специализированных паттернов.

ПРОВЕДЕНЧЕСКИЕ ТЕОРИИ МЕЖНЕЙРОННОГО ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

Однако все перечисленные выше уточнения касаются лишь свойств самих нервных клеток, никак не затрагивая проблему существующих между ними функциональных взаимосвязей.

На первый взгляд может показаться, что такой проблемы просто нет. Ведь, специализированные нейроны головного мозга, подобно клеткам периферической нервной системы, обладают характерной дендритно-аксонной структурой организации. Наличие последней обеспечивает избирательное распространение от нейрона к нейрону коротких биоэлектрических импульсов (потенциалов действия), которые, достигая синаптического межнейронного контакта, вызывают выделение возбуждающих или, наоборот, тормозных нейромедиаторов. Чувствительностью к ним обладают не только нейроны, но и рецепторные, а также мышечные клетки.

В результате, головной мозг можно представить себе в виде сложнейшего коммутатора биоэлектрических токов, наделенного способностью преобразовывать и запо-

минать огромные массивы различной информации, закодированной в импульсной форме.

Вполне закономерно, что именно этот функциональный принцип получил свое отражение в рамках большинства известных нейрофизиологических моделей, в которых нейрон характеризуется как пороговый элемент [McCulloch W.S., Pitts W.A. 1943], переключатель [Вулдридж Д 1965], детектор [Hubel D.H., Wiesel T.N 1959], сумматор [Eccles J.C.1964] и т.п.

Во всяком случае, никакой более убедительной альтернативы этой системе представлений до настоящего времени так и не было предложено. Различия существующих сегодня нейрофизиологических трактовок по сути дела касаются лишь значения различных внешних и внутренних факторов в активизации этой сложнейшей нейросетевой структуры.

Согласно одной точке зрения решающее значение здесь принадлежит условным и безусловным стимулам (рис. 21). При этом считается, что в ходе филогенетического

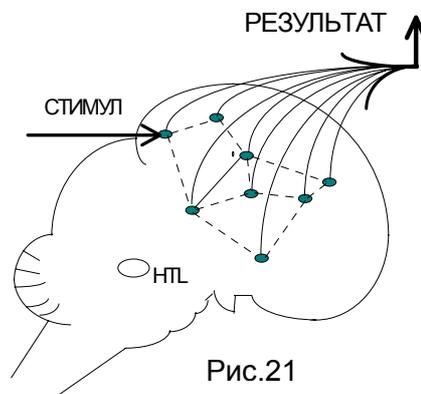


Рис.21

развития между отдельными группами синаптически связанных нервных клеток происходит образование качественно своеобразных, так называемых, "эффективных" контактов, через которые одни (пресинаптические) нейроны получают возможность своими специфическими

электрохимическими воздействиями возбуждать или, наоборот, тормозить активность других (постсинаптических) клеточных единиц. Именно процесс эстафетного распространения по этой сети волны нервного возбуждения от

афферентного ее звена в сторону исполнительных (моторных) структур и составляет основу организации любых нейронных систем, функционирующих как единое целое.

Сходные представления развиваются и в рамках другой – так называемой, пейсмекерной теории организации мозговой деятельности.

В основе ее лежит гипотеза о существовании в центральных структурах головного мозга человека и животных особых, так называемых, «мотивациогенных» центров, клетки которых способны при возникновении внутренних потребностей организма оказывать генерализованные возбуждающие влияния на нейроны других областей ЦНС [Судаков К.В., 1971, 2006].

Эксперименты по локальному разрушению указанных структур, их электро- и хемостимуляции, регистрации суммарной биоэлектрической активности, на первый взгляд, полностью подтверждают основные положения данной теории.

Все это позволяет проводить прямое сопоставление работы мозговых пейсмекеров и ритмоводителей сердца (рис.22). Как отмечал в этой связи К.В.Судаков: *«Механизм формирования доминирующей биологической мотивации у животных напоминает возникновение возбуждения в синусном узле сердечной мышцы, где располагается специальный водитель – задаватель ритма сердечных сокращений – пейсмекер. Аналогично процессам распространения возбуждений по сердечной мышце возбуждение, первично возникающее в мотивациогенных центрах гипоталамуса, широко генерализуется в восходящем направлении вплоть до коры головного мозга.*

В синусном узле сердца возбуждение возникает ритмически. Аналогичная картина имеет место и в мотивациогенных центрах гипоталамуса.

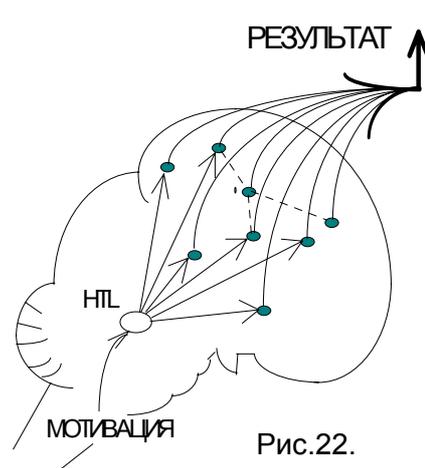


Рис.22.

Возбуждение в них в естественных условиях также возникает периодически, по «триггерному типу», по мере нарастания той или иной потребности до критического уровня. Оно сохраняется, пока существует эта потребность, и исчезает после ее устранения.

Пейсмекер сердца имеет повышенную по сравнению с другими образованиями сердца возбудимость к специфическим гуморальным или другим раздражителям. Точно так же гипоталамические структуры по сравнению с другими структурами мозга, вовлеченными в мотивационное возбуждение, обладают повышенной возбудимостью к электрическим и химическим раздражителям.

По отношению к гипоталамическим мотивационным образованиям, так же как и в сердечной мышце, другие структуры мозга выстраиваются по определенному градиенту возбудимости до коры головного мозга включительно.

Синусный узел сердца, как известно, держит в определенном подчинении другие центры автоматизма, которые обладают более низкой возбудимостью. Точно так же мотивационные центры гипоталамуса держат в морфологической и функциональной зависимости структуры других уровней мозга. Выключение гипоталамических центров приводит к распаду всей системы объединенных в мотивационное возбуждение элементов.

Все вышеизложенное составило концепцию о пейс-

мекерной роли гипоталамических центров в формировании основных биологических мотиваций (П.К.Анохин, К.В.Судаков). Согласно этой концепции, гипоталамическим центрам принадлежит ведущая, пейсмекерная роль в организации всей центральной архитектоники доминирующей мотивации». [Судаков К.В., 2006. С.642].

Таким образом, пейсмекерная теория возбуждения мозга, как и рефлекторная концепция, основывается на представлениях о существовании морфологически детерминированной системы межклеточных контактов, через которые одни (пресинаптические) нейроны своими специфическими электрохимическими влияниями способны возбуждать определенные постсинаптические клетки. Соответственно, функция синапсов заключается в создании каналов, по которым возбуждение может быстро и легко проходить от сенсорных областей коры или от подкорковых мотивационных центров мозга к соответствующим участкам моторной коры, извлекая попутно из памяти отдельных нейронов набор иерархически организованных «целей» предстоящего действия. Целенаправленное поведение при этом можно рассматривать как процесс, детерминированный совокупностью определенных внешних (пусковая и обстановочная афферентация) и внутренних (биологическая потребность, мотивация) стимулов.

Эта простая схема, к тому же, очень легко трансформируется в столь же наглядные кибернетические модели нервной системы, простота которых до сих пор вынуждает большинство специалистов закрывать глаза на множество опровергающих подобные модели фактов. А их немало, и известны они очень давно. Так, еще в начале прошлого века в работах К.Лешли [Lashley K.S., 1924] было экспериментально доказано, что приобретенные новые навыки не ослабевают при локальных повреждениях коры, приводящих к кардинальным нарушениям всей «токопроводящей» системы мозга. Как выяснилось, такого рода по-

вреждения действительно нарушают способность к обучению и сохранению навыка, но степень нарушения коррелирует лишь с объемом поврежденной ткани мозга, а не с местом повреждения.

Не менее убедительными выглядят и другие, сделанные приблизительно в те же годы выводы [Бернштейн Н., 1935, 1947]. К сожалению, отсутствие какой-либо серьезной альтернативной системы представлений вынуждает авторов ограничиваться далеко не бесспорными общими заключениями. Примечательны в этом отношении слова, сказанные самим К.Лешли. «Иногда, сопоставляя данные о локализации следов памяти, - писал он, - я чувствую, как из них с неизбежностью вытекает, что обучение вообще невозможно» [Lashley K.S., 1950].

Появившаяся в последние десятилетия возможность проведения прямых микроэлектродных исследований нейронов мозга не только не внесла ясности в решение данного круга вопросов. Наоборот, новые факты еще более определенно указывают на полную несостоятельность проведенческих теорий формирования многокомпонентных нейронных систем.

Особого внимания в этом плане заслуживают результаты микроионофоретических исследований, выполненных на моделях простейших нейронных систем и изолированных нервных клетках.

Оказалось, что даже одиночное импульсное медиаторное воздействие на идентифицированный нейрон вызывает длительные (иногда более чем на 10 минут!) изменения его хеморецепторного аппарата, результатом чего является полная нечувствительность клетки в постактивационные периоды к повторным аналогичным воздействиям [Пивоваров А.С., 1992, 2005].

Причем, речь идет о привыкании на уровне белков-рецепторов, которое не зависит от сигнальной значимости соответствующей синаптической посылки. Другими словами, после каждого эффективного медиаторного воздейст-

вия соответствующая дуга рефлекса «вырубается» на довольно длительное время. На основе установленных свойств можно хорошо объяснить феномен привыкания (габитуации), но в принципе не возможно понять, как формируются аномально стабильные по своему компонентному составу функциональные системы поведенческого уровня.

Предположение, что причина кроется в недостатках метода микроионофореза, в его неадекватности реальным параметрам реализации нейромедиаторной функции - не получила экспериментального подтверждения. Более того, выяснилось, что чем ближе условия аппликации к естественным (строгая локальность, точный биохимический состав раствора, импульсная форма его подведения), тем отчетливее начинает проявляться эффект нестабильности медиаторной межнейронной взаимосвязи [Бобровников Л., 1998].

Нестабильный, а зачастую даже разнонаправленный характер влияния классических «возбуждающих» нейромедиаторов на нервные клетки был обнаружен также и у нейронов мозга млекопитающих [Котляр Б. и др., 1986].

Общий вывод, который можно сделать по результатам проведенных к настоящему времени исследований состоит в том, что наблюдаемые в естественных условиях функциональные свойства нервных клеток нельзя объяснить на основе представлений классической нейромедиаторной теории.

Идея последовательного избирательного охвата волной нервного возбуждения определенных мозговых структур как нейрофизиологической основы формирования многокомпонентных нейронных систем противоречит данным микроэлектродных исследований, проводимых на свободноподвижных животных.

Все это вынуждает искать какие-то принципиально иные подходы к объяснению механизмов поведенческой активности.

СИСТЕМНО-СЕЛЕКЦИОННАЯ АЛЬТЕРНАТИВА

В наиболее последовательной форме отход от классической системы нейрофизиологических представлений получил свое развитие в рамках, так называемой, системно-селекционной теории В.Б.Швыркова [1995]. Суть основных ее положений была сформулирована им и его учениками следующим образом.

«1) В соотношениях со средой любой организм реализует генетическую программу своего жизненного цикла. До появления нервной системы эти соотношения выражаются формулой: геном <-> тело <-> среда. Развитие нервной системы, в клетках которой экспрессируется наибольшая часть генома, меняет эту формулу на: геном <-> мозг <-> тело <-> среда. Поведение поэтому можно определить как реализацию организмом генетической программы жизненного цикла, «экспрессируемой» в нейронах.

2) Нервная система оказывается при этом не «телом», а внутренним «субъективным экраном», образовавшимся в процессе эволюции между генетической программой и ее выполнением через телесные процессы и изменения внешних соотношений организма со средой. Нервные процессы — субъективное отражение внешних соотношений и регулятор телесных процессов. Для разделения нервных и психических процессов эволюционного основания не обнаруживается.

3) Нервная клетка является не «кодирующим элементом» или «сумматором», а организмом, обеспечивающим потребности своей генетической программы за счет метаболитов, поступающих от других элементов. Импульсная активность возникает при рассогласовании между синаптическим притоком метаболитов от других клеток и потребностями метаболизма самого нейрона. Таким образом нейрон реализует специфический для нервной клетки способ изменять свои соотношения с

другими клетками и, в конечном счете, соотношения тела со средой, что может вести к изменению синаптического притока к данному нейрону.

4) Состав врожденных актов и отношения между ними отражают историю адаптивных соотношений организма со средой в эволюции. Нейроны, специализированные относительно этих актов, располагаются главным образом в древних структурах ЦНС и в периферических нервных образованиях. В коре головного мозга наряду с нейронами, специализированными относительно врожденных актов, существует большой запас нервных клеток.

5) Эти клетки используются в формировании новых поведенческих актов. Из активирующихся в пробных актах наборов отбирается та совокупность прежде молчавших клеток, активация которых приводит к достижению полезного приспособительного результата. Фиксация новой системы осуществляется как специализация этих клеток относительно вновь формируемых систем и усиление связей между нейронами нового и уже усвоенного поведения. В отличие от инструктивно-селекционных теорий обучения настоящая гипотеза получила название системно-селекционной.

6) Накопленные в эволюции и в истории индивидуальной жизни животного системы поведенческих актов составляют структуру его субъективного мира. В этом системном внутреннем мире не обнаруживаются какие-либо специальные процессы «кодирования информации» или «нейрональные механизмы восприятия», процессы «управления движением» или «нейрональные механизмы регуляции движения».

7) Текущее поведение определяется составом одновременно извлекаемых из памяти систем разного возраста (т.е. сформированных на разных этапах индивидуального развития), закономерности отношений между

которыми могут быть описаны качественно и количественно.

8) Формирование специфически человеческого сознания обусловлено развитием человеческого общества, что изменило соотношения организма (человека) со средой может быть даже больше, чем развитие в свое время нервной системы. Эти соотношения могут быть выражены формулой: геном <-> мозг <-> тело <культурная среда <-> общество <-> Вселенная. Поэтому с позиций системно-эволюционной теории объективные данные о структуре субъективного мира человека могут быть получены при анализе активности мозга в сопоставлении со структурой общественного сознания, часть которой усваивается отдельным человеком.

9) Элементы общественного сознания усваиваются конкретным человеком в процессах общения и деятельности и становятся индивидуальными знаниями. В том числе знаниями о «психических процессах», таких как ощущение, восприятие, воля, эмоции и т.п., которые, в действительности — элементы общественного сознания, выработанные обществом в практике соотношения со своими членами для характеристики их внешнего поведения. Не только этим, но и другим понятиям, характеризующим субъективную реальность в различных психологиях, по-видимому, соответствуют определенные состояния систем, из которых в действительности состоит субъективный мир человека. Эти состояния, а также «алгебра межсистемных отношений» могут быть исследованы системной психофизиологией» [Александров Ю.И., 2006. Предисловие к монографии В.Б.Швыркова «Введение в объективную психофизиологию»].

К сожалению, прямая экспериментальная проверка основных положений этой теории весьма затруднительна в силу неопределенности целого ряда используемых авторами понятий. «Генетическая программа жизненного цикла»; «рассогласование между синаптическим притоком метабо-

литов от других клеток и потребностями метаболизма самого нейрона»; «внутренний субъективный экран»; «потребности генетической программы»; «алгебра межсистемных отношений»; «системный внутренний мир» - все эти философско-поэтические метафоры мало пригодны для формулировки задач конкретного нейрофизиологического исследования.

Но главное даже не в этом. **Не конструктивный характер** предлагаемой сегодня «системной» альтернативы в первую очередь обусловлен попыткой полного игнорирования ее авторами центрального положения теории П.К.Анохина - принципа **взаимоСОдействия** компонентов, как основы построения любой функциональной системы.

Обращает на себя внимание, что ни в одном из девяти пунктов приведенного выше системно-психофизиологического меморандума это ключевое понятие вообще даже не упоминается. Между тем, как подчеркивал П.К.Анохин: **«Системой можно назвать только такой комплекс избирательно вовлеченных компонентов, у которых взаимодействие и взаимоотношения принимают характер взаимодействия компонентов на получение фокусированного полезного результата»** [Анохин П., 1973]. При этом особо отмечался факт качественного своеобразия этого явления, его кардинальное отличие от простого взаимодействия. «Взаимодействие, взятое в чистом виде, - писал он, - не может сформировать системы из множества компонентов» [Анохин П.К., 1974].

ЯВЛЕНИЕ ВЗАИМНОГО СОВМЕСТНОГО ДЕЙСТВИЯ (2 + 2 = 7,62)

Итак, что же такое **взаимоСОдействие** и как с учетом этого фактора можно конкретизировать задачи экспериментальных исследований, связанных с разработкой основных положений системной психофизиологии?

Хорошо известно, что общепринятого определения понятия «**взаимоСОдействие**» в настоящее время не суще-

ствуется. Попытки его расшифровки как кооперативного действия [Кемпбелл Э. и др., 2004] или и как взаимодействия элементов системы на достижение общего результата [Александров Ю., 2001] мало что проясняют.

С нашей точки зрения, введение П.К.Анохиным в определение функциональной системы понятия «взаимодействие» носит значительно более глубокий смысл и отражает признание Петром Кузьмичом в последних его работах необходимости установления прямого понятийного моста между его теорией и другим активно разрабатываемым в те же годы научным направлением – синергетикой [Гленсдорф П., Пригожин И., 1973; Хакен Г., 1973]. В определенной мере, можно даже говорить о частичном отходе П.К.Анохина от императива кибернетической трактовки явления функциональной системы в сторону ее синергетической интерпретации.

Действительно, «содействие» (сотрудничество, совместное действие) происходит от греческого словосочетания "Syn-ergia" («synergetikos»). А слово «взаимный» означает «друг другу равно отвечающий».

Проделав несложное преобразование, можно устранить существующую сегодня терминологическую неопределенность понятия **функциональной системы** и расшифровать его как **«комплекс избирательно вовлеченных компонентов, взаимоотношения между которыми принимают характер равно отвечающего друг другу синергизма, обеспечивающего получение системой фокусированного полезного результата»**.

Принятие синергетической трактовки позволяет с принципиально новых позиций подойти к анализу процессов, протекающих в мозге человека и животных, а, главное, сформулировать ряд вполне конкретных новых требований к построению адекватных моделей функциональных систем.

Как известно, одним из центральных понятий синергетики является так называемое «резонансное возбужде-

ние», возникающее в виде когерентного согласованного поведения многокомпонентных систем.

В условиях термодинамического равновесия их элементы ведут себя как гипноны (спящие), т.е. «независимо друг от друга: каждый из элементов (частиц) игнорирует все остальные» (И.Р.Пригожин с соавт., 1986. С.240). «Каждая из них может быть сколь угодно сложной, но не замечать» присутствия остальных. Переход в неравновесное состояние пробуждает гипноны и устанавливает когерентную связь, совершенно чуждую их поведению в равновесных условиях» (И.Р.Пригожин с соавт.1986. С.240). Частицы перестают быть независимыми, между ними возникают корреляция и соответственно когерентные, согласованные действия.

«Система ведет себя так, как если бы она была вместилищем сильнодействующих сил. Несмотря на то, что силы молекулярного взаимодействия являются коротко действующими (действуют на расстоянии 10^{-8} см) система строится так, как если бы каждая молекула была информирована о состоянии системы в целом» (Пригожин И. и др., 1986. С.229).

Применительно к биологическим системам другой, не менее важной особенностью такой формы функциональной организации является то, что индивидуальная активность каждого из элементов системы не только способствует ее продвижению по пути достижения общего результата, но и облегчает другим ее компонентам выполнение аналогичной функции. Т.е. каждый элемент группы, привнося свой индивидуальный микро вклад «в общее дело», параллельно с этим облегчает реализацию аналогичных привнесений другими членами интеграции (рис.23).

В итоге совокупный эффект коллективного действия оказывается много больше простой суммы индивидуальных эффектов отдельных элементов системы ($2 + 2 \gg 4$).

Принятие этой системы представлений кардинальным образом меняет не только концептуальную, но и мето-

дологическую основу исследования нейрональных процессов. В частности, совершенно очевидной становится бессмысленность все еще настойчиво предпринимаемых сегодня попыток анализировать закономерности организации элементарных нейрофизиологических функций живого организма путем "прозванивания" на препаратах ЦНС цепочек "эффективно" взаимосвязанных между собой нервных клеток (рис.21, 22).

В настоящее время уже имеются прямые экспериментальные данные, доказывающие, что объективизируемые таким путем совокупности клеточных единиц имеют мало общего с реальными интеграциями центрально-периферических элементов организма, согласованная активность которых обеспечивает достижение соответствующих результатов на организменном уровне.

Однако до самого последнего времени исследование явления взаимодействия нервных клеток было сопряжено с весьма серьезными проблемами.

Причина этого – огромные методические трудности, неизбежно возникающие при попытке объективного изучения и моделирования подобных процессов.

Действительно, представим себе не два или несколько организованных таким образом элементов, а очень большое их число. Например, сотни тысяч нейронов, специализированных в отношении одного и того же элементарного поведенческого акта.

На первый взгляд, для реализации процесса взаимодействия в этом случае нервные клетки должны обладать поистине фантастическими свойствами. Как минимум, на уровне каждой из них должен существовать самый сложный аппарат информационной обработки множества поступающих от других нейронов сигналов. Объективизация такого рода механизмов и сегодня еще остается невыполнимой задачей.

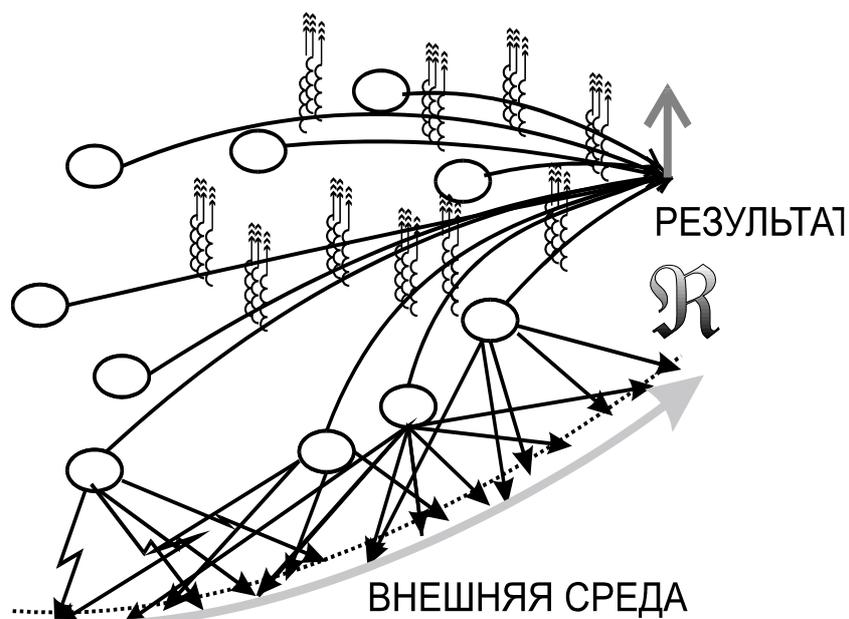


Рис.23. Схема, отражающая базовый синергетический принцип формирования любой функциональной системы - принцип взаимодействия ее компонентов на получение общего результата. В отличие от других моделей здесь предполагается, что каждый элемент системы не только привносит свой индивидуальный микро вклад в дело достижения приспособительного эффекта, но и параллельно с этим облегчает реализацию аналогичных привнесений другими членами данной интеграции.

На все эти сложности неизбежно накладывается и проблема квантового характера построения процессов межнейронного взаимодействия. Дело в том, что нервные

клетки строят свои взаимоотношения друг с другом, используя для этого короткие биоэлектрические импульсы. Генерация каждого из них сопровождается возникновением явления рефрактерности – периодов полной не чувствительности нейрона к поступающим от других клеток информационным посылкам. В результате, построение многокомпонентных нейронных систем всегда характеризуется наличием минимальных (неделимых) квантов межэлементного внутрисистемного взаимодействия.

С этих позиций на смену классическим представлениям о нейроне как триггере, сумматоре, переключателе, пороговом элементе, казалось бы, неизбежно должны прийти представления о нейроне как некоем суперкомпьютере. Соответственно, мозг человека и животных должен рассматриваться как сложнейшая сеть сложнейшим же образом взаимосвязанных нейрокомпьютеров.

Собственно говоря, именно это и предполагается теми нейрофизиологическими моделями, в рамках которых нервные клетки, по версии авторов, не только обладают “функциональными синаптическими полями”, но и хранят в своей памяти полноценные функциональные системы организменного уровня, «образы окружающего мира», цели поведения, модели будущих результатов [Швырков В., 1982; 1995].

Помимо этого, нейроны мозга должны располагать какими-то механизмами фиксации сложнейшей структуры межсистемных отношений, которая составляет основу построения реальной поведенческой активности человека и животных.

Между тем, все эти теоретические умозаключения вступают в противоречие с результатами современных микроэлектродных исследований. Для тех, кому посчастливилось наблюдать активность отдельного нейрона в естественных условиях, очевидно, что такие клетки явно не подходят на роль носителей приписываемых им фантастических свойств. Никаких особых интеллектуальных способ-

ностей у отдельных нейронов головного мозга выявить не удастся.

Значительно более «смышленими» в этом плане оказываются свободноживущие одноклеточные организмы. Но и у них кроме банальных тропизмов нельзя установить наличия каких-либо более сложных проявлений аналитической деятельности [Серавин Л., 1978].

Все это заставляет полагать, что объяснение загадочным свойствам нервных клеток следует искать в каком-то совершенно ином направлении. И исходить при этом нужно из предположения, что согласованное функционирование нейронов определяется отнюдь не их уникальными способностями к решению сложнейших аналитических задач, связанных с информационной обработкой тысяч одновременно поступающих к ним потоков биоэлектрических сигналов различной биологической и сенсорной модальности.

[Нервные клетки](#) должны обладать каким-то значительно более простым общим свойством, способным породить видимость их высоко интеллектуального поведения, которого, на самом деле, нет.

О каком именно свойстве может идти здесь речь? И, вообще, какими качествами должны обладать элементы любой другой системы, способной к построению целенаправленной деятельности на основе процесса ее самоорганизации? Какую роль в этом играет механизм обратной связи? Как формируется программа двигательной активности и аппарат акцептора результатов действия (АРД) в подобных функциональных системах?

Ответ на эти и многие другие, связанные с ними вопросы до сих пор остается до конца не ясным.

Складывается впечатление, что ни один из предлагаемых сегодня вариантов их решения не является достаточным для всестороннего и полного рассмотрения данного круга явлений. Но формулировка конструктивной альтернативы, на наш взгляд, все-таки возможна.

Раздел II

МОДЕЛЬ НЕРАВНОВЕСНОЙ СИСТЕМЫ, ДОПУСКАЮЩЕЙ ТОЧНОЕ МАТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОЦЕССА ВЗАИМОСОДЕЙСТВИЯ

“истинная ценность модели заключается вовсе не в ее способности имитировать природу. Польза модели состоит в том, что с ее помощью можно, исходя из некоторых гипотез, делать предсказания, которые без нее требовали бы большого труда или были бы невозможны” (Б.Бернс. Неопределенность в нервной системе)

ГЛАВА 1. Флуктуации в состоянии динамического равновесия

Равновесное состояние

В качестве первого шага в данном направлении рассмотрим следующую элементарную электромеханическую модель (рис.24). Допустим, у нас имеется система, состоящая из большой группы взаимосвязанных соленоидов 1. Каждый из них представляет собой обычную катушку индуктивности, внутри которой может свободно перемещаться металлический сердечник 2. Все они жестко прикреплены к общему основанию 3.

Подача на любой из соленоидов (№1---№n) электрического импульса приводит к втягиванию его сердечника 2 в катушку 1. В результате, шток 4 сдвигается внутри втулки 5. Соответственно, пружина 6, прикрепленная к стене камеры 7, растягивается, и вся система перемещается на небольшое расстояние (ΔX) в сторону кнопки звонка 8. Одновременное поступление нескольких совпадающих по времени импульсов запуска соленоидов, естественно, вызывает бо-

лее значительное перемещение штока 4 во втулке 5 по направлению к "цели".

После прохождения каждого электрического сигнала (или их совокупности) пружина 6 возвращает всю систему в исходное положение. Блок 9 устраняет ("гасит") возникновение возможных колебаний.

