ՀԱՅԿԱԿԱՆ ՍՍՀ ԳԻՏՈՒԹՅՈՒՆՆԵՐԻ ԱԿԱԴԵՄԻԱ: ՀԱՅԱՍՏԱՆԻ ԿԵՆՍԱԲԱՆԱԿԱՆ ՀԱՆԴԵՍ
АКАДЕМИЯ НАУК АРМЯНСКОЙ ССР. БИОЛОГИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ АРМЕНИИ

т. XXVI, № 7, 1973

УДК 51:155:001.1.57.612.82

Л. С. ГАМБАРЯН, Д. С. МЕЛКОНЯН, Г. Т. САРКИСОВ, А. А. САРКИСЯН, Д. К. РОСТОМЯН

К ИССЛЕДОВАНИЮ ЦЕЛЕНАПРАВЛЕННОГО ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ В ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ

Предлагается количественный подход к анализу поведенческих и рефлекторных актов, цель которого—определение эквивалентных параметров нервной системы по отношению к внешним переменным. Разработана адаптивная модель, эквивалентная физиологическим механизмам, осуществляющим рефлекторные акты, и рассмотрена задача определения параметров модели (идентификация).

Целенаправленное поведение (ЦП) животных складывается из непрерывного динамического взаимодействия двух групп переменных: внешней среды и самого организма, причем в последнюю группу входят все те переменные, которые характеризуют организм, его опыт и эмоциональное состояние, а также мотивационную направленность в рассматриваемый отрезок времени.

Формальное описание ЦП в известной степени зависит от возможности количественной оценки пространственно-временного континуума переменных обеих групп. И так как в настоящее время не представляется возможным установить такие оценки для свободного (естественного) ЦП животных, то целесообразно к решению этой проблемы подойти изучив его в сравнительно простых (искусственных) ситуациях, какими являются условия выработки инструментальных условных рефлексов. В этом случае исследователь по своему усмотрению может изменить и ограничить способы достижения животным цели, создав тем самым благоприятные условия для изучения ЦП.

В настоящей работе делается попытка подойти к анализу ЦП с позиций, несколько отличных от общепринятых. Существующие количественные методы анализа поведенческих и рефлекторных актов сводятся к нахождению определенных показателей реакции, характеризующих ЦП. Обычно фиксируется некоторое количество числовых данных, характеризующих существенные особенности определенной реакции, или регистрируется ее точный вид как непрерывной функции времени. В некоторых случаях одна или несколько реакций подвергаются математическим преобразованиям, например корреляционному анализу, анализу по Фурье, факторному анализу. При этом также определяются параметры реакции, а не систем, по которым замыкается рефлекторная связь.

Подход, предлагаемый в данной статье, исходит из физиологического представления о том, что в процессе выработки поведенческого ак-

та нервной системой осуществляется некоторая перестройка интимных механизмов памяти. Эти изменения недоступны для прямого исследования и о них можно судить лишь косвенным путем, используя в качестве показателей мозговой деятельности различные рефлекторные реакции. Анализ и интерпретация рефлекторных реакций, следовательно, должны быть направлены на то, чтобы связать *изменения в рефлекторной реакции с некоторыми изменениями в нервной системе.* С этой целью в работе вводится понятие об эквивалентных параметрах рефлекторной дуги по отношению к внешним переменным, характеризующим среду (стимулы) и реакции организма. За эти параметры приняты коэффициенты разработанной адаптивной модели, которая по отношению к внешним переменным эквивалентна в операционном плане механизмам, осуществляющим рефлекторные акты. В рамках описываемого подхода выработка условного рефлекса может быть интерпретирована как процесс изменения эквивалентных параметров модели со стороны нервной системы. Числовые же значения параметров определяются по экспериментальным кривым рефлекторных реакций путем их математической обработки, которая строится таким образом, что обеспечивает совпадение процесса на выходе модели с реальной рефлекторной реакцией.

Таким образом, основную задачу предлагаемого подхода можно охарактеризовать как переход от параметров реакции к эквивалентным параметрам рефлекторной дуги.

Теоретические предпосылки. В основе теоретического подхода лежит построение адаптивной модели с заданной структурой (белый ящик), которая воспроизводит по отношению к входным и выходным переменным некоторые особенности поведения организма (черный ящик).

