

УДК 612.017.2

Г. Е. ГРИГОРЯН

К МЕТОДОЛОГИЧЕСКИМ АСПЕКТАМ ИССЛЕДОВАНИЯ СТРУКТУРНЫХ ПРЕДПОСЫЛОК СИСТЕМНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ АДАПТИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ

На основе экспериментальных и теоретических исследований выдвигается новое положение о мультипараметризации поведения и информационной среды, как о фундаментальном тактическом средстве оценки структурных предпосылок организации функциональной системы поведенческого акта.

Неудовлетворительность существующих представлений о «рефлекторной дуге» для анализа систем, лежащих в основе саморегулирующей активной деятельности человека и животных, становится все более очевидной [2, 3, 21, 24]. Несоответствие между сложностью объекта исследования и средствами «классического» анализа привело к необходимости тактического нового, системного подхода к изучению целенаправленного поведения, нашедшего свое воплощение в теории функциональной системы (ФС) [2]. Нельзя, однако, думать что системный подход как наиболее рациональный способ познания (на современном этапе развития науки о мозге) законов формирования поведения возник на пустом месте. Открытие многих кардинальных закономерностей в деятельности мозга, как торможение и суммация возбуждений в нервных центрах, условный рефлекс и динамический стереотип, конвергенция и общий конечный путь, функционально-кольцевое взаимодействие, доминанта, двусторонность временных связей, реверберация возбуждений по замкнутым нервным кругам, дистантная синхронизация и многое другое не могло не способствовать формированию представлений о системной организации и деятельности мозга и тактики системного анализа сложных форм адаптивного поведения.

Эти и другие закономерности в функции мозга представляют собой, однако, частные механизмы, средства достижения интеграции, но не объясняют самую интеграцию в масштабе целого организма [2].

В этой связи примечательны следующие наблюдения И. П. Павлова [23]. Пытаясь расшифровать сложное пищедобывательное поведение шимпанзе, он сталкивался с таким положением, когда обычными механизмами формирования условного рефлекса (УР) не представлялось возможным объяснить многообразие форм постоянно меняющегося поведения животного на пути к достижению цели. Именно это и заставило И. П. Павлова дифференцировать ассоциативный тип поведения от обычных — «классических» УР.

Трудность интерпретации описанного случая поведения состоит в том, что при этом не используется системный анализ поведения. Смысл последнего заключается в том, чтобы элемент или компонент функционирования не существовал в качестве самостоятельного и независимого образования. Он должен подчиняться общему плану функционирования системы и быть органическим звеном в обширной кооперации систем [2].

Возникает вопрос, каким же образом частные механизмы объединяются в целостную архитектуру приспособительного акта? Согласно теории ФС, конечный результат (как системообразующий фактор) определяет, в каком направлении и в каких комбинациях будут объединяться частные механизмы интеграции. От колебания дефинитивного эффекта, его достаточности или недостаточности будет зависеть в данный момент динамическое поведение всей ФС—универсального аппарата функционирования всякого (а не только УР) поведенческого акта [3].

Важно заметить, что самый факт формирования ФС из частных механизмов, распорядок и «взаимосодействие» этих частных механизмов внутри системы подчиняются уже другим специфическим закономерностям, которые присущи только целостным организмам (системе) и не присущи ее частям. Это афферентный синтез разнородных сенсорных и сенсорно-биологических информаций, поступающих из внешней и внутренней среды организма, принятие решения (программы) к действию, прогнозирование предстоящей деятельности на основе формирования аппарата акцептора действия, текущий контроль результата по механизму обратной афферентации от результата действия и др. Совокупность отмеченных узловых механизмов и составляет «внутреннюю операциональную архитектуру» ФС, по законам которой формируется всякое целенаправленное поведение, и вместе с тем служит непосредственным «инструментом» для изучения механизмов самой ФС.

