

12.
-465

1941 от 24.12.85
№ 362407. К-9.

ИНСТИТУТ ПСИХОЛОГИИ АН СССР

641
12

На правах рукописи

АЛЕКСАНДРОВ Дршй Иосифович

УДК 612.821.6

**ПСИХОФИЗИОЛОГИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ АКТИВНОСТИ ЦЕНТРАЛЬНЫХ
И ПЕРИФЕРИЧЕСКИХ НЕЙРОНОВ В ПОВЕДЕНИИ**

19.00.02 - психофизиология

**А в т о р е ф е р а т
диссертации на соискание ученой степени
доктора психологических наук**

Москва - 1986

Работа выполнена в Институте психологии АН СССР

Официальные оппоненты: доктор психологических наук
Н. И. Чуприкова
доктор биологических наук
Ф. А. Ата-Мурадова
доктор медицинских наук
Ю. А. Фадеев

Ведущая организация: Институт высшей нервной деятельности
и нейрофизиологии АН СССР

Защита состоится " _____ 198__ г. на заседании спе-
циализированного совета Д.053.05.61 в Московском государствен-
ном университете им. М.В.Ломоносова по адресу: Москва, Проспект
Маркса, 18, корп. 5, факультет психологии МГУ.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке факультета
психологии МГУ

Автореферат разослан " _____ 198__ г.

Ученый секретарь
Специализированного совета
доктор психологических наук Г. Г. Архелов

ОКР

НАУЧНО-МЕДИЦИНСКАЯ
БИБЛИОТЕКА
М. УНИВЕРСИТЕТ
89-1512-3

612
A-725

АКТУАЛЬНОСТЬ ИССЛЕДОВАНИЯ . Ключевое значение для понимания нейрофизиологических основ поведения имеет развитие представлений о соотношении функций организма и морфологии мозга.

Концепции о роли отдельных областей мозга в реализации различных функций формировались, как правило, в рамках локализационистских представлений (см. Анохин, 1940, 1975; Лурья, 1973; Rise , Hoff , 1951; Tizard , 1959, и др.). Существенной характеристикой современной критики локализационизма является тот факт, что она ведется с позиций получающего все большее распространение системного подхода (Бехтерева, 1971; Хананашвили, 1972; Лурья, 1973; Адрианов, 1976; Хомская, 1978; Швырков, 1978, 1983; Беленков, 1980; Батуев, 1983; Полянецв, 1983; Судаков, 1983 и др.).

Чтобы с системных позиций ответить на вопрос о том, в реализации какой функции или функций принимает участие данная структура, прежде всего необходимо системное же определение понятия "функция". Одним из наиболее разработанных системных представлений о функциях живых организмов является теория функциональной системы П.К.Анохина, в которой под функцией понимается достижение конкретного приспособительного результата путем организации активности элементов различной анатомической принадлежности в функциональной системе, направленной на достижение результата. Такое представление о функции, соответствующее результатам анализа данного понятия в теоретических исследованиях (Сервантов, 1962; Сагатовский, 1964; Мамзин, 1972; Егоров, Хасанов, 1978; Gutman , 1964; Wright, 1973; Cummins , 1975), приводит к заключению о том, что функционирование мозга должно исследоваться в связи с избирательным вовлечением нейронов различных областей мозга в специфические функциональные системы (Судаков, 1983). Разработанное в теории функциональной системы представление о функции и развитие системного подхода в исследовании поведения (Анохин, 1968; Бехтерева, 1971; Ливанов, 1972; Беленков, 1975; Адрианов, 1976; Судаков, 1976; Швырков, 1978 и др.) делают актуальной и возможной новую формулировку проблемы различия роли отдельных областей мозга в обеспечении поведения: в обеспечение каких именно функциональных систем вовлекаются нейроны центральных и периферических структур при реализации разных форм поведения?

Поскольку организация нейронных отношений в функциональной системе является внутренним психическим отражением соотношения организма и среды, то закономерности системной детерминации активности нейронов в поведении оказываются психофизиологическими (Швырков,

1983). Следовательно, развитие представлений о значении активности центральных и периферических нейронов в обеспечении поведения является психофизиологической задачей.

ЦЕЛЬ и ЗАДАЧИ ИССЛЕДОВАНИЯ. Для постановки и решения задач настоящего исследования мы рассматривали как ключевые следующие понятия. Функция – достижение полезного приспособительного эффекта в соотношении организма и среды, т.е. конкретного результата. Функциональная система – динамическая организация активности избирательно вовлеченных элементов различной анатомической принадлежности, взаимодействие которых приобретает характер взаимодействия в обеспечении полезного для организма результата. Достижение приспособительного результата в процессе соотношения предметной среды и организма обеспечивается организацией активности организма в поведенческом акте, который может быть выделен как отрезок поведенческого континуума от одного результата до другого. Поведенческий акт реализуется как иерархия систем. Вовлечение нейрона в обеспечение достижения результата поведенческого акта определяется тем, входит ли в состав поведенческого акта система, по отношению к которой данный нейрон специфичен. Системная специализация, или системоспецифичность, нейрона означает постоянную принадлежность данного нейрона конкретной функциональной системе. Изучение функциональной системы включает анализ законов ее развития. Согласно концепции системогенеза, формирование функциональной системы в процессе индивидуального развития обеспечивается избирательным и ускоренным развитием специфических структур.

Основную гипотезу, проверяемую в настоящей работе, можно сформулировать следующим образом. Роль определенной структуры мозга в обеспечении поведения обусловлена тем, по отношению к каким функциональным системам специфичны ее нейроны. Системоспецифичность нейронов, в свою очередь, определяется морфологическими связями структуры и историей формирования поведения. Из предложенной гипотезы следует, что наборы функциональных систем, при реализации которых активируются нейроны центральных и периферических структур, различны.

В соответствии со сформулированной гипотезой, общая цель настоящей работы состояла в том, чтобы на основании сопоставления особенностей организации активности нейронов центральных и периферических структур в различных поведенческих актах определить, по отношению к каким системам эти нейроны специфичны, а также выяс-

нить зависимость системоспецифичности нейронов от морфологических связей структуры и истории формирования поведения.

В работе решались следующие задачи: 1. Руководствуясь методологическими принципами, сформулированными в результате теоретического анализа иерархического подхода, провести экспериментальное изучение иерархической организации функциональных систем в конкретном поведенческом акте и выяснить, с реализацией систем какого иерархического уровня связано появление активаций у центральных и периферических нейронов; 2. Сравнить динамику активности нейронов отдельных центральных областей мозга и периферических нейронов при изменении среды, движений и цели поведения и выявить закономерные (обнаруживаемые при изучении разных форм поведения) феномены, характеризующие различия системоспецифичности нейронов. С позиций концепции системогенеза проанализировать детерминацию системоспецифичности нейронов исследованных структур; 3. На основе анализа системоспецифичности центральных и периферических нейронов определить особенности межсистемных отношений, складывающихся на последовательных этапах реализации поведения и в разных поведенческих актах.

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ, ВНОСИМЫЕ НА ЗАЩИТУ.

1. Поведенческий акт реализуется как иерархия функциональных систем, уровни которой отражают последовательные стадии становления поведения: а) врожденные subsystemы; б) базовые системы, формирующиеся на самом раннем этапе индивидуального развития; в) дифференцированные системы, формирующиеся в последующем процессе дифференциации поведения, которая выражается в увеличении количества способов достижения результатов.

2. Нейроны периферических и центральных (корковых) структур специфичны по отношению к разным системам: периферические нейроны участвуют в реализации subsystem, а корковые — преимущественно в реализации базовых и дифференцированных систем.

3. Системоспецифичность нейронов разных областей коры различна: нейроны моторной коры участвуют преимущественно в реализации базовых, а нейроны зрительной коры — дифференцированных систем. Системоспецифичность нейронов — результат взаимодействия филогенетической памяти (морфологические связи структуры) и онтогенетической памяти (индивидуальный опыт).

4. Наборы функциональных систем, составляющих иерархию поведенческих актов, направленных на достижение разных результатов, различны. Subsystemы, неизменно реализующиеся при стимуляции од-

ной и той же рецептивной поверхности и при осуществлении одной и той же двигательной активности в разных поведенческих актах, активируют в этих актах разные наборы базовых и дифференцированных систем. Поскольку данная подсистема в разных поведенческих актах согласуется с разными наборами систем, постольку характеристики активности периферических нейронов, специфичных по отношению к этой подсистеме, различны в сравниваемых актах, т.е. проявляют зависимость от цели поведения.

НАУЧНАЯ НОВИЗНА ТЕОРЕТИЧЕСКОГО И ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО МАТЕРИАЛА. Теоретический и экспериментальный анализ проблемы иерархической организации поведения позволил сделать вывод о том, что поведенческий акт реализуется как иерархия функциональных систем: врожденных подсистем, базовых и дифференцированных систем. На основании изучения связи активаций центральных и периферических нейронов с реализацией систем разного иерархического уровня обосновано утверждение, что активирующиеся в поведенческом акте центральные корковые и периферические нейроны специфичны по отношению к разным системам: корковые нейроны преимущественно по отношению к системам уровня поведенческого акта, а периферические — по отношению к подсистемам.

Впервые показано, что характеристики ответов механорецептивных волокон лучевого нерва человека (частота, латентный период их активаций) на одинаковые по физическим свойствам стимулы зависят от цели поведенческого акта. Активации нейронов зрительной, моторной областей коры, а также ганглиозных клеток сетчатки, появляются на всех этапах поведенческого акта при контакте со зрительной средой и при его исключении. Связь активаций ганглиозных клеток сетчатки с этапами поведения, реализуемого в отсутствие зрительной стимуляции, а также модификация свойств механорецепторов в зависимости от цели поведения, обусловлены эфферентными влияниями. Активность периферических сенсорных элементов в поведении есть результат взаимодействия между внешними воздействиями и эфферентными влияниями. При этом активность эфферентных волокон предлагается рассматривать как отражение процесса согласования систем, к которым принадлежат периферические и центральные нейроны.

