

В. Б. ШВЫРКОВ, Ю. И. АЛЕКСАНДРОВ

ОБРАБОТКА ИНФОРМАЦИИ, ПОВЕДЕНЧЕСКИЙ АКТ И КОРКОВЫЕ НЕЙРОНЫ

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

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

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

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

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

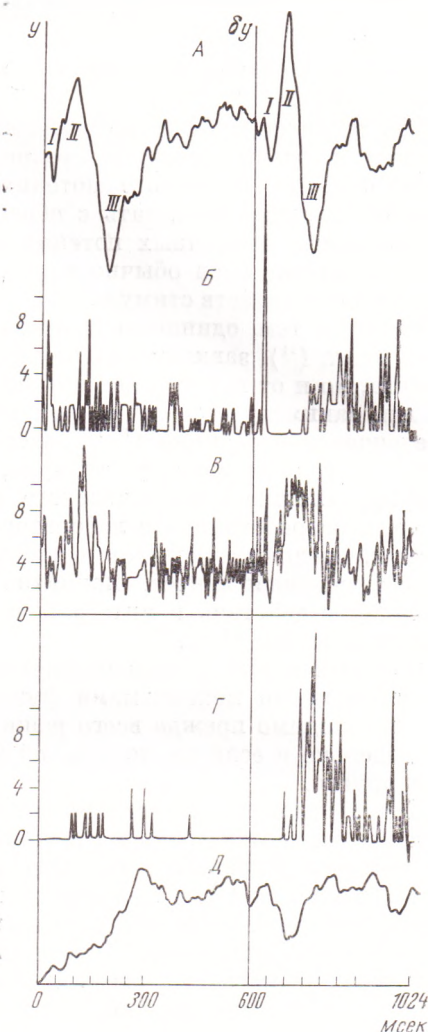
Эксперименты проведены на 12 кроликах, фиксированных в стереотаксисе с применением только новокаина. Условным сигналом служила вспышка света (0,3 дж, 50 мсек.), синхронизированная со звуковым щелчком. Электрокожное раздражение — прямоугольный импульс амплитудой 20—80 в от стимулятора «Физиовар» — подавалось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

Импульсную активность нейрона, отводимую стеклянным микроэлек-

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

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

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



в.п. при условном и безусловном поведенческих актах подробно обсужден в другой работе (⁷). Э.м.г.-реакция как на электрокожное раздражение так и на условный свет появлялась у разных животных с латентным периодом 50—300 мсек и совпадала по времени с поздним позитивным компонентом в.п. (рис. 1).

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

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

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

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

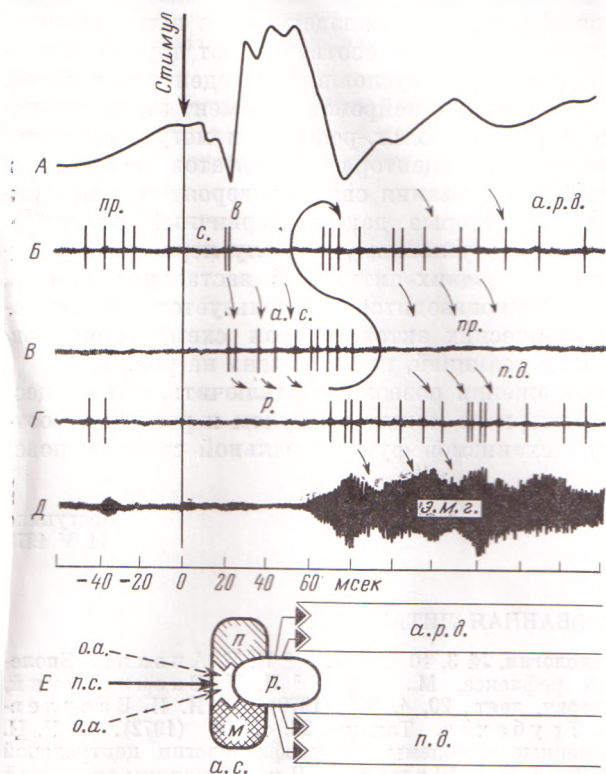


Рис. 2. Схема нейронального обеспечения узловых механизмов функциональной системы поведенческого акта в интервале между стимулом и реакцией. Обозначения А—Д как на рис. 1. Е — схема узловых механизмов функциональной системы по П. К. Анохину: о.а.—обстановочная афферентация, п.с.—пусковой стимул, п —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

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

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

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

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

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

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

Институт психологии
Академии наук СССР
Москва

Поступило
11 V 1971

ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

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