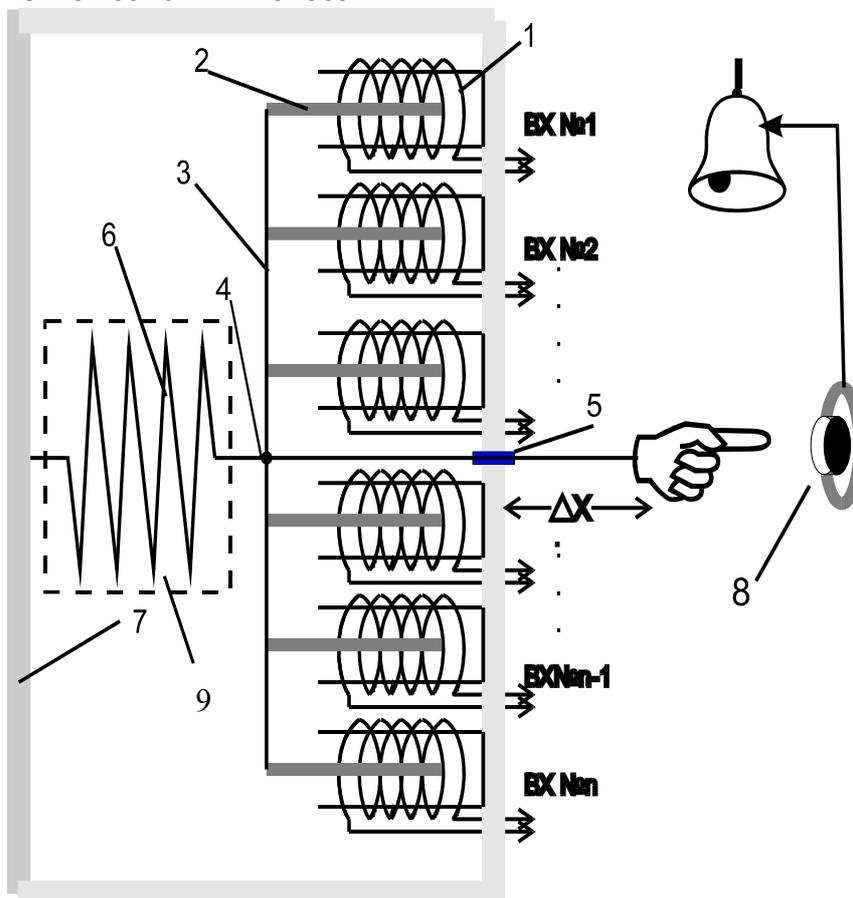


Рис.24. Гипотетическое устройство, позволяющее моделировать простейшую форму процесса взаимодействия компонентов в ходе достижения ими общего результата. Подробное пояснение - в тексте.

Проанализируем наиболее простой режим работы данной механической системы. Допустим, что число соленоидов равно 100 шт. И на каждый из них от 100 независимо работающих генераторов подается случайный поток стандартных электрических импульсов со средней частотой 1 имп/сек. Длительность каждого такого сигнала постоянна и составляет 0,01 секунд (10 мс). Неизменной является и их амплитуда. Соответственно, параметры механического “отклика” также будет оставаться постоянным до тех пор, пока в каком-то из 10-ти миллисекундных интервалов времени не произойдет случайного «наложения» импульсов, поступающих на разные соленоиды. Механический ответ системы в этом случае, естественно, будет более интенсивным.

Чтобы предельно упростить рассматриваемую ситуацию, допустим также, что импульсы от генераторов поступают в механическую систему в “квантовом” режиме, т.е. только в начале одного из множества 10-ти мсек интервалов времени ее работы (рис.25). Соответственно, случайные совпадения сигналов запуска соленоидов также будут происходить в “квантовом” режиме. Это означает, что продолжительность любого периода совпадения всегда равняется 10 мсек. Что в результате будет наблюдаться на “выходе”?

Работа механической системы в данном случае носит выраженный стационарный характер. Никаких направленных изменений ее активности с течением времени не происходит. Допустим, что, начиная с момента времени t_1 , мы наблюдаем и регистрируем на видеоманитофон поведение данного устройства в течение достаточно длительного интервала времени τ . Предположим, далее, что, начиная с момента времени t_2 , мы опять наблюдаем за поведением системы на протяжении точно такого же интервала времени τ и тоже проводим видеозапись. С макроскопической точки зрения два этих видеополоски не будут отличаться друг от друга. В обоих случаях будут наблюдаться случайные

флуктуации относительно одного и того же среднего уровня. Отсюда можно сделать вывод, что регистрируемое на видеоманитофон макроскопическое состояние системы не зависит от момента начала записи. Это означает, что система находится в равновесии, и ее макроскопическое состояние не меняется со временем.

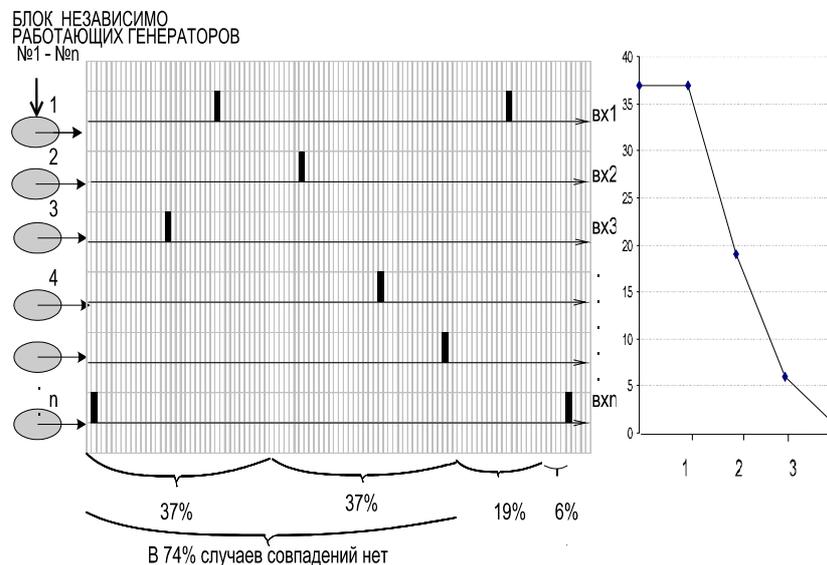


Рис.25. Распределение количества 10-ти миллисекундных интервалов времени, в которые одновременно попадает то или иное ("X") число электрических импульсов, поступающих в систему от блока независимо работающих генераторов. По оси абсцисс - x . По оси ординат - n_x . Пояснение - в тексте.

Для того чтобы дать обобщенное определение понятию о среднем во времени, обозначим через $n(t)$ число электрических импульсов одновременно поступающих в систему от блока генераторов в соответствующий момент

времени t . Среднее во времени значение $n(t)$, взятое во временном интервале τ , обозначим как $[\bar{n}(t)]_\tau$ тогда:

$$[\bar{n}(t)]_\tau = \frac{1}{\tau} \int_t^{t+\tau} n(t) dt$$

Соответственно, если регистрация, начатая во время t , продолжалась в течение всего интервала времени τ и содержала $g = \tau/\tau_0$ микро интервалов - "микрослайдов", снятых в последовательные моменты времени: $t_1=t$, $t_2=t+2\tau$ $t_g=t = (g-1)\tau_0$, то приведенное выше уравнение примет вид:

$$[\bar{n}(t)]_\tau = \frac{1}{g} [n(t_1) + n(t_2) + \dots + n(t_g)]$$

Редко возникающие большие флуктуации равновесного состояния

Хотя в равновесном состоянии системы, n обычно близко к единице ($0,01N$), изредка величина параметра n может отличаться от "1". Более того, если наблюдать за системой достаточно долго, окажется, что в некоторые моменты времени значение n будет существенно отличаться от своей средней величины.

Допустим, в какой-то момент времени t_1 нам удалось зарегистрировать такое большое отклонение $|\Delta n|$ от $0,01N$. Что можно сказать о наиболее вероятной динамике последующего изменения параметра n_1 ?

При значительной величине разности $|n_1 - N/100|$ параметр n_1 соответствует распределению, которое в равновесном состоянии возникает крайне редко. Наиболее вероятной причиной его появления является флуктуация, максимальное значение которой близко к n_1 (рис.25). Конечно, значение n_1 может возникнуть и в результате еще большей

по амплитуде флуктуации. Но вероятность возникновения последней значительно меньше, чем вероятность появления первой. Таким образом, наиболее вероятно, что время t_1 , при котором $n = n_1$ соответствует пику, при котором n максимально. Из рисунка видно, что с течением времени n стремится к уменьшению до тех пор, пока не будет достигнуто обычное состояние равновесия, при котором n будет флуктуировать относительно среднего постоянного уровня $N/100=1$.

Итак, в подавляющем большинстве случаев блок независимо работающих генераторов будет порождать возникновение независимых же механических откликов системы (либо полное их отсутствие). Лишь изредка здесь можно наблюдать возникновение высоко амплитудных перемещений исполнительного устройства, обусловленных случайным совпадением во времени нескольких импульсов. Причем, если n_1 существенно отличается от равновесного значения, то изменения n_1 всегда происходит в сторону приближения к $n=N/100$.

Какова частота наступления такого рода событий?

Учитывая низкую вероятность ($f=1$ гц ; $P=1\%$) появления каждого отдельного электрического сигнала по каждому из 100 каналов, в любой из 10-ти миллисекундных последовательных интервалов времени, мы получим классический случай распределения Пуассона:

$$n_x = N \frac{\bar{x}^x}{x!} e^{-\bar{x}} \quad \text{где:}$$

$N = 100$ шт. - число соленоидов механической системы.

n_x - число 10-ти миллисекундных интервалов времени (из общего их количества - 100 шт.), в которые попадает то или иное суммарное ("x") число электрических импульсов, поступающих в систему от блока независимо работающих генераторов.

\bar{x} - среднее число электрических импульсов, приходящихся на один микро период, длительностью 10 мсек. В рассматриваемом нами случае: $\bar{x} = 1$ *имп.*

$x = 0; 1; 2; 3...$ (число совпадающих по времени срабатываний)

В 74% 10-ти миллисекундных интервалах времени удастся зарегистрировать либо один, либо вообще ни одного электрического импульса и, соответственно, механической активности системы.

В 19% случаев будет отмечаться характерное усиление двигательных ответных реакций, вследствие случайной синхронизации по 2-м импульсам, поступающим от блока генераторов. В 6% - проявятся еще более выраженные формы двигательных аномалий (синергий), обусловленных случайным совпадением по времени 3-х импульсов. Возникновение же более значительных временных синхронизаций составляет величину 1% и ниже (рис.25).

Обращает на себя внимание, что макро состояние рассматриваемой системы, находящейся в состоянии равновесия, не зависит от времени (за исключением всегда существующих флуктуаций) и почти всегда может быть описано несколькими макроскопическими параметрами, т.е. параметрами, которые характеризуют свойства системы в большом масштабе. Когда система находится в состоянии равновесия, средние значения макроскопических параметров остаются постоянными во времени, однако сами параметры могут флуктуировать (обычно очень незначительно) относительно своих средних значений.

Макро состояние системы в равновесии является, если исключить флуктуации, наиболее случайным макро состоянием системы, находящейся в определенных условиях. Таким образом, система, находящаяся в равновесии, характеризуется однозначно. Ее макро состояние не зависит от ее предыстории и может быть полностью описано при помощи нескольких макроскопических параметров.

Глава 2. Поведение системы в случае градуального нарастания частоты и пульсации блока генераторов

“Открытие диссипативных структур потому и вызвало столь сильное удивление, что в результате одной-единственной тепловой связи, наложенной на слой жидкости, одни и те же молекулы, взаимодействующие посредством случайных столкновений, могут начать когерентное коллективное движение” (И.Пригожин)

Согласно представлениям основоположников современной синергетики, одним из решающих факторов самоорганизации системы - перехода ее элементов из разобщенного («спящего») состояния в режим кооперативного взаимодействия - является наличие особого, общего по отношению ко всем ним энергетического источника. Его роль определяется как функция оказания на систему неспецифической (не организационной) формы влияния. Классический пример: появление в жидкости так называемых «вихрей Бенара» в результате ее постепенного (градуально нарастающего) подогрева [Гленсдорф П., Пригожин И., 1973]. Диффузное тепловое воздействие инициирует в этом случае формирование особых пространственно структурированных неоднородностей, характеризующихся высоким уровнем устойчивости.

Возникновение подобных образований и предлагается рассматривать в качестве основного теста на способность исследуемого объекта к самоорганизации.

«Мы называем систему самоорганизующейся, - писал в этой связи Г.Хакен, - если она без специфического воздействия извне обретает какую-то пространственную, временную и функциональную структуру. Под специфическим воздействием мы понимаем такое, которое навязыва-

ет системе структуру или функционирование. В случае же самоорганизации система испытывает неспецифическое воздействие. Например жидкость, подогреваемая снизу, совершенно равномерно обретает в результате самоорганизации макроструктуру, образуя шестиугольные ячейки» [Хакен Г. 1991. С.28].

Для того чтобы «протестировать» рассмотренный выше электромеханический модуль на наличие у него способности к самоорганизации, представим себе, что блок задающих генераторов 10 (рис.26) собран из элементов, работа которых характеризуется выраженной температурной нестабильностью квазилинейного типа. В результате, частота поступающих от этого блока в систему электрических импульсов при повышении температуры всякий раз будет случайным образом возрастать пропорционально ее величине.

Сделать этот процесс немного контролируемым (хотя и неуправляемым) можно, взяв в качестве источника неспецифического теплового воздействия электроплитку 11, которая с периодичностью в 30 минут будет запускаться таймером блока управления 12. Соответственно, нажатие на кнопку 8 будет приводить к немедленному отключению электроплитки до следующего очередного ее автоматического запуска (через полчаса).

Что произойдет после включения нагревателя?

Частота сигналов запуска соленоидов системы начнет постепенно неупорядоченно нарастать одновременно по всем 100 каналам. Однако это не приведет к нарушению стабильности работы системы. Повысится лишь вероятность случайных совпадений во времени сигналов, идущих от блока генераторов. Из представленного на рис.27 графика видно, что возрастание средней частоты генерируемых по каждому из 100 каналов импульсов с 1 имп/сек до 2 имп/сек вызывает характерный сдвиг графика наложений во времени микро реакций механической системы.

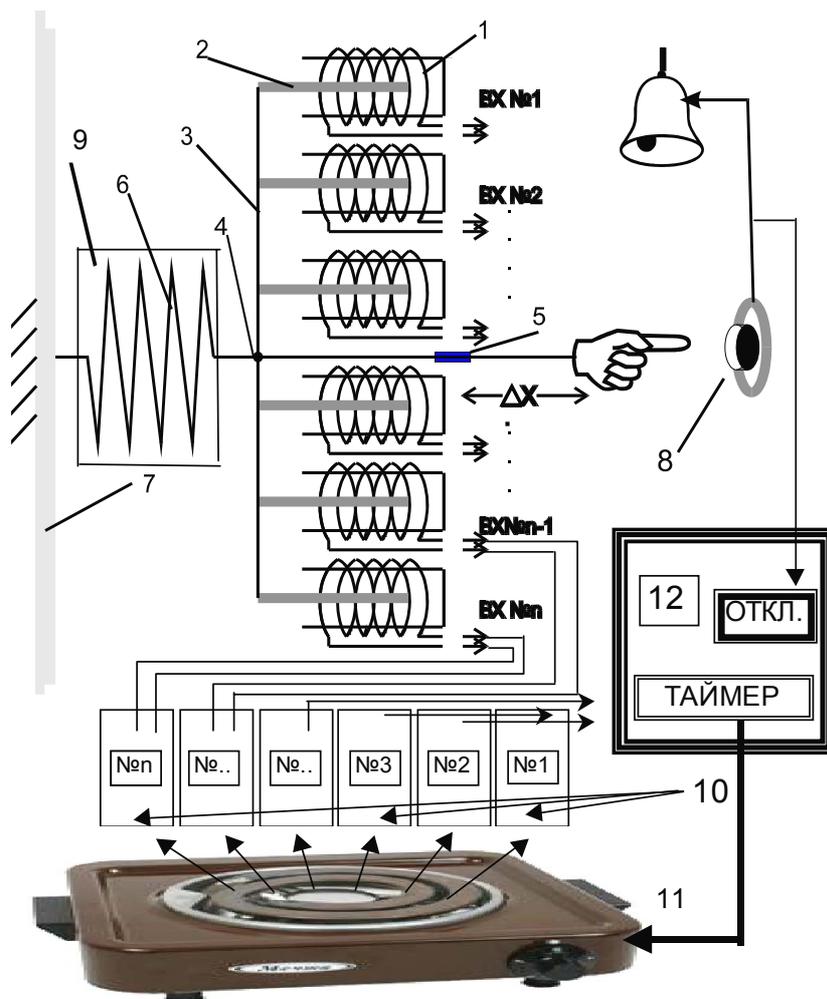


Рис.26. Схема гипотетического устройства для изучения свойств системы, которые проявляются в условиях неспецифического асинхронного повышения средней частоты генерации импульсов, запускающих работу блока электромеханических преобразователей (аналог ситуации возникновения «вихрей Бенара»). Пояснение в тексте.

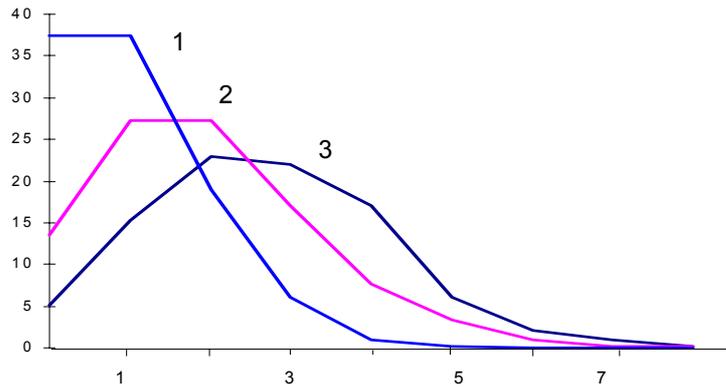


Рис.27. Полигон частот случайных совпадений во времени "X" электрических импульсов ("X" одновременных срабатываний соленоидов). По оси абсцисс - число одновременно срабатывающих в микроинтервалах времени соленоидов. По оси ординат - вероятность P% возникновения подобных случайных совпадений. График "1" - частота работы запускающих генераторов 1 имп/сек. График "2" - 2имп/сек. График "3" - 3имп/сек

Еще более выраженную форму это явление приобретает в случае увеличения частоты до 3 имп/сек и более. А уже при $f=10$ гц график по сути дела трансформируется в классическое биномиальное распределение (рис.28).

Соответственно, математическим выражением его становится формула следующего вида:

$$n_x = \frac{N}{2^n} C_n^x$$

$$C_n^x = \frac{n(n-1)\dots(n-x+1)}{1\cdot 2\cdot \dots \cdot x}$$

В ходе постепенного повышения частоты наблюдается переход системы к относительно устойчивому состоянию в режиме растяжения пружины 6 (рис.26). Поскольку, в

соответствии с законом Гука $F = -k \cdot \Delta s$, увеличение числа случайных совпадений с ростом частоты будет сопровождаться постепенным переходом системы во все более “растянутое” состояние (F - сила, прикладываемая к растягиваемой пружине; k - коэффициент ее упругости; x - длина ее растяжения).

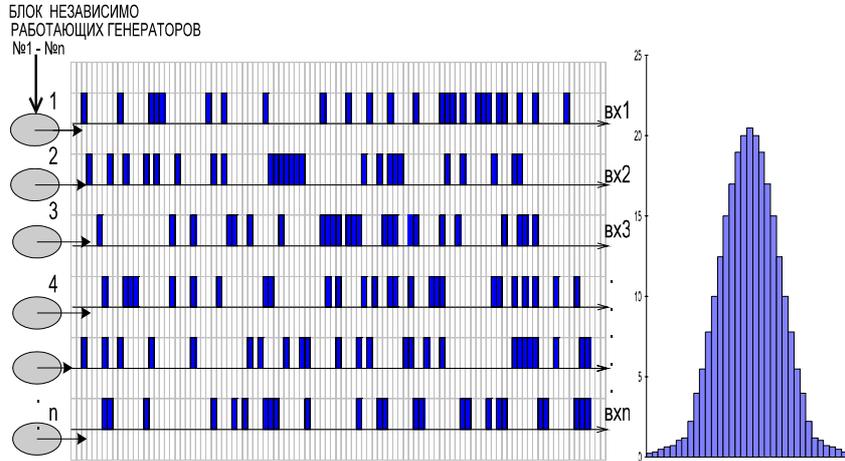


Рис.28. При увеличении частоты работы генераторов распределение вероятности случайных совпадений во времени срабатываний механических устройств начинает приближаться к биномиальному, а в случае $\delta T \rightarrow 0$ - к нормальному распределению.

В предельном случае биномиальное распределение трансформируется в распределение нормальное:

$$\varphi(x) = \frac{N}{\sigma\sqrt{2\pi}} e^{-\frac{(x-\bar{x})^2}{2\sigma^2}}$$

где:

$\varphi(x)$ - вероятность непрерывно распределенной случайной величины “x” находиться в интервале от X до X+dX;

σ - стандартное отклонение, характеризующее степень рассеяния значений случайной величины X вокруг ее среднего значения \bar{X} .

В результате развития перечисленного выше ряда процессов исполнительное звено 5 дотянется до кнопки 8, произведя отключение электронагревательного прибора (рис.26).

Через полчаса все повторится вновь, а именно, термочувствительный блок независимо работающих генераторов снова начнет порождать градуально нарастающую активность комплекса исполнительных устройств (соленоидов). Это, в свою очередь приведет к смещению штока 4 в сторону кнопки 8 и т.д.

Характерной особенностью наблюдаемой при этом электромеханической активности является то, что при низкой частоте следования импульсов будут отмечаться лишь отдельные мелкие движения, изредка перемежающиеся высоко амплитудными «выбросами». При увеличении частоты генерации импульсов постепенно возникает явление “тонической” двигательной активности, которая сопровождается переходом механической системы в положение постоянного сдвига на определенный (зависящий от температуры) уровень растяжения. На фоне такого рода “тонического” сдвига отмечается повышение частоты и амплитуды спонтанный “фазических” самопроизвольных движений системы, некоторые из которых способны изредка достигать конечной цели и приводить к отключению нагревательного прибора.

Компонентный состав последовательно формирующихся систем, приводящих к достижению результата, характеризуется крайней вариативностью и избыточностью числа вовлекаемых в этот процесс элементов.

Заключение. Хорошо известно, что основным макроэкономическим показателем, определяющим уровень орга-

низации любой системы, является величина ее энтропии. Вычисляется этот параметр очень просто. **Энтропия системы** есть не что иное, как логарифм числа ее возможных состояний.

С этой точки зрения рассматриваемое нами устройство (рис.26) в наиболее вероятном своем нахождении при $f_{\text{ср.}}=1$ гц (1 выходной электромеханический импульс в каждом 10 мсек интервале времени) характеризуется максимальной величиной энтропии. И, соответственно, минимальным уровнем организации. Действительно, достижение любого последовательного ее состояния возможно максимально большим числом перестановок импульсов по каждому из 100 каналов устройства.

Напротив, ситуация, когда все 100 импульсов поступающих от блока независимо работающих генераторов придутся на один и тот же 10-ти мсек интервал времени, может быть достигнута только одним-единственным способом. В этом случае величина энтропии системы окажется минимальной или, что, то же самое, уровень ее организации достигнет максимально возможного значения.

Так вот, как показывает анализ работы рассматриваемой системы, ее **переход из состояния, характеризующегося максимальной хаотичностью (максимум энтропии), к высокоорганизованному состоянию в определенные, заранее непредсказуемые моменты времени может происходить самопроизвольно. Для этого не требуется никаких внешних управляющих воздействий.** Конечно, такого рода самопроизвольные переходы, которые с полным основанием можно определить как процесс мгновенной самоорганизации системы, случаются очень редко. Но их вероятность отлична от нуля. Более того, если не ограничиваться рассмотрением только лишь самых крайних состояний (максимум энтропии \leftrightarrow минимум энтропии), то следует признать, что относительно небольшие самопроизвольные сдвиги системы в сторону ее большей организации случаются довольно-таки часто. Другое дело,

появление подобных новообразований в строгом соответствии со вторым законом термодинамики всегда сопровождается очень быстрым последующим их исчезновением.

С этих позиций проблема механизмов самоорганизации системы на самом деле является проблемой не возникновения, а закрепления ее низко энтропийных (высокоорганизованных) состояний. Как именно это может происходить в том или ином конкретном случае? Может ли этот процесс инициироваться «снизу», со стороны отдельных ее элементов или для этого всегда необходимо влияние каких-то направляющих факторов надкомпонентного уровня?

Глава 3. Особенности работы устройства в параметрическом режиме (явление синергетического резонанса)

“флуктуации могут перестать быть просто “шумом” и превратиться в фактор, направляющий глобальную эволюцию системы. Эта особенность порождает некое несводимое к более элементарному отношению между событиями и регулярным воспроизводимым поведением.” (И.Пригожин и др.)

Чтобы попытаться получить ответ на поставленные выше вопросы, представим себе, что каждый элемент рассмотренного выше устройства снабжен индивидуальным сенсорным датчиком, позволяющим ему отслеживать амплитуду перемещения сердечника соленоида непосредственно в период подачи на него электрического импульса (рис.29).

При этом важно подчеркнуть, что датчик регистрирует амплитуду движения, происходящего именно в микро интервалах времени 10 мсек, соответствующих сигналам, поступающим только от индивидуального генератора данного соленоида. Графически регистрируемый датчиком сиг-

нал (ΔS мм) независимо от текущего состояния всей системы в целом (длина ее общего растяжения) будет начинаться с нулевого уровня.

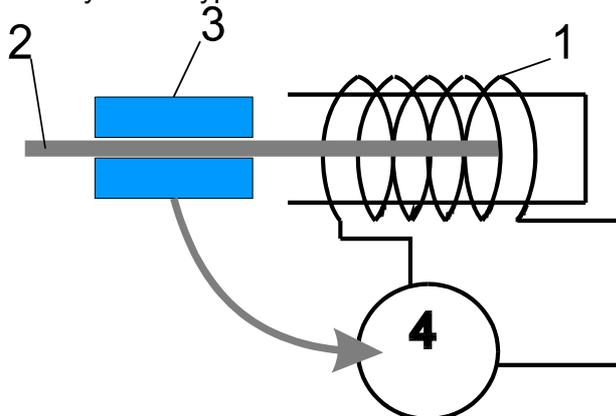


Рис.29. Дополнение исполнительного элемента системы (соленоида 1) сенсорным устройством 3, которое регистрирует амплитуду перемещения металлического сердечника 2 непосредственно в период подачи от генератора 4 каждого электрического импульса ($\Delta T=10$ мсек). В зависимости от величины этой амплитуды (амплитуды механического отклика системы) изменяется текущая частота генерации импульсов.

Ясно также и то, что в зависимости от частоты случайных совпадений работы других соленоидов, величина ΔS мм будет различной. Причем, различия эти носят квантовый характер и зависят от числа накладывающихся друг на друга сигналов, поступающих от разных генераторов.

Конкретно, рассмотрим следующую ситуацию. Пусть работа каждого из генераторов, управляющего определенным соленоидом, осуществляется так, что вероятность повторной генерации запускающих импульсов с какого-то момента времени начнет зависеть от величины двигательного отклика данного соленоида на предыдущий импульс. До-

пустим, указанная зависимость будет иметь следующий вид (рис.30).

Как изменится работа системы в этом случае?

При низкой частоте следования сигналов (начальная стадия «терморазогрева») она будет незначительно отличаться от рассмотренного выше режима (рис.28). Увеличится лишь амплитуда отдельных высоко амплитудных реакций. Однако при дальнейшем возрастании частоты генерации импульсов (при возрастании температуры «подогрева» блока генераторов) возникает качественно иная ситуация.

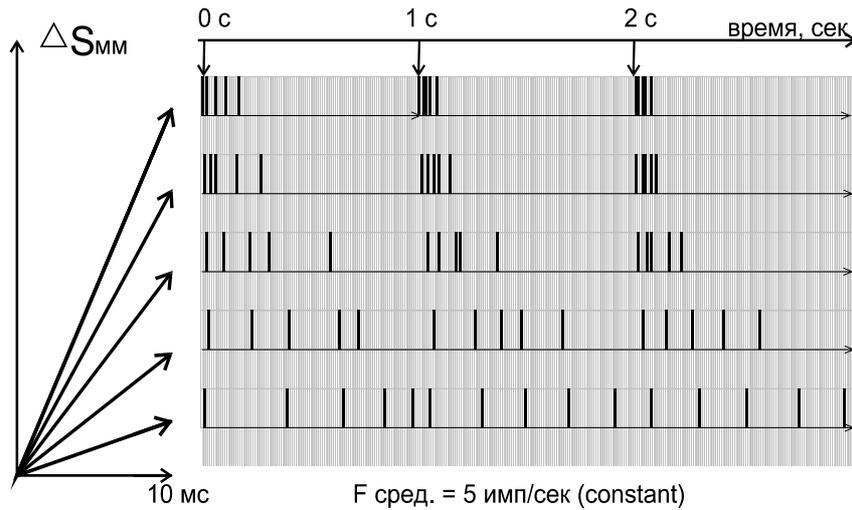


Рис.30. Динамика изменения работы системы в режиме функциональной обратной связи (зависимость величины скользящей средней частоты генерации электрических импульсов от амплитуды механического отклика по каждому отдельному каналу). Пояснение в тексте.