На основании результатов сопоставления активности периферических нейронов, а также нейронов сенсорных и моторной областей коры установлено, что со стимуляцией одной и той же рецептивной поверхности и осуществлением одной и той же двигательной актив-

ности в разных поведенческих актах связана реализация постоянного набора субсистем и разных наборов базовых и дифференцированных систем.

Впервые показано, что в процессы афферентного синтеза и принятия решения наряду с центральными нейронами вовлекаются и нейроны тригеминального мезенцефалического ядра, активность которых традиционно связывается с функционированием исполнительных механизмов.

Различные роли нейронов моторной и зрительной областей коры в обеспечении поведения определяется различием их системоспецифичности. Впервые сформулировано положение о том, что нейроны моторной области коры специфичны преимущественно по отношению к базовым, а нейроны зрительной коры — по отношению к дифференцированным системам. Состав активизирующихся нейронов моторной коры зависит преимущественно от цели поведения, а состав нейронов зрительной коры — от способа его осуществления.

Обосновано утверждение, что нейрональное обеспечение поведенческого акта не определяется однозначно параметрами исполнительных механизмов и внешней среды. Состав корковых нейронов, активизирующихся в данном поведенческом акте, при модификации его двигательных характеристик изменяется незначительно. В то же время в поведенческих актах, направленных на достижение разных результатов, составы нейронов, активизирующихся при одинаковых движениях в одной и той же среде, существенно различаются.

НАУЧНО-ПРАКТИЧЕСКОЕ ЗНАЧЕНИЕ. Результаты настоящего исследования вносят существенный вклад в разработку теоретических представлений о нейрофизиологических основах иерархической организации поведения.

Методические и теоретические разработки, осуществленные в процессе выполнения настоящей работы, будут использоваться в научно-исследовательской работе лабораторий Института нормальной физиологии им. П.К.Анохина АМН СССР и Института высшей нервной деятельности и нейрофизиологии АН СССР.

Материалы экспериментального и теоретического исследования иерархической организации функциональных систем экспонировались на ВДНХ СССР; выставка "Теория функциональной системы — практике" (свидетельство № 6373 от 06.УІ.84).

АПРОБАЦИЯ ДИССЕРТАЦИОННОГО МАТЕРИАЛА. Материалы диссертации докладывались на : Всесоюзном семинаре "Системный анализ механиз-

мов поведения" (Москва, 1975); XII Съезде Всесоюзного физиологического общества (Тбилиси, 1975); конференции "Системный подход к психофизиологической проблеме" (Москва, 1978); I-ом Советско-американском семинаре "Нейрофизиологические механизмы целенаправленного поведения" (Ирвайн, 1978); XIII Съезде Всесоюзного физиологического общества (Алма-Ата, 1979); Советско-финском симпозиуме по психофизиологии (Москва, 1981); Симпозиуме "Нейроны в поведении: Системные аспекты" (Москва, 1983); УП Международном конгрессе по электромиографии (Мюнхен, 1983); XXIX Международном физиологическом конгрессе (Сидней, 1983); УШ Съезде Европейского неврологического общества (Гаага, 1984). Диссертация апробировалась в Институте психологии АН СССР и на кафедре психофизиологии факультета психологии МГУ.

СТРУКТУРА ДИССЕРТАЦИИ И ОБЪЕМ. Диссертация состоит из 8 глав, Введения, Заключения и Выводов; содержит 305 стр. основного текста, включает 61 рисунок и таблицы. Библиографический указатель включает 878 работ, из которых 378 - на русском языке.

ПУБЛИКАЦИИ. Основные положения диссертации изложены в 37 печатных работах.

МЕТОДИКА И ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Задачи настоящего исследования предопределили основной методический прием, общий для всех серий: регистрация активности центральных и периферических нейронов, мышечной активности в поведении.

В работе приводятся результаты, полученные в экспериментах на кроликах, а также в исследованиях, проведенных с участием испытуемых. У испытуемых по методике Valbo и Hagbarth (1968) отводилась импульсная активность волокон лучевого нерва. Сопротивление вольфрамовых электродов после прокола кожи составляло 1-3 МОм. Импульсная активность отдельных нейронов у животных отводилась стеклянными микроэлектродами, заполненными 2,5 М раствором KCl. Сопротивление электродов варьировали от 1 до 12 МОм (на частоте 1,5 кГц). Продвижение микроэлектродов осуществлялось с помощью крепившегося на голове животного модифицированного микроманипулятора Е.В. Гринченко и В.Б. Швыркова (1974). ЭЭГ отводилась монополярно вживленными никромовыми электродами. Мышечная активность регистрировалась биполярными проволочными электродами, вживляемыми внутримышечно по методике Vasmajian и Stecko (1962). Движения нижней челюсти кролика регистрировали с помощью специально разработанной фотоэлектрической методики. Движения головы и тела животных также регистрировались с помощью фотоэлектрических устройств.

Импульсная и суммарная активность мозга, активность мышц, отметки движений и служебные отметки регистрировались на магнитную ленту многоканальных регистраторов: "DTR-1204X", "HO-46" и "Rascal". Магнитные записи воспроизводились на бумагу при редукции скорости движения магнитной пленки в 10 раз. Параллельно с записью электрофизиологических показателей на магнитную ленту многоканальных регистраторов производилась кинорегистрация поведения животных (скорость съемки - 32 кадра в секунду) или видеорегистрация с помощью видеомагнитофона ПМВ-508.

Суммария вызванных потенциалов производилась с помощью лабораторной мини-ЭВМ. Вариации порядков появления ЭМГ-активаций собственно жевательной, двубрюшной, челюстноподъязычной, латеральной крыловидной и ременной мышц в последовательных реализациях поведенческого акта оценивались методом ранжировок.

Импульсную активность нейронов обрабатывали с помощью построения пост- и перистимульных гистограмм и растров, а также путем построения гистограмм и растров, отсчитываемых от определенных моментов поведения; кроме того строились гистограммы межимпульсных интервалов. Обработку импульсной активности нейронов проводили на мини-ЭВМ, вводя данные с магнитной ленты многоканальных регистраторов, или с использованием записей активности нейронов и отметок на бумаге. Также был специально разработан способ анализа видеозаписи, который позволял строить гистограммы импульсной активности, начиная с любого момента в поведении кролика, или от любого этапа в изменяющемся соотношении между животным и средой, чего невозможно или трудно добиться при обычных методах регистрации и анализа импульсной активности.

В качестве основных докусов регистрации активности центральных нейронов нами были выбраны моторная и зрительная области коры. В то время как границы между различными полями коры у кролика нечетки и определяются в литературе неоднозначно, гигантоклеточное поле прецентральной области и стриарная область выделяются отчетливо и могут быть уверенно соотношены с полем 4 и 17 соответственно (Гуревич и др., 1929; Филимонов, 1949; Школьник-Яррос, 1965; Блинков и др., 1973; Каррета *et al.*, 1936). Регистрация активности нейронов моторной коры проводилась в антеролатеральном ее участке, при стимуляции которого отмечаются движения нижней челюсти и лицевых мышц (Резина, Шуранова, 1974; Ленков, Моченков, 1984; Sumi, 1961). Кроме того в главах 3 и 4 представлены результаты, полученные при

регистрации активности нейронов в отделе коры, расположенном позади брегмы, в котором обнаружено региональное распределение нейронов, имеющих рецептивные поля на голове, туловище и конечностях (Василювский, 1968), что соответствует CSI (Gangloff, Monnier, 1961), а в главе 2 представлены результаты, полученные при регистрации активности нейронов мезенцефалической ретикулярной формации. Что касается периферических элементов, то в качестве объектов регистрации были выбраны элементы тригеминального мезенцефалического ядра, лучевого и зрительного нервов.

В работе представлены данные, полученные в серии исследований с регистрацией активности волокон лучевого нерва, проведенных с участием 4 испытуемых — добровольцев, и в восьми сериях хронических экспериментов с регистрацией нейрональной, мышечной, ЭЭГ-активности и движений, проведенных на 51 кролике. Кроме того для разработки и модификации приемов регистрации активности нейронов глубоких и волоконных структур, мышечной активности и движений в поведении использовано около 40 животных. Длительность экспериментов на одном животном была до 30 дней. В тех сериях экспериментов, в которых сопоставлялась активность двух и более структур (6 серий), регистрация активности нейронов всех исследуемых структур, как правило, проводилась у каждого из используемых в данной серии животных.

Выводы данной работы основаны на результатах подробного анализа активности 8II нервных элементов моторной, зрительной, соматосенсорной областей коры, ретикулярной формации, тригеминального мезенцефалического ядра и оптического тракта кролика, волокон лучевого нерва человека, актографических показателей и электрической активности мышц.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава I. Общемозговое и специфическое в функционировании отдельных областей мозга и системная специализация нейронов.

Дается анализ данных, полученных в экспериментах со стимуляцией, разрушением, функциональным исключением, регистрацией активности отдельных областей мозга, и определяются пути системного решения проблемы различия роли этих областей в обеспечении поведения.

Эффекты раздражения или удаления той или иной структуры мозга зависят от условий, в которых производится стимуляция (наличие у животного той или иной мотивации; обстановка эксперимента; поведение, реализуемое животным); индивидуальных особенностей, в

частности различного индивидуального опыта; положения животного в эволюционном ряду. Индивидуальная и видовая история оказывают влияние на последствия разрушения и стимуляции структур.

В литературе господствуют представления о связи моторных структур с реализацией движения, а сенсорных — с обработкой сенсорной информации. Однако появление или нарушение движений и сенсорный дефицит представляют собой общемозговые феномены, выявляющиеся при раздражении, разрушении и функциональном выключении самых разных областей мозга. Наличие общих для разных областей мозга феноменов рассматривается с позиций системного представления о поведении, согласно которому достижение полезного результата обеспечивается организацией активности многих областей мозга (Швырков, 1978, 1983; Беленков, 1980).