Такой принцип анализа нелинейных систем в общем виде наиболее полно разработан Винером [1]. В настоящей работе рассматривается более простой случай, когда в качестве входной функции берется не случайный шум, а детерминированная функция времени, соответствующая стимулу, который используется в эксперименте.

Структура модели выбрана исходя из существующих представлений о функциях нервной системы, а также рецепторных и эффекторных органов. В частности, при рассмотрении эффекторного органа как гибридного устройства с дискретными входами и непрерывными выходами мы следуем подходу, предложенному Томовичем и Макги [6].

В общих вопросах анализа процессов нервной системы и в вопросах учета нелинейностей использованы принципы, изложенные в работе Гамбаряна и Мелконяна [3].

Общая модель. Рассмотрим в общем виде элементы многомерной системы (рис. 1), по которой осуществляются связи типа стимул-реакция. Система имеет n входов и m выходов, которые характеризуются n-мерным входным вектором $x = (x_1, \cdots, x_n)$ и m-мерным выходным вектором $y = (y_1, \cdots, y_m)$. Проекциями векторов являются непрерывные функции времени $x_1, \cdots, x_n$, $y_1, \cdots, y_m$, действующие на соответствующих входах и выходах. Система подразделена на последовательно соединенные звенья таким образом, чтобы выделить основные блоки по принципу принадлежности их к системам непрерывного или дискрет-

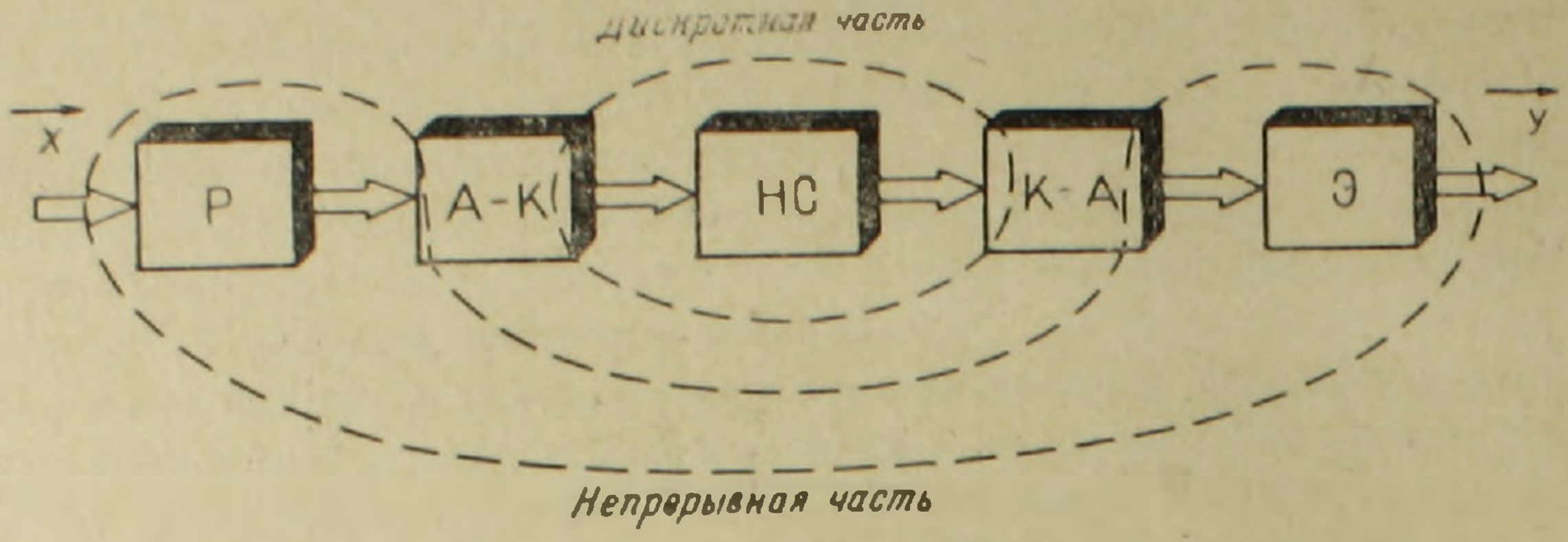

Рис. 1. Основные элементы многомерной системы, по которой замыкаются связи типа стимулы-реакции.

