

Ю. А. ФАДЕЕВ, В. В. АНДРИАНОВ

**ОБРАТНАЯ АФФЕРЕНТАЦИЯ КАК ФАКТОР, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЙ  
СМЕНУ СТЕПЕНЕЙ СВОБОДЫ РЕАГИРОВАНИЯ КОРКОВОГО  
НЕЙРОНА***(Представлено академиком П. К. Анохиным 26 II 1974)*

Механизм конвергенции возбуждений на одном нейроне, с одной стороны, дает возможность понять, как складывается преддусковая интеграция в стадии афферентного синтеза, с другой стороны — объясняет то многообразное ответных реакций нейрона, которое связано с включением его в эффекторные возбуждения для получения конечного результата действия и его последующей оценкой в аппарате акцептора результатов действия (<sup>1</sup>, <sup>2</sup>, <sup>6</sup>). При осуществлении поведенческого акта реакции коркового нейрона, как правило, не бывают однозначны (<sup>4</sup>, <sup>8-11</sup>), хотя в целом мозг, интегрируя множество возбуждений, формирует адекватное для данной ситуации поведение животного. Эти флюктуации в реакциях нейронов связаны с тем, что каждый компонент афферентного синтеза (доминирующая мотивация, обстановка афферентация, пусковая афферентация и обратная афферентация и память) имеет свое особое значение для освобождения нейрона от избыточных степеней свободы (<sup>3</sup>).

Вышеизложенное позволяет поставить вопрос о том, какой же фактор будет направлять выбор необходимых степеней свободы коркового нейрона. Ответ на этот вопрос можно получить при исследовании реакций нейронов коры мозга в хронических условиях эксперимента, когда животное обладает полной свободой выбора оптимального пути для получения конечного полезного результата. Такая ситуация возможна при осуществлении животным инструментального поведения, в котором вероятность появления подкрепляющего агента зависит от выполнения животным какой-то двигательной реакции в ответ на сигнальный раздражитель. В настоящем исследовании была предпринята попытка установить тот фактор, который определяет степень участия коркового нейрона в построении инструментального поведения.

Исследования проведены на 4 кошках, предварительно лишенных пищи за 2 суток. В хронический опыт с микроэлектродным исследованием бралось животное, когда у него проявлялась инструментальная поведенческая реакция при каждом предъявлении звукового раздражителя. Регистрация нейронной активности осуществлялась по методике, описанной нами ранее (<sup>7</sup>).

Зарегистрирована активность 20 нейронов проекционной зрительной области коры мозга кошки. При включении звука с лагентам периодом от 0,5 до 2 сек. кошка проявляла двигательную реакцию по направлению к педали. В момент включения звукового раздражителя 9 исследованных нейронов (45%) реагировали 2-3 импульсами в интервале времени 50-60 мсек. (рис. 1А). Остальные 11 нейронов (55%) не давали отчетливой реакции на включение звука (рис. 1Б). Последующее изменение активности нейрона можно было наблюдать в интервале времени от начала включения звука до момента нажатия лапой на педаль. При каждом включении звука этот интервал составлял от 1 до 8 сек. и зависел от исходного расстояния животного до педали, времени от начала действия звука до начала двигательной реакции и скорости ее осуществления. За этот интервал времени 7 нейронов (35%) снижало частоту своих разрядов