Наряду с общемозговыми феноменами отчетливо выделяется также преобладающая, характерная для поражения данной области мозга, симптоматика, которая оказывается в определенной степени, возрастающей в эволюционном ряду, локализованной. Специфика симптоматики, свидетельствуя в пользу зависимости проявления того или иного симптома от особенностей морфологических связей пораженного участка мозга, не дает, однако, прямого ответа на вопрос о роли различных областей мозга в обеспечении поведения, в "выполнении целостной функции организма" (Анохин, 1940). Условием получения ответа на этот вопрос является исследование активности нейронов различных областей мозга в поведении.

Общемозговые феномены выявляются и при изучении нейрональной активности: активации, связанные с изменениями среды и движениями, появляются у нейронов не только сенсорных и моторных структур, но, практически, всех областей мозга; паттерн и само наличие активаций зависит от поведенческого значения стимула. Вместе с тем данные литературы свидетельствуют о том, что организация активности нейронов различных структур в поведении отличается по целому ряду характеристик. Однако использование этих данных для целей системного анализа специфики участия нейронов в обеспечении поведения оказывается затруднительным потому, что активации нейронов сопоставляются с различными для разных структур параметрами целостного соотношения организма и среды в зависимости от представлений автора о функции исследуемой структуры. При изучении активности сенсорных и моторной областей коры в поведении оно в подавляющем большинстве случаев служит способом, позволяющим получить опреде-

ленное движение животного или привлечь его внимание к стимулу, а не объектом исследования.

Подход к анализу активности отдельных нейронов с позиций теории функциональной системы позволил В.Б.Швыркову (1978, 1983, 1984, 1985) сформулировать принцип системной специализации, или системоспецифичности, нейронов. Специализация нейрона рассматривается как его участие в системе, осуществляющей соответствующую функцию. Следовательно, системное решение проблемы специфического в функционировании мозга может быть получено в результате исследования системоспецифичности нейронов. Учитывая, что эффекты раздражения и разрушения данной структуры зависят от ее морфологических связей и от истории формирования поведения, можно предположить, что эти факторы определяют роль структуры в обеспечении поведения через детерминацию системоспецифичности нейронов.

В теории функциональной системы развито представление о том, что периферические элементы составляют вместе с ЦНС динамическое единство (Анохин, 1935). Это единство устанавливается в функциональных системах, с необходимостью достижения результатов которых связана активность центральных и периферических элементов. Следовательно, системный подход к изучению роли периферических элементов в обеспечении поведения делает правомерной постановку вопроса о том, по отношению к каким системам периферические нейроны специфичны, диктуя в связи с этим необходимость анализа активности периферических, как и центральных, нейронов при реализации функциональных систем, направленных на достижение определенных результатов.

Постановка проблемы роли различных центральных и периферических структур в обеспечении функционирования организма, как правило, приводит авторов к уровневому подходу. Анализ этой проблемы в рамках теории функциональных систем также приводит к уровневому подходу: принципу иерархии функциональных систем (Анохин, 1972, 1973).

Чтобы использовать иерархический подход как инструмент для сопоставления системоспецифичности центральных и периферических нейронов, было необходимо проанализировать представления об иерархии.

Иерархический подход в исследованиях поведения используется авторами, находящимися на разных методологических позициях (Умрихин, 1969; Анохин, 1973; Руденко, 1974; Адрианов, 1976; Судяков, 1976;

Полянцев, Агаян, 1978; Асратян, 1982; Аракелов, 1983; Everts, 1975). Рассматриваются различные варианты использования иерархического подхода в психологии, физиологии, биологии развития и т.д. Обсуждаются проблемы критериев выделения иерархических уровней, специфических и универсальных принципов функционирования, реализующихся на разных иерархических уровнях. В настоящем исследовании под иерархией понимается многосуровневая коалиционная иерархия взаимодействия, а не иерархия доминирования и управления. Под иерархией понимается иерархия функциональных систем, а не центральных и периферических механизмов.

В заключение ставится вопрос о том, что значит "упорядоченная организация уровней" (Whyte a.oth., 1969). Приводятся аргументы в пользу того, что ответ на этот вопрос должен быть сформулирован в рамках исторического подхода, развивающего традиции эволюционного анализа иерархических уровней (Бернштейн, 1947; Каганова, 1971; Сетров, 1971; Русалов, 1979; Пономарев, 1983; Bunge, 1969 и др.). С позиции исторического подхода поведение может быть рассмотрено как одновременная реализация сформированных в прошлом систем и систем, вновь образованных в процессе усложнения поведения. Совокупность систем, реализуемых на каком-либо отрезке поведения, обозначается как "состояние субъекта поведения". Под "всем субъектом поведения" понимается вся совокупность функциональных систем, из которых состоит видовая и индивидуально приобретенная память данного организма (Швырков, 1985).

Таким образом, упорядоченная организация уровней иерархии в целостном поведении - исторически обусловленное ранжирование функциональных систем в рамках того или иного состояния субъекта поведения.

Глава 2. Активность центральных и периферических нейронов в поведенческом акте и его иерархическая организация.

2.1. Иерархическая организация систем в поведенческом акте захвата пищи. В этом разделе работы приводится подробный кинемато- и электромиографический анализ поведенческого акта захвата пищи, подаваемой на подвижном штифте, мягко фиксированными кроликами. Этот акт был выбран в качестве модели для изучения отношения активности центральных и периферических нейронов к системам разного иерархического уровня.

Обосновывается выделение ряда врожденных subsystem, реализа-

ция которых обеспечивает достижение результата акта захвата пищи. Субсистема "быстрого движения к пище" имеет своим результатом максимальное приближение головы к пище, субсистема "медленного движения" ведет к ориентации ротового отверстия относительно пищи, а субсистема "движения нижней челюсти" определяет соответствующую размеру куску пищи амплитуду открывания рта, что обеспечивает захват пищи зубами. Выделенные субсистемы и система поведенческого акта захвата пищи безусловно не исчерпывают всей "грандиозной иерархии систем" (Анохин, 1973). Система акта захвата пищи относится к системам уровня "поведенческого акта", формирующимся, в отличие от группы врожденных субсистем, в процессе индивидуального развития для достижения приспособительных результатов целостного поведения.

На основании изучения ЭМГ-активности ременной, собственно жевательной (СЖ), двубрюшной, челюстно-подъязычной и латеральной крыловидной мышц в акте захвата пищи проводится статический анализ степеней свободы системы (Анохин, 1975). Выражением той или иной степени свободы системы может служить тот или иной порядок вовлечения мышц в обеспечение поведения. О степенях свободы мы судили по активности жевательных и шейной мышц. Различные степени свободы характеризуют различные способы объединения в поведенческом акте выделенных нами субсистем. Названным мышцам были присвоены номера от I до V. Порядок вовлечения мышц в каждом данном акте представлялся как комбинация из пяти цифр. Те комбинации, которые отличались друг от друга не более, чем на одну взаимную перестановку пары соседних элементов (на одну инверсию), составляли у кроликов значительное большинство — согласованную группу. Центр группы был представлен наиболее часто встречающимися комбинациями. Реализуемые степени свободы не равновероятны: существуют предпочтительно используемые и редко реализуемые способы объединения субсистем. Характеристики поведенческого акта (время достижения результата и степень автоматизации) зависят от того, какие степени свободы реализуются данным животным.

Для оценки изменения связи субсистем в процессе осуществления акта захвата пищи служил динамический анализ степеней свободы системы. В этом случае сопоставлялось время разворачивания отдельных этапов поведения: латентный период (афферентный синтез и принятие решения), мобилизация исполнительных механизмов, время достижения результата. Достоверность различия коэффициентов вариации длитель-

ности каждого из этапов определялась по критерию Стьюдента для средних величин и по критерию Фишера для дисперсий. Вариативность длительности этапов резко падает от начала реализации акта до достижения его результата ($p < 0,01$). Динамика коэффициента вариации оказалась одинаковой у животных и человека, где проводился динамический анализ акта нажатия испытуемым кнопки в ответ на вспышку света. Сравнимыми были и абсолютные значения коэффициента вариации времени соответствующих интервалов поведения у животных и человека.

На основании результатов анализа связи движений головы и нижней челюсти кролика делается вывод о том, что уменьшение вариативности организации поведенческого акта обеспечивается уменьшением вариативности связи subsystem по мере приближения к конечному результату данного акта. Динамический анализ степеней свободы приводит к следующему заключению: уменьшение числа степеней свободы системы по мере приближения к результату, проявляясь в уменьшении вариативности связи subsystem, характеризует организацию поведения животных и человека.

2.2. Активации центральных и периферических нейронов в поведенческом акте захвата пищи как показатель реализации систем разного иерархического уровня. В поведенческом акте захвата пищи, организация которого была подробно проанализирована в предыдущем разделе работы, регистрировали активность клеток антеролатеральной части моторной коры, тройничного мезенцефалического ядра (ТМЗ) (группа монополярных сенсорных нейронов первого порядка, гомологичных периферическим проприоцептивным нейронам спинальных ганглиев) и мезенцефалической ретикулярной формации (РФ). Изученные нейроны ТМЗ принадлежали к группе афферентов веретен жевательных мышц.

Проанализирована активность 103 нейронов: 53 моторной коры и 50 среднего мозга.

Активации большинства нейронов моторной коры возникали при захвате пищи в стандартном и в нестандартном поведении, в том числе и в актах, характеризующихся оппонентными движениями головы (группа 1). Большинство нейронов РФ активировалось в связи с определенным движением головы в самых разных поведенческих актах (группа 2). Различие числа нейронов моторной коры и РФ, относящихся к группе 1 и 2, статистически достоверно ($p < 0,05$). Достоверность различий количеств нейронов, относящихся к разным группам, во всех сериях экспериментов оценивалась по критерию хи-квадрат и

критерию Физера. Различия считались достоверными при $p < 0,05$.