ного типов. Внешние стимулы являются непрерывными функциями времени $x_1,\ldots,x_n$. Они поступают на блок Р (рецепторные элементы) и подвергаются некоторому функциональному преобразованию. Выходами блока Р являются рецепторные потенциалы—непрерывные функции времени. Информация о рецепторных потенциалах с помощью синаптических и нейрональных механизмов, показанных блоком А—К (преобразователь аналог-код), преобразуется в дискретную последовательность импульсов, поступающих в нервную систему. Блок НС (нервная система), который в зависимости от рассматриваемых условий эксперимента может охватывать разные отделы вегетативной и центральной нервной системы, производит обработку информации и выдает команды в виде дискретного кода эффекторным органам. Этот код преобразуется в непрерывную функцию времени преобразователем К—А (код-аналог). Выходами блока Э (эффекторные органы) являются непрерывные функции времени $y_1, \cdots, y_m$. Как видим, рассмотрение самых общих представлений о принципах замыкания рефлекторных связей показывает, что система типа стимул-реакция является гибридной, поскольку состоит из непрерывной и дискретной частей.

Однако станем на точку зрения исследователя, который, не располагая априорными данными, судит о свойствах системы стимул-реакция только лишь по ее входным и выходным функциям. Для такого исследователя система будет казаться чисто непрерывной (аналоговой), поскольку ее входами и выходами являются непрерывные функции времени. Более того, могут быть путем изучения соотношений вход-выход исследованы общие свойства этой системы (такие, например, как стационарность и линейность) и построена ее аналоговая модель.

Несложные тесты показывают, что непрерывная система нелинейна. Мы, однако, не будем углубляться в этот вопрос, так как с точки зрения процесса выработки условного рефлекса нас больше интересует свойство стационарности.

Как показано в работе Гамбаряна и Мелконяна [3], свойство стационарности может считаться выполненным в случае, если результаты нейрофизиологического эксперимента являются полностью воспроизво-

димыми. Иными словами, необходимо, чтобы подача одинаковых стимулов в разных сериях экспериментов вызывала всегда идентичные реакции. Это условие выполняется в случае безусловнорефлекторных реакций, но нарушается при исследованиях условнорефлекторных реакций.

Действительно, рассмотрим обычный опыт по выработке условного рефлекса, в котором условнорефлекторный раздражитель—звуковой сигнал—на некоторый постоянный промежуток времени опережает безусловнорефлекторный раздражитель—удар электрическим током, которого животное может избежать, преодолев препятствие и покинув зону опасности. По мере повторения опыта реакции животного меняются—оно постепенно научается покидать зону опасности сразу после звукового сигнала, хотя условия стимуляции во всех сериях экспериментов остаются неизменными. Таким образом, в опытах по выработке условных рефлексов непрерывная система (НПС) является нестационарной: ее параметры меняются от одной серии экспериментов к другой. Этот процесс можно трактовать как адаптацию системы. Исходя из физиологических представлений о роли нервной системы, и в особенности ее высших отделов, в процессах обучения, можно считать, что изменения параметров непрерывной системы (НПС) осуществляются некоторым конечным (дискретным) автоматом (КА), моделирующим те механизмы нервной системы, которые в рассматриваемых рефлекторных актах осуществляют процессы анализа афферентной информации, обучения и полиэффекторного управления. Соответствующая модель показана на рис. 2.

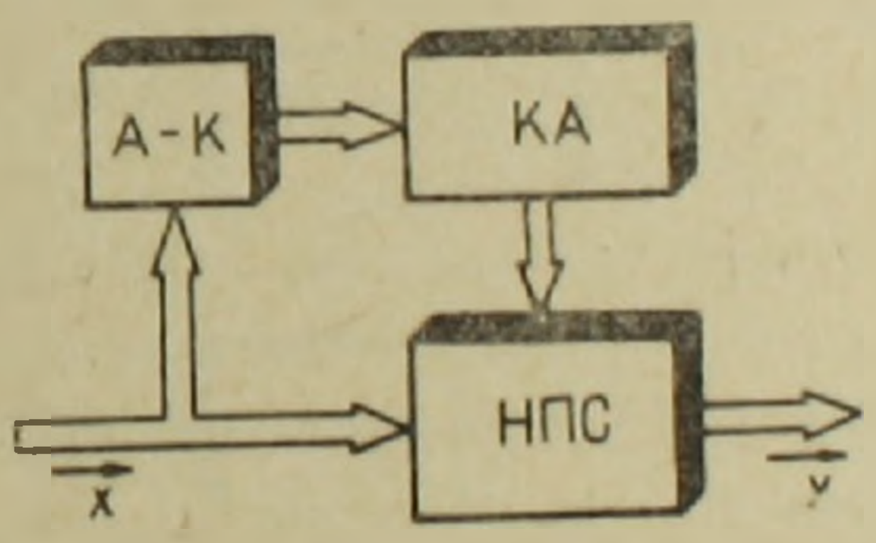

Рис. 2. Непрерывная система НПС, связывающая входные и выходные переменные, и конечный автомат КА, меняющий параметры системы НПС.