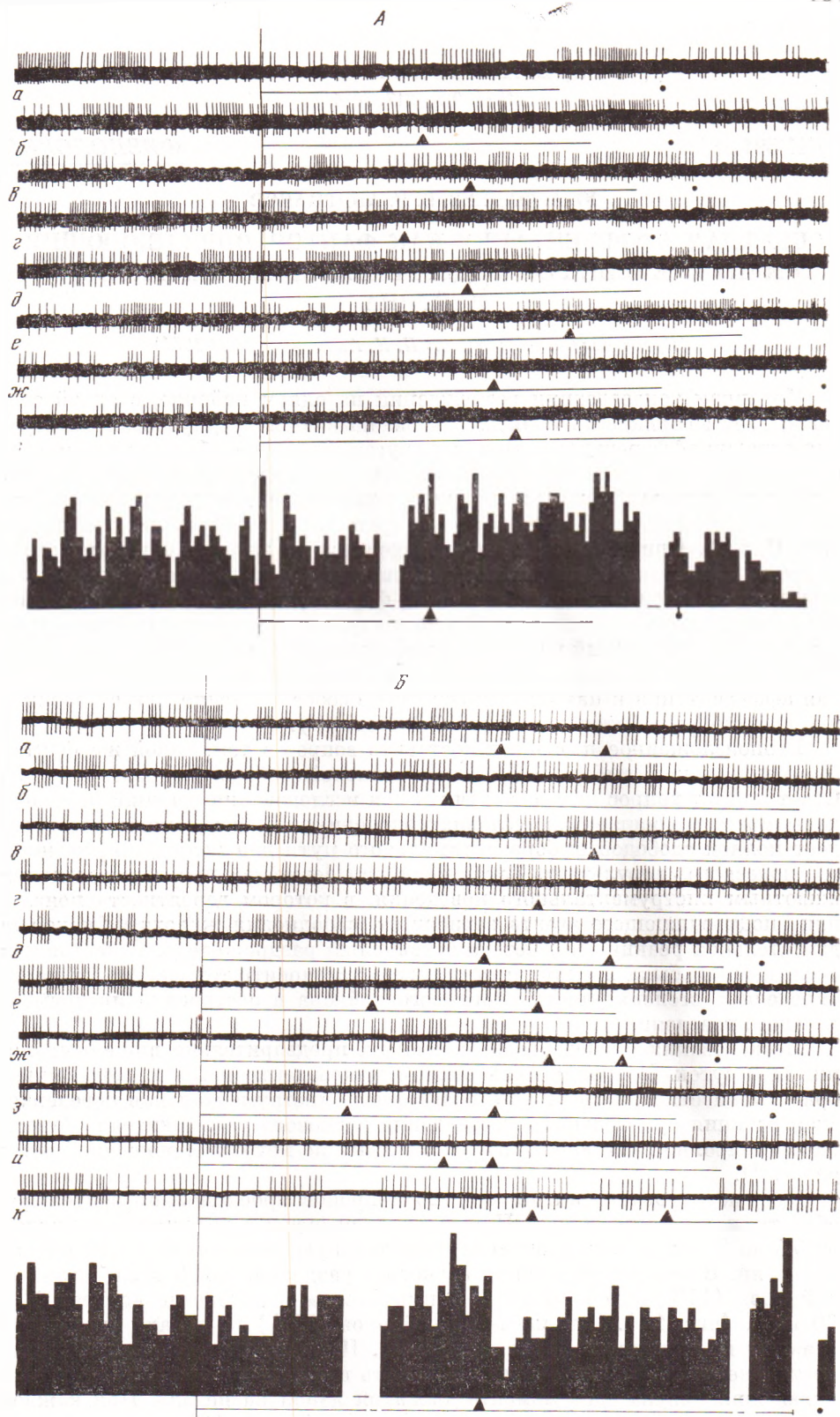


Рис. 1. Последовательные нейрограммы (а-з, а-к) и суммарные гистограммы двух (А, Б) нейронов проекционной зрительной области коры мозга при последовательных реализациях инструментального условного рефлекса. А - ширина канала 70 мсек., Б - 60 мсек. Начало горизонтальной линии - включение звука, конец - выключение звука и появление молока. Стрелка - нажатие на педаль. Точка - начало лакания

до 1–5 имп/сек; 3 нейрона (15%) увеличивало частоту и 10 нейронов (50%) ее не изменяло.

При нажатии на педаль кошка, как правило, поворачивала голову в сторону кормушки, так как в ней с задержкой в 1–1,5 сек. появлялось молоко. Это состояние кошки по поведенческим показателям можно охарактеризовать как состояние ожидания. В это время 10 нейронов (50%) увеличивало свою активность по сравнению с предыдущим интервалом (рис. 1А), а остальные нейроны не давали заметных реакций.

Таким образом, нейронная активность существенно изменяется в моменты, связанные с восприятием животным внешних воздействий, имею-