Задачу сопоставления специфики отношения корковых и ТМЗ-нейронов к системам различного иерархического уровня мы решали путем анализа особенностей связи активаций этих нейронов с движениями нижней челюсти в стандартных и нестандартных поведенческих актах захвата пищи, при грызении и жевании, а также при "микрорывках", наблюдающихся во время приближения к пище и идентифицированных нами как "начальный консуматорный акт" по Craig (1918). Корковые нейроны не активировались в связи с движениями нижней челюсти вне поведенческого акта захвата пищи (кроме двух нейронов). Все ТМЗ-нейроны активировались при движениях нижней челюсти в актах захвата пищи, при грызении и жевании, при движениях нижней челюсти в ситуации оборонительного поведения. ТМЗ-нейроны активировались и в связи с "микродвижениями" нижней челюсти, рассматриваемыми нами как своеобразный "естественный тест" системоспецифичности нейронов, поскольку связь активности с таким изолированным извлечением subsystemы из памяти (неполная актуализация subsystemы) служит дополнительным показателем специфичности нейронов по отношению именно к этой subsystemы. Ни у одного из корковых нейронов не обнаружено изменений активности в связи с "микродвижениями". Таким образом, и в соответствии с критерием отношения активности к движениям нижней челюсти большинство корковых нейронов принадлежит к группе 1; все нейроны ТМЗ- к группе 2 ($p < 0,05$).

Принадлежность нейрона к группе 1 говорит о том, что система, по отношению к которой он специфичен, реализуется в акте захвата пищи, характеризующимся разными движениями, и что реализация этой системы приурочена к движению нижней челюсти только в определенном акте. Принадлежность нейрона к группе 2 говорит о том, что его активации соответствуют реализации subsystemы (движения нижней челюсти, быстрого или медленного движений), в разных поведенческих актах. Учитывая полученные данные, можно сделать вывод о том, что центральные корковые нейроны специфичны преимущественно по отношению к системам уровня поведенческого акта, а периферические нейроны (нейроны ТМЗ) — по отношению к врожденной subsystemы движения нижней челюсти. Нейроны РФ занимают промежуточное положение между нейронами коры и ТМЗ (по критерию системоспецифичности).

На основании анализе активности нейронов ТМЗ, принадлежащих к одному кластеру и связанных между собой электрическими синапсами, был сделан вывод о том, что особенности морфологии нейронов ТМЗ

отражают непосредственную связь реализации подсистемы с особенностями движений, требующих синхронного сокращения билатеральных жевательных мышц.

Характеристики активности (вариативность межспайковых интервалов, выраженность, паттерн активаций) ТМЗ-нейронов изменяются при реализации подсистемы в различных поведенческих актах. Одним из объяснений этого феномена может быть необходимость согласования активности подсистемоспецифичных нейронов с различными по составу центральными нейронами.

При анализе активности корковых и мезенцефалических нейронов были выявлены ранние активации, возникающие в латентном периоде поведенческого акта, т.е. во время развертывания процессов афферентного синтеза и принятия решения (Анохин, 1973; Швырков, 1973; 1978; Швырков, Александров, 1973). Эти коротколатентные активации, спустя 16-20 мс после щелчка подающего пищу устройства, были обнаружены и у ТМЗ-нейронов. Таким образом, в процессы организации поведенческого акта вовлекаются наряду с центральными и периферическими элементами — афференты веретен, активность которых традиционно рассматривается в связи с функционированием исполнительных механизмов. Этот вывод, согласуясь с гипотезой Granit (1975) о связи активности афферентов веретен с процессами подготовки к произвольному движению, означает, что смена состояний субъекта поведения затрагивает системы всех иерархических уровней — до врожденных подсистем включительно.

Глава 3. Активность центральных корковых нейронов при изменении среды, движения и цели поведения

Поскольку поведение представляет собой активное изменение соотношения организма со средой, служащее удовлетворению потребностей, обусловленных генетической программой и индивидуальным опытом, постольку для описания поведения необходимо использовать триаду терминов, обозначающих среду, движение и потребность (цель) (Швырков, 1978, 1983, 1985). Задача настоящей серии экспериментов состояла в том, чтобы, регистрируя активность нейронов сенсорных и моторной областей коры в сложном пищедобывательном поведении, исследовать изменения активности нейронов каждой из этих структур при изменениях цели, среды и движений.

Эксперименты были проведены на кроликах в условиях свободного поведения в специальной экспериментальной клетке, оборудованной двумя педалями и двумя автоматически подающимися кормушками. Педа-

ли располагались у задней стенки в правом и левом углах. У передней стенки в правом и левом углах находились кормушки. При нажатии левой педали подавалась левая кормушка, правой - правая. Наличие двух циклов поведения (правого и левого) позволяло сопоставлять активность нейронов при достижении цели "контакт с пищей", "контакт с педалью" в разной среде (в правой и левой кормушке или в правом и левом педальных углах) с использованием поведенческих актов, характеризующихся оппонентными движениями: поворот и движение направо и налево. Для анализа отобрано 288 нейронов (102 зрительной, 104 соматосенсорной и 82 моторной областей коры), активность которых наблюдалась в течение двух и более смен эффективной педали.

33 нейрона (67% от общего числа активизирующихся клеток) моторной коры, 28 (50%) соматосенсорной и 20 (34%) зрительной коры активировались при достижении определенной цели поведенческого акта, причем у большинства из них активации появлялись при достижении данной цели в разной среде и при различных движениях кролика. В рамках феноменологической триадной классификации эти нейроны были названы нейронами "цели". Число нейронов "цели" в моторной коре превышает ($p < 0,01$) таковое в зрительной коре; соматосенсорная кора по этому критерию занимает промежуточное положение.

Особое значение для сопоставления активности нейронов моторной и зрительной коры представляет группа "односторонних" нейронов, активации которых были связаны с достижением определенной цели, но только при соответствующих условиях: поведенческий акт реализуется в данной среде (в правом или левом цикле) и характеризуется данным движением. Вместе с тем активации этих нейронов не могли быть связаны ни со специфическим движением, ни с наличием "place" полей (O'Keefe, 1976, 1979). Число "односторонних" нейронов было больше в зрительной, чем в моторной области коры ($p < 0,025$).

Нейроны второй группы, или нейроны "движения", активировались при реализации поведенческих актов, характеризующихся определенным движением, независимо от того, на достижение какой цели эти акты были направлены. Число таких нейронов было больше в зрительной коре - 37 (64%) и меньше в моторной коре - 13 (26%) ($p < 0,01$). Соматосенсорная кора по этому критерию занимала промежуточное положение.

Свойства остальных активизирующихся нейронов (3 в моторной, 4

в соматосенсорной и I в зрительной коре) соответствовали критериям, на основании которых эти клетки были классифицированы как нейроны "места" (O'Keefe, 1976, 1979).

Таким образом, совокупности нейронов исследованных областей коры представлены, в основном, нейронами "цели" и "движения", которые, хотя и в разном количестве, имеются во всех исследованных областях. Полученные данные свидетельствуют о принадлежности нейронов исследованных областей, хотя и к перекрывающимся, но к различным наборам систем. Большое количество нейронов "цели" и меньшее нейронов "движения" в моторной области коры и большее количество "односторонних" нейронов в зрительной области коры характеризует различие системоспецифичности нейронов сравниваемых областей. Реализация систем, по отношению к которым специфичны нейроны моторной области коры, преимущественно зависит от того, для достижения какой цели поведенческий акт реализуется, а систем, по отношению к которым специфичны нейроны зрительной области коры - от того, каким движением характеризуется поведение и в какой среде оно осуществляется.

Для выявления закономерных феноменов, характеризующих различие системоспецифичности отдельных областей мозга, было необходимо сравнить динамику активности нейронов при изменении среды, движений и цели в разных формах поведения. Выбор конкретной формы эксперимента основывался на представлении о том, что системоспецифичность нейронов зависит от особенностей морфологических связей данной структуры. Мы фиксировали в экспериментах те переменные, которые в соответствии с особенностями морфологических связей моторных и сенсорных структур рассматриваются в литературе как специфические детерминанты активности нейронов: движение и/или среду. Фиксация заключалась в таком построении экспериментов, при котором можно было максимально изменять среду и минимально двигательные характеристики поведения или наоборот, максимально изменять движения при минимальных изменениях среды, а также проанализировать связь активности нейронов с определенными параметрами среды в различных поведенческих актах.

Глава 4. Активность нейронов сенсорных областей коры и механорецепторов при стимуляции их рецептивных полей в различных поведенческих актах

4.1. Активность нейронов соматосенсорной и зрительной областей коры при тестировании рецептивных полей и во время реализации пи-

09-151X-3

пищедобывательного поведения. Специфика морфологических связей сенсорных структур и представление о реализации этими структурами функций обработки информации о среде обуславливает изучение зависимости активности сенсорных нейронов от тех или иных изменений среды. Одним из наиболее распространенных методов нейрофизиологического изучения процессов обработки информации о среде является тестирование рецептивных полей (РП). РП нейрона не остается постоянным (динамическое понимание РП (Ильинский, 1972)): возможно изменение его чувствительности, "on-off"-структуры, дирекциональности, локализации, размера и субмодальности. Представление о модифицируемости РП используется для построения концепций, описывающих нейрофизиологические механизмы поведения, внимания (Сушин, 1974; Вердеревская, Шевелев, 1979; Соколов, 1981; Нувäinen, 1973 и др.).

В свободном поведении организмов, в отличие от ситуации искусственного тестирования РП, контакт со средой является активным: стимуляция рецептивных зон превращается в естественную стимуляцию объектами среды в результате разворачивания поведения. Для того чтобы выяснить, в каком соотношении находится реализация систем, по отношению к которым специфичны нейроны сенсорных областей коры, и стимуляция рецептивных поверхностей, имеющая место при протекании разных поведенческих актов, мы сопоставляли активность нейронов соматосенсорной и зрительной областей коры при искусственном тестировании РП и при естественной стимуляции рецептивных поверхностей объектами среды в активном пищедобывательном поведении.