Трактовка обучения как процесса изменения параметров непрерывной системы требует уточнения следующего вопроса. Можно ли считать, что параметры системы постоянны на протяжении одного эксперимента? Ответы на этот вопрос противоположны в зависимости от того, какая разновидность условных рефлексов—«классическая» или «инструментальная»—изучается в эксперименте. Мы допускаем, что в опытах по исследованию классических условных рефлексов можно считать непрерывную систему, связывающую стимулы и реакции, стационарной или, иными словами, системой с постоянными параметрами; в опытах же по исследованию инструментальных условных рефлексов следует считать, что система, связывающая стимулы и реакции, имеет переменную

структуру, подразумевая под этим термином тот смысл, который вкладывается в него современной теорией регулирования [5].

Подробное обсуждение данного вопроса выходит за рамки настоящей статьи, однако можно отметить следующее. В экспериментах по исследованию классических условных рефлексов искусственно создаются такие условия, при которых поведенческие реакции животного строго ограничены. Животное не может по своему усмотрению включать все те эффекторные органы, которые необходимы для эффективного достижения определенной цели. Между стимулами и реакциями поддерживаются некоторые постоянные функциональные связи; внутренняя структура систем, показанных на рис. 1 и 2, остается неизменной. В экспериментах по исследованию инструментальных условных рефлексов животное на основе анализа афферентной информации и с учетом прошлого опыта может по своему усмотрению путем включения и отключения нужных эффекторных систем обеспечить достижение цели наиболее эффективным путем. При этом структура систем, осуществляющих связи стимулы-реакции, постоянно меняется.

В соответствии с вышеизложенными взглядами для целей исследования инструментальных условных рефлексов целесообразно подразделить (рис. 3) дискретный автомат КА на две части: блок оперативного

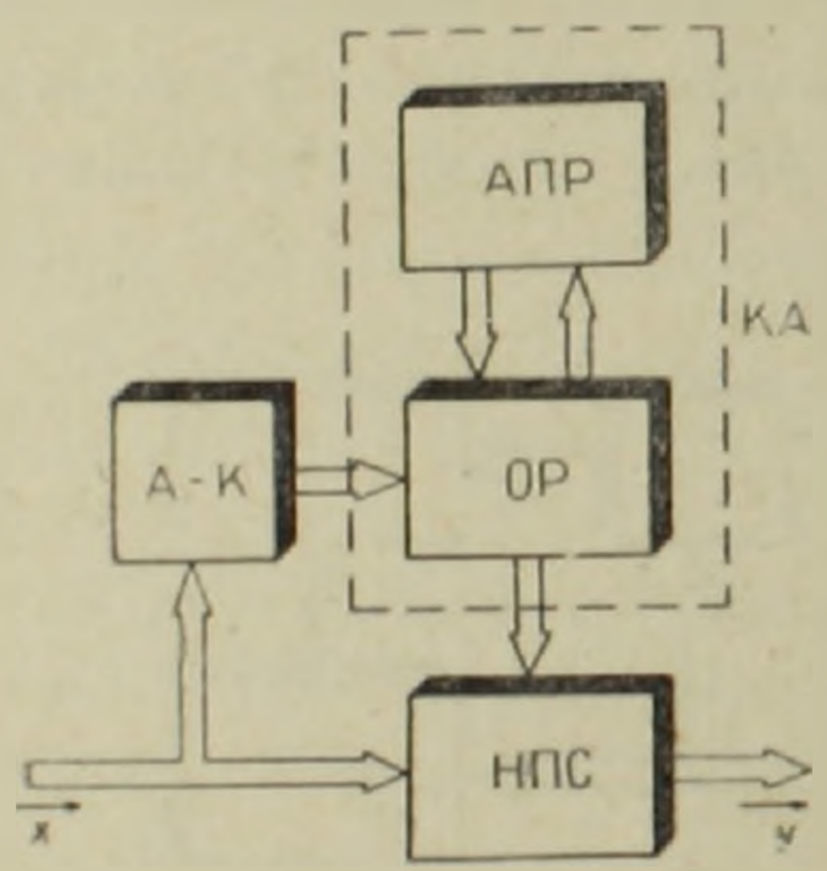

Рис. 3. Разбиение конечного автомата на блок оперативного принятия решений ОР и блок апостериорного принятия решений АПР.