В какой-то момент случайное совпадение сигналов вызовет возникновение лавинообразного процесса синхро-

низации работы блока соленоидов. Причем, с каждым 10-ти мсек периодом число вовлекаемых в этот процесс исполнительных элементов будет неуклонно возрастать, вызывая более или менее плавное движение штока 4 вперед по направлению к кнопке 8 (рис.26). Таким образом, вся система в целом переходит в режим согласованной активности, несмотря на то, что никакой синхронизации работы генераторов на «генераторном уровне» в данном случае не производилось. Переход системы в режим согласованного функционирования ее элементов начинается «снизу». И для этого не требуется никаких заранее формируемых программ предстоящего действия, моделей потребного будущего или аппаратов АРД.

Немаловажным обстоятельством является зависимость динамики развития указанного процесса от скорости нарастания импульсации блока генераторов. В случае медленного «разогрева» системы будут возникать характерные колебания, обусловленные сдерживающим влиянием фактора средней частоты спонтанной активности каждого отдельного элемента. Процесс этот будет также сопровождаться и кардинальным изменением компонентного состава системы. Напротив, достаточно быстрое возрастание частоты импульсации генераторов приведет к разворачиванию лавинообразного процесса формирования функциональной системы.

Здесь нельзя не вспомнить известное высказывание Ильи Пригожина, который еще в середине 1980-х годов пришел к заключению о том, что «сильно неравновесные необратимые процессы могут быть источником когерентности, т.е. самим условием образования огромного множества типов структурированного коллективного поведения» (Пригожин И., 1986. С.67).

Эквивалентной схемой рассматриваемой ситуации является случай перехода от генерализованного разогрева всего блока генераторов к избирательному ускоренному прогреву строго определенной их части. В результате сов-

падения во времени квантов действия именно этой совокупности элементов и достигается конечный результат (устранение деструктивного фактора теплового воздействия). Причем, через полчаса их набор окажется иным.

Процесс самоорганизации системы в данном случае инициируется «снизу», со стороны самих ее элементов, не обладающих никакими способностями к программированию коллективной деятельности, формированию «модели потребного будущего» и т. п. Происходит автоматическая самонастройка системы. Но выглядит это так, как будто-то с надкомпонентного уровня на строго определенные элементы оказывается пространственно-структурированное избирательное тепловое воздействие.

Внешне все это очень напоминает процесс формирования инструментального поведения у животных и человека на основе метода оперантного научения (метода «проб и ошибок») [Skinner B., 1938]. С той лишь разницей, что способностью к оперантной детерминации обладает здесь не вся система в целом («электромеханический организм»), а отдельные ее элементы. Именно они, а не заранее сформированная кем-то «сверху» программа их объединения способны оценивать величину возникающих двигательных эффектов, возникающих на каждый стандартный по энергозатратам квант действия и в зависимости от этого менять структуру своей индивидуальной импульсной активности, подстраивая ее под текущие параметры процесса коллективного достижения будущего результата.

Продолжая аналогию с явлением классического оперантного научения, имеет смысл внести в рассматриваемую нами модель еще одно уточнение. Имеется в виду принятие предположения о существовании сложной (не постоянной) зависимости между случайно возникающими двигательными аномалиями на стандартный квант действия и процессом реорганизации паттерна импульсной активности элементов системы (рис.30). Руководствуясь данными физиологических исследований, следует полагать, что

первое («случайное») появление этого события не приводит к развитию указанного процесса реорганизации. Он возникает только в ходе постепенного обучения отдельных элементов системы аналогу инструментальной реакции (рис.31). При этом нельзя исключать и фактор различия способностей элементов к оперантному научению.

В рассматриваемом случае это умение приходит лишь постепенно, в ходе последовательных соучастий данного элемента в процессе формирования системы. Любые первые случайные синхронизации полностью им игнорируются. И, наконец, еще один принципиально важный момент, на который почему-то редко обращается внимание. В рамках процедуры оперантного обусловливания положительное подкрепление случайного движения приводит не просто к повышению вероятности его последующего воспроизведения, а к стремлению воспроизвести данное действие непременно **сразу** же после предыдущего результативного поведенческого акта.

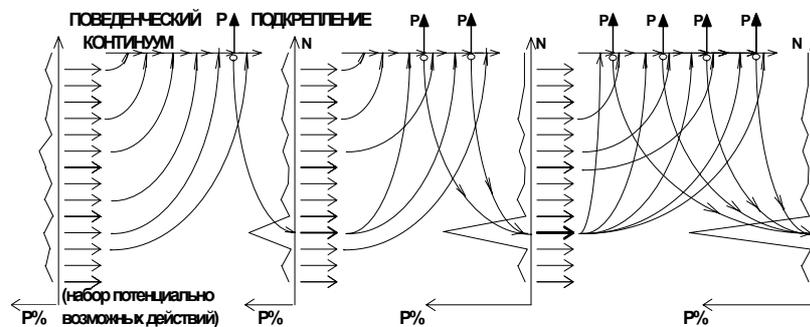


Рис.31.Схема, иллюстрирующая принцип реорганизации поведения биологической системы на основе процесса оперантного научения. N - условный номер потенциально возможного действия; P% - вероятность его возникновения на поведенческом уровне.

Применительно к рассматриваемому нами случаю это означает, что в процессе постепенного обучения систе-

мы выключение электронагревательного устройства начнет происходить все ближе и ближе к моменту его автоматического запуска. Т.е. устройство с каждым разом будет отходить все дальше и дальше от зоны опасного перегрева. Параллельно с этим будет отмечаться снижение числа элементов, задействованных в процесс решения этой задачи, и, как следствие, уменьшение общих энергозатрат системы на достижение результата. Все это будет происходить на фоне появления стабильного по компонентному составу «ядра» элементов системы. Т.е. произойдет переход от чисто функционального принципа формирования системы к структурно-функциональному варианту ее построения.

Заключение. Как показывает проведенный выше анализ, для того, чтобы элемент системы мог точно позиционировать свое нахождение в ее составе, ему не обязательно получать и «обрабатывать» непрерывно поступающий от множества других соучастников процесса формирования этой же самой функциональной системы поток разнообразной информации. Решение данной задачи, как выяснилось, становится возможным на уровне каждого отдельного ее элемента. Идентификация своей принадлежности системе вполне может происходить в микроинтервалах времени на основе непрерывно идущей индивидуальной оценки «уровня аномальности» своего индивидуального «отклика», возникающего на свой же стандартный микро вклад в дело получения общего результата. В этом случае информация о текущем состоянии системы приходит к ее элементам не в виде сообщений от каждого из образующих эту систему компонентов, а в форме индивидуально значимой (именно для данного элемента) оценки уровня положительной аномальности создаваемого им индивидуального двигательного эффекта, возникающего в соответствующий момент времени в ответ на его же собственный квант действия.

Таким образом, принятие правила взаимодействия приводит к тому, что **информацию о своей сопричастно-**

сти развертыванию определенных системных процессов каждый элемент системы начинает получать не от других ее компонентов, а исключительно на основе оценки текущего эффекта своей собственной (индивидуальной) деятельности. При этом «фоновая» импульсная активность приобретает функцию инструмента аperiодического «прощупывания» элементами системы ее текущего функционального состояния на предмет «решения вопроса» о своем вхождении или не вхождении в ее состав. «Молчащие» элементы в этом не участвуют.

Другие выводы, которые можно сделать на основе проведенного анализа:

1) очень высокая скорость процесса вовлечения в систему отдельных элементов и выхода из нее: внешне все выглядит именно как процесс мгновенного (в прямом смысле слова) бесконтактного дистантного межкомпонентного взаимодействия;

2) высокий уровень динамичности компонентного состава подобных систем на стадии их формирования, позволяющий рассматривать их именно как системы функций (функциональные системы), а не как комплекс морфологически детерминированных единиц;

3) наличие тонической составляющей, уровень которой способен оказывать модулирующее влияние на процесс формирования двигательной активности (явление предпусковой интеграции);

4) феномен двигательной реакции на внешний стимул возникает не вследствие возникновения совокупной ответной реакции двигательных единиц, а как следствие синхронизации активности и без того уже активных единиц;

5) изначальная независимость возникновения двигательного ответа от параметров запускающего стимула; формирование конкретного действия происходит только путем его дифференцировки из исходно генерализованного ответа;

6) возможность существования полноценных функциональных систем, лишенных внутренней операциональной архитектуры (т.е. без АРД, программы действия, без афферентного синтеза и т.п.).

7) высокий уровень стабильности компонентного состава сформированной интеграции, сходный со стабильностью феномена поведенческой специализации нейронов.

Глава 4. Поведение системы в ситуации затруднения достижения результата

При анализе работы рассматриваемого устройства принципиально важно иметь в виду, что фактором, инициирующим процесс самоорганизации системы, является не случайное совпадение во времени нескольких квантов действия, генерируемых в разных каналах. В качестве такого фактора всегда выступает только положительная двигательная аномальность, реально (а не потенциально!) возникающая на уровне отдельных элементов системы, каждый из которых «расценивает» ее исключительно как «успех» своей собственной индивидуальной деятельности (как умение «грамотно подстроить» момент генерации каждого очередного кванта своего действия под ритм формирования всей функциональной системы в целом).

Действительно, представим себе, что шток 4 (рис.26) неожиданно окажется полностью заблокированным в своем исходном положении. К чему это приведет?

Что касается динамики случайных совпадений импульсов, происходящих «на фоне» температурного возрастания частоты их генерации – все останется как и прежде. Но, несмотря на это, никакой перегруппировки квантов действия на уровне отдельных элементов системы никакой спонтанной самоорганизации системы происходить уже не будет. Ведь появления реальной двигательной аномалии элементы системы не регистрируют. Ее просто нет.

Таким образом, наличие потенциальной возможности достижения результата в ходе реализации действия в

данном случае становится необходимым условием развития процесса самоорганизации. В условиях иммобилизации рассматриваемое устройство полностью утрачивает свою функцию генератора функциональных систем. Свойства, которые оно будет демонстрировать в этом случае, очень напоминают свойства тех самых нервно-мышечных препаратов, изучая которые, нейрофизиологи все еще продолжают делать свои далеко идущие выводы, относительно динамики процессов возникновения и распространения в ЦНС волн нервного возбуждения. Между тем, как уже неоднократно ранее отмечалось, любые формы обездвиживания биологического объекта радикальным образом меняют его свойства, априорно устраняя саму возможность формирования функциональных систем. Модель такого рода устранения представлена выше.

Однако полная иммобилизация рассматриваемого устройства - это крайний случай, так же как и случай отсутствия в его звеньях силы трения. В реальных условиях разного рода противодействия (как правило, нелинейного характера) присутствуют всегда. Что при этом происходит? Как ведет себя система? Способны ли ее элементы не только объединяться друг с другом для достижения общего результата, но и быстро перестраивать свою индивидуальную деятельность в новых условиях?

Чтобы получить определенный ответ на этот ряд вопросов, рассмотрим технический аналог методики, разработанной в прошлом веке для проведения сходных нейрофизиологических исследований на кроликах [Александров Ю., 1982]. Речь идет о ситуации контролируемого затруднения достижения подопытными животными полезного приспособительного результата путем привязывания резиновой нити к определенным звеньям кинематической цепи.

Предположим, что и в нашем случае движение предварительно «обученной» электромеханической системы (системы с уже стабильным компонентным составом) в оп-

ределенный момент времени начинает ограничиваться резиновой нитью 13 (рис.32). Что при этом произойдет?

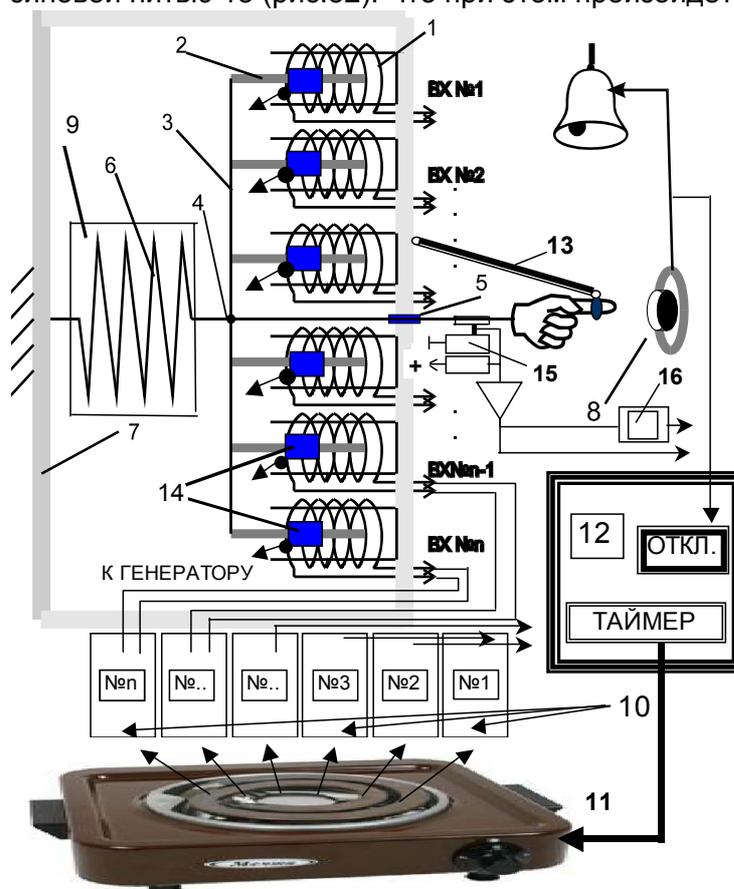


Рис.32. Ситуация контролируемого затруднения работы устройства. 1-12 - Обозначения как на рис.27. 13- резиновая нить; 14- датчики движения (см. рис.29); 15- потенциометрический датчик для регистрации движения; 16- дифференцирующее устройство.

Во-первых, объем согласованных усилий элементов старого состава окажется уже не достаточным для продвижения штока 4 на всю длину, необходимую для достижения кнопки 8. В результате, на исходно низком уровне терморазогрева системы ее отключение окажется уже не возможным. Кроме того, поскольку средняя частота работы генераторов на каждом определенном температурном уровне строго фиксирована, временное ее повышение (после неэффективного кванта действия) будет приводить к довольно продолжительному периоду последующего (постактивационного) ее снижения.

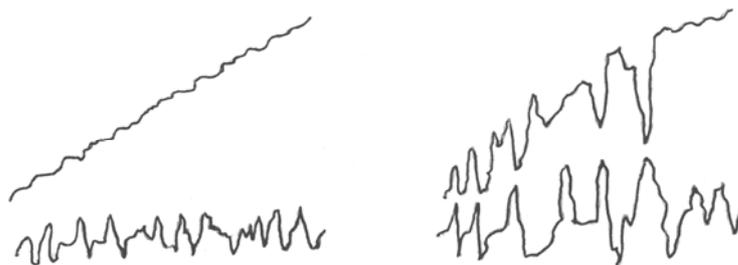


Рис. 33. Характерная неравномерность перемещения исполнительного звена системы, возникающая в процессе построения действия «снизу» (с элементного уровня) до (слева) и после (справа) затруднения реализации двигательной активности системы.

Сверху – сигнал, записываемый с выхода потенциометрического датчика 15 (см. рис.32).

Внизу – механограмма, регистрируемая на выходе дифференцирующего устройства 16.

Это значит, что любая неэффективно сработавшая группа элементов автоматически начнет исключаться из очередной попытки достижения результата. Появится довольно многочисленная категория «элементов-неудачников», временно выводимых системой за рамки

данного процесса. Но, опять же, все это будет происходить без участия каких-либо факторов надкомпонентного уровня. Никакого сенсорного корригирования, никакого рассогласования параметров достигнутого результата с прогнозируемыми в АД тоже нет. А целесообразная реорганизация компонентного состава системы, тем не менее, происходит.

Таким образом, в условиях затруднения процесса достижения результата рассматриваемая система не утрачивает своей способности к самоорганизации. Однако по уровню совершенства реализуемое в новых условиях действие первоначально будет значительно уступать своему исходному варианту. На смену совершенной механограмме приходит новый, ухудшенный ее вариант.

Особенностью последнего является резкое возрастание амплитуды движений, вплоть до полного их возврата к исходному уровню. Обращает на себя внимание и нарушение периодичности процесса развертывания двигательной активности системы. Причем, все эти изменения начинают возникать на самых ранних стадиях формирования нового действия, а не на заключительных его этапах. Т.е. система начинает улавливать потенциальную нерезультативность выполняемых ею действий с самого начала их развертывания. Лишь постепенно, в процессе многократных повторных реализаций рисунок механограммы постепенно станет приближаться к исходному (рис.33).

Аналогичную динамику можно наблюдать и в случае частичного разрушения рассматриваемого устройства, независимо от конкретного места и способа его поломки (напрашивается прямая аналогия с тем, что делал К.Лешли в своих знаменитых опытах с частичными перерезами на уровне различных мозговых структур).

ИТАК, ГЕНЕРАТОР ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ ?

Если вновь вернуться к определению понятия функциональной системы [Анохин П., 1971], нетрудно заметить, что в нем никак не оговаривается строго биологический характер определяемого объекта. Более того, во многих сво-

их работах П.К.Анохин неоднократно подчеркивал универсальность сформулированных им принципов системной организации: начиная с уровня физико-химической организации, вплоть до уровня организации социальных явлений [Анохин П., 1971, 1975]. В этом отчетливо прослеживается еще одно сходство общей теории функциональных систем и синергетики. Оба этих научных направления ставят перед собой задачу нахождения универсальных подходов к описанию максимально широкого круга качественно различных явлений живой и неживой Природы.

В свете этих представлений вполне логично выглядит постановка вопроса о том, является ли рассмотренное выше электромеханическое устройство (точнее говоря, тот «продукт» который оно вырабатывает) полноценной функциональной системой?

По определению П.К.Анохина, любая **функциональная система**, независимо от качества ее субстратной основы, представляет собой **«комплекс избирательно вовлеченных центрально-периферических компонентов, взаимоотношения между которыми принимают характер взаимодействия на получение фокусированного полезного результата»** [Анохин П.К., 1973].

1) Формируется ли в процессе работы рассмотренного устройства «комплекс избирательно вовлеченных центрально-периферических компонентов»?

- Несомненно, **да**. Достижение результата всякий раз осуществляется не всей совокупностью элементов устройства, а лишь некоторой определенной согласованно работающей их частью. Обращает на себя внимание, что в определенных режимах функционирования наблюдается полная субстратная инвариантность компонентного состава системы, которая в самом прямом смысле слова выступает как система функций (процессов), а не как набор морфологически определенных, взаимодействующих друг с другом элементов.

2) Принимают ли в такие периоды взаимоотношения между элементами характер взаимосодействия (взаимного совместного действия) на получение общего результата?

- Совершенно очевидно, что **да**. Ведь достижение аномально высоких двигательных эффектов каждого из элементов системы в отдельности происходит только благодаря синхронной (строго согласованной во времени) одноподнаправленной активности множества других ее элементов. Особенность состоит лишь в том, что такого рода синхронизация инициируется самими элементами системы, а не навязываемыми им со стороны «управляющих» центров информационно-организационными влияниями.

3) Является ли нажатие на кнопку и, как следствие, выключение нагревателя, приводящее к сбросу средней частоты работы генераторов полезным для системы результатом?

- Если считать таковым сохранение ее целостности (ну, хотя бы, фактор низкого уровня износа деталей) - то **да**. Длительное не достижение указанного результата неизбежно приводит к перегреву и выходу устройства из строя (проще говоря, к гибели).

Таким образом, по всем пунктам определения П.К.Анохина формирующийся в процессе работы устройства комплекс взаимосвязанных процессов является полноценной функциональной системой.

К этому стоит добавить еще три важных момента, которые не фигурируют в определении функциональной системы, но требуют к себе внимания в связи с результатами многочисленных микроэлектродных исследований. Прежде всего, это наличие системной формы специализации каждого из элементов, которые потенциально способны охватить своей активностью все без исключения последовательные этапы достижения общего результата. Во-вторых, присущая рассматриваемой системе внутренняя тенденция к постоянному снижению числа рекрутируемых в ее состав элементов («принцип минимизации функций»). И,

наконец, аномально высокая стабильность системы на стадии ее полной сформированности в сочетании со способностью к быстрой реорганизации в условиях любого воздействия, затрудняющего достижение результата.

Отсюда неизбежно напрашивается вывод о возможности построения полноценных функциональных систем, состоящих **из примитивных элементов**, которые не обладают способностью к решению сложных аналитических задач, связанных с информационной обработкой параллельно поступающих от множества других элементов системы сигналов и отражающих их текущее функциональное состояние. Такие элементы не в состоянии даже выполнять роль триггеров, сумматоров или переключателей. Все, что они умеют делать – производить оценку амплитуды своего индивидуального «микрподергивания», возникающего на свой же стандартный квант энергозатрат, и в зависимости от величины своей двигательной реакции менять вероятность генерации ими ряда следующих таких же энергоквантов. По сути дела, речь идет о разновидности тропизмов, наблюдаемых у простейших одноклеточных - о тропизме **двигательной кооперации**.

Однако, этого вполне достаточно для того, чтобы система, состоящая из очень простых элементов, приобрела свойство самоорганизации. Такие элементы, как выяснилось, действительно могут объединяться в системы, обладающие способностью к результативной деятельности, быстрой реорганизации своего компонентного состава в ситуации непредсказуемого влияния внешних и внутренних факторов, а также свойством самосовершенствования на основе принципа минимального обеспечения функций.

Заключение. С нашей точки зрения, все вышеизложенное позволяет говорить о возможности формулировки определенной системы представлений, основные положения которой в аксиоматической форме отражали бы максимально ограниченный ряд изначально принимаемых принципов формирования простейших образований, обла-

дающих способностью к результативной деятельности и саморегуляции, инициируемой «снизу» (с уровня отдельных элементов системы). Конкретно, речь идет о постулировании следующего ряда основных положений.

Принцип I. Источником синергетических форм системной организации выступают не «управляющие», а исполнительные элементы (операнты), особенностью которых является зависимость создаваемого ими индивидуального двигательного эффекта от текущей однонаправленной активности других элементов системы.

Принцип II. Каждый оперант обладает спонтанной импульсацией, возникновение которой не обусловлено действием тех или иных внешних или внутренних факторов. И те, и другие могут выступать лишь в роли модуляторов их фоновой активности.

Принцип III. Возникновение высокоорганизованных состояний системы, также не является следствием влияния каких-либо особых, надкомпонентных, детерминирующих их появление переменных. Переход системы из состояния, характеризующегося максимальной хаотичностью к высокоорганизованному состоянию в определенные, заранее непредсказуемые моменты времени может происходить самопроизвольно.

Принцип IV. Основным механизмом вовлечения любого операнта в состав функциональной системы является механизм его самоидентификации как элемента данной системы по аномально высокому индивидуальному эффекторному выходу, возникающему в ответ на стандартный квант его действия.

Принцип V. В основе процесса самоорганизации (самосборки) любой функциональной системы лежит процесс реорганизации паттерна импульсной (квантовой) активности оперантов: изменения вероятности генерации ими квантов действия в случае любого спонтанного возникновения аномально высоких индивидуальных двигательных эффектов.

Раздел III

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОТОТИПЫ ГЕНЕРАТОРА ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ

Введение

Необходимость дальнейшей разработки и детального анализа подобных моделей (рис.26-32) становится особенно очевидной в свете обоснованного Н.А.Бернштейном [1947] вывода о принципиальной невозможности построения координированных целенаправленных действий на основе программной схемы их детерминации.

Как показал проведенный им анализ, особенности морфологического строения исполнительных органов млекопитающих неизбежно делают каждый такой орган принципиально неуправляемым со стороны командных центров. По этой причине никакая детерминированная до начала действия система эффекторных команд, идущих от мотонейронов к мышцам, не способна создавать воспроизводимые двигательные эффекты на периферии. Прямым следствием такой (программной) формы построения действия является его вариативность и, в конечном счете, полная дискоординация.

К числу наиболее значимых факторов, вызывающих неизбежные отклонения и сбои в ходе реализации любых форм двигательной активности, прежде всего, относятся инерционные силы, возникающие в звеньях кинематической цепи во время их перемещений. Так, при беге движение выносимой вперед ноги происходит преимущественно за счет влияния сил инерции, т.е. предположительно в отсутствие поступающих к ее мышцам эффекторных команд.

Другим, не менее важным деструктивным фактором являются, так называемые, реактивные силы. Их возникновение обусловлено механизмом физической "отдачи", что особенно отчетливо проявляется во время выполнения резких движений конечностями. Характерный пример: поте-

ря равновесия при сильном ударе ногой по мячу на скользкой поверхности. Аналогичное влияние оказывают и различные внешние силы. Любые действия, связанные с манипулированием каким-либо предметом, непременно встречаются с его сопротивлением. Последнее же меняется в ходе движения, как правило, непредсказуемым образом и не может быть заранее отражено в его программе.

Непрограммируемым параметром является и исходное состояние мышц, непрерывно изменяющееся по ходу действия и зависящее от их длины, степени утомленности, температуры окружающей среды и т.п. В результате, одна и та же система эффекторных команд вызывает разную картину их сокращения.

Все перечисленные факторы вносят неизбежные отклонения в запланированный ход движения, сами же при этом не поддаются предварительному учёту. Как следствие, решение поставленной поведенческой задачи может быть достигнуто только в том случае, если во время реализации действия в него постоянно будут вноситься экстренные поправки, компенсирующие влияние указанных факторов.

Одна из первых предложенных Н.А.Бернштейном [1947] нейрофизиологических моделей основывалась на принципе “рефлекторного кольца”, в котором афферентная сигнализация об отклонении от “идеальной” траектории непосредственно запускала систему соответствующих команд исправления. Но достаточно скоро выяснилось, что такая схема содержит очевидное противоречие. Действительно, если морфологические особенности исполнительных органов исключают возможность управления ими на основе фиксированных эффекторных команд, то и корректирующая афферентация по этой же причине не способна сама по себе обеспечить воспроизводимые двигательнокорректирующие эффекты. Генерируемые ею поправки всегда будут столь же вариативны и непредсказуемы, как и последствия влияний стабильных эффекторных команд.

Ответы на поставленные [Н.А.Бернштейном](#) вопросы с позиций физиологической кибернетики (науки об обратных связях в живых организмах) и сегодня еще остаются не ясными.

Между тем, как показывает проведенный выше анализ, возможен принципиально иной механизм компенсации различных нарушений, самопроизвольно возникающих в ходе реализации целенаправленного действия. Никаких моделей потребного будущего, никаких афферентных сигналов о величине и направленности отклонений от «идеальной траектории», никакого рассогласования реально достигаемого результата с прогнозируемым в аппарате предвидения, никаких сенсорных коррекций эффекторики. Эффективное решение проблемы построения любого координированного действия вполне возможно на основе синергетических принципов организации активности образующих двигательную систему оперантных единиц.

Однако при рассмотрении любой подобной модели неизбежно возникает вопрос о ее соответствии своему биологическому прототипу. В данном случае это особенно актуально, поскольку в настоящее время в физиологии есть детально разработанная, безупречно обоснованная модель формирования двигательной активности на основе рефлекторных принципов ее организации. Выдвижение здесь каких-либо концептуальных альтернатив, на первый взгляд, представляется излишним. И, все же, поскольку электромеханическая модель уже описана, имеет смысл закончить сравнение ее свойств с соответствующими характеристиками мышечных структур. Итак:

1) что из себя представляет рисунок реальной двигательной активности исполнительных органов человека и животных? Возможно ли здесь проведение прямых аналогий с движением исполнительного звена рассмотренной выше электромеханической системы?

2) представляют ли собой двигательные единицы связи изолированных друг от друга клеточных элементов,

объединенных по принципу единых начальных и конечных условий?

3) носит ли активность таких единиц квантовый (импульсный) характер?

4) имеет ли у них место спонтанная активность?

5) имеется ли в мышечных структурах особый рецепторный аппарат, позволяющей отдельным мышечным клеткам непрерывно оценивать динамику своей индивидуальной двигательной активности?

6) позволяют ли показатели соотношения средней частоты квантовой деятельности нейрооперантов и их количества проводить прямую аналогию с работой рассмотренной выше электромеханической моделью функциональной системы?

7) способны ли «нейрооперанты» к оперантной детерминации своей импульсной активности?

Микроструктура двигательной активности

Первый из поставленных вопросов касается сходства или различия внешних проявлений двигательной активности сравниваемых систем.

Сегодня уже не вызывает никаких сомнений, что неотъемлемой чертой любых форм организации любого движения человека и животных является наличие определенной временной микроструктуры, проявляющейся в виде характерного рисунка (паттерна) неравномерности. Реальное действие **всегда** представляет собой определенную последовательность микродвижений, характеризующихся разной скоростью, разной силой и разным вектором своей направленности.

Проявление подобной неравномерности носит настолько выраженный характер, что для ее объективизации не требуется применения каких-либо сложных электронных устройств. Достаточно простого потенциометрического датчика, устанавливаемого в исследуемых звеньях кинематической цепи (рис. 36).