Способы тестирования РП в наших экспериментах были сходными с использовавшимися в опытах на бодрствующих необездвиженных животных (Sacata, Iwamura, 1978; Lemon, 1981; Rizzolatti a.oth., 1981) и состояли в установлении закономерной связи активности нейрона со стимуляцией какого-либо участка тела или зрительного поля. Выявленные РП были малоизбирательными: активация большинства клеток имела место при любом контакте объектов с рецептивной поверхностью, хотя выраженность активаций могла изменяться при изменении стимуляции. (Достоверность изменений выраженности активаций во всех сериях экспериментов оценивалась по критерию знаков). Поскольку РП были малоизбирательными, а локализация рецептивных поверхностей с необходимостью предопределяла их стимуляцию в пищедобывательном поведении (контролировалось по видеозаписи), то в процессе пищедобывательного поведения происходил такой контакт

объектов с рецептивными поверхностями, который в ситуации искусственного тестирования вызывал более или менее выраженную активацию данной совокупности нейронов (47 клеток — 3I соматосенсорной и I6 зрительной коры).

При сопоставлении активности нейронов в ситуации искусственного тестирования РП с активностью тех же клеток в пищедобывательном поведении (см. гл. 3) были выявлены три группы нейронов. Нейроны, у которых на основании активности при тестировании можно было предсказать активность в пищедобывательном поведении (активирующиеся в обоих случаях при стимуляции одной и той же рецептивной поверхности) (40%). Нейроны, для которых подобное предсказание оправдывалось лишь частично (34%). У остальных нейронов (26%) не было обнаружено соответствия между формами активности в этих ситуациях. Сюда относились и нейроны, активировавшиеся только при тестировании РП, но не в пищедобывательном поведении. Даже соседние нейроны (расстояние не более 100 мкм), имеющие идентичные РП, могли по-разному активироваться в пищедобывательном поведении. Указанные варианты соотношения активности в сравниваемых ситуациях отмечены для соматических РП разных субмодальностей, для зрительных РП нейронов соматосенсорной коры и для зрительных РП нейронов зрительной коры.

Таким образом, 60% нейронов, демонстрирующих при искусственном тестировании РП связь активности со стимуляцией определенных рецептивных поверхностей, изменяют или теряют ее при естественной стимуляции этих поверхностей в процессе пищедобывательного поведения. Следовательно, при стимуляции рецептивной поверхности в разных поведенческих актах реализуются разные наборы систем, по отношению к которым нейроны сенсорных областей коры специфичны. Состав активирующихся нейронов в разных поведенческих актах различен.

4.2. Влияние задачи на ответы кожных механорецепторов человека. В настоящем разделе изложены результаты исследований, проведенных для ответа на вопрос, зависит ли активность периферических сенсорных элементов человека от того, в каком поведенческом акте стимулируются их РП. В чем отличие периферических от корковых сенсорных нейронов?

Существующие в литературе представления о зависимости активности периферических сенсорных аппаратов от "центральных факторов" (Рубинштейн, 1946; Снякин, 1971 и др.) с необходимостью приводят к

признанию роли эфферентных влияний как фактора, регулирующего работу воспринимающего органа (Орбели, 1926; Соколов, 1958; Снякин, 1969; Есаков, 1984; Cajal, 1911; Livingston, 1959; Collett, 1974 и др.), и позволяют ожидать, что активность периферических элементов в поведении зависит не только от параметров стимула, но и от цели поведения. Чтобы экспериментально проверить действительно ли это так, мы сравнивали ответы волокон лучевого нерва человека на идентичные по физическим параметрам тактильные стимулы, предъявляемые в двух поведенческих актах: определение амплитуды этих стимулов (отчет об их величине с использованием произвольно выбранной испытуемым численной шкалы) и подсчет отклоняющихся тонов (360 Гц), предъявляемых с вероятностью 0,3 среди фоновых тонов (300 Гц).

Активность 23 из 45 механорецептивных волокон при выполнении обеих задач была проанализирована по полной программе. Все волокна отвечали на тактильную стимуляцию их РП в обеих поведенческих ситуациях, однако характеристики активности волокон различались. Для задачи определения амплитуды тактильных стимулов были характерны более низкие пороги, а также большее количество импульсов, меньшие латентные периоды и более короткие межимпульсные интервалы в ответах на стандартные стимулы. Таким образом, активность механорецепторов может быть изменена за счет эфферентных влияний при изменении цели поведения.

Поскольку в обеих задачах появляются активации всех механорецепторов, постольку можно полагать, что врожденные subsystemы, по отношению к которым специфичны периферические сенсорные нейроны, реализуются при стимуляции РП этих нейронов, даже если стимуляция имеет место в разных поведенческих актах. Следовательно, при контакте объектов среды с данной рецептивной поверхностью в разных поведенческих актах активируются одинаковые составы периферических и разные составы корковых сенсорных нейронов. Периферические элементы, принадлежащие к subsysteme, реализующейся в разных поведенческих актах, согласуются в этих актах с разными составами нейронов. Поэтому характеристики активности периферических сенсорных нейронов отличаются в разных поведенческих актах даже в тех ситуациях, когда эти поведенческие акты осуществляются в условиях контакта организма с постоянной по физическим свойствам средой, специфичной для соответствующих периферических сенсорных нейронов.

Глава 5. Активность корковых нейронов и ганглиозных клеток сетчатки при достижении цели поведения в различной среде.

5.1. Активность нейронов зрительной и моторной областей коры мозга при осуществлении поведенческого акта захвата пищи в условиях контакта со "зрительной частью" среды и при его исключении. Настоящая серия экспериментов служила для изучения влияния изменения среды в поведенческом акте захвата пищи на активность нейронов зрительной и моторной областей коры. Любым, даже незначительным, изменениям среды, соответствуют перестройки исполнительных механизмов поведения (Швыркова, 1980). Поэтому поставленную задачу решали путем максимизации изменений среды и минимизации изменений исполнительных механизмов. В качестве изменения среды применялось закрывание глаз животного, предотвращающее его контакт со "зрительной частью" среды. Устройство для закрывания глаз состояло из постоянно укрепленной вокруг глазниц основы и съёмных светонепроницаемых колпачков. Эксперименты проведены на модели поведенческого акта захвата пищи (гл. 2).

Двигательная структура поведенческого акта при его выполнении с открытыми и закрытыми глазами оказалась сходной: не обнаружено включения новых или исчезновения имеющихся движений; отмечены лишь некоторые изменения "координационного рисунка" данного акта (возрастание при закрытых глазах латентного периода акта, длительности быстрого движения, уменьшение вариативности связи движений головы и нижней челюсти).

Из 30 нейронов зрительной коры II не изменяли активности ни на одном из этапов поведения с открытыми глазами; у 2 из них при закрывании глаз появились активации в поведении. 15 клеток имели одну или несколько фаз активации в поведенческом акте. У 5 из них при осуществлении поведения с закрытыми глазами приуроченность активаций к определенным этапам поведенческого акта не изменилась. У 6 клеток при закрытых глазах было отмечено исчезновение активаций, исходно (при открытых глазах) имевшихся у нейрона. У 4 нейронов - возникновение активации на том этапе поведения, где исходно активация не появлялась. У 3 клеток выявлена деструктуризация активности - исчезновение ее фазной структуры. Таким образом, у 12 нейронов отмечались кардинальные изменения активности при закрывании глаз: появление - исчезновение или изменение приуроченности активаций к определенным этапам поведения.

Из 30 нейронов моторной области коры 18 клеток имели одну или несколько фаз активации в поведенческом акте. Из них лишь у одного обнаружено кардинальное изменение активности: при закры-

тых глазах исчезла активация, возникавшая в исходной ситуации во время быстрого движения к пище.

Таким образом, достижение результата поведенческого акта как при контакте со "зрительной частью" среды, так и при его исключении, обеспечивается реализацией систем, по отношению к которым специфичны нейроны и зрительной, и моторной областей коры. Активации нейронов зрительной и моторной областей коры в поведенческом акте захвата пищи появляются как при открытых, так и при закрытых глазах. В соответствии со спецификой морфологических связей изученных областей обнаруживается, что для реализации тех систем, по отношению к которым специфичны нейроны зрительной области коры, большее значение имеет контакт животного со "зрительной частью" среды: количество нейронов зрительной коры с кардинальными изменениями активности превышает ($p < 0,01$) количество таких нейронов моторной коры.

5.2. Активность ганглиозных клеток сетчатки при осуществлении сложного пищедобывательного поведения в условиях контакта со "зрительной частью" среды и при его исключении. Накопленные в литературе данные по изучению периферических и центральных отделов "сенсорных систем" свидетельствуют в пользу существования тесных филогенетически обусловленных отношений между системами, по отношению к которым нейроны этих отделов специфичны. В настоящих экспериментах проверяли предположение о том, что если при исключении контакта со "зрительной частью" среды в поведении появляются активации нейронов зрительной коры, то реализуются и системы, по отношению к которым специфичны элементы "периферического уровня зрительного анализатора" - ганглиозные клетки сетчатки. Поскольку активность периферических сенсорных нейронов возникает в результате взаимодействия между центральными влияниями и эффектами внешних воздействий (гл. 4), мы надеялись, исключив один из факторов, а именно внешние воздействия, выяснить роль эфферентных влияний в организации активности ганглиозных клеток сетчатки при реализации поведения.

Эксперименты проведены на кроликах, обученных пищедобывательному поведению (нажатие на педаль и получение пищи из кормушки - гл. 3). Оно оказалось в значительной степени сходным у животных с открытыми и с закрытыми глазами. Однако при закрытых глазах длительность нажатия на педаль уменьшалась, время разворота от педали к кормушке увеличивалось. Кроме того был замедлен переход от

цикла I (правая педаль и кормушка) к циклу II (левая педаль и кормушка).