принятия решений (ОР) и блок апостериорного принятия решений (АПР). Блок ОР меняет структуру системы НПС непосредственно в ходе эксперимента, когда животное осуществляет тот или иной поведенческий акт. Блок же АПР как бы анализирует эффективность действий в пройденном опыте и вырабатывает новую стратегию, изменяя настройку блоков ОР и НПС на случай, если опыт или схожая с ним ситуация повторятся.

При изучении классических условных рефлексов необходимость в блоке ОР отпадает, поскольку структура и параметры системы НПС в ходе отдельного эксперимента не меняются. В этих случаях для целей исследования может служить модель рис. 2, если считать, что конечный

автомат КА выполняет только функции блока апостериорного принятия решений.

Различие между моделями рис. 2 и 3 позволяет дать теоретическую интерпретацию следующей особенности инструментальных условных рефлексов. Известно, что выработка классического условного рефлекса требует многократных подкреплений, в то время как при выработке инструментальных условных рефлексов иногда бывает достаточно одного—двух подкреплений [2]. Эту эффективность ЦП животного в условиях выработки инструментальных условных рефлексов можно объяснить именно наличием блока оперативного принятия решений ОР, который позволяет оперативно менять стратегию ЦП в ходе отдельных экспериментов. По аналогии можно отметить, что технические системы с переменной структурой способны значительно эффективнее систем с постоянными параметрами решать многие современные задачи управления [5].

Переход от модели рис. 1 к моделям рис. 2 и 3 имеет глубокий смысл, если иметь в виду, что параметры модели должны определяться на основании экспериментальных данных. Действительно, модели, в которых излишне детализируется структура систем, осуществляющих рефлекторные акты, приносят мало пользы при экспериментальном исследовании условнорефлекторных реакций, так как в нейрофизиологическом эксперименте наблюдаемыми и измеримыми величинами, как правило, являются внешние переменные $x_1,\ldots,x_n$, $y_1,\ldots,y_m$. По этим данным могут быть построены математические или аналоговые модели, эквивалентные системе НПС, но не могут быть найдены характеристики отдельных блоков системы, например тех, которые выделены в схеме рис. 1.

Полученные модели (рис. 2 и 3) позволяют непосредственно перейти к вопросу об определении по экспериментально регистрируемым реакциям параметров модели (эквивалентных параметров рефлекторной дуги) или, иными словами, к решению задачи идентификации.

Проблема идентификации. Приступая к решению задачи идентификации, прежде всего надлежит изучить вопрос о том, насколько полно могут быть охарактеризованы свойства системы НПС, а также систем ОР и АПР на основании тех количественных данных, которые предполагается изучать в эксперименте. Действительно, в общем случае НПС—это нелинейная динамическая система с распределенными параметрами и переменной структурой. Однако во многих экспериментах нет необходимости специально учитывать нелинейности или изучать точный характер изменения поведенческих реакций — процессов $y_1,\ldots,y_m$ на выходе системы.

Измерения и анализ внешних переменных $x_1,\ldots,x_n$, $y_1,\ldots,y_m$ дают возможность непосредственно судить о работе и свойствах блока НПС. Однако изучение его работы дает определенное представление и о работе блоков АПР и ОР. Так, моменты включения и отключения отдельных реакций, наблюдаемые на протяжении одного эксперимента и

не связанные непосредственно с изменением условий стимуляции, можно трактовать как моменты срабатывания блока ОР, в которые он меняет структуру системы НПС. По изменению параметров блоков НПС и ОР на протяжении серии экспериментов, т. е. путем сопоставления значений параметров, получаемых по данным отдельных опытов, можно получить характеристики блока АПР.