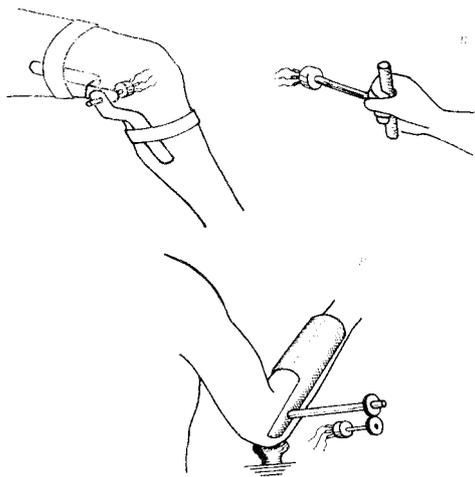


Рис.36. Схема устройств, используемых для регистрации изменений суставных углов при произвольных движениях человека. А – прикрепление потенциометрического датчика к коленному суставу; Б – устройство для исследования ротационных движений руки и В – устройство для исследования сгибательных и разгибательных движений в локтевом суставе (Гидиков А.) 1970).

На основании результатов проведенных исследований делается следующее общее заключение:

«Для микроструктуры произвольных движений человека характерны скачкообразные смещения, которые вызывают в дифференцированных механограммах появление импульсов. В некоторых суставах и при некоторых условиях импульсы разделяются паузами. При других условиях эти паузы отсутствуют. Изменение напряжения мышц в условиях, близких к изометрическим, также происходит скачками, которые на дифференциальных механограммах имеют вид импульсов» [Гидиков А., 1970. С.44] (рис.37).

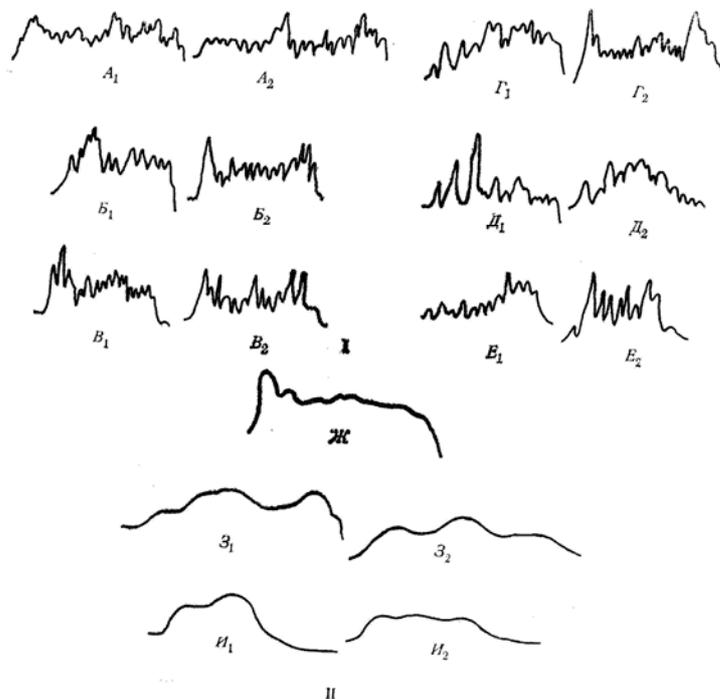


Рис.37 Дифференцированные механограммы движений с постоянной скоростью в разных суставах. А – дифференцированные механограммы импульсного характера (группа I): А- разгибание, А2– сгибание кисти; Б1– отведение, Б2– приведение кисти; В1- уменьшения и В2- увеличения противопоставления большого пальца; Г1- разгибание, Г2- сгибание указательного пальца; Д1- отведение, Д2- приведение мизинца руки; Е1- тыльное сгибание, Е2- подошвенное сгибание стопы в голеностопном суставе. Б – дифференцированные механограммы безимпульсного характера (группа S): Ж- отведение в плечевом суставе; З1- разгибание, З2- сгибание в локтевом суставе; И1- разгибание, И2- сгибание голени в коленном суставе. (Гидиков 1970)

И далее. «Приведенные данные свидетельствуют о том, что явления, которые мы назвали микроструктурой, обуславливаются не только такими чисто механическими факторами, как резонансная частота звеньев тела, шероховатости и трение в суставном аппарате и т.п., но и факторами значительно более сложного порядка» [Гидиков А., 1970. С.44].

Электромиографический анализ этого явления позволяет сделать заключение и о наиболее вероятных нейрофизиологических механизмах возникновения функциональной неоднородности движений (рис.38).

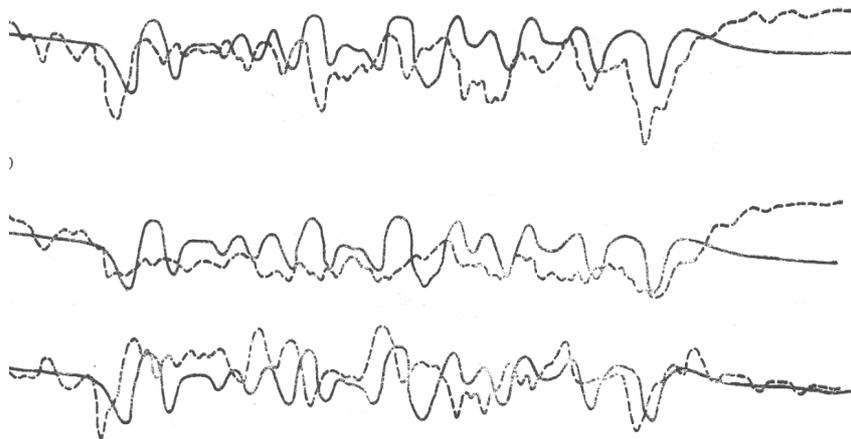


Рис.38. Соотношения между дифференцированной механограммой (сплошная линия) и осредненной миограммой (пунктирные линии) пронатора (наверху), супинатора (в середине) и разница между этими двумя осредненными миограммами (внизу). Пронация, поднимающая груз $2,2 \text{ N} / \text{m}$ в условиях сухого трения $1,7 \text{ N} \cdot \text{m}$ (Гидиков А.1970).

Как показывают результаты проведенных исследований, «одним из факторов, обуславливающих микроструктуру произвольных движений человека, является группирование импульсов в электромиограмме. Группирование представляет собой особенность нервных воздействий, наблюдаемую очень ясно при определенных условиях. Импульсы составляют группы, которые разделены паузами. При других условиях группирование выражено не так четко. Несмотря на это, в осредненной миограмме наблюдаются максимумы, которые условно можно принять как выражение отдельных групп». И далее. «Группирование отражает особенности работы альфа-мотонейронов, иннервирующих исследуемую мышцу.» [Гидиков А., 1970. С. 67].

Подводя итог вышесказанному, можно сделать первое принципиально важное заключение: механограммы различных движений конечностей человека, а также параметры импульсной активности мотонейронов, обеспечивающих это движение, полностью соответствуют рассмотренным ранее аналогичным показателям работы «генератора функциональных систем» (рис.32).

Совсем немного о мышечном сокращении, двигательных и рецепторных единицах

Продолжая начатое сравнение, необходимо хотя бы вкратце остановиться на некоторых структурно - функциональных особенностях мышечного аппарата млекопитающих. Конкретно, речь пойдет о скелетной мускулатуре.

Итак, типичная скелетная мышца образуется в результате объединения множества отдельных волокон в пучок, который при помощи сухожилий крепится к различным участкам костей скелета (рис.39 А).

У человека более 600 таких мышц (около 40% массы тела мужчин и 30% - у женщин). Каждая скелетная мышца состоит из нескольких тысяч мышечных волокон, покрытых единой оболочкой. Развиваемая мышцей сила определяет-

ся числом одновременно сокращающихся мышечных волокон и векторной суммой развиваемых ими сил.

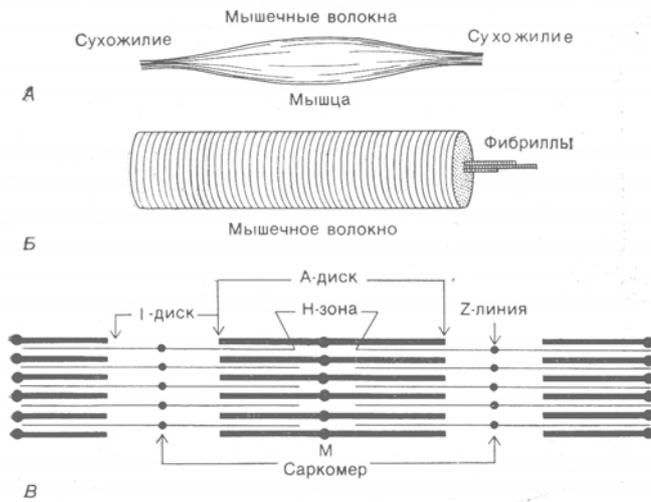


Рис.39. Мышца (А) и отдельное мышечное волокно (Б), состоящее из миофибрилл (В).

В состав мышцы, как правило, входят волокна нескольких типов, различающихся: по скорости одиночного сокращения (от 10 мс до 200 мс), по устойчивости к утомлению, по величине максимально развиваемой силы (0,1 гр. - 100 гр.), по степени изменения длины.

Мышечные волокна внутри всей мышцы объединены в особые подгруппы (двигательные единицы), элементы которой иннервируются одним и тем же α -мотонейроном. Отдельная двигательная единица может содержать от нескольких единиц мышечных волокон до нескольких тысяч. Все волокна двигательной единицы относятся к одному и тому же типу, имеют только один нервно-мышечный синапс и синхронно сокращаются с частотой разрядов, соответ-

вующей разрядам «управляющего» их работой α -мотонейрона.

Все, что касается молекулярно-биологической основы реализации данного процесса, то об этом сегодня можно прочитать в любом учебнике по физиологии. Поэтому, здесь нет необходимости останавливаться на этом вопросе более подробно. Имеет лишь смысл напомнить, что основным сократительным элементом двигательной единицы являются продольно расположенные нити (или филаменты) двух типов. Толстые нити состоят из белка миозина, тонкие – из актина. Актиновые нити прикреплены к поперечным мембранам, так называемым Z-пластинкам. В пространстве между актиновыми нитями расположены миозиновые нити (рис.39 В).

Все мышечные элементы способны к генерации биоэлектрических импульсов (потенциалов действия), распространяющихся по клеточной мембране (сарколемме).

Прохождение биоэлектрического импульса по мышечному волокну вызывает высвобождение из внутриклеточных депо ионов Ca^{+2} . В результате, миозин получает возможность гидролизовать аденозинтрифосфат и использовать выделяемую при этом энергию для подтягивания актиновых нитей с обеих сторон Z-пластинок при помощи специальных мостиков, расположенных на миозиновых нитях.

Поступающий от α -мотонейрона потенциал действия с трехкратным запасом надежности (по объему выделяемого из нервного окончания возбуждающего медиатора) вызывает ответную электро-механическую реакцию мышечной клетки. С этих позиций можно говорить о полном функциональном единстве периферического нервно-мышечного субстрата, и возможности анализировать их работу как единого целого образования.

Для большинства нервно-мышечных единиц характерным является наличие спонтанной активности. Вопрос о причинах ее возникновения, также как и о причинах актив-

ности любой другой специализированной клетки ранее уже рассматривался [Бобровников Л., 1996, 2005]. Здесь важно подчеркнуть, что процесс этот не сводится к активации клеточных единиц какими-либо пейсмекерами.

Нормальное функционирование любой мышцы обеспечивается сложно организованной системой особых рецепторных клеток, наиболее важными из которых являются так называемые мышечные веретена. Основу каждого из них составляет пучок из 2-13 параллельно расположенных интрафузальных мышечных волокон (рис. 40).

Интрафузальные единицы снабжены тремя типами нервных окончаний. Два из них выполняют сенсорную, а одно - моторную функции. Механическая деформация таких клеточных единиц приводит к появлению биоэлектрических разрядов, частота которых прямо пропорциональна силе деформации.

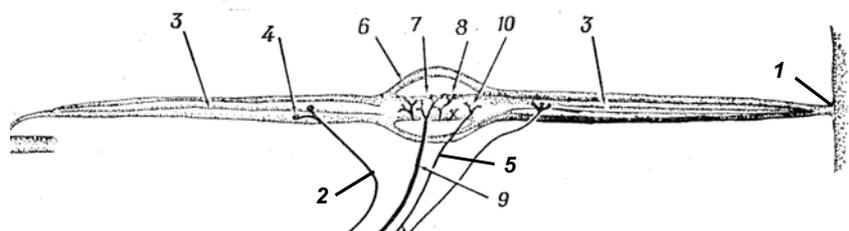


Рис.40. Мышечное веретено. 1- сухожилие; 2- аксоны мелких мотонейронов; 3- интрафузальные мышечные волокна; 4- концевые пластинки; 5- вторичный чувствительный аксон; 6- ядерная сумка; 7- аннулоspirальный рецептор; 8- эластичная область миотрубки; 9- крупный чувствительный аксон; 10- вторичное чувствительное окончание.

Соответственно, частота импульсов веретена отражает функцию длины мышцы. Кроме того, в разрядной ак-

тивности первичных волокон отчетливо регистрируется и динамический компонент, величина которого прямо пропорциональна скорости растяжения. В реакциях же вторичных окончаний динамический компонент почти не выражен. Зато их импульсация при установившейся длине мышцы более стабильна.

Особого внимания заслуживает тот факт, что текущая частота разрядов веретена может регулироваться γ -мотонейронами ЦНС. Причем, в зависимости от направленности их действия их принято разделять на динамические и статические клетки. Первые обладают способностью возбуждать первичные окончания во время растяжения мышцы. Вторые же оказывают на них возбуждающее действие в период статической фазы растяжения.

Считается, что динамические γ -мотонейроны вызывают повышение способности веретена отвечать на действие динамической составляющей растяжения, статические же ее уменьшают. И это несмотря на то, что и те и другие обладают способностью вызывать характерные возбуждающие эффекты.

В различных мышцах веретена распределены крайне неравномерно. Наибольшая их плотность установлена в тех мышцах рук человека, которые ответственны за выполнение тонко координированных движений.

Помимо мышечных веретен, работа мышечного аппарата контролируется сухожильными рецепторами Гольджи и так называемыми суставными рецепторами.

Рецептор Гольджи представляет собой чрезвычайно чувствительный датчик растяжения, расположенный последовательно по отношению к экстрафузальным мышечным волокнам. Установлено, что он способен реагировать на активное сокращение всего **одной-единственной двигательной единицы** в мышце. Принято считать, что рецепторы Гольджи передают точную информацию о первой производной и постоянной составляющей напряжения, развиваемой мышцей.

Заключение

Основной вывод, который можно сделать по результатам анализа структурно-функциональной организации нервно-мышечного аппарата человека и животных, сводится к тому, что по всем своим параметрам он полностью подходит на роль прототипа рассмотренной выше электромеханической модели генератора функциональных систем (рис.32).

Частота спонтанной импульсной активности; закономерное сокращение, длительностью порядка 10 мсек; полигон частот случайных совпадений – все это очень хорошо укладывается в схему, представленную на рис.25, 27. Обращает на себя внимание и факт наличия рецепторов растяжения, чувствительность которых позволяет отдельным клеточным единицам точно отслеживать уровень аномальности производимых ими двигательных эффектов.

Это значит, что у периферических нервно-мышечных структур, также как и у элементов рассмотренной системы, есть все предпосылки для спонтанного перехода от несогласованной активности к двигательной самоорганизации.

К этому стоит также добавить, что за последние десятилетия в нейрофизиологии было получено немало данных, свидетельствующих о появлении в различных структурах мозга при возникновении внутренней потребности организма множества фоновых активных нейронов и резкое снижение их числа после удовлетворения биологической потребности [Фадеев Ю., 1988].

К сожалению, экспериментальный анализ этого круга вопросов долгое время ограничивался исключительно поиском мотивационно-детерминированных кодов нейронной импульсации [Журавлев Б., 1986; Судаков К., 2006]. В результате, рассмотрение данной проблемы остается сегодня приблизительно на том же уровне, что и в середине 1970-х годов прошлого века.

Между тем, наличие указанного нейрофизиологического механизма имеет принципиально важное значение для проведения прямого сравнительного анализа работы

рассматриваемого устройства (рис.26, 32) с работой соответствующих биологических систем. Напомню, что одним из решающих факторов развития процесса самоорганизации любой системы является именно неспецифическое влияние в форме повышения средней частоты импульсации нейрооперантов или их технических аналогов.

Другим, не менее актуальным вопросом, ответ на который до сих пор еще также остается не ясным, является вопрос о том, способны ли нервные клетки к формированию оперантно детерминированных паттернов импульсной активности? Т.е. располагают ли они инструментом закрепления спонтанно возникающих синхронизаций своей импульсной биоэлектромеханической активности?

Особого внимания в этом плане заслуживает моторная область коры мозга, клетки которой не только иннервируют двигательные единицы (как правило, через очень небольшое число синапсов или даже напрямую), но и демонстрируют широкий спектр различных поведенчески специализированных паттернов импульсации.

АНАЛИЗ АКТИВНОСТИ МОТОНЕЙРОНОВ НА ОСНОВЕ МЕТОДИКИ БИОУПРАВЛЯЕМОГО МИКРОИОНОФОРЕЗА

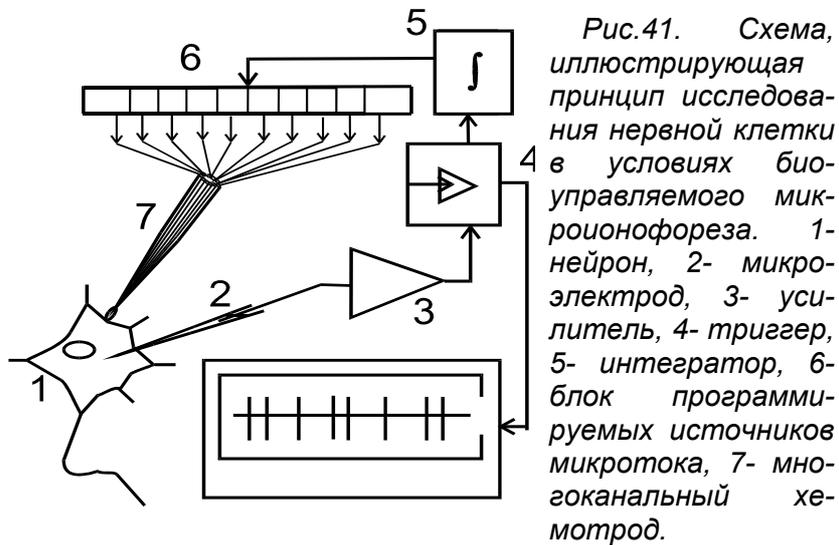
Учитывая вышесказанное, нами была проведена серия специальных экспериментов, целью которых было выяснение способности отдельных клеток моторной области коры мозга к формированию клеточного аналога инструментальных реакций.

В ходе проведения опытов мотонейроны исследовались в условиях, когда определенное спонтанное возрастание частоты их разрядов подкрепляется подведением к ним нейромедиаторов [Бобровников Л., 1986; Bobrovnikov L., 1991] (рис.41). Характер наблюдаемых в этом случае функциональных изменений позволяет на основании объективных показателей делать вывод о способности нейронов этой структуры мозга к направленной реорганизации паттерна своей импульсной активности, а также оценивать

свойства тех или иных органических соединений как потенциальных факторов возникновения оперантно-детерминированных форм межклеточного биохимического взаимодействия.

Методика

Эксперименты проводили на бодрствующих, мягко фиксированных за конечности животных (кроликах). Для регистрации разрядной активности нейрона и микроионофоретической аппликации применяли коаксиальные 12-ти канальные стеклянные хемотроды специальной конструкции. 11-ти канальный капилляр, изготовленный по методике [Perrett D., Rolls E., 1985], совмещали под микроскопом с регистрирующим стеклянным электродом. Последний фиксировали эпоксидным клеем в центральном канале многоствольной заготовки таким образом, что его кончик (диаметром около 0,5 мкм) выступал вперед по отношению к остальным 11 каналам на 10-20 мкм.



Заполнение стволов хемотрода осуществляли непосредственно перед началом опыта с помощью полихлорвиниловых микро катетеров. Необходимое для реализации такого способа стекловолокну заранее фиксировали в соответствии с методикой [Белый В., Шерстнев В., 1983] внутри исходных заготовок. Центральный регистрирующий электрод заполняли раствором натрия хлорида (3 моль/л). Для регистрации разрядной активности нейронов применялся магнитофон марки "Брюль и Кьер-7003" (Дания). В ходе эксперимента с помощью специально разработанного устройства [Бобровников Л., 1983] осуществлялся непрерывный контроль средней частоты импульсации нервной клетки. Это же устройство позволяло производить включение источника микротока по заданной программе.



Рис.42. Микроманипулятор для введения в мозг многоканальных стеклянных микропипеток 1- втулка с микрометрической нарезкой (шаг – 100 мкм); 2- микровинт для фиксации микропипетки; 3- отметчик глубины погружения хемотрода в ткань мозга; 4- шаровая опора для изменения угла (трека) проходки хемотрода.

За два дня до опыта осуществляли скальпирование животных. Со свода черепа удаляли мягкие ткани и надкостницу, затем раневую поверхность обрабатывали антисептическими растворами. Перед началом эксперимента над областью предполагаемого введения хемотрода проводили трепанацию кости черепа и удаление твердой мозговой оболочки. После этого на черепе животного при помощи жидкой пластмассы (норакрил-100) укрепляли миниатюрное

устройство для подведения многоствольных микропипеток (рис.42). В ходе эксперимента с помощью специально разработанного устройства [Бобровников Л.,1983] осуществлялся непрерывный контроль средней частоты импульсации нервной клетки. Это же устройство (рис.43) позволяло производить автоматическое включение источника микротока по заданной программе.

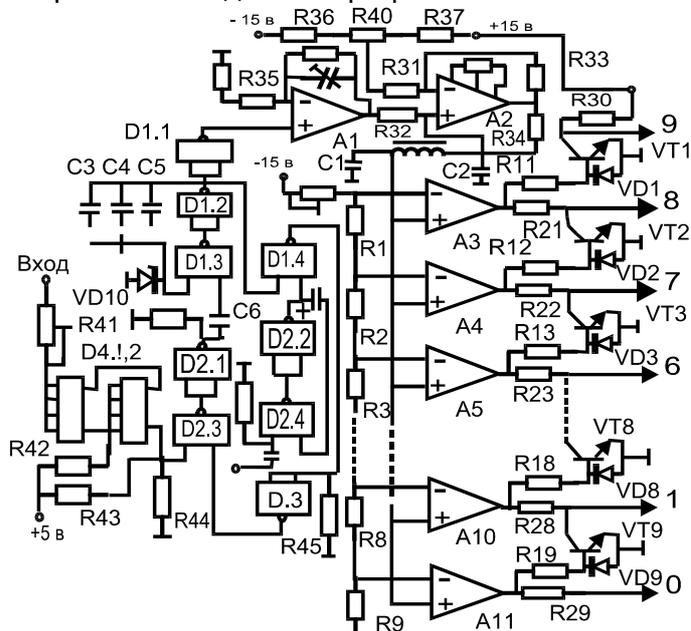


Рис.43. Принципиальная схема аналогоцифрового преобразователя с интегрирующим устройством на входе. A1 - A11 К140 УД6; VT1 - VT9 КТ 312А; VD1 - VD9 2D 503; D1 - D3 555 ЛА3; D4 155 ЛП; D10 КС139А; R1 - R9 200 ом; R11 - R19 15 к; R21 - R30 3 к; R31 - R34 510 ом; R35 47 к; R36 - R37 1,8 к; R40 22 к; R41 1к; R42 51 ом; R43 - R44 2 к; C1 10 мкф; C2 20 мкф; C3 1 мкф; C4 3 мкф; C5 10 мкф; C6 510 пф.

В настоящей работе рассматриваются результаты только одного из возможных вариантов реализации разработанной нами экспериментальной модели, а именно, исследования нейронной активности в условиях микроионофоретического самоподведения нервной клеткой L-глутамата. Раствором этого вещества (конц. 2 моль/л) заполняли несколько (как правило, шесть, через один - "пустой") боковых стволов хемотрода. Микроионофоретическое подведение производили одновременно из всех этих каналов. Суммарная величина тока фореза (отрицательной полярности) составляла 30-50 нА, удерживающего тока (положительной полярности) - 5 нА.

При выборе данного вещества учитывался фактор многофункциональности глутамата, его широкое участие в различных биохимических внутриклеточных реакциях, в частности, то, что, помимо медиаторной функции, он является промежуточным продуктом при синтезе и распаде аминокислот и других азотистых соединений.

Для борьбы с электрическими помехами, неизбежно возникающими в усилительном каскаде в моменты переключения источников микроионофореза и вызывающих его самовозбуждение, было разработано специальное устройство разделения во времени потоков регистрируемой импульсной нейронной активности и артефактов подведения вещества.

Основной принцип работы этого устройства можно понять из рис.44. Как видно, каждый раз в период абсолютной рефрактерности (полной невозбудимости) нейрона автоматически вырабатывался сигнал ТТЛ логики (рис.44 Б), длительностью 1 мс, подача которого на один из входов элемента сравнения "И-НЕ" блокировала прохождение биоэлектрического сигнала в указанный микровременной интервал. Именно в такие моменты времени и осуществлялись все переключения (включения и выключения) источников микроионофоретического тока.

Неизбежно возникающие при этом короткие электрические помехи «отсекались» на входе элемента «И-НЕ».

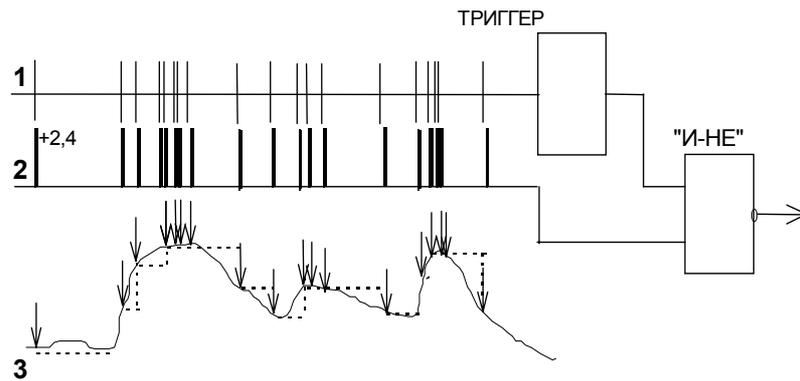


Рис.44. Схема, иллюстрирующая основной принцип устранения артефактов в режиме биоуправляемого микроионофореза: все включения и выключения источников микротока автоматически производятся только в период абсолютной рефрактерности нервной клетки и в этот же период каждый раз на короткое время автоматически отключается входной каскад регистрирующего устройства. 1- нейрограмма; 2- сигналы ТТЛ- логики, блокирующие прохождение артефактов от микроионофореза; 3- аналоговый сигнал на выходе интегратора (стрелками указаны моменты потенциального переключения источников микротока).

Согласно условиям проведения экспериментов первоначально в течение 6-12 минут регистрировали "фоновую" разрядную активность каждой клетки. При этом определялись минимальное и максимальное значения частоты ее импульсации.

Затем проводили оценку "химической чувствительности" исследуемого нейрона к L-глутамату. С той целью 10-20 раз (в среднем через каждые 20-50 сек) осуществля-

ли двухсекундное микроионофоретическое подведение вещества, после чего еще 6-12 минут продолжалась регистрация "фоновой" активности той же клетки. На следующем этапе эксперимента аппликация L-глутамата производилась уже в автоматическом режиме в момент достижения максимального уровня "фоновой" частоты разрядной активности нейрона.

Длительность периода микроионофореза и в этом случае составляла 2 сек. Если в последующий период времени происходило снижение частоты импульсной активности нейрона до ранее установленного минимального уровня в "фоне", а затем вновь ее возрастание до соответствующего максимального значения, осуществлялось повторное двухсекундное подведение L-глутамата и т.д. Продолжительность этого этапа, который представлял собой определенную модификацию одного из наиболее известных вариантов биоуправляемых экспериментов с подкреплением на системном уровне [Fetz E., Finicchio D., 1973] составляла 20-30 минут.

Результаты исследования и их обсуждение

Как уже отмечалось, в рамках рассматриваемого варианта построения функциональной биотехнической системы [Боксер О., 1994; 2000] получение нервной клеткой определенного химического вещества ставилось в прямую зависимость от наличия у нее характерной "вспышкообразной" формы разрядной деятельности. Поэтому при анализе полученных данных основной акцент делался на сравнении количества соответствующих вспышек импульсации в период отведения "фоновой" активности и в условиях биоуправляемого эксперимента.

При выборе именно таких подкрепляемых параметров нейронной активности мы ориентировались на результаты ранее проведенных исследований [Fetz E., Baker M., 1973 и др.]. Как известно, в этих работах изучались нейроны различных отделов коры головного мозга млекопи-

тающих, в условиях, когда "вспышкообразная" активность регистрируемой клетки подкреплялась порцией пищи, которую получало подопытное животное.

Было установлено, что в рамках такой экспериментальной модели более чем у 40% корковых нейронов закономерно происходит реорганизация паттерна их разрядов, вследствие чего частота включений кормушки резко увеличивается.