Зарегистрирована активность 39 волокон оптического тракта. Из них активность 34 проанализирована в ситуациях осуществления поведения с открытыми и закрытыми глазами. Все волокна активировались на тех или иных этапах поведения. У 4 из них активации в условиях поведения с закрытыми глазами не появлялись. У 14 активации при закрытых глазах появлялись на тех же этапах поведения, что и при открытых глазах. У 16 активации появлялись в обеих ситуациях, но на разных этапах поведения. Изменения связи активности с этапами поведения при закрывании глаз могли быть различны в циклах I и II или иметь место только в одном из них. Активность волокон оптического тракта в циклах I и II различалась не только при открытых глазах, но и в отсутствие контакта со "зрительной частью" среды. В тех случаях, когда активация волокна появлялась при закрытых глазах на том же этапе поведения, что и при открытых глазах, ее характеристики (количество спайков, распределение межспайковых интервалов по величине), как правило, изменялись.

Таким образом, активации ганглиозных клеток сетчатки, как и нейронов зрительной коры, появляются в поведении при исключении контакта со "зрительной частью" среды.

Считается, что эфферентные влияния модулируют ответы периферических сенсорных элементов на стимулы специфической модальности в связи с изменениями в других анализаторах и смещениями внимания. Полученные нами результаты показывают, что эфферентные влияния могут обусловить изменения активности ганглиозных клеток сетчатки в связи с этапами поведения и вне действия специфической зрительной стимуляции. Если активность эфферентных волокон — это извлечение из памяти систем, по отношению к которым специфичны ганглиозные клетки сетчатки, то активность центробежных волокон есть извлечение из памяти систем, по отношению к которым специфичны центральные нейроны, в том числе нейроны центральных отделов "зрительного анализатора". Эти процессы отражают согласование систем, к которым принадлежат центральные и периферические нейроны. В результате между системами устанавливаются отношения, необходимые для реализации конкретного поведенческого акта.

Глава 6. Активность нейронов моторной и зрительной областей коры при изменении двигательных характеристик поведенческого акта.

В экспериментах исследовалась активность нейронов моторной и зрительной областей коры при изменении двигательных характеристик поведенческого акта захвата пищи (гл. 2). Использовались два типа воздействий, изменяющих двигательные характеристики поведенческого акта. 1) Изменение пространственного положения подающего пищу штифта относительно морды животного: прямо перед, слева или справа от нее. Максимальное отклонение штифта от центрального положения составляло 37° . 2) Закрепление резиновой нити между затылочной костью и потолком клетки. Натяжение ее при максимальном смещении головы (голова у пищи) было 250 г. Указанные воздействия приводили к перестройке мышечной активности, однако поведенческий акт во всех случаях включал быстрое движение головы вниз и вперед, медленное движение головы, синхронное с открыванием рта, и собственно захват пищи зубами.

Кролики, обученные захватывать пищу в исходной ситуации, с первого же предъявления реализовывали акт при смещении пищи или прикреплении нити: дополнительного обучения для этого не требовалось.

Только I из 102 изученных нейронов перестал активироваться в поведенческом акте в результате примененных воздействий (при смещении пищи от центра). У 3 клеток появилась дополнительная активация (у двух при смещении пищи, и у одной — при прикреплении резиновой нити). Связь активаций остальных нейронов с этапами поведения оставалась неизменной, хотя характеристики активаций могли изменяться. Таким образом, при всех примененных воздействиях состав активирующихся в акте нейронов существенно не изменился. Разным степеням свободы поведенческого акта (гл. 2) соответствует постоянный состав активирующихся нейронов моторной и зрительной областей коры.

Данные литературы и, в особенности, результаты экспериментов по изучению постспайковой фасилитации ЭМГ указывают на то, что реализация систем, по отношению к которым специфичны нейроны моторной области коры, связана с мышечной активностью. Однако, как и в случае сенсорных корковых структур (гл. 4,5), эта связь не является жесткой. Нейроны моторной коры могут активироваться в поведенческом акте при разных способах организации его исполнительных механизмов. По аналогии с представлением об изменении РП как факторе, обеспечивающем функционирование детекторов константного экрана (Соколов, 1961), постоянство активирования нейронов в поведен-

ческом акте, несмотря на изменение его двигательных характеристик, может быть объяснено изменением моторных полей нейронов (Fetz, Finocchio, 1975; Fetz a.oth., 1976; Fetz, 1981).

Глава 7. Активность нейронов моторной и зрительной областей коры при изменении цели и постоянстве двигательных характеристик поведения.

Если феномен большей зависимости от цели поведения состава активизирующихся нейронов моторной, чем зрительной области коры характеризует различие системоспецифичности исследуемых областей, то можно предположить, что при смене цели поведения будет иметь место большее изменение состава именно нейронов моторной коры даже в условиях специальной стабилизации исполнительных механизмов.

В качестве экспериментальной модели актов, направленных на достижение различных результатов при одинаковых движениях, были использованы акты захвата из кормушки разных объектов: непищевого — куска пластика (П) и пищевого — куска моркови (М). М животное имело возможность захватить только после захвата и вынимания из предыдущей чашечки кормушки П. Кормушки подавались после того, как кролик занимал фиксированную позу — голова над кормушкой.

Куски П и М были одинаковыми по форме, размеру и визуальным характеристикам: различия в мощности на соответствующих длинах волн спектра света, отраженного П и М, начиналось только в области 600 нм (определено на Спекорд М 40), т.е. в том диапазоне, для которого поведенчески определенная у кроликов чувствительность падает до нуля (Nuboer, Weavels, 1975).

Акты захвата П и М были одинаковыми по регистрируемым электро- и актографическим показателям; грызение и жевание М начиналось после подъема головы из кормушки.

Зарегистрирована активность 201 нейрона: 103 моторной и 98 зрительной области коры. Часть из них активировалась в обоих актах (захвата П и М) — неспецифические нейроны, другие — лишь в одном из них — специфические нейроны. Около 1/3 нейронов, являясь неспецифическими по критерию наличия активации в обоих актах, активировались в них существенно различно. Из 27 специфических нейронов большинство: 22 (17 моторной и 5 зрительной коры) активировались на этапе собственно захвата объекта. Количество специфических нейронов в зрительной области коры было достоверно меньше ($p < 0,05$), чем в моторной. Нейроны могли быть специфичны как по отношению к акту захвата П, так и к акту захвата М, но по отношению

к последнему чаще ($p < 0,01$).

Если состав корковых нейронов, активирующихся в данном поведенческом акте, при модификации его двигательных характеристик изменяется незначительно, то в разных поведенческих актах даже при одинаковых движениях в одной и той же среде составы активирующихся нейронов существенно различаются. Различие объемов смены состава активирующихся нейронов в сравниваемых ситуациях статистически достоверно ($p < 0,001$). Полученные факты подтверждают предположение о том, что связь реализации систем, по отношению к которым нейроны исследованных областей коры специфичны, с параметрами исполнительных механизмов и средой не является однозначной. Факт большего изменения состава активирующихся нейронов моторной, чем зрительной коры при изменении цели поведения служит подтверждением выявленного при анализе сложного пищедобывательного поведения феномена (см. гл.3), поскольку в данном случае этот феномен получен при фиксации переменных, считающихся основными детерминантами активности исследованных групп нейронов.

Глава 8. Общее обсуждение.

В этой главе с позиций системного исторического подхода анализируются детерминанты системоспецифичности нейронов разных структур мозга, а также формулируются принципы тех отношений, которые складываются в поведенческом акте между системами, к которым принадлежат центральные и периферические нейроны.

8.1. Сопоставление системоспецифичности нейронов зрительной и моторной областей коры. Исторический подход квалифицируется как наиболее общий методологический принцип современного научного познания, как существенный компонент системного подхода (Вяткин, Мамзин, 1969; Алексеев, 1972; Сервантов, 1974; Соколов, Мейен, 1978 и др.). Исторический подход является необходимым методом анализа функционирования организма, поскольку "изучение формирования функций в эмбриогенезе и раннем постнатальном онтогенезе дает возможность обнаружить и понять те механизмы, которые нельзя понять, изучая только взрослые организмы" (Anokhin, 1970, p.ix). Системный анализ становления функций организма в онтогенезе может быть проведен с позиций разработанной П.К.Анохиным и его учениками концепции системогенеза (Анохин, 1948, 1968; Миллягин, 1951; Голубева, 1969; Шулейкина, 1971; Ата-Мурадова, 1980; Коккина, 1980; Хаятин, 1983 и др.). Принципиальное положение концепции системогенеза состоит в том, что гетерохронии в закладках и темпах развития раз-

личных структурных образований организма связаны с необходимостью формирования целостных функциональных систем. Избирательный и гетерохронный рост структур организма заключается не в равномерном созревании органа, например, мозга, а лишь некоторых его элементов и проводящих структур, обуславливая ускоренное развитие тех частей данного органа, которые необходимы для осуществления жизненно важных функций уже на ранних этапах онтогенеза (принцип фрагментации органа) (Анохин, 1975). То или иное соотношение созревания элементов и формирования функциональных систем в процессе индивидуального развития может служить показателем той или иной системной принадлежности этих элементов.

Формирование поведения в онтогенезе рассматривается как переход от "генерализованных" ко все более "специализированным" актам. Системы, формирующиеся на более поздних этапах онтогенеза, соотносятся со средой все большей "дробности" (Волохов, 1968; Караян, 1970; Камшилов, 1971; Воронин, 1979; Швырков, 1982; Шмальгаузен, 1982; Батуев и др., 1983; Scott, 1965).

Наиболее зрелым к моменту рождения оказывается акт сосания (Шулейкина, 1971), который рассматривается как сложный, формирующий-ся в зависимости от конкретных условий развития организма, целенаправленный поведенческий акт (Бласс, 1982; Шулейкина, 1982; Vlass a. oth., 1979). Не только сосание, но и другие "базовые" или, по терминологии П.В. Симонова (1984), "витальные" системы выступают в раннем постнатальном онтогенезе как целенаправленные поведенческие акты: терморегуляционные акты, акты захвата твердой пищи, непещевых объектов (Дерягина, 1980; Зоренко, 1981; Сагьянофф, 1982; Крымов, 1983).