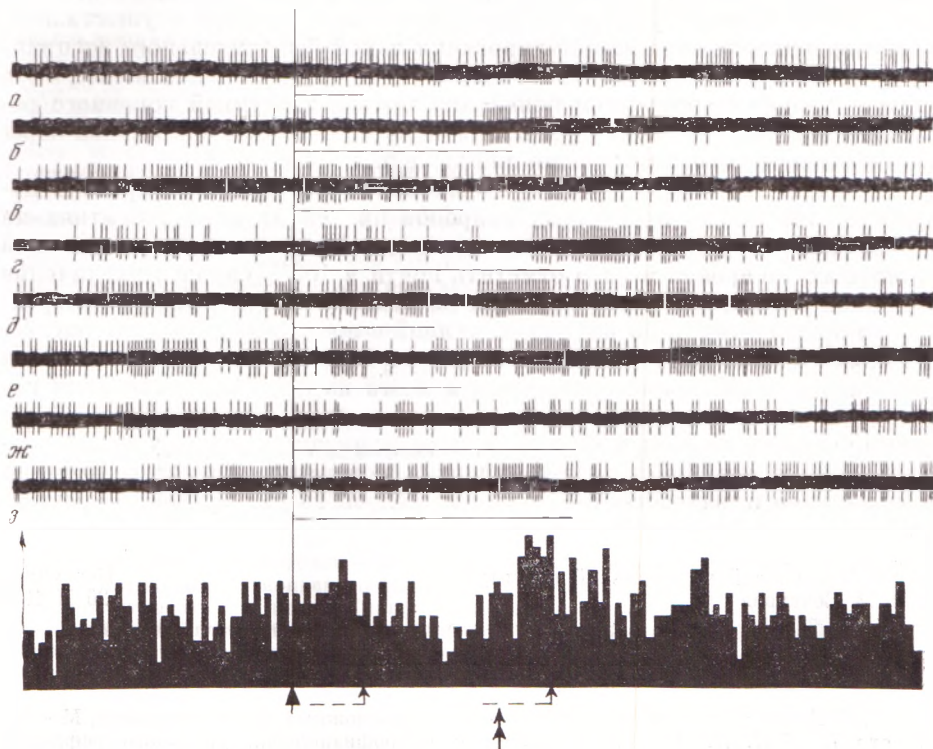


Рис. 2. Последовательные нейрограмма (а–з) нейрона, представленного на рис. 1А, и суммарная гистограмма восьми спонтанных нажатий на педаль, не сопровождающихся подкреплением. Ширина канала 70 мсек. Линия – время, в течение которого кошка держит лапу на педали. Стрелка на вертикальной линии гистограммы – начало нажатия на педаль. Двойная стрелка – момент предполагаемого появления молока

щих определенное информационное значение в данной конкретной ситуации (пусковая афферентация, обстановочная афферентация, обратная афферентация). Использование в качестве пускового стимула звукового раздражителя позволило исключить в реакциях зрительных корковых нейронов восприятие условного пускового сигнала, так как в данном случае он будет адресоваться в первую очередь в проекционную слуховую область коры мозга. Поскольку для проекционной зрительной области коры звуковой раздражитель является неспецифическим<sup>(5)</sup>, то реакции корковых зрительных нейронов на звук рассматриваются не как восприятие пускового стимула, а как результат развертывания предпусковой интеграции, в которой нейронам зрительной области коры отведена роль воспринимающих другие зрительные раздражители, необходимые для формирования поведения. Экспериментальная ситуация, в которой находилась кошка, оставалась практически постоянной, и все обстановочные раздражители уже так или

иначе включены в преддусковую интеграцию в стадии становления условного рефлекса. Следовательно, корковые нейроны проекционной зрительной области будут воспринимать только те зрительные воздействия, которые могут дать дополнительную информацию об успешности осуществления поведенческого акта. Можно допустить, что реакция нейронов при действии звукового раздражителя связана с поворотом головы и зрительным восприятием кормушки, как оценкой конечного результата (появление молока). Последующее снижение активности нейрона до момента нажатия на педаль по времени связано с двигательной реакцией. И, наконец, нажатие лапой на педаль всегда сопровождается зрительным восприятием кормушки. Даже в случаях неудачного нажатия на педаль (недостаточной силы, неэффективные участки педали) повторное нажатие осуществляется, как правило, за счет манипулирования лапой без зрительного восприятия педали. В этот период увеличение нейронной активности может быть связано только с ожиданием появления молока и оценкой конечного результата, так как с началом лакания активность нейронов зрительной коры уменьшается до исходного уровня или даже ниже его.

В качестве контроля наших предположений мы проанализировали активность тех же исследованных нейронов при спонтанных нажатиях на педаль, которые не подкреплялись молоком. При этом анализе реакций зрительных нейронов можно отметить почти в 100% случаев увеличение нейронной активности после нажатия на педаль, т. е. в период, непосредственно предшествующий или совпадающий с появлением молока (рис. 2).

Таким образом, непрерывный анализ разрядной деятельности нейронов зрительной проекционной области коры мозга на фоне осуществления инструментального поведенческого акта показывает, что на всех этапах развития поведения основным фактором, определяющим степень участия коркового зрительного нейрона в построении поведения, является обратная афферентация о достижении конечного полезного для организма результата.

Первый Московский медицинский институт  
им. И. М. Сеченова

Поступило  
26 II 1974

#### ЦИТИРОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

- <sup>1</sup> П. К. Анохин, В кн. Физиологические основы сложных форм поведения, М.—Л., 1967, стр. 7. <sup>2</sup> П. К. Анохин, Биология и нейрофизиология условного рефлекса, М., 1968. <sup>3</sup> П. К. Анохин, В кн. Принципы системной организации функций, «Наука», 1973, стр. 5. <sup>4</sup> Г. Джаспер, Г. Риччи, Б. Доун, В кн. Электроэнцефалографические исследования высшей нервной деятельности, Изд. АН СССР, 1962, стр. 129. <sup>5</sup> В. Г. Скребицкий, Л. Л. Воронин, В сборн. Проблемы динамической локализации функций мозга, М., 1968, стр. 266. <sup>6</sup> Ю. А. Фадеев, Конвергенция возбуждений на нейронах, Ежегодник БМЭ, т. 2, 1969, стр. 247. <sup>7</sup> Ю. А. Фадеев, В. В. Андрианов, Физиол. журн. СССР, № 8, 1217 (1971). <sup>8</sup> Ю. А. Фадеев, В. В. Андрианов, Бюлл. эксп. биол., № 2, 6 (1973). <sup>9</sup> Bizzi Emilio, P. H. Schiller, Exp. Brain Res., v. 10, № 2, 151 (1970). <sup>10</sup> E. V. Evarts, 25th Intern. Congr. Physiol. Sci. Munich, v. 8, 1971, p. 192. <sup>11</sup> J. E. Roy, Morgades Pilar Prieto, Exp. Neurol., v. 23, № 3, 412 (1969).