Это давало основания ожидать, что и в нашем случае процедура оперантного обусловливания аналогичного паттерна нейронной активности позволит достаточно отчетливо выявить наличие или отсутствие характерных пластических перестроек разрядной деятельности нервных клеток. Достоверность результатов оценивали по критерию Стьюдента (уровень значимости $p < 0,05$).

Установлено, что у значительной части нейронов сенсомоторной области коры головного мозга в условиях микроионофоретического самоподведения L-глутамата происходит изменение их разрядной деятельности, следствием чего является стабильное увеличение или, наоборот, снижение частоты аппликаций данного вещества.

Подобные перестройки отмечались у 65% зарегистрированных нейронов. 27% из них статистически достоверно снижали, а 38% - увеличивали частоту включений источника микроионофореза. В качестве иллюстрации на рис.45 приведен пример одного из нейронов последней группы.

В его "фоновой" активности достаточно редко ($1,5 \pm 0,4$ в минуту) наблюдались потенциально эффективные вспышки импульсации. В условиях же биоуправляемого эксперимента (через 6 минут после его начала) в разрядной деятельности нейрона начинали закономерно отмечаться ранее не характерные для него периоды вспышкообразной активности. При этом частота включений источника тока фореза достигала аномально высокого уровня $8,1 \pm 0,3$ в минуту (рис.46).

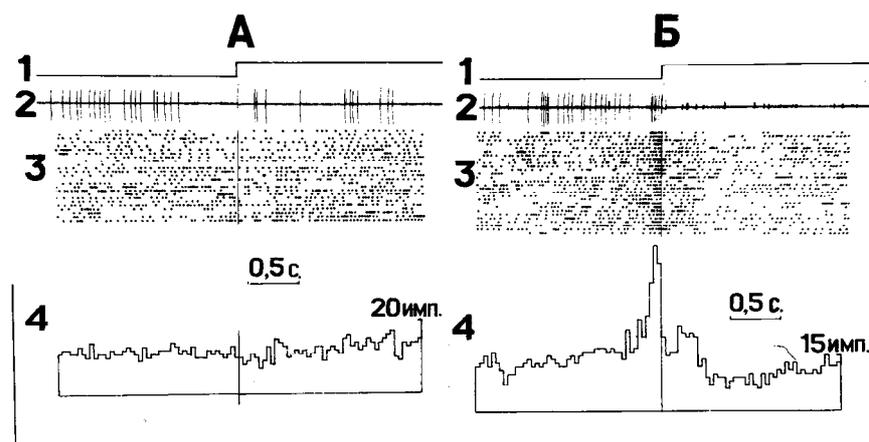


Рис.45. Разрядная активность нервной клетки в период определения её химической чувствительности к L- глутамату (А) и в условиях микроионофоретического самоподведения этого же вещества (Б). 1- отметка включения микротока (отклонение кривой вверх); 2- нейрограмма; 3- растры биоэлектрических разрядов нервной клетки (каждая точка соответствует определенному потенциалу действия); 4- гистограммы нейронной активности, построенные от момента начала подведения L- глутамата (ширина канала гистограммы - 40 мсек)

Особого внимания заслуживает тот факт, что при тестировании химической чувствительности данной клетки к L-глутамату нам не удалось выявить достоверных перестроек разрядной деятельности. Средняя частота ее импульсации в период микроионофоретического подведения вещества сохранялась в тех же пределах, что и в период регистрации "фоновой" активности данной клетки (рис.46А).

Обобщая результаты проведенных за последние годы экспериментальных исследований, сегодня можно определенно констатировать, что в условиях биоуправляемого микроионофореза значительная часть нейронов голов-

ного мозга демонстрирует выраженную способность к формированию клеточного аналога инструментального поведения.

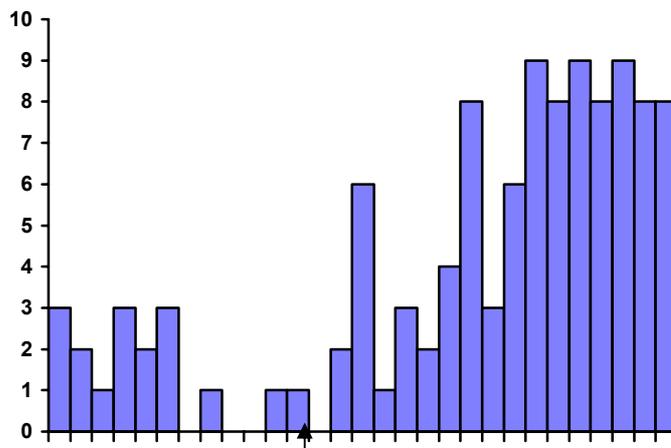


Рис.46. Изменение частоты потенциально эффективных “вспышек” нейронной импульсации в условиях микроионофоретического самоподведения клеткой L- глутамата (Б) по сравнению с “фоном” (А). По оси абсцисс - время в минутах. По оси ординат - количество соответствующих “вспышек” импульсации. Стрелкой отмечен момент начала режима биоуправляемого микроионофореза.

Продолжительность периода возникновения такого рода функциональных перестроек у разных клеток составляет от 4 до 8 минут и характеризуется широкой вариативностью динамики биоэлектрической активности.

Совершенно очевидно, что полученные данные очень трудно интерпретировать в рамках сложившейся к настоящему времени системы нейрофизиологических представлений.

Действительно, согласно основным положениям современной нейрофизиологии зона специфического дейст-

вия нейромедиаторов ограничивается уровнем экстраклеточной среды, а их функция сводится к передаче нервного импульса путем деполяризации (или, наоборот, гиперполяризации) мембраны постсинаптической клетки. С этих позиций говорить о биологической значимости нейромедиаторных посылок, утверждать, что они могут выступать в качестве фактора положительного подкрепления в развитии процесса оперантной детерминации нейронной активности, на первый взгляд, не представляется возможным.

В связи с этим закономерно возникает вопрос: в какой мере рассматриваемая нами экспериментальная ситуация моделирует реальную картину событий, развертывающихся на уровне отдельных нейронов интактной ЦНС человека и животных? Действительно ли в распоряжении нервной клетки имеются определенные молекулярно-биологические механизмы, позволяющие ей и в естественных условиях использовать отчетливо проявляющуюся в лабораторной обстановке способность к построению инструментальных форм нейрхимического взаимодействия?

Возможность получить ответ на эти вопросы появилась лишь после того, как был установлен факт существования тесной взаимозависимости нейромедиаторных и внутриклеточных функций, связанных с обеспечением жизнедеятельности нервной клетки.

Как показали проведенные в данном направлении исследования, решающее значение в реализации синаптического взаимодействия в ЦНС человека и животных принадлежит процессам, протекающим не только на уровне межклеточных контактов, но и в центральных структурах нейрона. Именно здесь индуцируется особый комплекс вторичных биохимических реакций, которые, сохраняя строгую специфичность в отношении вызывающих их нейромедиаторных посылок, вступают во взаимодействие с базовыми внутриклеточными процессами, определяя, тем самым, работу электрогенных механизмов нервной клетки. В свете этих представлений медиаторные влияния в совокупности с

создаваемыми ими в центральных структурах нейрона “метаболическими откликами” действительно могут выступать в качестве потенциального фактора положительного или отрицательного подкрепления при формировании клеточного аналога инструментальных реакций.

Однако для реализации этого свойства необходимо соблюдение еще одного важного условия, а именно, чтобы такого рода комплексные биохимические воздействия, затрагивающие жизненно важные внутриклеточные функции, совпадали бы по времени с заключительной фазой определенных (закономерно повторяющихся) изменений разрядной активности нервной клетки. Насколько выполнимо данное требование?

Как известно, ни одна из разработанных к настоящему времени нейрофизиологических концепций, включая теорию интегративной деятельности нейрона [Анохин П.К., 1974], не предполагает наличия такой формы временной синхронизации. Между тем, необходимость определенной корректировки базовых нейрофизиологических моделей с учетом этого фактора давно уже назрела. Ведь еще в середине 70-х годов стал известен ряд фактов, которые убедительно свидетельствуют о существовании не только прямых, но и обратных (антидромных) влияний в нервно-мышечных и центральных синапсах химического типа [Матюшкин Д.П., Шабунова И.А., Шароварова И.М. 1975]. Были установлены и конкретные молекулярно-биологические механизмы, на основе которых происходит реализация такого рода обратных транссинаптических функциональных связей. Теоретические расчеты, а также экспериментальные данные, полученные при изучении периферических синапсов, показали, что постактивационное возрастание концентрации ионов калия во внеклеточной жидкости в период деполяризации мембраны нервной клетки должны существенным образом менять квантовый состав синаптической передачи [Матюшкин Д., 1975, 1976, 1989]. Позднее были установлены и другие возможные пути реализации меха-

низма функциональных обратных связей на синаптическом уровне [Драбкина Т., Матюшкин Д., Романовский Д., 1999].

С этих позиций генерацию нейроном биоэлектрических разрядов приходится уже рассматривать не только в качестве заключительного звена процесса передачи нервного возбуждения, но и как весьма эффективный инструмент управления параметрами нейромедиаторного притока, поступающего от других клеток. Более того, поскольку синаптические посылки являются мощным фактором влияния на внутриклеточные механизмы, разрядная активность нейрона в рамках такой функциональной схемы выступает одновременно и как инструмент воздействия нервной клетки на ее собственные центральные метаболические процессы.

Важно подчеркнуть, что это влияние находится под постоянным контролем со стороны пресинаптических нейронов, которые своим суммарным медиаторным притоком “санкционируют” работу указанного контура нейронной саморегуляции, усиливая или, наоборот, подавляя (даже полностью блокируя) механизм положительного биохимического подкрепления на уровне постсинаптической нервной клетки.

Заключение

Результаты проведенных экспериментальных и теоретических исследований определенно свидетельствуют о том, что наряду с классическими (“хемореактивными”) формами нейромедиаторного взаимодействия в центральной нервной системе человека и животных возможна принципиально иная схема проявления биологически активного характера веществ медиаторной природы. Они могут выступать не только в качестве инициаторов развития хемореактивных процессов, но и как факторы подкрепления эндогенно- или экзогенно-детерминированных перестроек нейронной импульсации. Причем, динамика подобных функ-

циональных изменений на клеточном уровне, а также условия их возникновения качественным образом отличаются от аналогичных параметров хемореактивных процессов. Различным является и состав групп органических соединений, проявляющих биологически активный характер в рамках хемореактивных и инструментальных форм нейрхимического взаимодействия [Stein L., 1994, 1997; Stein L., Belluzzi J. 1988, 1989; . Stein L., Xue B.G., Belluzzi J.D. 1993; Self D.W., Stein L., 1992].

В плане сравнительного анализа результатов микроионофоретических исследований и данных о работе рассматриваемой нами модели генератора функциональных систем (рис.26, 32) особого внимания заслуживает тот факт, что даже близкорасположенные друг к другу мотонейроны демонстрируют разную способность к оперантной детерминации своей разрядной активности.

Несомненный интерес представляет и тот факт, что оперантно-детерминированные перестройки импульсации возникают у нервных клеток не сразу, а постепенно, в процессе последовательного решения ими одной и той же задачи на основе метода «проб и ошибок». Об этом моменте также говорилось при определении набора необходимых свойств элементов системы, способной к самоорганизации «снизу».

И, наконец, обращает на себя внимание, что даже после выработки оперантно-детерминированных паттернов нейронной активности наблюдается определенная вариативность (нестабильность) проявления данного свойства.

Кроме того, степень выраженности способности отдельного нейрона к оперантной детерминации не выше, чем в случае подкрепления тех же самых паттернов его активности на системном уровне (эксперименты Fetz E.E., Baker M.A. 1973; Fetz E.E., 1977 и др.).

РАЗДЕЛ IV САМООРГАНИЗАЦИЯ ВНУТРЕННЕЙ ОПЕРАЦИОНАЛЬНОЙ АРХИТЕКТУРИ СИСТЕМЫ

Введение

Заключение о возможности формирования полноценных функциональных систем, обладающих способностью к самоорганизации и результативной деятельности, но не имеющих четко выраженной внутренней операциональной архитектуры, несомненно, является одним из наиболее радикальных выводов проведенного выше анализа.

Действительно, согласно представлениям П.К. Анохина, построение любой функциональной системы непременно связано с последовательным развертыванием специального набора узловых механизмов (рис.47).

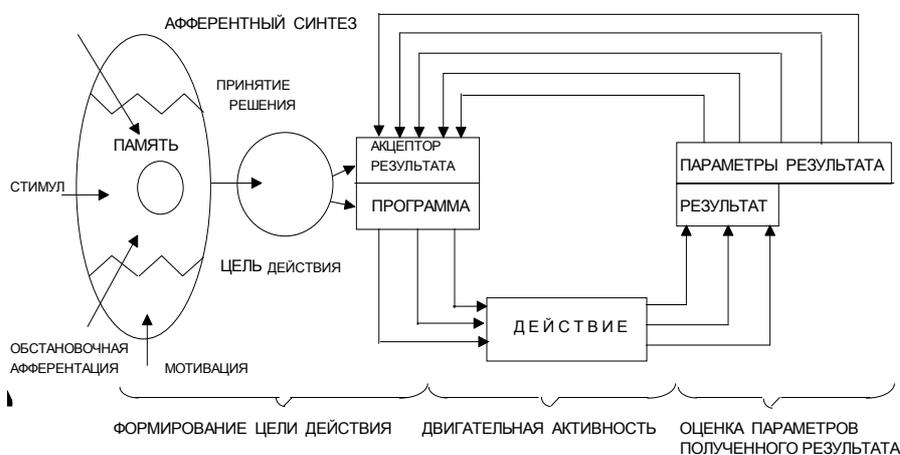


Рис.47. Последовательные стадии построения функциональной системы элементарного поведенческого акта по Анохину П.К. [1968].

Началу действия всегда предшествует процесс возникновения доминирующей мотивации и формируемой на ее основе цели. Конкретизацией последней является модель будущего результата (так называемый, акцептор результата действия - АРД) и связанная с ним программа действия. Соответственно, после достижения полезного приспособительного результата развертывание функциональной системы не заканчивается. На заключительной стадии этого процесса происходит сличение параметров полученного результата с прогнозируемыми в АРД (рис.47) [Анохин П.К., 1968].

В свете этих представлений поведение рассмотренной выше электромеханической системы выглядит, мягко говоря, вызывающе. Как показывает анализ ее работы, для достижения полезного результата ей не требуется проведения каких-либо подготовительных мероприятий, таких как «афферентный синтез», формирование цели и программы предстоящего действия. О необходимости сличения параметров достигнутого результата с прогнозируемыми здесь говорить тоже не приходится.

Разумеется, это не означает, что все функциональные системы строятся именно по такому принципу. Скорее, наоборот: в данном случае речь идет об исключении из общего правила, установленного П.К.Анохиным (рис.47). Но это не снимает вопроса о месте и роли процесса самоорганизации исполнительных механизмов в построении внутренней операциональной архитектоники «обычных» функциональных систем.

Как этот механизм соотносится с комплексом центральных управляющих поведением процессов? Идет ли здесь речь о двух более или менее независимых рядах явлений? Или же на самом деле их всегда следует рассматривать в качестве разных аспектов реализации одного и того же глобального системного процесса?

Ответ на эти и многие другие, связанные с ними вопросы может дать анализ явления целевой переориентации

автоматизированного действия, развертывание которого происходит в ответ на контролируемый пусковой стимул. Было установлено, что в этом случае значительно упрощается задача выделения в поведенческом континууме временных интервалов, соответствующих различным узловым механизмам функциональной системы [Анохин П.К., 1973]. В латентном периоде инструментального акта протекают процессы афферентного синтеза и принятия решения, завершающиеся формированием акцептора результатов действия. От начала движения до момента достижения результата осуществляется реализация исполнительного действия. В последующий период времени происходит сличение параметров достигнутого результата с прогнозируемыми в аппарате АД [Анохин П., 1980; Пашина А., Швырков В., 1978; Фадеев Ю., 1980; Швырков В., 1978].

В рамках таких моделей, как уже отмечалось [Анохин П.К., 1973], появляется реальная возможность объективно оценивать параметры отдельных узловых механизмов функциональной системы и анализировать корреляционные соотношения, складывающихся между ними в различных поведенческих ситуациях.

ГЛАВА I. ЗАКОНОМЕРНОСТИ ПРОЦЕССА ЦЕЛЕВОЙ ПЕРЕОРИЕНТАЦИИ ДВИГАТЕЛЬНОГО НАВЫКА

Методика

Эксперименты проводили в специально оборудованной камере, размером 50 x 70 см. В качестве подопытных животных были выбраны кролики.

Сначала всех животных обучали нажимать передними лапами на педаль для получения пищи из кормушки. После этого, во время реализации автоматизированного («задолбленного») инструментального поведения им начинали периодически предъявлять сильное (8-14 мА) и длительное (10 сек) электрокожное раздражение (ЭКР).

Интервал времени между последовательными предъявлениями составлял 2-3 минуты. ЭКР осуществля-

лось от стимулятора ЭСУ-2 через хронически вживленные под кожу животного игольчатые электроды, которые были оснащены специальными микро разъемами для подключения к ним электрических проводов.

Болевому воздействию предшествовал звуковой сигнал (тон 800 гц), продолжительностью 5 сек. Он предъявлялся, как правило, когда кролик ел из кормушки или находился рядом с ней.

В каждый экспериментальный день животным подавали 20-25 оборонительных сочетаний. Однако, согласно условиям проведения опытов, кролики, нажимая на ту же педаль, что и в пищедобывательном поведении, могли либо прерывать болевое раздражение, либо вообще устранять его воздействие. В последнем случае они должны были успеть осуществить инструментальный оборонительный акт, завершающийся эффективным нажатием на педаль, до момента включения ЭКР.

Оказалось, что в этих условиях животные довольно быстро обучаются в ответ на звуковой сигнал нажимать передними лапами на педаль до начала болевого воздействия.

В ходе обучения с помощью магнитофона марки "Брюль и Кьер-7003" (Дания) проводилась регистрация: периода включения звукового сигнала, длительности ЭКР, отметки взятия кроликом пищи из кормушки и его нажатия на педаль, актограммы перемещений животного по экспериментальной камере.

Для записи актограммы к ошейнику животного прикрепляли миниатюрные электролампочки, а на противоположных стенах камеры (возле педали и кормушки) устанавливали фотоэлектрические пластины. По величине суммарной фото ЭДС можно было точно судить о местоположении животного в тот или иной момент времени. Аналогичное устройство применяли и для контроля взятия пищи из кормушки.

Электрические провода для подачи ЭКР подключались в верхней части камеры к вращающимся контактам. Это позволяло устранить дополнительные ограничения на движения кролика по камере.

После завершения опытов проводили измерение ряда показателей каждого инструментального оборонительного акта: интервала времени от момента включения звукового сигнала до момента нажатия на педаль, латентного периода двигательной активности, продолжительности и количества нажатий на педаль, длительности этапа реализации "исполнительного действия" (период от начала движения животного к педали до момента первого нажатия на нее), доли актов избегания ЭКР в общем числе оборонительных актов.

Полученные данные обрабатывали на основе методов статистического анализа. Оценка достоверности производилась на основе критерия Стьюдента (предельный уровень значимости $p < 0,05$).

Результаты исследования

Инструментальные действия.

Установлено, что обучение каждого подопытного животного использованию «старого» (пищедобывательного) навыка для решения новых задач оборонительного характера связано с определенной направленностью в изменении различных параметров инструментального поведения.

Так, всегда происходит возрастание доли актов избегания ЭКР в общем числе оборонительных актов до уровня 70-90%, уменьшение интервала времени от момента включения звукового сигнала до момента нажатия на педаль, возрастание длительности латентного периода двигательной активности, увеличение продолжительности нажатия на педаль, уменьшение количества нажатий на нее, а также снижение длительности периода активных действий.

Суммарные результаты по всей группе подопытных животных представлены на рис.48.

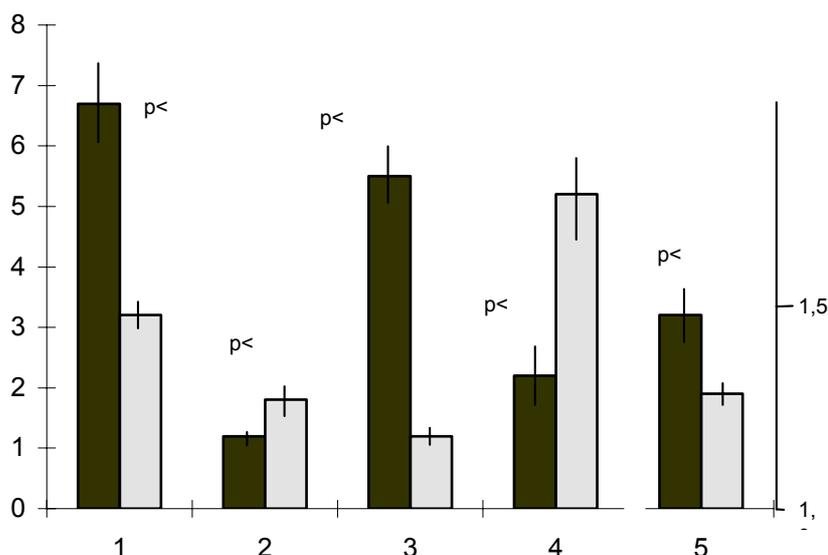


Рис.48. Соотношение основных параметров инструментального оборонительного поведения на начальном (левые столбцы) и завершающем (правые столбцы) этапе обучения животных. По оси абсцисс: 1 – средняя длительность интервала времени от момента включения звукового оборонительного сигнала до нажатия на педаль; 2 – средняя продолжительность латентного периода двигательной активности; 3 – длительность периода от начала движения к педали до момента первого нажатия на нее; 4 – средняя продолжительность нажатий на педаль и 5 – среднее их число в оборонительном акте. По оси ординат: время, сек (слева) и число нажатий на педаль (справа).

Дальнейший анализ полученных данных показал, что общие закономерности проявляются не только в направ-

ленности изменений перечисленных выше параметров, но и в их временной динамике.

Было установлено, что длительность латентного периода и периода активных инструментальных действий, количество и продолжительность нажатий на педаль достигают своего "конечного" значения и в дальнейшем уже перестают статистически достоверно изменяться в одни и те же экспериментальные дни. Вместе с тем, доля актов избегания ЭКР, время от момента включения тона 800 гц до момента нажатия на педаль всегда стабилизируются (выходят "на плато") на 4-6 дней раньше этого срока (рис.49). Такая динамика основных показателей оборонительного акта отмечалась у всех кроликов (табл.1).

Это позволяет выделить в ходе обучения каждого подопытного животного два основных этапа. На первом из них происходит формирование эффективного способа предотвращения болевого воздействия. Однако достижение стабильно высокой результативности оборонительных действий не приводит к прекращению дальнейшего совершенствования механизмов достижения результата.

На следующем этапе обучения доля актов избегания ЭКР в общем числе оборонительных актов уже статистически достоверно не отличается от своего "конечного" значения. Длительность периода от включения пускового стимула до момента достижения результата - "время поведенческого акта" [Пашина А., Швырков В., 1978] - также остается неизменным.

Вместе с тем, величины латентного периода двигательной активности, длительность действия, количество и продолжительность оборонительных нажатий на педаль по-прежнему имеют высокую вариативность (60-100%) и от опыта к опыту продолжают изменяться.

Своего "конечного" значения они достигают лишь на 7-14 день обучения животных.

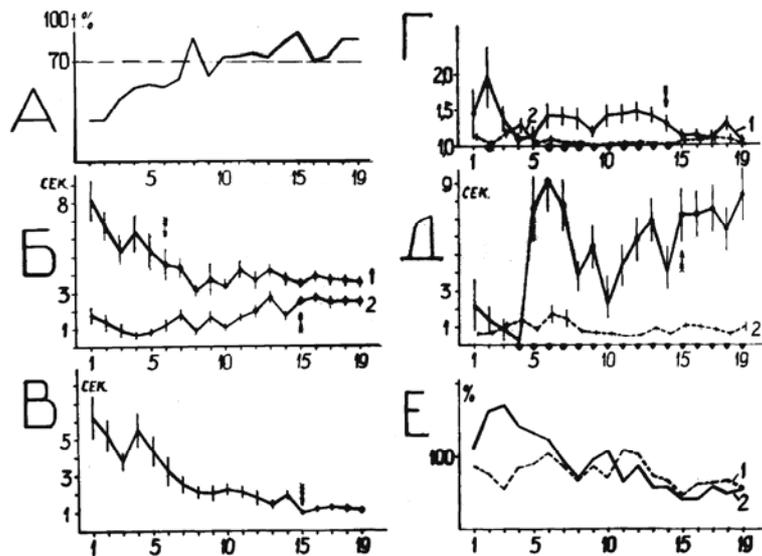


Рис.49. Динамика формирования оборонительного инструментального поведения. По оси абсцисс – дни (треугольниками отмечены случаи, когда соответствующие значения на графиках 1 и 2 статистически достоверно отличались друг от друга). По оси ординат: А – доля актов избегания ЭКР в общем числе оборонительных актов. На графике Б: 1 – средняя длительность интервала времени от момента включения звукового оборонительного сигнала до нажатия на педаль, сек; 2 – средняя продолжительность латентного периода двигательной активности, сек. В – длительность периода от начала движения к педали до момента первого нажатия на нее, сек. Г – среднее число нажатий на педаль в оборонительном (1) и пищедобывательном (2) инструментальном акте. Д – средняя длительность нажатий на педаль в оборонительном (1) и пищедобывательном (2) поведении, сек. На Е – 1 – значение коэффициента вариации среднего времени от момента включения звукового сигнала до нажатия на педаль; 2 – то же, но для средней продолжительности латентного периода, %.

**Оценка скорости обучения животных на основе анализа
разных показателей поведенческого акта (табл.1)**

| Номер животного | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | Среднее | Сравнение скорости обучения животных |
|---------------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------------------|--------------------------------------|
| Индекс животного | 583 | 183 | 282 | 581 | 138 | 128 | (по всей группе) | |
| Время поведенческого акта | 7 | 4 | 4 | 6 | 4 | 7 | 5 ± 1 | |
| Доля актов избегания ЭКР | 4 | 6 | 4 | 10 | 2 | 7 | 6 ± 1 | |
| Латентный период | 11 | 10 | 9 | 14 | 6 | 10 | 10 ± 1 | P < 0,01 P < 0,02 |
| Исполнительное действие | 10 | 11 | 9 | 14 | 7 | 10 | 10 ± 1 | P < 0,01 P < 0,02 |
| Число нажатий на педаль | 10 | 9 | 9 | 14 | 9 | 10 | 10 ± 1 | P < 0,001 P < 0,01 |
| Длительность нажатий | 10 | 11 | 5 | 15 | - | - | 10 ± 2 | P < 0,05 P < 0,05 |

Примечание. Каждое число на пересечении определенного столбца (№ животного) и строки (соответствующий поведенческий показатель) отражает число дней, в течение которых данный параметр достигал своего «конечного» значения и в дальнейшем уже переставал статистически достоверно ($P < 0,05$) изменяться. В правом столбце представлены результаты сравнения скорости обучения животных (по t-критерию Стьюдента) на основе анализа динамики соответствующего поведенческого показателя и показателей результативности оборонительного поведения (в верхней части строки сравнение с динамикой «времени поведенческого акта», в нижней – с динамикой «доли актов избегания ЭКР»).

Полученные данные свидетельствуют о возможности существования прямой корреляционной зависимости между различными показателями инструментального оборонительного акта в процессе его формирования. Для определения величины указанной зависимости и оценки ее достоверности был проведен кросс корреляционный анализ соответствующих поведенческих параметров на последовательных этапах обучения каждого животного.

Однако результаты такого анализа показали, что парные коэффициенты корреляции между большинством из рассматриваемых показателей, как правило, не достигают критериального уровня ($p < 0,05$). Статистически достоверная корреляционная зависимость проявляется только в динамике изменения "времени поведенческого акта" (ВПА) и двух других показателей: длительности латентного периода и продолжительности реализации инструментального действия. Но даже в этих случаях величины коэффициентов корреляции не всегда достигали уровня значимости ($p < 0,05$).

Рис.50 иллюстрирует закономерность, которая проявлялась в ходе обучения всех подопытных животных. На первом его этапе ВПА коррелировало только с длительностью действия. Лишь постепенно, в процессе формирования инструментального оборонительного поведения наблюдалось возникновение корреляционной зависимости между ВПА и продолжительностью латентного периода двигательной активности. Одновременно с этим уменьшалась взаимосвязь между первой парой показателей (ряд1).

Обращает на себя внимание тот факт, что величина коэффициента корреляции статистически достоверна как раз для тех переменных, которые стабилизируются на разных этапах обучения животных. Что же касается параметров, имеющих сходную динамику изменения своих средних значений, то корреляционной зависимости между ними выявить не удается. Таким образом, имеет место определенное противоречие между результатами корреляционного

анализа и результатами исследования соответствующих средних значений (рис.49).