Критическим моментом развития поведения в раннем постнатальном онтогенезе является момент раскрытия глаз, после которого происходит совершенствование поведения за счет "контролирующих его сигналов", возрастают возможности учета конкретных условий реализации поведения (Волохов, 1968; Хаятин, Дмитриева, 1980; Зоренко, 1981; Хаятин, 1983 и др.) и имеет место образование новых систем, соотносящихся со средой на более высоком уровне "дробности" - "дифференцированных" систем. Данные по изменению свойств РП в онтогенезе свидетельствуют о том, что дифференциация поведения в онтогенезе коррелирует со становлением дефинитивных свойств РП, а индивидуальная специфичность формируемых систем феноменологически проявляется в зависимости свойств РП от особенностей раннего

опыта. При феноменологическом анализе изменения поведения после раскрытия глаз выглядят как увеличение количества возможных способов достижения необходимых для выживания результатов. Поэтому активность специфичных по отношению к дифференцированным системам нейронов может феноменологически характеризоваться как связанная со способами осуществления поведения, а активность нейронов, специфичных по отношению к базовым системам (каждая из которых реализуется при разных способах осуществления поведения) — с его целями.

Сопоставление развития поведения и сроков созревания моторной и зрительной областей коры (биохимические, морфологические и электрофизиологические данные) показывает, что нейроны моторной коры созревают раньше, на том этапе, когда у животного формируются базовые системы, а интенсивное созревание нейронов зрительной коры запаздывает, приходясь на период, следующий за раскрытием глаз, в котором поведение усложняется за счет дифференцированных систем. В связи с этим, а также при учете обнаруженной в наших экспериментах зависимости состава активизирующихся нейронов моторной коры от цели поведения, а состава активизирующихся нейронов зрительной коры от способа его осуществления, формулируется положение о том, что рано созревающие нейроны моторной области коры оказываются специфичными по отношению к базовым системам, а нейроны зрительной области коры — по отношению к дифференцированным системам. Перекрытие наборов систем, которым принадлежат нейроны сопоставляемых структур, объясняется "внутриструктурной" гетерохронией (неравномерное созревание слоев и клеток внутри анализируемых областей коры) и процессами системогенеза, имеющими место на поздних этапах индивидуального развития (Швырков, 1978; Судаков, 1979, 1980).

Промежуточное положение соматосенсорной коры как по срокам созревания, так и по свойствам активности нейронов в поведении (гл.3) можно рассматривать в качестве подтверждения сформулированного представления.

Системоспецифичность нейронов зависит не только от "онтогенетической памяти" (формирование поведения в процессе индивидуального развития), но и от "филогенетической памяти" ("проекционные системы" (Spinnelli, 1978), генетически запрограммированные связи между нейронами (Соколов, 1981)), определяющей основной объем и специфику морфологических связей областей. Специфика связей нейронов зрительной и моторной областей коры, с одной стороны, обуславлива-

ет зависимость реализации систем, по отношению к которым специфичны эти нейроны, от изменений зрительной среды и мышечной активности. С другой стороны, различие связей нейронов определяет различие становления их системоспецифичности во времени, в результате чего у нейронов формируется специфичность по отношению к системам разного "возраста": базовым и дифференцированным. Системоспецифичность нейрона — производное обоих связанных видов памяти: "филогенетическая память" детерминирует общие характеристики того набора систем, по отношению к которым может быть специфичен данный нейрон, а "онтогенетическая память" — по отношению к какой конкретно системе он будет специфичен.

Д.С.Выготский и А.Р.Лурия (1930) указывали, что для понимания поведения необходимо представление о нем как об истории поведения, и высоко оценивали роль И.П.Павлова в развитии такого представления. И.П.Павлов (1973) считал, что одна из главнейших функций больших полушарий — формирование условных рефлексов в течение индивидуального существования животных. Представление о зависимости системоспецифичности от истории поведения и заключение об особом отношении корковых нейронов к индивидуально формируемым системам находятся в соответствии с выводом И.П.Павлова.

8.2. Различия системоспецифичности центральных и периферических нейронов и межсистемные отношения в поведенческом акте. Факты, полученные при анализе разных нейронов (нейроны ТМЗ и моторной области коры, механорецепторы и нейроны сенсорных областей коры, ганглиозные клетки сетчатки и нейроны зрительной области коры) в разных формах поведения, свидетельствуют об одной и той же закономерности: subsystemы, неизменно реализующиеся при стимуляции одной и той же рецептивной поверхности и при осуществлении одной и той же двигательной активности в разных поведенческих актах, активируются в этих актах разные наборы базовых и дифференцированных систем. Данная закономерность означает, что в основе разных поведенческих актов и, следовательно, в основе реализации разных наборов индивидуально сформированных систем, по отношению к которым специфичны корковые нейроны, могут лежать одни и те же врожденные subsystemы, по отношению к которым специфичны периферические элементы. Это представление согласуется с гипотезой Н.П.Бехтеревой (1971) о "жестких" и "гибких" звеньях системы.

Постоянство состава активировавшихся периферических элементов в указанных ситуациях не означает, что subsystemы используются как

неизменные "кирпичики" в разных поведенческих актах. Реализуясь в поведенческих актах, направленных на достижение разных результатов, подсистема вступает в отношения с разными наборами систем, составляющих иерархию. В связи с этим характеристики активности периферических элементов (выраженность, паттерн активаций и т.д.) отличаются в разных поведенческих актах, проявляя зависимость от цели поведения.

8.3. Системоспецифичность в филогенезе. Поскольку выводы о различии системоспецифичности нейронов, сформулированные в настоящей работе, основаны в большинстве своем на результатах исследования нейрональной активности у кроликов, существенное значение приобретает следующий вопрос: изменяется ли системоспецифичность нейронов данной области мозга в филогенетическом ряду от кролика до человека?

На основании анализа имеющихся данных сравнительно-анатомических и сравнительно-физиологических исследований, а также при учете представлений о "кортикализации функций" в филогенезе, обосновывается предположение об увеличении количества системоспецифичных нейронов в первичных областях коры в процессе ее эволюционной дифференциации. Параллельно с этим процессом в эволюции развиваются вторичные и третичные (гностические, специфически человеческие) области коры мозга. Имеющиеся в литературе факты, в том числе и данные о сроках созревания вторичных и третичных областей в онтогенезе (Саркисов, 1940; Кононова, 1949; Филимонов, 1949; Школьник-Яррос, 1965; Шевченко, 1972; Дурья, 1973; Дубинин и др., 1984; Holloway, 1968) свидетельствуют в пользу того, что совокупности нейронов этих областей специфичны по отношению к более "молодым", чем нейроны первичных областей коры системам сложного дифференцированного поведения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Развитые в работе представления обобщены в модели системной организации поведенческих актов, направленных на достижение разных результатов и одного и того же результата разными способами. Поведенческий акт реализуется как иерархия функциональных систем: врожденные подсистемы и последовательно формирующиеся в процессе индивидуального развития базовые и дифференцированные системы. Единство центра и периферии в достижении организмом полезного результата (Анохин, 1935) проявляется в том, что как центральные, так и периферические нейроны вовлекаются как в механизмы организации поведен-

ческого акта, так и в механизмы его реализации. Однако роль центральных и периферических нейронов в обеспечении поведения различна. Это различие определяется их принадлежностью к разным системам, составляющим иерархию поведенческого акта. Тем самым подтверждается предложенная гипотеза о различии системоспецифичности нейронов центральных и периферических структур. Периферические нейроны участвуют в реализации субсистем, а центральные корковые – преимущественно в реализации базовых и дифференцированных систем. В этом состоит различие психофизиологического значения активности центральных и периферических нейронов в поведении.

На каждом этапе поведения из памяти извлекается лишь часть имеющихся функциональных систем. Извлеченные из памяти системы составляют "текущее содержание" психики (Швырков, 1984). Предложенная модель позволяет предсказывать динамику текущего содержания психики. При изменении цели поведения текущее содержание психики меняется в большей степени за счет базовых систем, а при изменении способа осуществления поведения – за счет дифференцированных систем. По мере приближения к результату поведения текущее содержание психики становится все более однозначным и специфичным.

"Системная организация поведенческого акта построена согласно не на принципе эквипотенциальности и должна быть достаточно сложной, а не абсолютно опосредована структурными особенностями мозга при условии динамической изменчивости взаимоотношений между его ансамблями. Задача будущих исследований заключается в дальнейшем экспериментальном анализе и теоретическом осмысливании этой актуальной проблемы..." (Адрианов, 1973, с. 187). Как показывают результаты проведенного исследования и их обсуждение, целостность мозга не означает эквипотенциальности его областей. Сложность и относительность опосредования структурными особенностями роли нейронов различных областей мозга в обеспечении поведения заключается в том, что эта роль зависит от принадлежности нейрона конкретной системе – его системоспецифичности. Системоспецифичность нейрона, в свою очередь, определяется его морфологическими связями и индивидуальным опытом животного.

ВЫВОДЫ

I. Активирующиеся в поведенческом акте центральные и периферические нейроны специфичны по отношению к разным системам. Полученные данные показывают, что периферические нейроны специфичны по отношению к врожденным субсистемам, а корковые – преимущественно

по отношению к системам уровня поведенческого акта, формирующимся в процессе индивидуального развития.

2. Врожденные подсистемы, по отношению к которым специфичны периферические сенсорные нейроны (механорецепторы), реализуются при стимуляции соответствующих рецептивных полей в разных поведенческих актах. В то же время при стимуляции данной рецептивной поверхности в разных поведенческих актах реализуются разные наборы систем, к которым принадлежат нейроны сенсорных областей коры. Рецептивные поля нейронов соматосенсорной и зрительной областей коры изменяются в ситуации естественной стимуляции рецептивных поверхностей (пищедобывательное поведение) по сравнению с ситуацией тестирования рецептивных полей.