Ниже предполагается, что параметры модели рассчитываются по данным одного опыта, т. е. рассматривается работа системы НПС и блока ОР. При этом в зависимости от характера регистрируемых экспериментальных данных опыты по анализу ЦП, а соответственно и методы идентификации, подразделяются на следующие группы:

1. Эксперименты, в которых изучаются параметры блока оперативного принятия решений ОР, а динамические параметры системы НПС во внимание не принимаются. Имеются в виду эксперименты по выработке инструментальных условных рефлексов, в которых фиксируются определенные узловые моменты времени, когда животное принимает определенное решение или меняет стратегию ЦП. В этих экспериментах исследуется не точный вид выходных функций $y_1, \ldots y_m$, а лишь те моменты, когда эти функции включаются или отключаются, т. е. моменты, когда блоком ОР меняется структура системы НПС. В соответствии с моделью рис. 3 блок ОР выступает как набор некоторого множества реле времени, соответствующих множеству связей между входными и выходными переменными. Моменты замыкания и размыкания связей рассматриваются как параметры блока ОР и характеризуют выдержки времени соответствующих реле.

Сказанное поясняется рис. 4. Здесь контакт k_{ij} ($i = 1, \cdots, n$, $j = 1, \cdots, m$, реле P_{ij} осуществляет связь между i-м входом и j-м выходом. Параметрами реле P_{ij} являются выдержки $t_{1ij}, \cdots, t_{kij}$, соответствующие отсчитываемым с начала опыта моментам времени, в которые производится последовательное размыкание и замыкание контакта k_{ij}. Если связь до начала опыта отсутствовала, то это можно учесть, приняв $t_{1ij} = 0$.

В рассматриваемом случае задача идентификации сводится к определению значений параметров $t_{1ij}, \cdots, t_{kij}$, ($i = 1, \ldots, n$; $j = 1, \ldots, m$). Для ее решения математической обработки данных практически не требуется. Основные трудности, связанные с выделением входных и выходных переменных, установлением связей между ними и нахождением искомых моментов времени, должны разрешаться путем совершенствования техники эксперимента.

2. Эксперименты, в которых изучаются параметры динамической системы НПС, а блок ОР искусственно отключается. Это эксперименты по выработке классических условных рефлексов, в которых, как это отмечалось выше, блок НПС является системой с постоянными параметрами, а блок ОР, следовательно, не функционирует.

Точная регистрация реакций и анализ их как сложных динамических процессов необходимы, например, в опытах по выработке классиче-

ских условных рефлексов с контролем вызванных потенциалов, рассматриваемых в качестве выходных переменных.

В данной группе экспериментов задача идентификации распадается на два основных этапа: а) необходимо записать в явном виде уравнения, связывающие входные и выходные переменные и принять за искомые параметры модели коэффициенты уравнений, б) необходимо построить математическую технику расчета параметров по экспериментально регистрируемым кривым выходных и входных функций.