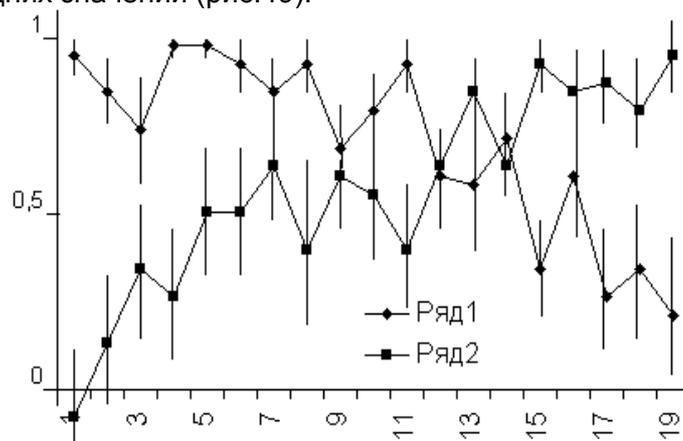


Рис.50. Изменение корреляционной зависимости между продолжительностью времени поведенческого акта и двумя другими показателями оборонительного поведения: длительностью латентного периода (ряд 2) и скоростью реализации инструментального действия (ряд 1). По оси абсцисс – дни; по оси ординат – коэффициент корреляции.

Одна из наиболее вероятных, на наш взгляд, причин указанных расхождений состоит в том, что обычные (парные) коэффициенты корреляции не отражают реальной корреляционной зависимости, существующей в рамках системы взаимосвязанных процессов, включающей в себя определенный комплекс переменных. Между тем, как уже отмечалось выше, анализируемые нами параметры должны рассматриваться именно как компоненты такого комплекса. Это указывает на необходимость использования в данном случае специальных методов многомерного анализа корреляционных связей.

Учитывая вышеизложенное, в настоящей работе проводился множественный корреляционный анализ для группы показателей с наименьшими величинами парных

коэффициентов корреляции. Основные результаты такого анализа для всей совокупности оборонительных актов второго этапа обучения подопытных животных представлены в табл.2. В верхней ее части приведены значения соответствующих парных корреляционных коэффициентов (r_{12}, \dots, r_{23} , где 1 - количество нажатий на педаль; 2 - длительность действия; 3 - продолжительность латентного периода двигательной активности; 4 - "время поведенческого акта"), отражающих тесноту связи между соответствующими поведенческими параметрами при наличии прямолинейной зависимости. Ниже представлены значения множественных (сводных) коэффициентов корреляции ($R_{2^*34}, \dots, R_{1^*234}$), которые дают оценку величины одного из рассматриваемых показателей в зависимости от величины двух или трех других. Т.о., результаты проведенных исследований свидетельствуют о том, что в процессе обучения животных ни один из параметров инструментального оборонительного действия не может рассматриваться как "независимая переменная" по отношению к совокупности других его параметров.

Однако, существующие взаимосвязи наиболее точно можно объективизировать только на основе методов множественного корреляционного анализа. Это отмечается даже в тех случаях, когда парные коэффициенты корреляции сами по себе имеют достаточно большие значения. Например, величина R_{2^*34} была всегда статистически достоверно выше r_{24} . Еще более отчетливо данная закономерность проявляется для такого показателя как количество нажатий на педаль. По отношению ко всем остальным параметрам оборонительного акта в отдельности этот показатель выступает как "независимая переменная". В то же время множественный коэффициент корреляции (R_{1^*234}) для всех без исключения животных оказывается уже величиной статистически достоверной. Достоверным было и его различие с соответствующими парными корреляционными коэффициентами (r_{12}, r_{13}, r_{14}).

**СРЕДНИЕ ВЕЛИЧИНЫ КОЭФФИЦИЕНТОВ КОРРЕЛЯЦИИ МЕ-
ЖДУ РАЗНЫМИ ПАРАМЕТРАМИ ОБОРОНИТЕЛЬНОГО АКТА В
ПРОЦЕССЕ ЕГО ФОРМИРОВАНИЯ**

| живот ные | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|----------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|
| Число актов | 86 | 106 | 40 | 112 | 62 | 83 |
| r_{12} | 0,08 | 0,23 $p < 0,05$ | 0,26 | 0,06 | 0,19 | 0,14 |
| r_{13} | -0,04 | -0,001 | 0,17 | 0,05 | -0,04 | 0,15 |
| r_{14} | 0,02 | 0,135 | 0,19 | 0,11 | 0,16 | -0,21 |
| r_{24} | 0,65 $p < 0,001$ | 0,77 $p < 0,001$ | 0,77 $p < 0,001$ | 0,74 $p < 0,001$ | 0,91 $p < 0,001$ | 0,87 $p < 0,001$ |
| r_{34} | 0,53 $p < 0,001$ | 0,34 $p < 0,001$ | 0,05 | 0,56 $p < 0,001$ | 0,53 $p < 0,01$ | 0,345 $p < 0,01$ |
| r_{23} | -0,24 $p < 0,05$ | -0,1 | -0,2 | -0,14 | 0,12 | -0,16 |
| $R_{2,34}$ | 0,95 $p < 0,01$ | 0,86 $p < 0,01$ | 0,81 $p < 0,01$ | 0,996 $p < 0,01$ | 0,999 $p < 0,01$ | 0,999 $p < 0,01$ |
| $R_{1,23}$ | 0,08 | 0,23 $p < 0,05$ | 0,35 $p < 0,05$ | 0,08 | 0,19 | 0,23 $p < 0,05$ |
| $R_{1,24}$ | 0,103 | 0,24 $p < 0,05$ | 0,26 | 0,112 | 0,19 | 0,226 $p < 0,05$ |
| $R_{1,34}$ | 0,06 | 0,14 | 0,25 | 0,11 | 0,18 | 0,226 $p < 0,05$ |
| $R_{1,234}$ | 0,473 $p < 0,01$ | 0,26 $p < 0,01$ | 0,363 $p < 0,05$ | 0,346 $p < 0,01$ | 0,27 $p < 0,05$ | 0,227 $p < 0,05$ |

Таблица 2. Подробное пояснение в тексте

Реорганизация поведенческого континуума

Рассмотренные выше данные касались пока только лишь динамики формирования инструментального оборонительного действия. Между тем, его становление всегда сопровождалось характерной реорганизацией всего поведенческого репертуара подопытного животного. Детальный анализ такого рода изменений имеет принципиально важное значение для решения поставленных в настоящей работе вопросов.

Первое, что обращает на себя внимание в этой связи - возникновение длительных перерывов в реализации пищедобывательного поведения после начала предъявления оборонительных сочетаний звук-ЭКР. Такого рода торможение наблюдалось у всех подопытных животных даже после увеличения сроков их пищевой депривации и затрагивало не только пищедобывательное поведение, но и другие его формы: груминг, комфортную, территориальную активность (рис.51).

Вместе с тем, у многих животных отмечалось возникновение новой, весьма примечательной формы поведения – одновременных сильных ударов задними лапами в пол (рис.52). Как уже отмечалось, такой тип двигательной активности видоспецифичен для кроликов. Он возникает в естественных условиях в случае появления какой-либо опасности [Sawin P.B., Currin R.N. 1952]. Как показали результаты специальных экспериментальных исследований, поведение в форме синхронных ударов задними лапами можно вызвать также и электрическим раздражением подкорковых («оборонительных») мотивационных центров головного мозга [Гонсалес Б., Сабинье А., Белый В.П. 1984; Black S.L., Vanderwolf C.H., 1969].

Особого внимания заслуживает тот факт, что подобная видоспецифичная активность часто сопровождалась редуцированными движениями животного по направлению к педали. При этом отмечались также и характерные для

оборонительного состояния изменения частоты сердечного ритма [Бобровников Л., Чан Куанг Тин., 1986]. Аналогичные изменения ЭКГ регистрировались и в другие моменты времени, которые, как правило, предшествовали редуцированным реакциям животного по направлению к педали (в межстимульные интервалы времени).

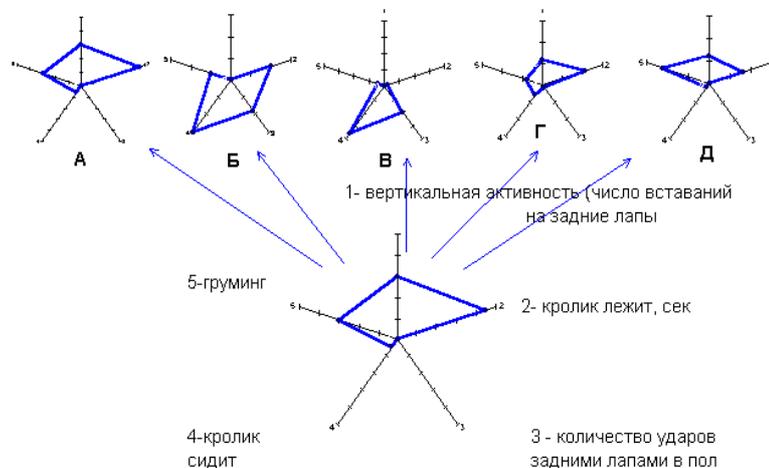


Рис.51. Характерные изменения поведенческого репертуара подопытных животных в процессе формирования инструментального оборонительного действия. Векторограммы: А- до введения сочетаний звук-ЭКР («фон»); Б- 1-ый день обучения; В- 2-ой день; Г- 5-ый день; Д- 17-ый день.

На первый взгляд, может показаться, что в результате выработки инструментального оборонительного поведения происходит лишь восстановление исходного поведенческого репертуара подопытного животного (см. рис. 51, 52). В действительности, здесь разворачиваются значительно более сложные процессы, сопровождающиеся посте-

пленным возникновением кардинально новых соотношений между различными типами поведения.

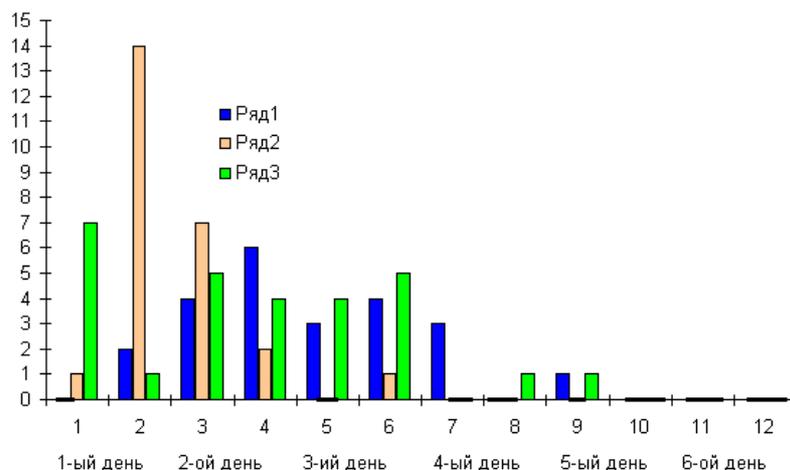


Рис.52. Появление и постепенное устранение в ходе обучения животных характерного поведения в форме одновременных сильных ударов в пол задними лапами. По оси абсцисс: оборонительные акты начальной (слева) и завершающей (справа) стадии каждого опыта (N=10). По оси ординат: количество ударов задними лапами во время реализации соответствующих 10-ти оборонительных актов. Ряд 1 – количество ударов в период изолированного действия звукового сигнала (т.е. до начала ЭКР). Ряд 2 – то же самое, но во время ЭКР. Ряд 3 – то же самое, но после устранения болевого раздражения.

Прежде всего, на заключительных этапах предъявление звукового сигнала (тон 800 гц) уже перестает приводить к немедленному прекращению исходного пищедобывательного поведения. Более чем в 25% случаев животные продолжали после этого еще 2-3 сек есть из кормушки, после чего следовала эффективная инструментальная оборонительная реакция. Кроме того, было установлено, что у

обученных животных имеет место лишь кратковременное (1-3 секунды) торможение жевательных движений в латентном периоде инструментального оборонительного действия. Процесс жевания восстанавливался с началом побежки кролика к педали и сохранялся на всех последующих этапах оборонительного поведения.

Аналогичные изменения происходили и на этапе смены оборонительного поведения на пищедобывательное. По мере обучения животных постепенно снижалась продолжительность периода восстановления исходного пищедобывательного поведения после каждого оборонительного акта (рис.53). Уменьшался интервал времени от момента достижения полезного приспособительного результата в оборонительном поведении до возобновления пищедобывательной деятельности.

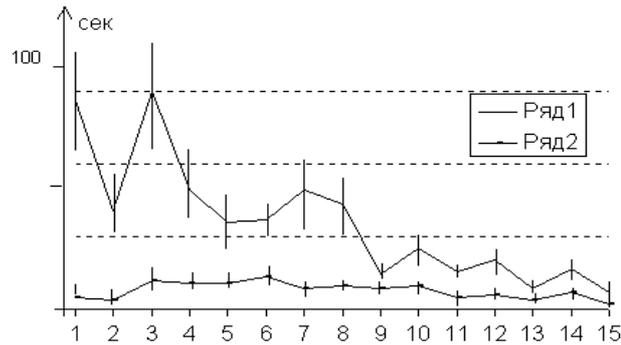


Рис.53. Динамика продолжительности периода восстановления исходного пищедобывательного поведения у голодного животного на разных стадиях его обучения. По оси абсцисс – дни. По оси ординат: 1 – длительность периода от момента первого нажатия на педаль в оборонительном акте до начала поедания кроликом пищи из очередной кормушки (случаи, когда в межсигнальные периоды времени пищедобывательное поведение вообще не возобновлялось – не учитывались); 2 – длительность оборонительного нажатия на педаль.

Все перечисленные изменения в конечном счете приводят к тому, что общий период реализации инструментальной оборонительной деятельности по мере обучения животных резко сокращается. Несмотря на то, что момент включения звукового оборонительного сигнала определялся экспериментатором и для животного был заранее непредсказуем, оборонительные действия в конце концов оказывались «гармонично» вписаны в общий процесс циклического пищедобывательного поведения.

Соответственно, постепенно восстанавливалась и резко нарушенная в первых опытах динамика насыщения кроликов (рис.54).

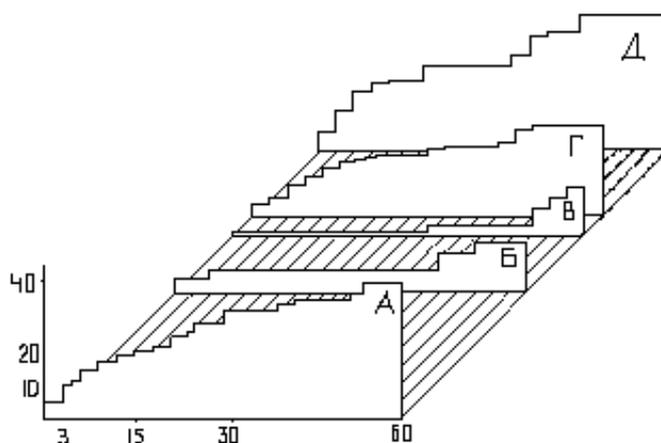


Рис.54. Динамика насыщения кролика в опыте на разных этапах формирования инструментального оборонительного поведения. А – до начала предъявления сочетаний звук-ЭКР; Б – 1-ый день; В – 2-ой день; Г – 5-ый день и Д – 17-ый день после начала предъявления оборонительных сочетаний. По оси ординат – количество порций пищи, съедаемых животным к соответствующему моменту времени. По оси абсцисс – время проведения каждого эксперимента, мин.

То, что исходно непрерывное циклическое инструментальное пицедобывательное поведение периодически «разбивается» оборонительной деятельностью на группы по 2-4 отдельных акта, на заключительных этапах обучения животных практически не отражается на общей динамике их насыщения

Обсуждение результатов

В рамках физиологических исследований, как известно, довольно часто возникает задача точного определения "уровня обученности" подопытных животных. Хорошо известен и тот факт, что разные авторы связывают решение этого вопроса с анализом динамики самых различных поведенческих показателей. Например, рассматривают длительность латентного периода; силу нажатия животного на педаль в инструментальном поведении; определенные параметры двигательной активности; число "положительных" или, наоборот, "отрицательных" реакций. Причем, выбор того или иного показателя, отражающего динамику процесса обучения, как правило, носит произвольный характер.

Между тем, подобная произвольность правомерна лишь в том случае, если кривые научения, построенные на основе анализа разных поведенческих показателей, существенным образом не отличаются друг от друга по своей динамике. Насколько же нам известно, данный вопрос в специальной литературе по физиологии до сих пор не был предметом детального рассмотрения. Это заставляет обратить особое внимание на результаты мультипараметрического анализа инструментального оборонительного поведения в процессе его формирования

При проведении такого анализа было установлено, что в первую очередь достигают своего "конечного" значения и в дальнейшем уже перестают статистически достоверно изменяться показатели, характеризующие результативность поведения. Что же касается длительности латент-

ного периода, скорости реализации действия, количества и продолжительности нажатий на педаль, то их величины всегда стабилизируются в значительно более поздние периоды времени (табл.1).

По этим критериям сроки обучения одного и того же животного, установленные на основе анализа разных поведенческих параметров оказываются существенно различными. Следует особо подчеркнуть, что наименее точную оценку дают как раз именно те показатели, которые чаще всего используются при решении подобных задач: число положительных реакций, коэффициент ошибок, время поведенческого акта (по иной терминологии "время реакции").

Есть все основания полагать, что в процессе формирования других типов приспособительного поведения также могут проявляться аналогичные закономерности. Поэтому в общем случае объективная оценка динамики процесса обучения (в частности, его скорости) возможна только на основе мультипараметрического анализа исследуемой формы поведения.

Результаты такого анализа представляют интерес не только в плане решения определенных практических вопросов. То обстоятельство, что указанные параметры могут рассматриваться и как показатели, отражающие изменение различных узловых механизмов функциональной системы, дает возможность на основе их исследования оценить динамику соответствующих системных процессов. В частности, решить некоторые из поставленных в начале настоящей работы вопросов, затрагивающих проблему гетерохронии в системогенезе целенаправленного поведенческого акта.

Если с этих позиций вновь обратиться к полученным данным, то в первую очередь можно определенно констатировать факт постепенного совершенствования в процессе обучения животных "исполнительного действия" функциональной системы оборонительного поведения. Действительно, доля актов избегания ЭКР в общем числе оборони-

тельных актов возрастает до уровня 70-90% (эффективность действия), а среднее время и коэффициент вариации среднего времени от начала движения к педали до момента нажатия на нее уменьшаются (автоматизация действия).

Однако нетрудно заметить, что совокупность всех установленных нами изменений в поведении животного отражает более общий процесс, который помимо периода реализации исполнительного действия затрагивает также начальные и завершающие этапы целенаправленной оборонительной деятельности. Прежде всего, значительно возрастает латентный период двигательной активности, возникающей в ответ на предъявление звукового сигнала. Если в первых опытах после включения тона 800 гц у животных наблюдались такие же коротко латентные оборонительные реакции, как и на наличное ЭКР, то в дальнейшем здесь начал играть существенную роль фактор пятисекундного интервала времени изолированного действия звукового сигнала. А именно, на завершающих стадиях обучения предъявление тона 800 гц уже не приводило к немедленному прекращению исходного пищедобывательного поведения. После включения звукового сигнала животные еще 2-3 сек довольно спокойно продолжали есть из кормушки, затем следовала побежка к педали и нажатие на нее до начала ЭКР.

Как известно, в ходе выработки оборонительных реакций с отсроченным подкреплением момент ее возникновения меняется. Причем, меняется таким образом, что формирование Е-волны как правило происходит перед началом двигательной реакции животного [Шумилина Н., Рычкова Г., 1978]. Это дает возможность в подобных случаях, не прибегая к регистрации суммарной биоэлектрической активности мозга, довольно точно определять момент возникновения пика «ожидания» (предвосхищения) животным болевого раздражения.

С этих позиций, судя по динамике латентного периода оборонительных действий, можно уверенно утверждать,

что в рассматриваемом нами случае кролики обучались не только точно выполнять само инструментальное движение, но и постепенно все более тонко оценивать временные характеристики предлагаемой им стимульной ситуации: «звук→5сек→ЭКР». Происходило то, что в литературе получило название «процесс обогащения аппарата акцептора результатов действия по параметру времени» [Рычкова Г., 1981].

Сопровождается этот процесс, как выяснилось, постепенным снижением количества избыточных нажатий на педаль в ответ на звуковой оборонительный сигнал. Обращает на себя внимание, что на ранних стадиях обучения акт нажатия животного на педаль и, как следствие, устранение болевого раздражения не приводит к прекращению оборонительного поведения. Прервав ЭКР или даже предотвратив его воздействие, кролик все равно продолжал по несколько раз выполнять такие нажатия. Как уже отмечалось, после достижения приспособительного результата реализация действия заканчивается и начинается формирование следующего поведенческого акта [Анохин П.К., 1975]. Исходя из этих представлений, можно прийти к выводу, что в рамках данной экспериментальной модели животные лишь постепенно обучались оценивать свои нажатия на педаль как момент достижения ими приспособительного результата. Причем, совершенствование аппарата оценки полученного результата шло параллельно с совершенствованием других узловых механизмов функциональной системы.

Таким образом, в соответствии с развиваемыми представлениями перечисленные выше поведенческие параметры действительно могут рассматриваться как показатели, отражающие динамику изменения различных узловых механизмов функциональной системы оборонительного поведения. В рамках всего анализируемого нами комплекса переменных они составляли особую группу, в которой все показатели и по динамике своих средних значений, и по

корреляционным соотношениям характеризовались тесной взаимосвязанностью.

С этих позиций полученные результаты не позволяют прийти к выводу о существовании гетерохронии отдельных узловых механизмов в системогенезе инструментального оборонительного акта. Установленный нами факт разновременности свидетельствует лишь об относительном опережении стабилизации показателей результативности по сравнению с основной группой параметров. Наблюдаемые при этом закономерности оказались во многом сходны с теми, которые уже были описаны при исследовании ранних стадий онтогенетического развития и нашли свое отражение в принципе минимального обеспечения функций. Как известно, суть этого принципа как раз и состоит в том, что "функциональная система, вступив в период консолидации своих компонентов, становится уже в какой-то степени продуктивной **задолго до того, как все ее звенья получат окончательное структурное оформление**" (выделено П.К.Анохиным) [Анохин П.К., 1968, С.95]

Заключение

Как показывают результаты проведенных нами исследований, при всем многообразии наблюдаемых в ходе обучения изменений поведенческой активности, реализация этого процесса всегда связана с модификацией одного и того же (относительно небольшого) набора системных узловых механизмов. Происходит "обогащение" аппарата акцептора результатов действия, совершенствование программы и формы реализации двигательной активности, повышение эффективности действия, модификация механизмов оценки параметров достигнутого результата.

В свете этих данных, вполне обоснованной выглядит предложенная нами идея распространения основных положений общей теории функциональных систем и на сам процесс обучения человека и животных.

В рамках такого подхода появляется реальная возможность с единых методологических позиций рассматривать формирование любого нового поведенческого акта именно как процесс становления («созревания») внутренней операциональной архитектоники соответствующей функциональной системы (рис.47). Важно подчеркнуть, что речь здесь идет об универсальном подходе – подходе, применимом к анализу явлений, наблюдаемых как у морфологически зрелого организма (обучение), так и на ранних стадиях постнатального онтогенеза (классический системогенез). На сегодняшний день альтернативных способов проведения подобных сравнительно-этологических исследований не существует.

Вместе с тем, детальный анализ установленных нами закономерностей приводит и к парадоксальному выводу о том, что процесс системогенеза отдельного поведенческого акта (так сказать, «в чистом виде»), скорее всего, вообще не возможен. На самом деле, реализация системогенеза всегда происходит в рамках развертывания более общего процесса – изменения системного обеспечения всего поведения в целом. По нашим данным получается, что любая попытка сформировать новую функциональную систему, путем простого добавления ее в арсенал уже существующих приспособительных средств **неизбежно перерастает в глобальный процесс реорганизации всего поведенческого репертуара подопытного животного.**

У человека такого рода взаимозависимость частных и общих проявлений системогенеза чрезвычайно трудно выявить вследствие большого удельного веса «интериоризованных» (выполняемых во внутреннем плане) целенаправленных действий. Но, по-видимому, и в этом случае мы сталкиваемся с аналогичной закономерностью. Об этом свидетельствуют результаты теоретических и экспериментальных исследований, проведенных за последние десятилетия в рамках разработки концепции оперантного научения [Chance Laurel P. 1999; Navin J.A 1999]. Полученные

здесь данные не оставляют сомнений в том, что решающая роль в процессе формирования любого нового поведенческого акта принадлежит его результату («эффекту»). Детерминирующая же функция результата реализуется не вследствие его влияния на конкретно формирующийся поведенческий акт, а всегда через процесс реорганизации всего поведенческого континуума [Donahoe J.W. 1999].

Другим, не менее важным следствием глобального характера процесса системогенеза является то, что в ходе обучения неизбежно появляются «акты» с редуцированным набором системных узловых механизмов. В свете этих данных, поведение человека и животных уже нельзя рассматривать как непрерывную последовательность изоморфных по своей внутренней операциональной архитектоники «системоквантов».

Этот вывод имеет принципиально важное значение, поскольку предлагаемые сегодня трактовки системогенеза не оставляет никакой возможности для менее категоричного их истолкования. “Суть нашей концепции о системном квантовании поведения, - пишет в связи с этим К.В.Судаков, - заключается в том, что **весь континуум** поведенческой деятельности **любого** живого существа **от его рождения до смерти** может быть расчленен на отдельные отрезки - “кванты” [Судаков К., 1984, С.110]. “Центральная архитектура **любого** “кванта” поведения **изоморфна** и включает **все системные механизмы**, установленные П.К.Анохиным: афферентный синтез, принятие решения, АД, эфферентный синтез и постоянное сравнение параметров достигнутых результатов действия с помощью обратной афферентации” [Судаков К. 1983, С.3] (выделено мной – Л.В.) (рис.55). Аналогичные высказывания почти дословно повторяются автором во многих публикациях, посвященных рассмотрению основных закономерностей последовательного и иерархического квантования поведения человека и животных.

На самом деле, предлагаемая схема имеет мало об-

щего с реалиями повседневной жизни. Даже по собственному опыту каждый человек прекрасно знает, что в его поведении очень часто произвольно или не произвольно возникают редуцированные целенаправленные действия. С точки зрения системного обеспечения, их реализация вполне может ограничиваться, например, только стадией «афферентного синтеза», не доходя до момента принятия решения или, тем более, начала реализации исполнительных механизмов.

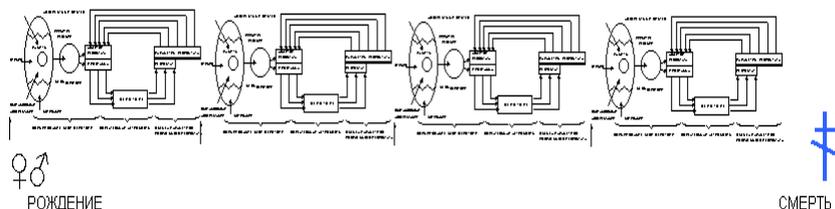


Рис.55. Схема, иллюстрирующая разработанную академиком К.В.Судаковым модель формирования поведенческой активности человека и животных как непрерывной последовательности изоморфных (тождественных) по своей внутренней операциональной архитектонике «квантов» целенаправленной деятельности (принцип системного квантования поведения).

В связи с этим, стоит отметить, что сам основоположник общей теории функциональных систем – Петр Кузьмич Анохин - старался избегать излишне категоричных высказываний на этот счет. Подчеркивая изоморфный характер организации **сформированных** функциональных систем, он в то же время никогда не призывал рассматривать весь поведенческий континуум человека и животных («от рождения до смерти») именно с позиций принципа системного изоморфизма. Более того, им признавался и факт существования явно не системных форм организации двигательной активности, таких, например, как «коленный» или

«мигательный» рефлекс.

На наш взгляд, подобная осторожность вполне оправдана. В действительности, в реальном поведении имеют место довольно-таки разнообразные варианты системного обеспечения отдельных поведенческих актов. Не только человек, но и животные, прежде чем начать реализацию какой-либо целенаправленной деятельности, могут многократно «проигрывать» ее «в голове», не доводя дело до развертывания исполнительных механизмов, до попытки получения результата и т. п. При этом в рамках поведенческого репертуара неизбежно образуются редуцированные с точки зрения внутренней операциональной архитектуры («не изоморфные») функциональные системы (рис.56). Определять их именно как «кванты» - неразличимые по отношению друг к другу образования – уже нельзя.

К аналогичным последствиям приводит и возникновение нереципрокных форм междоминантного взаимодействия, когда реализация разных по своей мотивационной основе форм поведения начинает осуществляться параллельно друг другу [Бобровников Л., 1984; 2005]. Все это дает основания утверждать, что нарушение принципа системного квантования поведения не есть некое исключение из общего правила. Напротив, совершенно очевидно, что в данном случае речь идет именно об одном из основополагающих принципов построения поведенческой активности человека и животных.