3. Достижение результата поведенческого акта как при контакте со зрительной средой, так и при его исключении, обеспечивается реализацией систем, по отношению к которым специфичны нейроны и зрительной, и моторной областей коры: активации этих нейронов появляются в поведении и при открытых, и при закрытых глазах. Наборы систем, по отношению к которым специфичны нейроны этих областей коры, различны: количество нейронов зрительной коры, у которых отмечены изменения активности при закрывании глаз, превышает количество таких нейронов моторной коры.

4. Активации ганглиозных клеток сетчатки, как и нейронов зрительной области коры, появляются в пищедобывательном поведении и при исключении контакта со зрительной средой. Приуроченность активаций ганглиозных клеток сетчатки к этапам поведения, совершаемого с закрытыми глазами, обусловлена эфферентными влияниями на сетчатку.

5. Системы уровня поведенческого акта представлены базовыми и дифференцированными системами. Нейроны моторной области коры преимущественно специфичны по отношению к базовым системам, а нейроны зрительной области коры — по отношению к дифференцированным системам. Различия системоспецифичности нейронов моторной и зрительной областей коры закономерно проявляются при анализе разных форм поведения в следующем основном феномене: состав активизирующихся нейронов моторной области коры зависит преимущественно от цели поведения, а состав нейронов зрительной коры — от способа его осуществления.

6. Реализация систем уровня поведенческого акта и, следовательно, появление активаций у нейронов, специфичных по отношению к

этим системам, не определяются однозначно параметрами исполнительных механизмов и внешней среды. Эта неоднозначность объясняется изменением моторных и рецептивных полей нейронов.

7. Реализуясь в поведенческих актах, направленных на достижение разных целей, одна и та же подсистема согласуется с разными наборами систем, составляющих иерархию этих актов. Активность периферических нейронов, специфичных по отношению к данной подсистеме, является результатом взаимодействия эфферентных и внешних влияний и зависит от цели поведения.

8. Значение эфферентных влияний в поведении не сводимо к модуляции ответов периферических сенсорных нейронов на специфическую стимуляцию. Активность эфферентных волокон отражает процесс согласования систем, к которым принадлежат периферические и центральные нейроны. В результате этого процесса между системами устанавливаются отношения, необходимые для реализации поведенческого акта.

9. В эфферентный синтез и принятие решения наряду с центральными нейронами вовлекаются и нейроны тригеминального мезенцефалического ядра, активность которых традиционно связывается с функционированием исполнительных механизмов.

10. Анализ степеней свободы системы показывает, что существуют предпочтительные и редко реализуемые степени свободы. Характеристики поведенческого акта (время достижения результата, степень автоматизации) зависят от того, какие степени свободы реализуются данным животным.

11. Количество степеней свободы системы уменьшается к моменту достижения результата. Принцип уменьшения количества степеней свободы по мере приближения к результату характеризует организацию как отдельного поведенческого акта, так и сложного поведения человека и животных, состоящего из серии актов.

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ отражено в следующих публикациях:

1. Кортиковые и ретикулярные нейроны в системных механизмах оборонительного поведения (совм. с Д.Г.Шевченко). - В кн.: XII съезд Всесоюзного физиологического общества им. И.П.Павлова. Л., Наука, 1975, с.4.

2. Методика фотоэлектрической регистрации отдельных составляющих движений нижней челюсти (совм. с Ю.В.Гринченко). - Физиол. ж. СССР, 1977, т.63, № 7, с.1062-1064.

3. Участие нейронов мезенцефалического ядра тройничного нерва в процессах организации и реализации элементарного поведенческого акта

захвата пищи. - В кн.: Механизмы системной деятельности мозга. Горький, 1978, с. 10-12.

4. Сопоставление интеграций условного и безусловного поведенческих актов по показателям реакций нейронов коры и ретикулярной формации (совм. с Д.Т.Шевченко). - В кн.: Теория функциональных систем в физиологии и психологии. М.: Наука, 1978, с. 251-263.
5. О возможном биофизическом механизме феномена идентичности активирования соседних нейронов тригеминального мезенцефалического ядра кролика в элементарном поведенческом акте (совм. с Ю.В.Гринченко). - Биофизика, 1978, т. 23, № 5, с. 929-931.
6. Иерархический подход к анализу "невольных" и "произвольных" актов. - В кн.: Механизмы деятельности мозга. М.: ГОСИТИ, 1979, с. 28-30.
7. Иерархическая организация элементарного поведенческого акта (совм. с Ю.В.Гринченко). - В кн.: Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: Наука, 1979, с. 170-234.
8. Модификация активности нейрона и иерархическая организация поведенческого акта. - В кн.: XIII съезд Всесоюзного физиологического общества им. И.П.Павлова. т. I, Л.: Наука, 1979, с. 468.
9. Иерархическая организация поведения (совм. с Ю.В.Гринченко, Р.М.Хвастуновым). - Усп. физиол. наук, 1980, т. 11, № 4, с. 115-144.
10. Активность нейронов зрительной и моторной областей коры мозга при осуществлении поведенческого акта с открытыми и закрытыми глазами (совм. с И.О.Александровым). - Ж.ВНД, 1980, т. 31, вып. 6, с. 1179-1189.
11. Электрофизиологический анализ иерархической организации целенаправленного поведения. - В кн.: Научные сообщения советских психологов к XXII Международному конгр. ч. II. М.: Наука, 1981, с. 448-450.
12. Анализ активности мезенцефалических нейронов в функциональной системе физиологического и поведенческого уровня организации. - В кн.: Системный подход к психофизиологической проблеме. М.: Наука, 1982, с. 207-216.
13. Иерархическая организация физиологических субсистем и нейрональная активность в пицедобывательном поведенческом акте (совм. с Ю.В.Гринченко). - В кн.: Нейрофизиологические механизмы поведения. М.: Наука, 1982, с. 186-196.
14. Постоянство состава активирующихся нейронов при изменениях параметров целенаправленного движения. - Журн.ВНД, 1982, т. 32, № 2, с. 333-336.
15. О детерминации активности нейронов моторной коры в поведении (совм. с В.Б.Швырковым, Ю.В.Гринченко, Т.Ярвляхто, М.Самс). - Психол. ж., 1983, т. 4, № 2, с. 74-87.

16. Поведенческие акты у человека и животных: вариативность времени системных процессов (совм. с Н.Е.Максимовой, И.О.Александровым, Ю.В.Гринченко). - Психол.журн., 1983, т. 4, № 6, с.73-75.
17. Активность нейронов соматосенсорной и зрительной коры при тестировании их рецептивных полей и во время реализации пищедобывательного поведения (совм. с Ю.В.Гринченко). - Нейрофизиология, 1984, т. 16, № 2, с. 254-262.
18. Влияние задачи на ответы кожных механорецепторов человека (совм. с К.Сойнинен, Т.Ярвилехто, В.Б.Швырковым). - Психол.журн., 1984, т. 5, № 5, с. 104-110.
19. Системная детерминация активности волокон оптического тракта в поведении с открытыми и закрытыми глазами (совм. с В.Б.Швырковым, Ю.В.Гринченко, К.Остренд, Т.Ярвилехто). - Психол.журн., 1986, т.7, № 2.
20. Активность центральных нейронов при изменениях способа достижения результата поведенческого акта (совм. с Ю.В.Гринченко, А.Г.Горкиным). - В кн.: Нейроны в поведении: системные аспекты. М.: Наука, 1986, с.101-113.
21. Изменение рецептивных полей центральных нейронов в поведении: иерархический анализ (совм. с Ю.В.Гринченко). - В кн.: Нейроны в поведении: системные аспекты. М.: Наука, 1986, с. 77-93.
22. Физиология поведения. - В кн.: Социологическая энциклопедия. М.: Сов.Энциклопедия (в печати).
23. Neurophysiological characteristics of functional system belonging to different hierarchical level. - In: XVIII International congress of physiological sciences. vol. XIV. Budapest, 1980, p.295.
24. Hierarchical organization of physiological subsystems in elementary food-acquisition behaviour (w. Y.V.Grinchenko). - In: Neural mechanisms of goal-directed behaviour and learning. Acad. Press, 1980, p. 177-188.
25. Electrophysiological analysis of hierarchical organization of goal-directed act. - In: XXII International congress of psychology. vol. 11, 1980, Leipzig, p. 570.
26. Comparative analysis of the effect of eyes closure upon visual and motor cortex neurons activity in behavior (w. I.O.Alexandrov). - In: Soviet-Finnish symposium material. № 15. Helsinki, 1982, p.271-284.
27. Task-dependence of activity in human peripheral mechanoreceptive units (w. K.Scininен, Т.Ярвилехто, В.Б.Швырков). - EEG a.

Clin.Neurophysiol., 1983, v. 56, N 3,p. 312.

28. Specificity of visual and motor cortex neurons activity in behaviour (w. I.O.Alexandrov). - Acta neurobiol.exp., 1982, v. 42, N 6, p.457-468.

29. Behavioural specificity of motor cortex units in freely moving rabbits (w. Y.V.Grinchenko, V.B.Shvyrkov, M.Sams, T.Järvillehto). - Acta psychol.fen., 1984, v. X, p. 3-15.

30. Activity of the optic tract fibres in the freely moving rabbits with open and closed eyes (w. V.B.Shvyrkov, Y.V.Grinchenko, T.Järvillehto, K.Soininen). - Neurosci.Let.,1984, Suppl.80,p.S22.

31. Response characteristics of the peripheral mechanoreceptive units in man: relation to the sensation magnitude and to the task of the subject (w. K.Åstrand, H.Hämäläinen, T.Järvillehto). - Technical Rep., 1985, NA21, p. 1-18.

5.17/3

Подписано к печати 23.12.85. Заказ 139. Тираж 100 экз. ВНИИС