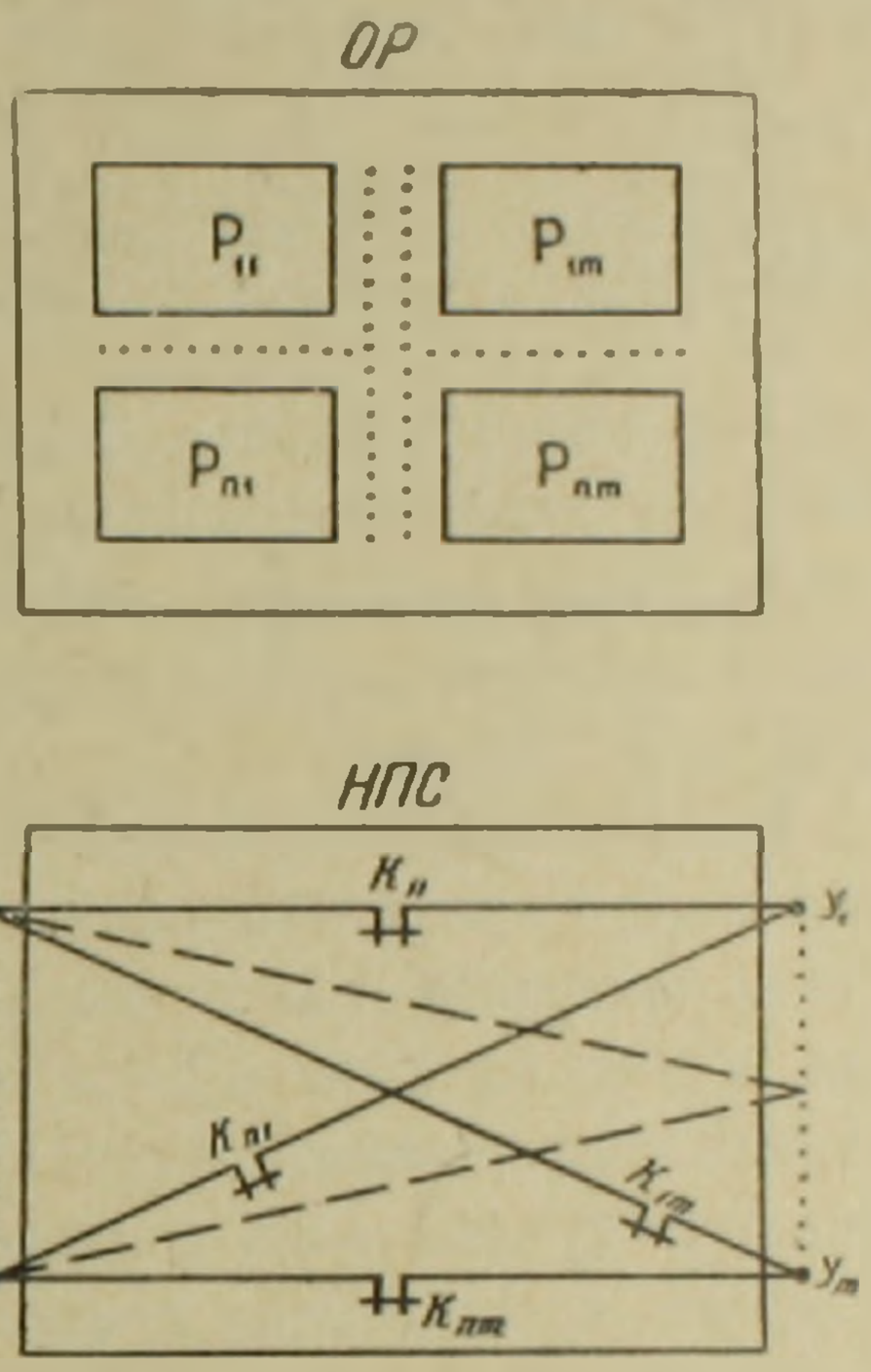

Рис. 4. Общая схема структурных связей между входными и выходными переменными и набор реле в блоке ОР, осуществляющих размыкание или замыкание связей в ходе отдельного эксперимента.

Таким образом, в этом случае задача идентификации упирается в основном в решение математических вопросов. Возможны различные решения, так как рассматриваемые процессы могут быть воспроизведены на моделях разной структуры.

Предлагаемый вариант решения задачи идентификации в общих чертах сводится к следующему.

Предполагается, что связь между i-м стимулом ($i=1, \ldots, n$) и j-й реакцией ($j=1, \ldots, m$) осуществляется по системе $(НПС)_{ij}$, составляемой в соответствии с принципами, изложенными в работе [3], из последовательно соединенных безынерционного элемента $(БЭ)_{ij}$ и линейной стационарной системы $(ЛСС)_{ij}$ (рис. 5). Блок $(БЭ)_{ij}$ определяется некоторой нелинейной характеристикой f_{ij}, которую можно найти, меняя силу стимула x_j и регистрируя величину огибающей выходной функции y_j. Блок $(ЛСС)_{ij}$ описывается линейным дифференциальным уравнением в частных производных. Параметры уравнения рассчитываются по амплитудной и фазовой частотным характеристикам блока $(ЛСС)_{ij}$, которые в свою очередь определяются как инте-

гральные преобразования Фурье от экспериментальной кривой временной реакции y_j, вызванной импульсным стимулом x_i (при этом остальные стимулы должны быть равны нулю). Вычисление преобразований Фурье производится на цифровой вычислительной машине на основании