В свете этих представлений наиболее точной, на наш взгляд, характеристикой системных механизмов поведения следует считать **«принцип конгруэнтности»** функциональных систем, который, предполагая наличие не тождественности сравниваемых объектов, тем не менее констатирует потенциальную возможность приведения этих форм «к общему знаменателю». Принятие этих представлений позволяет преодолеть очевидный механицизм, присущий современной трактовке концепции системного квантования поведения.

Принцип конгруэнтности функциональных систем не исключает возможность появления в поведенческом континууме периодов, которые связаны с разворачиванием простейших рефлексов, а также функциональных систем, не обладающих четко выраженной внутренней операциональной архитектурой (рис.57).

НАРУШЕНИЕ ПРИНЦИПА СИСТЕМОГО КВАНТОВАНИЯ ПОВЕДЕНИЯ В ПРОЦЕССЕ ФОРМИРОВАНИЯ НОВОГО ПОВЕДЕНЧЕСКОГО АКТА

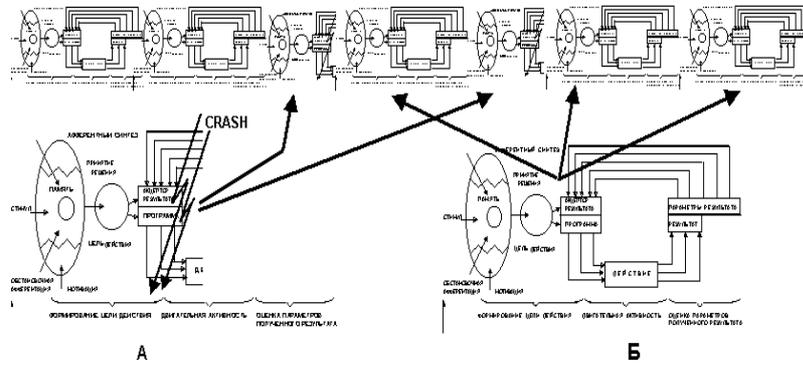


Рис.56. В реальном поведении человека и животных, наряду с «полноценными» функциональными системами (Б) очень часто присутствуют системы, находящиеся в процессе своего формирования. По набору узловых механизмов соответствующие им поведенческие акты (А) могут существенным образом отличаться от актов сформированного поведения (Б). Рассматривать такие периоды поведенческого континуума как непрерывно сменяющие друг друга изоморфные «системокванты» уже не представляется возможным.

Альтернативой принципа системного квантования поведения можно считать закон конгруэнтности функциональных систем (т.е. их подобия, потенциально сводимого к одной и той же конечной форме).

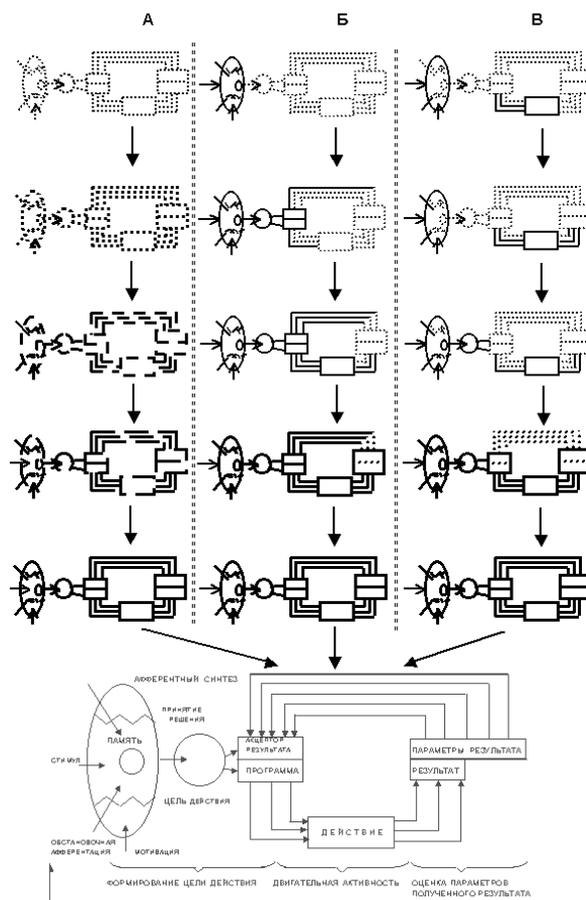


Рис.57. Возможные сценарии становления внутренней операциональной архитектуры функциональной системы поведенческого акта. Сверху вниз (в каждой из 3-х колонок) - последовательно предпринимаемые попытки достижения одного и того же результата. А – версия синхронного совершенствования всех узловых механизмов функциональной системы. Б и В – различные варианты внутрисистемной гетерохронии.

Особое значение это имеет при рассмотрении ранних стадий постнатального онтогенеза. Как известно, результаты многочисленных психологических исследований позволяют заключить, что значительные периоды двигательной активности новорожденных выходят за рамки схемы целевой (психической) формы детерминации [Запорожец А., 1960]. Это указывает на необходимость более взвешенного отношения к постановке задач экспериментальных исследований, связанных с изучением процесса классического системогенеза поведенческого акта [Шулейкина К., Хаятин С., 1989; Зарайская И., Александрова Е., Анохин К., 2006]. Пытаться оценивать динамику системных узловых механизмов там, где их на самом деле еще может и не быть, неизбежно приводит к ошибочным выводам принципиального порядка.

По нашим данным никакого опережения созревания механизмов целеполагания (механизмов афферентного синтеза и принятия решения, формирования АД и программы действия) по отношению к механизмам исполнительного действия нет. Гетерохрония результативности по отношению ко всем этим процессам как раз и свидетельствует о наличии принципиально иных способов достижения результата (вне внутренней операциональной архитектуры функциональной системы).

Глава 2. Особенности междоминантного переноса двигательного навыка

Не менее наглядно самодостаточность сформированного автоматизированного двигательного навыка, определенная его независимость от механизмов целеполагания проявляется и в других случаях.

Рассмотрим экспериментальную модель, в рамках которой автоматизированное инструментальное действие, которое изначально использовалось для достижения двух кардинально различных результатов, неожиданно утрачивает свой универсальный характер, сохраняя свою эффек-

тивность только лишь по отношению к одному типу исходного поведения [Бобровников Л., 1982].

Методика

Эксперименты проводили на кроликах (самцах, весом 2,5-3 кг), которых предварительно обучали периодически по сигналу выполнять инструментальные оборонительные действия на фоне циклического инструментального пищедобывательного поведения.

На каждом животном были проведены три серии опытов (продолжительностью 10-15 дней). В первой серии всех кроликов по описанной выше методике [Бобровников Л., 1982] обучали использовать один и тот же инструментальный акт - нажатие на педаль - для достижения двух различных результатов. Осуществляя нажатия на педаль в интервале времени между предъявлениями оборонительных сигналов, кролики могли подавать себе кормушку с порцией пищи (3 - 5 гр капусты или моркови). Нажимая на ту же самую педаль в ответ на предъявление им звукового раздражителя (800 Гц), животные либо прерывали электрокожное раздражение (ЭКР), либо вообще полностью избегали его воздействия, если инструментальный оборонительный акт выполнялся ими до начала болевого раздражения. Время от момента включения звука до начала ЭКР всегда равнялось 5 с. Оборонительные сигналы предъявляли в среднем через каждые 3 мин и, как правило, в те моменты времени, когда животные ели из кормушки. Величина ЭКР составляла 8-14 ма.

Перед началом второй серии в экспериментальной камере на расстоянии 10 см от первой педали устанавливали вторую педаль сходной конструкции (рис.58). В дальнейшем нажатие на исходную педаль (№1), как и в первой серии, обеспечивало животным достижение соответствующего приспособительного результата в оборонительном поведении. Автоматическую кормушку с едой подавали теперь только после нажатия на новую педаль (№2). Таким

образом, при переходе от первой серии экспериментов ко второй происходил процесс переучивания животных только в рамках пищедобывательного поведения.

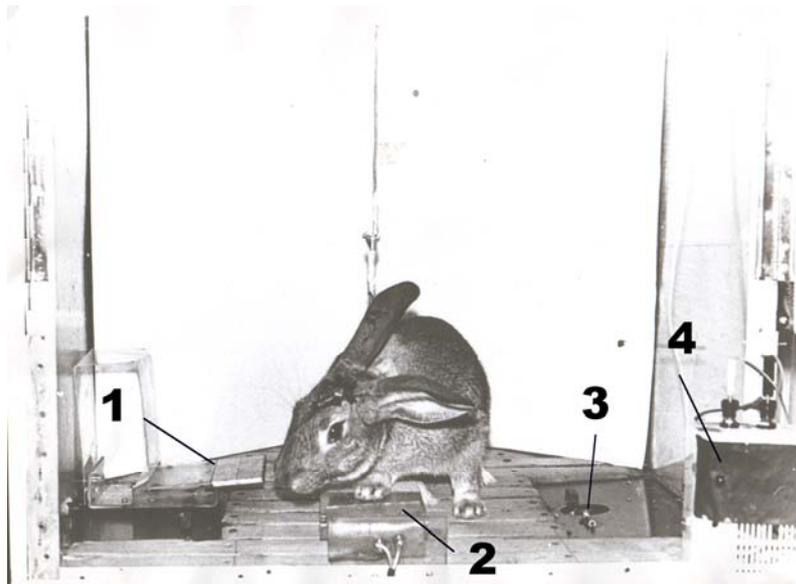


Рис.58. Экспериментальная камера для проведения поведенческих опытов по переносу навыка. 1- педаль №1, 2- педаль №2, 3- кормушка, 4- генератор звуковых (оборонительных) сигналов.

Предъявление звукового оборонительного сигнала во второй серии, как и в первой, было продолжительным и прерывалось либо в момент нажатия животным на педаль, либо с началом ЭКР. В третьей серии длительность звуковых сигналов была сокращена до 600-900 мсек, а все остальные условия проведения эксперимента сохранялись прежними (время от момента включения тона до начала ЭКР, параметры ЭКР, взаиморасположение двух педалей и кормушки и т.п.).

Магнитофон марки "Брюль и Кьер-7003" (Дания) использовали для регистрации интервала времени предъявления звукового сигнала, периода возможного болевого раздражения, моментов опускания животным морды в кормушку, нажатий на педали, актограммы перемещений кролика по экспериментальной камере. Дополнительно к этому производилась запись на видеомагнитофон.

Результаты исследования

Особенности поведения животных в первой серии экспериментов подробно рассмотрены ранее [Бобровников Л., 1982, 1988]. Отметим лишь тот факт, что по мере их обучения реципрокные соотношения между пищедобывательными и оборонительными инструментальными действиями постепенно становились менее выраженными. В конце первой серии в 10-15% случаев кролики не прекращали жевать и во время выполнения оборонительных действий, т.е. процесс жевания как определенный элемент пищедобывательного поведения осуществлялся теперь одновременно с реализацией инструментальной оборонительной деятельности животных. Кроме того, на этом этапе обучения предъявление оборонительного сигнала уже не приводило к немедленному прекращению пищедобывательной реакции. Животные 1-2,5 сек после момента включения звукового стимула еще продолжали есть из кормушки, а затем выполняли инструментальный акт избегания болевого раздражения (выключая при этом и сам звук).

В первые 4-5 дней после установки в экспериментальной камере второй педали проявлялся характерный поведенческий феномен, который уже обсуждался ранее [Асмаян Н., 1976; Руденко Л., 1980] и определялся как перенос выработанного навыка на новую приспособительную деятельность.

Необходимо отметить, что в экспериментах во второй серии переход от одной педали к двум затрагивал только сферу пищедобывательной деятельности. В оборо-

нительном поведении животные с тем же успехом могли продолжать использовать уже сформированные и автоматизированные инструментальные действия. Однако нормальное оборонительное поведение сохранялось у кроликов лишь до тех пор, пока в новых условиях не появлялись результативные пищедобывательные акты (рис.59).

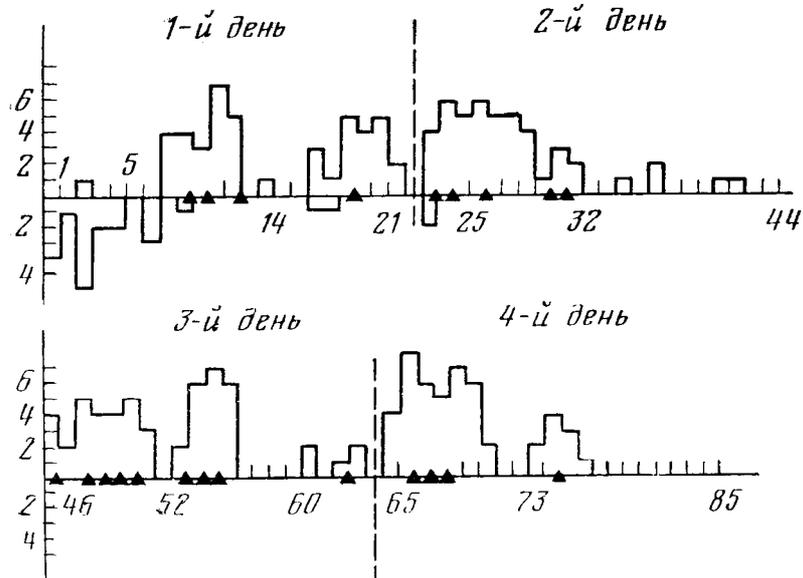


Рис.59. Нарушение инструментальных оборонительных действий животного вследствие формирования нового способа пищедобывательного поведения. По оси абсцисс – номера оборонительных актов. Треугольники – случаи появления инструментальных реакций к пищедобывательной педали №2 в ответ на звуковой оборонительный сигнал. По оси ординат – число пищедобывательных актов в интервале между соответствующими оборонительными действиями: вверх по оси – результативные акты (нажатие на педаль №2), вниз – не результативные (нажатие на педаль №1).

Начиная с этого момента, вновь сформированные инструментальные пищедобывательные действия активно использовались животными и в условиях оборонительной ситуации (рис.60, А). Другими словами, вместо того чтобы в ответ на предъявление им звукового сигнала выполнять нажатие на оборонительную педаль №1, кролики начинали нажимать на новую педаль №2 (пищедобывательную).

В дальнейшем исходная форма инструментального оборонительного поведения постепенно восстанавливалась. Нажатия на педаль №2 в оборонительных актах некоторое время еще сохранялись в виде "реакции первой секунды" (рис.60 Б), а затем и вообще полностью исключались. В итоге в ответ на подачу звукового стимула все животные выполняли инструментальный оборонительный акт только с использованием педали №1.

В третьей, заключительной серии экспериментов продолжительность предъявления звукового сигнала была сокращена до 600-900 мс, что характерным образом отразилось на поведении всех кроликов. Как и следовало ожидать, сокращение интервала времени действия звукового сигнала приводило к некоторому снижению эффективности оборонительных действий животного.

Доля актов избегания ЭКР в общем числе оборонительных актов уменьшалась в среднем с 85 до 65%, некоторая часть звуковых стимулов вообще не вызывала появления у кроликов ответных инструментальных реакций, и они возникали лишь после начала болевого раздражения.

Кроме того, наблюдались и эффективные инструментальные оборонительные акты (рис.61). Так, нажав на педаль №2, кролики подбегали к кормушке и начинали есть из нее. В это время подавался короткий звуковой сигнал, но животные некоторое время (1-2,5 с) еще продолжали есть из кормушки, а затем до начала болевого раздражения успевали выполнить инструментальный оборонительный акт. Подобная закономерность отмечалась в 15-20% случаев.

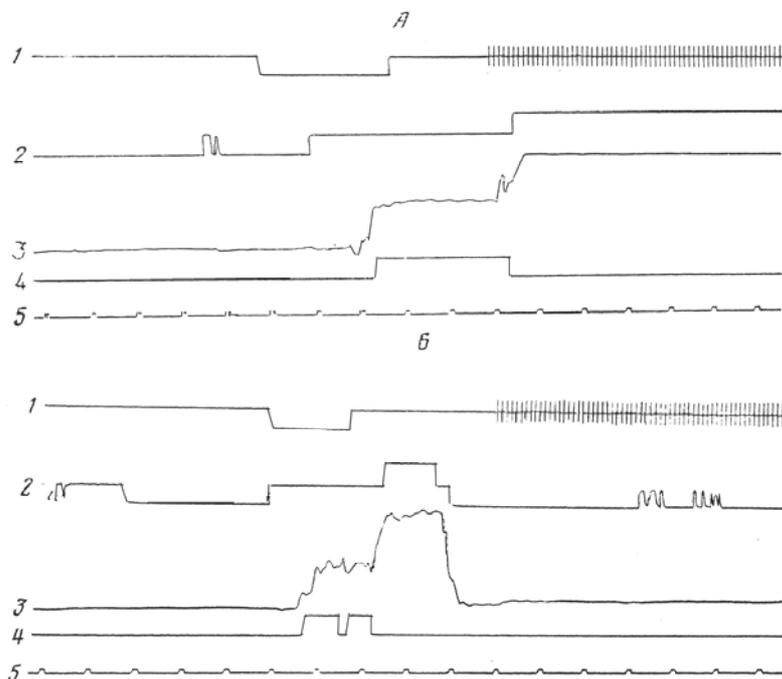


Рис.60. Использование животным вновь сформированных навыков пищедобывательного поведения в оборонительной ситуации. А- первый и Б- четвертый день после установки педали №2. 1- отметка подачи звукового сигнала (отклонение линии вниз) и возможного болевого раздражения (вертикальные линии); 2- отметки взятия животным пищи из кормушки (отклонение кривой вниз) и нажатия на оборонительную педаль (отклонение вверх); 3- актограмма перемещений кролика по камере (нижний уровень соответствует его нахождению рядом с кормушкой, верхний – у педали №1; 4- отметка нажатия на педаль №2; 5- отметка времени 1 сек.

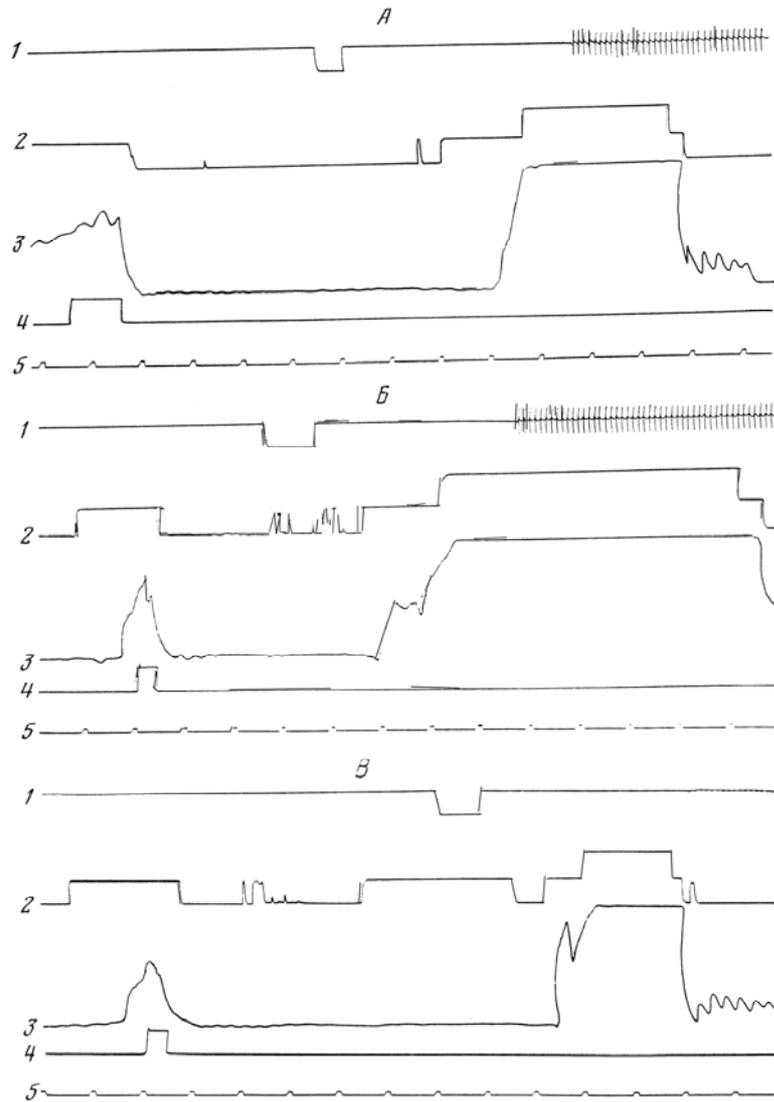


Рис.61. Примеры оборонительных актов, в которых пищедобывательное поведение не прекращалось и после подачи короткого звукового оборонительного сигнала. Обозначения – как на рис.60.

Обсуждение результатов

В первой же серии опытов мы столкнулись с тем обстоятельством, что между оборонительными и пищедобывательными действиями животных постепенно начинали складываться особые, нереципрокные формы отношений. Эти две приспособительные деятельности не просто последовательно сменяли одна другую, строго чередуясь во времени, в определенные периоды наблюдалась одновременная реализация различных их элементов.

Такие сложные соотношения между оборонительным и пищедобывательным поведением животных еще более отчетливо проявились во второй серии экспериментов. Как отмечалось, в начале серии кролики оказывались в условиях, когда исходная педаль переставала быть "универсальной". В дальнейшем животные могли продолжать использовать уже сформированные инструментальные действия лишь в оборонительном поведении. Приспособительный же эффект в рамках пищедобывательной деятельности достигался теперь только в результате нажатий на вновь установленную педаль №2.

Важно отметить, что, изменяя местоположение пищедобывательной педали, мы тем самым меняли одно из наиболее существенных условий реализации инструментальной приспособительной деятельности животных [Асмаян Н., 1976]. В результате процесс переучивания на данной стадии осуществлялся в течение достаточно продолжительного периода времени (15-30 мин). Поэтому у нас была возможность проанализировать особенности организации инструментального оборонительного поведения на различных этапах формирования нового способа пищедобывательной приспособительной деятельности.

Оказалось, что поведение животных в условиях оборонительной ситуации в значительной мере зависит от способа организации их пищедобывательной деятельности. Изменение последнего, как рассматривалось выше, закономерно приводит и к существенной перестройке оборони-

тельного поведения, что свидетельствует о наличии тесной взаимосвязи между пищедобывательной и оборонительной деятельностью, несмотря на качественное различие в их приспособительном значении для организма.

В соответствии с методическими особенностями проведения экспериментов ведущим фактором, определяющим процесс смены пищедобывательного поведения на оборонительное, был звуковой сигнал. В связи с этим с самого начала важно было выяснить, сохраняется ли сигнальная значимость звукового стимула в те моменты времени, когда реализуется пищедобывательная деятельность, а оборонительная соответственно вытормаживается?

Получить определенный ответ на возникший вопрос нам удалось в третьей серии опытов, в которой время действия звукового тона (800 Гц) было сокращено до 600-900 мс. Оказалось, что даже в тех случаях, когда короткий по своей продолжительности звуковой стимул предъявлялся только во время непрекращающейся пищедобывательной деятельности, он сохранял свою сигнальную значимость для последующего целенаправленного оборонительного поведения (рис.61).

Рассмотрение этого феномена с позиций теории функциональных систем позволяет сделать некоторые общие выводы о закономерностях организации приспособительного поведения непосредственно в период смены пищедобывательной деятельности на оборонительную. Как известно, начальный этап любой функциональной системы - стадия афферентного синтеза. Именно данный этап, необходимыми участниками которого являются обстановочная афферентация, пусковой стимул, доминирующая мотивация и аппараты памяти, оказывается решающим для всего последующего результативного приспособительного поведения животного. Следует отметить, что "основным условием афферентного синтеза является одновременная встреча всех четырех участников этой стадии функцио-

нальной системы" [Анохин П.К., 1973. С.41]. Так как пусковой стимул - один из этих участников, то решающий момент одновременной встречи может приходиться только на время его предъявления. Понятно, что во все другие моменты полный набор и одновременная обработка всех четырех необходимых компонентов осуществиться не могут.

Анализируя с этих позиций оборонительные акты третьей серии (рис.61), можно определенно сказать, что решающий момент афферентного синтеза оборонительного поведения приходился именно на интервал времени предъявления звукового стимула. Однако подача стимула во всех указанных случаях не прерывала пищедобывательного действия (животные продолжали есть из кормушки), т.е. происходило одновременное развертывание процессов афферентного синтеза оборонительного поведения и исполнительного действия функциональной системы пищедобывательного поведения.

Таким образом, можно сказать, что правило исключительности приспособительных деятельностей организма лишь в целом отражает последовательный характер развертывания в наших экспериментах оборонительных и пищедобывательных действий. В определенной части случаев имеет место сочетание элементов той и другой деятельности, несмотря на качественное различие в их приспособительном значении для организма.

Сама возможность существования такой сложной формы приспособительного поведения ставит целый ряд новых вопросов и прежде всего вопрос о том, какие факторы обуславливают объединение нескольких целостных деятельностей организма, на каких этапах поведения животного впервые реализуется возможность одновременного развертывания узловых механизмов различных функциональных систем.

Определенный интерес в этом плане представляют данные второй серии экспериментов. Как отмечалось, процесс формирования нового пищедобывательного действия

сопровождался настойчивыми попытками животных использовать вновь приобретенный навык и в условиях оборонительной ситуации.

Сходные закономерности установлены при изучении других приспособительных деятельности организма. Так, в работе Асмаяна Н. [1976] подчеркивалось, что **"при выработке инструментальных условных реакций любой навык может приобрести помимо конкретной обобщенную положительную биологическую значимость как средство добывания"**. Животное, обучаясь некоторому новому способу удовлетворения вполне определенной внутренней потребности, на самом деле, вероятно, учится более широкому классу действий, направленных на удовлетворение целого комплекса различных биологических потребностей. Это означает, что предпосылки сочетания различных по своей направленности форм поведения закладываются еще на стадии формирования всякого нового приспособительного действия.

Однако в контексте обсуждаемых вопросов главное даже не в этом. Во всех рассмотренных выше случаях отчетливо проявлялся феномен выраженной самостоятельности выработанного и закрепленного двигательного навыка по отношению к таким узловым механизмам формирования функциональной системы, которые до сих пор еще продолжают рассматриваться в качестве императивных факторов развертывания любого исполнительного действия. Прежде всего, имеется в виду механизм доминирующей мотивации и формирующейся на ее основе цели поведения.

На самом деле, в условиях приближенных к естественным, сами эти процессы, как выяснилось, зачастую оказываются в подчиненном положении по отношению к набору двигательных навыков, имеющихся в поведенческом репертуаре на данный момент времени. Принятие этого заключения имеет принципиально важное значение.

На первый взгляд, может показаться, что содержание двух последних глав является избыточным в рассмотрении основного обсуждаемого в них вопроса – вопроса об уровне независимости «исполнительного действия» в отношении других узловых механизмов функциональной системы. В определенной мере это действительно так. Однако, помимо решения конкретной экспериментальной задачи, здесь преследовалась и иная цель. А именно, оценить потенциал методических возможностей проведения всестороннего анализа внутренней операциональной архитектуры функциональных систем, используя для этого данные поведенческих опытов. Значение этого станет понятно из дальнейшего изложения.

Заключение

Представленные выше четыре раздела монографии составляют лишь первую («вводную») часть издания, которое запланировано на 2008 год под общим названием «Основы квантовой синергетики». Предполагается, что вторая часть выйдет в конце этого года. Посвящена она будет рассмотрению двумерных моделей генераторов функциональных систем и связанной с их работой проблемой интериоризации двигательной активности как основы возникновения психической формы опережающего отражения действительности.

Цель же, которая ставилась на первом этапе – попытаться определить тот минимальный ряд основных положений синергетического подхода, применение которых к рассмотрению процессов самоорганизации функциональных систем позволяет преодолеть известные внутренние противоречия, присущие теории П.К.Анохина. Прежде всего, имеется в виду временной парадокс, содержащийся в положении о результате действия как императивном системообразующем факторе, а также полная неопределенность субстрантной основы аппарата АД и невозможность про-

граммной формы детерминации целенаправленной поведенческой активности.

На наш взгляд, традиционная «кибернетическая» трактовка основных положений общей теории функциональных систем на сегодняшний день полностью себя исчерпала. Определенный намек на признание этого факта чувствуется и в последних работах Петра Кузьмича Анохина [1973, 1974]. Более того, в них можно найти достаточно конкретные указания на то, в каких именно направлениях следует искать выход из сложившейся ситуации.

Применительно к нейронной активности – это перенос основного акцента исследований с анализа мембранных процессов на изучение явления метаболической межклеточной кооперации. Что же касается общесистемных закономерностей, то речь идет о перспективе синергетической интерпретации явления функциональной системы, предполагающей возможность существования у отдельных ее элементов способности к самопроизвольному объединению и согласованному функционированию для достижения общего результата. Предполагается, что для реализации этого гипотетического качества не требуется никаких подготовительных «мероприятий», связанных с формированием программы действия, детерминации модели будущего результата и т.п.

В этом состоит принципиальное отличие синергетики от любых других теорий, пытающихся объяснить закономерности организации подобных систем.