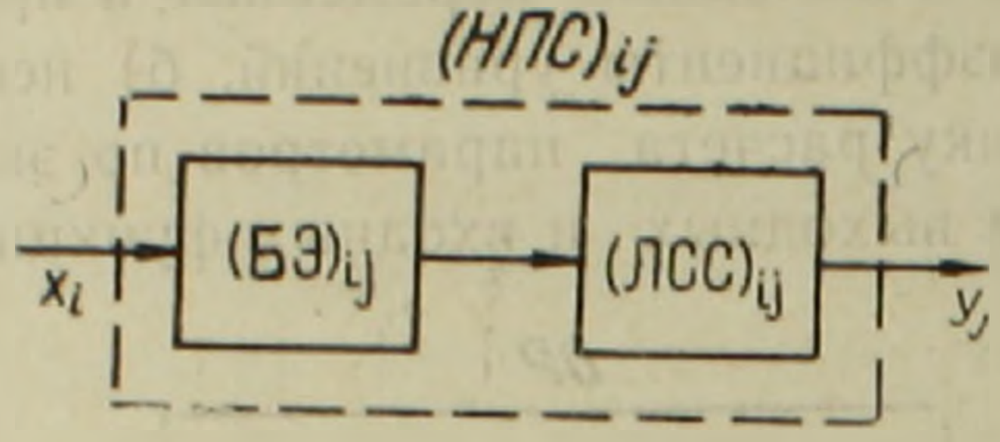

Рис. 5. Разбиение динамической системы, связывающей i-й вход и j-й выход, на нелинейный элемент и линейную стационарную систему.

численного метода, предложенного в работе Мелконяна и Саакова [4]. В этом методе путем введения неравномерного шага дискретизации учитывается затухающий характер переходных процессов в динамических системах и благодаря этому уменьшается избыточность информации, вводимой в вычислительную машину.

3. Эксперименты, в которых изучаются как параметры динамической системы НПС, так и параметры блока оперативного принятия решений ОР. Имеются в виду эксперименты по выработке инструментальных условных рефлексов, в которых фиксируется точный вид поведенческих реакций как некоторых непрерывных функций времени. В этом случае задача идентификации чрезвычайно сложна. Можно полагать, что путь к ее решению лежит в сочетании подходов, намеченных для первых двух групп экспериментов.

Институт экспериментальной биологии
АН АрмССР,
лаборатория нейробионики

Поступило 27.XII 1972 г.

Լ. Ս. ՂԱՄԲԱՐՅԱՆ, Դ. Ս. ՄԵԼՔՈՆՅԱՆ, Դ. Թ. ՍԱՐԿԻՍՈՎ, Ա. Ա. ՍԱՐԳՍՅԱՆ, Գ. Կ. ՈՍՈՏՈՐՅԱՆ

ՓՈՐՁՆԱԿԱՆ ՊԱՅՄԱՆՆԵՐՈՒՄ ԿԵՆԴԱՆԻՆԵՐԻ ՆՊԱՍՏԱԿԱՎԱԼԱՑ ՎԱՐՔԱԳԾԻ ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅԱՆ ՄԱՍԻՆ

Ա մ փ ո փ ո ւ մ

Հոդվածում առաջարկվում է վարքագծային և ռեֆլեկտոր ակտերի անալիզի քանակական մոտեցում, որի հիմնական խնդիրն է նեյրվային համակարգի համարժեք պարամետրերի որոշումը՝ արտաքին միջավայրը և հենց իրեն օրգանիզմը բնութագրող արտաքին փոփոխականների նկատմամբ։

Այդ նպատակով մշակվել է մի ադապտիվ մոդել, որը արտաքին փոփոխականների նկատմամբ համարժեք է՝ օպերացիոն իմաստով ռեֆլեկտորային ակտերը իրագործող ֆիզիոլոգիական մեխանիզմներին։ Մոդելը կազմված է ոչ գծային անընդհատ համակարգից, որի պարամետրերը փոփոխվում են վերջավոր ավտոմատով։

Մշակված մոդելի հիման վրա դիտվում է ռեֆլեկտոր և վարքագծային փոփոխում պրանցվող ռեակցիաների միջոցով մոդելների պարամետրերի ո-րոշման խնդիրը կամ, այլ խոսքով ասած, իդենտիֆիկացիայի խնդիրը։

ЛИТЕРАТУРА

1. *Винер Н.* Нелинейные задачи в теории случайных процессов. М., 1961.
2. *Гамбарян Л. С.* Вопросы физиологии двигательного анализатора. Медгиз, 1962.
3. *Гамбарян Л. С., Мелконян Д. С.* Сб. Мозг и движение. Изд. АН АрмССР, Ереван, 1973.
4. *Мелконян Д. С., Сааков В. И.* Изв. АН АрмССР, серия технических наук, 24, 5, 1971.
5. Теория систем с переменной структурой. Под редакцией С. В. Емельянова. М., 1971.
6. *Tomovic R., McGhee R. B.* IEEE Trans. on Human Factors in Electronics, HFE-7, 65—69, 1966.