Прямым следствием развиваемых представлений является вывод о том, что элементы функциональной системы имеют возможность точно позиционировать свое нахождение в ее составе, не обладая способностью к интегративной деятельности, связанной с получением и обработкой огромных массивов информации, непрерывно поступающий от множества других элементов. Идентификация их принадлежности системе, как выяснилось, может происходить в микроинтервалах времени на основе оценки

«уровня аномальности» своего индивидуального «отклика», возникающего на свой же стандартный квант действия.

В рамках такого подхода, в качестве источника синергетической формы организации, ее генератора рассматриваются не центральные процессы, а определенные события, происходящие на уровне исполнительного звена системы.

Конечно, это не означает, что синергетический подход вообще отрицает факт наличия надкомпонентных переменных, регулирующих данный процесс, таких как, афферентный синтез, формирование доминирующей мотивации и цели предстоящего действия. Просто все эти факторы рассматривается здесь не как причина возникновения кооперативной деятельности элементов системы, а, по сути дела, как ее следствие.

Кстати говоря, такую расстановку акцентов вряд ли можно назвать оригинальной. По сути дела, речь здесь идет о повторении того общего вывода, который был сделан еще Иваном Михайловичем Сеченовым в конце XIX века при рассмотрении проблемы соотношения физиологических и психических явлений.

«Все внешние проявления мозговой деятельности, - писал он, - действительно могут быть сведены на мышечное движение. Вопрос через это крайне упрощается. В самом деле, миллиарды разнообразных, не имеющих, по видимому, никакой родственной связи явлений сводятся на деятельность нескольких десятков мышц (не нужно забывать, что большинство последних органов представляет пары как по устройству, так и по действию; следовательно, достаточно знать действие одной мышцы, чтобы известна была деятельность ее пары). Кроме того, читателю становится разом понятно, что все без исключения качества внешних проявлений мозговой деятельности, которые мы характеризуем, например, словами: одушевленность, страстность, насмешка, печаль, радость и пр., суть не что иное, как результаты большего или меньшего укорочения какой-

нибудь группы мышц – акта, как всем известно, чисто механического. С этим не может не согласиться даже самый заклятый спиритуалист» [Сеченов И.М. Рефлексы головного мозга. Изд-во АН СССР, 1961, С.5].

Литература

Александров И.О. Изменение активности корковых нейронов, соответствующее обнаружению порогового сигнала. В сб.: Системный подход к психофизиологической проблеме. М.: Наука. 1982. С.188-192.

Александров Ю.И. Постоянство состава активирующихся нейронов при изменениях параметров целенаправленного движения - Журн. высш. нервн. деят. 1982. Т.32. №2. С.333-336.

Александров Ю.И. Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении. М.: Наука. 1989. 205 с.

Александров Ю.И. (ред.) Психофизиология. Учебник для вузов. Изд-во «Питер». 2001. 491 с.

Александров Ю.И., Гринченко Ю.В. Изменение рецептивных полей центральных нейронов в поведении: иерархический анализ - Нейроны в поведении. Ред.В.Б.Швырков. 1986. М.: Наука. С.107-119.

Александров Ю.И., Гринченко Ю.В., Мац В.Н., Лаукка С., Корпусова А.В. Участие нейронов моторной коры кролика в обеспечении инструментального поведения до и после хронической алкоголизации: сравнение с лимбической корой - Журнал высш. нервн. деят. 2002. т.52. №1. С.85-96.

Анохин П.К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина 1968. 499 с.

Анохин П.К. Теория функциональной системы. - Успехи физиол. наук. 1970. Т.1. №1. С.19-54.

Анохин П.К. Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем. М.: Наука. 1971.

Анохин П.К. Системный анализ условного рефлекса - Журн. высш. нервн. деят. 1973. Т.23. N 2. С.246.

Анохин П.К. Системный анализ интегративной деятельности нейрона - Успехи физиологических наук. 1974. Т.5. № 2. с.5 - 92.

Анохин П.К. Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Медицина. 1975.

Анохин П.К. Философские аспекты теории функциональной системы. М.: Наука. 1978. 399 с.

Асмаян Н.В. Анализ инструментального двигательного акта – Журн. Высш. Нервн. деят., 1976. т.26. №5. с.915.

Белый В.П., Шерстнев В.В. Изготовление многоканальных стеклянных микроэлектродов - Журн. высш. нервн. деят., 1973. Т.23. №6. С.1321-1322.

Бернс Б. Неопределенность в нервной системе. М.: Мир. 1969. 251с.

Бернштейн Н.А. Проблема взаимоотношений координации и локализации - Архив биол. наук. Т.38. №1. 1935. С.1.

Бернштейн Н.А. О построении движений. Медгиз. 1947. 255 с.

Бернштейн Н.А. Физиология движений и активность. М.: Наука. 1990. 491 с.

Бобровников Л.В. Динамика формирования двух типов инструментального поведения у кроликов - Журн. высш. нервн. деят. 1982. Т.32. №1. С.25-31.

Бобровников Л.В. Импульсная активность корковых нейронов в двух разнородных типах инструментального поведения кроликов - Журн. высш. нервн. деят. 1982. Т.32. №2 С.340 - 343.

Бобровников Л.В. Об особенностях реализации оборонительных и пищедобывательных инструментальных реакций в условиях конкурентных соотношений - Журнал высш. нервн. деят., 1982. Т.32. №6. С.1077-1083.

Бобровников Л.В. Устройство для дискретного анализа импульсной активности нейронов в условиях свободного поведения животных.- Журнал высш. нервн. деят., 1983. Т.33. №6. С.1167-1169.

Бобровников Л.В., Чан Куанг Тин. Динамика ритма сердечных сокращений во время реализации пищедобывательных и оборонительных инструментальных действий.-

Мат. Междунар. конф. Развитие общей теории функциональных систем. Москва. 1986. С.9.

Бобровников Л.В. Исследование корковых нейронов методом микроионофореза, управляемого нейронной активностью - Журн. высш. нервн. деят. 1986. Т.36. №5. С.975-977.

Бобровников Л.В. Разрядная активность нейрона как фактор реорганизации его нейромедиаторного притока - Мат. Международной конференции "Системные механизмы подкрепления". Москва. 1986. С.7-9.

Бобровников Л.В. Нейрофизиологические аспекты взаимодействия функциональных систем пицедобывательного и оборонительного поведения - В сб.: Нейроны в поведении. Системные аспекты. (Ред. В.Б.Швырков). М.: Наука. 1986. С.180-194.

Бобровников Л.В. Формирование поведенческого акта: проблема внутрисистемной гетерохронии - Журн. высш. нервн. деят., 1988. Т.38. №1. С.30-39.

Бобровников Л.В. Вероятностно-статистические критерии оценки поведенческой специализации нервных клеток - Психологический журнал, 1989. Т.10. №2. С.90-98.

Бобровников Л.В. Особенности поведенческой специализации стабильно- и нестабильно-активных нервных клеток - Журн. высш. нервн. деят., 1996. Т.46. №4. С.745-753.

Бобровников Л.В. Репарационная активность и нейрогенез.- Журн. высш. нервн. деят., 1996, Т.46. №5. С.961-964.

Бобровников Л.В. "Подпороговые" нейромедиаторные процессы и их роль в реализации механизмов интегративной деятельности нейрона - Вестник новых мед. технологий. 1998. Т.5. №1. С.42-45.

Бобровников Л.В. Инструментальные формы нейрохимического взаимодействия. Шуя. Изд-во "Весть". 2000. 60 с.

Бобровников Л.В. Явление положительного биохимического подкрепления в функционировании сложных нейронных систем - Вестник РАЕН. 2003. №2. С.48-52.

Бобровников Л.В. Механизмы мотивационной детерминации нейронной активности в поведении - Психологический журнал РАН. 2003. Т.24. №4 С. 98-111.

Бобровников Л.В. Явление биохимической оперантной детерминации активности нейронов головного мозга человека и животных (Диплом на научное открытие №195). Приоритет: 28 октября 1985 г.

Бобровников Л.В. Молекулярно-биологические и физиологические основы нейросинергизма. М.: 2005. 242 с.

(<http://leonid-bobrovnikov.narod.ru/Kniga2006.pdf>)

Боксер О.Я. Системокванты физиологических и психологических процессов: в чем их принципиальное отличие от “физических” квантов? - В сб.: Актуальные вопросы психофизиологии и психологии. Шуя. 1998. С.13-16.

Боксер О.Я. Психофизиологические исследования функциональных биотехнических систем с биологической обратной связью - Успехи физиол. наук. 1994.

Боксер О.Я. Биотехническая система усиления и тренировки акцептора результата действия. В кн.: Моделирование функциональных систем. М. 2000. С.169 - 198.

Вентцель Е.С. Теория вероятностей. М.: Наука, 1969. 476 с.

Гидиков А. Микро структура произвольных движений человека. Изд-во Болгарской АН. 1970. 195 с.

Гленсдорф П., Пригожин И. Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций. М.: Мир. 1973. 280 с.

Гонсалес Б., Сабинье А., Белый В.П. Поведение в форме ударов лапами у кроликов в зависимости от силы электрического раздражения гипоталамических структур мозга – Журн. высш. нервн. деят., 1984. Т.34. №1. с.62.

Горкин А.Г. Зависимость специализации нейронов от способа выполнения пищедобывательного поведения. В

сб.: Нейроны в поведении. Системные аспекты. 1986. М. Наука. С.270-278.

Шевченко Д.Г. Стабильность поведенческой специализации нейронов. - Журн. высш. нервн. деят. 1990. Т.40. №2. С.291-300.

Горкин А.Г., Гринченко Ю.В. Вовлечение нейронов зрительной коры в функциональную систему последовательного поведения. В сб.: Системный подход к психофизиологической проблеме. М.: Наука. 1982. С.168-178.

Гринченко Ю.В., Швырков В.Б. Простой микроманипулятор для исследования нейронной активности у кроликов в свободном поведении - Журн. высш. нервн. деят. 1974. Т.24. №4. С.870.

Гринченко Ю.В., Швырков В.Б., Рейман К. Организация активности нейронов гиппокампа в пищедобывательном поведении. Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М., 1979. С.84-91.

Драбкина Т.М., Матюшкин Д.П., Романовский Д.Ю. О модулирующем действии некоторых факторов мышечного происхождения на функцию моторного нервного окончания - Российский физиологический журнал им. И.М.Сеченова. 1999. №1. С.149-158.

Журавлев Б.В. Системный анализ активности нейронов мозга при пищедобывательном поведении животных. - В сб.: Нейроны в поведении. Системные аспекты. М.: Наука. 1986. С.170-179.

Журавлев Б.В., Умрюхин Е.А. Функциональные системы как основа деятельности нейронов мозга и построения кибернетических моделей. В сб.: Системные механизмы поведения. М. 1993. С.136-148.

Запорожец А.В. Развитие произвольных движений. Изд-во АПН РСФСР Москва. 1960. 428 с.

Зарайская И.Ю., Александрова Е.А., Анохин К.В. Системные гетерохронии в созревании поддержания позы в раннем постнатальном периоде у мышей. В сб.: Системные механизмы поведения. Т.13. М. 2006. С.21-38.

Котляр Б.И., Мясников А.А., Медведовский Б.В. Динамика реактивности корковых нейронов к повторяющейся электрофоретической аппликации ацетилхолина.- Журн. высш. нервн. деят. 1986. Т.36. №4. С.736-743.

Кемпбелл Э., Саммерс Лаче К. Стратегический синергизм. Изд-во «Питер». 2004. 415 с.

Лурия А.Р. Основы нейропсихологии. Изд-во МГУ. 1973. 374 с.

Матюшкин Д.П. О функциональных обратных связях в синапсе (факты и гипотезы). Л.: ЛГУ 1975 (это полный повтор УФН 1977)

Матюшкин Д.П. Реакции нервных элементов на накопление K^+ в среде и функциональная калийная обратная связь в синапсе - Физиол. журн. СССР 1976. Т.62. №12. С.1834-1841.

Матюшкин Д.П. Обратные связи в синапсе. Л.: Наука. 1989.

Матюшкин Д.П. О влиянии постсинаптических факторов на пресинаптические нервные окончания - УФН 1977 Т.8. №3 С.28-47.

Матюшкин Д.П., Шабунова И.А., Шароварова И.М. О существовании калийной функциональной обратной связи в нервно-мышечном синапсе - ДАН СССР. 1975. Т.224. №6. С.1464-1467.

Матюшкин Д.П. и др. Антидромное действие K^+ в синапсах, усиливающее их ортодромное действие - Физиологический журнал им. И.М.Сеченова. 1995. №8.

Павлов И.П. Полное собрание трудов. 1949. М-Л. Изд-во АН СССР Т.4. С.241.

Пашина А.Х. Нейрофизиологическое изучение исполнительных механизмов поведения. В сб.: Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: Наука 1979. С. 146-169.

Пашина А.Х., Швырков В.Б. О сокращении времени реакции при обучении. В кн.: Теория функциональных систем в физиологии и психологии М.: Наука. 1978. С.347-357.

Пивоваров А.С. Активаторы G-белков повышают пластичность холинорецепторов нейронов виноградной улитки - Журн. высш. нервн. деят. 1994. №6. С.1070-1076.

Пивоваров А.С., Котляр Б.И. Регуляция кальцием кратковременной пластичности холинорецепторов нейронов ППаЗ и ЛПаЗ виноградной улитки - Журн. высш. нервн. деят. 1990. №1. С.135.

Пивоваров А.С., Дроздова Е.И. Генерализованные и локальные изменения холиночувствительности нейронов виноградной улитки после однократного или тетанического локального подведения к ним ацетилхолинхлорида - Журн. высш. нервн. деят., 1997. Т.47. №4. С.715 - 725.

Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса. М.: Прогресс. 1986. 431 с.

Пригожин И., Стенгерс И. Время, хаос, квант. М.: 1994. Изд-во «Прогресс». 266 с.

Рычкова Г.Н. Динамика формирования аппарата прогнозирования в целенаправленном поведении - Успехи физиол. наук. 1981. Т.12. №4. С.99.

Руденко Л.П. Взаимодействие инструментальных навыков в сфере инструментальной разнородной условно-рефлекторной деятельности – Журнал высш. нервн. деят., 1980. т.30. №4. с.679.

Серавин Л.Н. Обладают ли одноклеточные животные способностью к научению? В сб.: Движение и поведение одноклеточных животных. Л.: Наука. 1978. С.62-75.

Сеченов И.М. Рефлексы головного мозга. Изд-во АН СССР. 1961. С.5

Снедекор Д.У. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М.: Мир. 1961. 318 с.

Соколов Е.Н. Привыкание гигантского нейрона моллюска к электрическим внутриклеточным раздражениям - Нейронные механизмы обучения. М.: МГУ. 1970. С.92.

Судаков К.В. Биологические мотивации. 1971. М.: Медицина.

Судаков К.В. Системное квантование поведения – Успехи физиол. наук. 1983. Т.14. №1. С.3-26.

Судаков К.В. Общая теория функциональных систем. М.: Медицина. 1984. 222 с.

Судаков К.В. Нейрональные механизмы организации системного «кванта» поведения. В сб.: Нейроны в поведении. Системные аспекты. М.: Наука. 1986. С.58-73.

Судаков К.В. Нормальная физиология. Учебник для студентов медицинских вузов. 2006 С.642.

Уолтер Г. Живой мозг. М.: Мир. 1976. С.15.

Фадеев Ю.А. Импульсная активность корковых нейронов при формировании и осуществлении целенаправленного поведения - Успехи физиол. наук. 1980. Т.11. №3. С.12-46.

Фадеев Ю.А. Нейроны коры большого мозга в системной организации поведения. М.: Медицина. 1988. 174с.

Фадеев Ю.А., Бобровников Л.В., Волков В.Ф., Швыркова Н.А. Изучение деятельности отдельных нейронов коры мозга в свободном поведении животных на основе теории функциональных систем.- Вестник Академии медицинских наук СССР. 1982. №2. С.42-47.

Хакен Г. Синергетика. М.: Мир.1980.403 с.

Хакен Г. Информация и самоорганизация. М.: Мир.1991.

Хакен Г., Хакен-Крелль М. Тайны восприятия. М.: Институт компьютерных исследований. 2002. 272 с.

Хаютин С.Н. Характеристика активности одиночных нейронов зрительной коры в условиях выраженной пищевой мотивации - Журн. высш. нервн. деят. 1972. Т.22. №6. С.1248-1259.

Уолтер Г. Живой мозг. М.: Мир. 1976. 300 с.

Швырков В.Б. Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М.: Наука. 1978. 240 с.

Швырков В.Б. Целевая специализация центральных нейронов в процессе обучения. В сб.: Интегративная дея-

тельность нейрона. Мат. V Всесоюзн. семинара по развитию общей теории функциональных систем. М. 1979. С.146.

Швырков В.Б. О системных основах психофизиологии. В сб.: Системный подход к психофизиологической проблеме. М.: Наука. 1982. С.10-23.

Швырков В.Б. Психофизиологическое изучение структуры субъективного отражения - Психологич. журн. 1985. Т.6. №3. С.29.

Швырков В.Б. Изучение активности нейронов как метод психофизиологического исследования поведения. В сб.: Нейроны в поведении. Системные аспекты. М.: Наука. 1986. С. 6-25.

Швырков В.Б. Введение в объективную психологию. Нейрональные основы психики. М.: Ин-т Психологии. 1995.

Швыркова Н.А., Бобровников Л.В. Активность нейронов центральных структур в функциональной системе пищедобывательного поведения при изменении обстановки. В сб.: Интегративная деятельность нейрона. Мат. V Всесоюзн. семинара по развитию общей теории функциональных систем. М. 1979. С.113-115.

Швыркова Н.А., Филипович Д., Лажетич Б. Опережающее отражение изменяющейся Среды в активности центральных нейронов - Вестник АМН СССР. 1985. №2. С.16

Шевченко Д.Г., Александров Ю.И. Сопоставление интеграций условного и безусловного поведенческих актов по показателям реакций нейронов коры и ретикулярной формации. В сб.: Теория функциональных систем в физиологии и психологии. М. Наука. 1978. С.251-263.

Шевченко Д.Г., Александров Ю.И., Гаврилов В.В., Горкин А.Г., Гринченко Ю.В. Сопоставление активности нейронов различных областей коры в поведении. В сб.: Нейроны в поведении. Системные аспекты. М.: Наука. 1986. С. 25-35.

Шулейкина К.В., Хаютин С.Н. Развитие теории системогенеза на современном этапе. Журн. высш. нервн. деят. 1989. Т.39. №1. С.3.

Шумилина А.И., Рычкова Г.Н. Экспериментальный анализ мультипликации позднего колебания вызванного потенциала - Успехи физиол. Наук. 1978. Т.9. №1. С.42-80.

Basmajian J.V., Stecko G. A new bipolar electrode for electromyography - J. Appl.Physiol. 1962. v.17. P.849-851.

Belluzzi J.D., Kossuth S.R., Lam D., Derakhshanfar F., Shin A., Stein L. Cocaine self-administration patterns: duplication by combination of dopamine D1 and D2 agonists.- Society for Neuroscience Abstracts. 1993. №19. P.1862.

Bobrovnikov L.V. Formation of the behavioral act: problem of intrasystemic heterochronia - Neurosci. Behav. Physiol. 1988. V.18. №6. P. 453-461.

Bobrovnikov L.V. Microiontophoretic application of L-glutamate as a factor of operant conditioning of neuron firing pattern.- Systems Research in Physiology. 1991. v.4. P.219-228. Gordon and Breach Science Publishers. New York.

Bobrovnikov L.V. Device for the investigation of metabolic processes of the nerve cell in the period of the generation of the action potential.- Neurosci. Behav. Physiol. 1992. V.22, №4, P.284-286.

Black S.L., Vanderwolf C.H. Thumping behavior in the rabbit/ - Physiol. Behav. 1969. V.4. №4. P.445.

Burns B.D. The uncertain nervous system. 1968. London. Ed.: E.Arnold. 263 p.

Chance Laurel P. Thorndike's puzzle boxes and the origins of the experimental analysis of behavior. – Journal of the experimental analysis of behavior. 1999. V.72. №3. P.433-440.

Donahoe J.W. Edward L.Torndike: The Selectionist Connectionist. – Journal of the experimental analysis of behavior. 1999. V.72. №3. P.451-454.

Donahoe J.W. Edward L.Torndike: The Selectionist Connectionist - J. Exp. Analysis of Behavior. 1999. V.72. №3. P.451-454.

Fatt P., Katz B. Spontaneous subthreshold activity at motor nerve endings - J.Physiol. - 1952.- №1. P.109.

Fetz E.E. Biofeedback and differential conditioning of response patterns in the skeletal motor system.- Biofeedback and behavior. 1977. P.413-425.

Fetz E.E., Baker M.A. Operantly conditioned patterns of precentral unit activity and correlated responses in adjacent cells and contralateral muscles.- J. of Neurophysiol. 1973. V.36. №2. P.179-204.

Fetz E.E., Finicchio D.V. Operant conditioning of specific patterns of neural and muscular activity. In.: Brain unit activity during behavior. Springfield. Illinois. USA. 1973. P.301.

Haken H. Phys. Lett., V.46 A. №193. (1973).

Hubel D.H., Wiesel T.N. Receptive fields of single neurons in the cats striate cortex - J. Physiol. 1959. v.148. P.574.

Kleist K. Gehirnpathologie. Leipzig. Barth. 1934.

Lashley K.S. Studies of cerebral function in learning. The retention of motor habits after destruction of the so called motor area in primates - Arch. Neurol. Psychiat., Chicago. 1924. V.12. P.249.

Lashley K.S. Brain Mechanisms and Intelligence. Constable Dover. New York. 1963.

McCulloch W.S., Pitts W.A. A logical calculus of the ideas immanent in nervous activity. - Bull. Math. Biophysics. 1943. v.5. P.115.

Monnier M., Gangloff H. Rabbit brain research atlas for stereotaxic brain research on the rabbit. In.: Rabbit brain research. Amsterdam: Elsevier. 1961. V.1. P.76.

Moore B.R. The role of directed Pavlovian reactions in simple instrumental learning in the pigeon. In.: Constraints on learning, Hinde R.A. Stevenson-Hinde J. (eds.) London, Academic Press. 1973.

Mountcastle W.E. Some neural mechanisms for directed attention. - In.: Cerebral correlates of conscious experience. Amsterdam etc.: North-Holland Publ. Co. 1978. P.37-52.

Mountcastle W.E., Lynch J., Georgopoulos A. Posterior parietal association cortex of the monkey: command function for

operations within extrapersonal space. - J.Neurophysiol., 1975. v.38. №4. P.871-908.

Navin J.A. Analyzing Thorndike s Low of Effect: the question of stimulus-response bonds. – Journal of the experimental analysis of behavior. 1999. V.72. №3. P.447-450.

Perrett D.I., Rolls E.T. A technique for microiontophoretic study of single neurones in the behaving monkey - J. Neurosci. Methods. 1985. V.12. P.289.

Perrett D.I. et al. Monitoring social signals arising from the face: studies of brain cells and behaviour. - 8-th world congress of IOP. Tampere. 1996. P.201.

Rossetto M.A., Vandercar D.H. Lightweight FET circuit for differential or single-ended recording in freely moving animalsю - Physiol. Behav. 1972. V.9. P.105-106.

Sawin P.B., Curran R.N. Genetic and physiological background of reproduction in the rabbit. – J. Exptl. Zool. 1952. V.120. №2. P.165.

Self D.W., Stein L. (1992) The D1 agonists SKF 82958 and SKF 77434 are self-administered by rats. Brain Research. v.582. P.349-352.

Self D.W., Stein L. (1992). Receptor subtypes in opioid and stimulant reward. Pharmacology and Toxicology, 70(1), 87-94.

Skinner B.F. The behavior of organisms. 1938. New York, Appleton-Century-Crofts.

Skinner B.F. Science and human behavior.- Free Press. New York. 1953.

Stein L. In vitro reinforcement of hippocampal bursting: Possible cellular and molecular mechanism of drug reward. Reg. Peptides. 1994. v.54 P.285-286.

Stein L. Biological substrates of operant conditioning and the operant-respondent distinction J. Exp. Anal. Behav. 1997. v. 67. P.246-253.

Stein L. Biological substrates of operant conditioning and the operant-respondent distinction - J. Exp. Anal. Behav. 1997. v. 67. P.246-253.

Stein L., Belluzzi J.D. Cellular investigations of behavioral reinforcement. // Neuroscience and Biobehavioral Reviews. V.13. P.69-80.

Stein L., Belluzzi J.D. Reward transmitters and drugs of abuse. In: J.Engel and L.Oreland (Eds.), Brain reward systems and abuse 1987. (pp.19-33) New York: Raven Press.

Stein L., Belluzzi J.D. Operant conditioning of individual neurons. In: M.L. Commons, R.M.Church, J.R.Stellar, A.R.Wagner (Eds.). Quantitative analyses of behavior. V.7. Biological determinants of reinforcement and memory 1988. (pp. 249-264). Hillsdale, NJ: Erlbaum.

Stein L. and Belluzzi, J.D. Cellular investigations of behavioral reinforcement. Neuroscience & Biobehavioral Reviews 1989. v.13. P.69-80.

Stein L., Xue B.G., Belluzzi J.D. A cellular analogue of operant conditioning - Journal of the Experimental Analysis of Behavior. 1993. №60. P.41-53.

Stein L., Xue B.G., Belluzzi J.D. In vitro reinforcement of hippocampal bursting: a search for Skinner's atoms of behavior.- Journal of the experimental analysis of behavior. 1994. №61. P.155-168.

Torndike E.L. Animal intelligence, New York, 1911. Macmillan.

Xue B.G., Belluzzi J.D., Stein L. In vitro reinforcement of hippocampal bursting activity by the cannabinoid receptor agonist CP-55, 940 - Brain Research. 1993. V.626. P.272-277.

Watanabe M. Prefrontal unit activity during delayed conditional discriminations in the monkey - Brain Res. 1981. V.225. N1. P.51.

Woolsey C.N., Marshall W.H., Bard P. Representation of cutaneous tactile sensibility in the cerebral cortex of the monkey as indicated by evoked potentials – Johns Hopk. Hosp. Bull. 1942. V.70. P.399-441.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение..... 5

РАЗДЕЛ I.

НЕЙРОН КАК ЭЛЕМЕНТ ФУНКЦИОНАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ

**Глава 1. Явление поведенческой специализации нерв-
ных клеток 11**
 Методика 11
 Результаты исследования 18
 Обсуждение результатов 21

**Глава 2. Особенности системной специализации ней-
ронов 24**
 Критерий системоспецифичности 24
 Вариативность как аргумент функции системной
 специализации 34
 Методика..... 34
 Результаты исследования..... 36
 Обсуждение результатов..... 41

**Глава 3. Особенности функциональной взаимосвязи
нейронов головного мозга 47**
 Проведенческие теории межнейронного взаимо-
 действия 50
 Системно-селекционная альтернатива 57
 Явление взаимного совместного действия 60

РАЗДЕЛ II.

МОДЕЛЬ НЕРАВНОВЕСНОЙ СИСТЕМЫ, ДОПУСКАЮ- ЩЕЙ ТОЧНОЕ МАТЕМАТИЧЕСКОЕ ИССЛЕДОВАНИЕ ПРОЦЕССА ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

**Глава 1. Флуктуации в состоянии динамического
равновесия 67**

| | |
|--|-----------|
| Равновесное состояние | 67 |
| Редко возникающие большие флуктуации равновесного состояния | 71 |
| Глава 2. Поведение системы в случае градуального нарастания частоты импульсации блока генераторов. | 74 |
| Глава 3. Особенности работы устройства в параметрическом режиме (явление синергетического резонанса) | 81 |
| Глава 4. Поведение системы в ситуации затруднения достижения результата..... | 89 |
| Заключение | 96 |

РАЗДЕЛ III

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОТОТИПЫ ГЕНЕРАТОРА ФУНКЦИОНАЛЬНЫХ СИСТЕМ

| | |
|--|------------|
| Введение | 98 |
| Глава I. Микроструктура двигательной активности ... | 101 |
| Глава 2. Совсем немного о мышечном сокращении, двигательных единицах и их рецепторном аппарате | 105 |
| Глава 3. Анализ активности мотонейронов на основе методики биоуправляемого микроионофореза..... | 111 |
| Методика..... | 112 |
| Результаты исследования и их обсуждение... | 117 |
| Заключение..... | 123 |

РАЗДЕЛ IV
САМООРГАНИЗАЦИЯ ВНУТРЕННЕЙ
ОПЕРАЦИОНАЛЬНОЙ АРХИТЕКТониКИ СИСТЕМЫ

| | |
|--|------------|
| Введение..... | 125 |
| Глава 1. Закономерности процесса целевой переориен- тации автоматизированных действий | 127 |
| Методика..... | 127 |
| Результаты исследования..... | 129 |
| Обсуждение результатов..... | 143 |
| Заключение..... | 147 |
| Глава 2. Особенности междоминантного переноса дви- гательного навыка | 154 |
| Методика..... | 155 |
| Результаты исследования..... | 157 |
| Обсуждение результатов | 162 |
| ЗАКЛЮЧЕНИЕ..... | 166 |
| ЛИТЕРАТУРА | 170 |
| ОГЛАВЛЕНИЕ..... | 183 |