В «структурный состав» ФС могут быть избирательно вовлечены самые различные аппараты центральной и периферической нервной системы. Единственным критерием полноценности объединения нейронных популяций мозга в ФС является конечный, биологически оправданный для организма в данной ситуации, приспособительный результат. С точки зрения изложенного понятие «уровень» организации ФС несовместимо с самой сутью последней как сложной «иерархической» системы целого организма, а мозг, как система, целиком участвует в построении и реализации высшей интегративной деятельности [1—3, 5, 13, 15, 20, 26 и др.]. Это, очевидно, преформировано структурными, нейрофизиологическими и нейрохимическими особенностями его конструкции и эволюционного развития [18 и др.]. Богатая сеть аксонной коллатерализации фугальных путей на входе ядер-реле систем анализаторов и межализаторных формаций мозга, контакты афферентных и эфферентных терминалей с сетью возбуждательных и тормозных интернейронов мозговых центров, конвергенция гетеротопных, гетеросенсорных и мультибиологических возбуждений на нейронах специфических и неспецифических

структур мозга и другие механизмы составляют предполагаемую основу замыкания временной связи и формирования узловых этапов ФС поведенческого акта [2, 14].

Таким образом, механизмы замыкания временной связи и построения ФС адаптивного поведения не являются прерогативой какой-либо одной нейроанатомической единицы мозга — коры или отдельных субкортикальных образований. Тенденция противопоставления разных «уровней» (кора—подкорка) по их способностям или неспособностям замыкательном процессе архаична [9—16]. Неправомерным, искусственным кажется нам также элиминирование отдельных органов или систем из целой конструкции мозга в качестве самостоятельных интегративных единиц, наделенных, будто бы, неповторимой функциональной ролью в высшей церебральной деятельности. Практически всем отделам мозга присуще в большей или меньшей степени свойство замыкания временной связи [2, 5, 18, 20, 22, 25 и др.] и участие в разных структурных, функциональных и нейрохимических механизмах системной организации целенаправленного поведения — активного поиска, подбора и сличения биологически значимой сенсорной информации с энграммами аппарата памяти для принятия решения к действию с последующей оценкой успешности удовлетворения конкретной потребности животного по механизму обратной афферентации.

Но вместе с тем известно, что гетероконвергентная «емкость» и интенсивность представительства других нейрофизиологических и структурных предпосылок формирования узловых механизмов ФС различны в разных анатомических звеньях систем анализаторов, мотивации и конечных путей. Поэтому есть основание полагать, что не все отделы мозга равнозначны, одинаково соучастны в построении и выполнении того или иного поведенческого акта [9—17]. Более того, по мере усложнения сенсорных и моторных задач меняется удельная роль церебральных структур в решении предъявленных двигательных программ [10—17]. Поэтому понятна важность определения того конкретного вклада, который вносит каждое из звеньев интегративного аппарата мозга в центральную архитектуру ФС данного адаптивного поведения или его отдельных параметров [10, 11, 13—17], а также подбора адекватных тестов для выявления значимости данной структуры мозга в замыкании условной связи и организации основных этапов целенаправленного поведения.

Совершенно очевидно поэтому, что нас не может удовлетворить общее решение таких вопросов, как: сохраняется или выпадает УР после выключения той или иной части нервной системы; возникают ли условные электрические ритмы (временные связи) во взаимодействующих образованиях мозга при сочетании сигнальных и подкрепляющих стимулов вообще?

Понятия «условный рефлекс», «временная связь» или «ФС» имеют общий характер. Оперировать ими в поисках структурных коррелятов поведения без учета качества его разных физиологических, биологиче-

ских и нейрохимических параметров, а также параметров «информационной» среды (мультипараметризация) не только затрудняет, но и не гарантирует правильного решения вопроса [13, 14], ибо абстрактных, безликих УР и условной связи вообще в природе не существует [25].

Следовательно, глобальная оценка замыкательной или интегративной функции церебральных структур, данная по каким-либо одним (частным) признакам индивидуально-приобретенной реакции, нерациональна. Она противоречит принципам теории ФС—принципам структурной организации и деятельности мозга как системы. И в этом, как нам думается, главная причина полярности мнений по данной проблеме [10—17].

А между тем, системный подход по самой своей сути предполагает оценку структурных предпосылок поведения или УР не вообще, а по различным параметрам результатов действий и информационной среды. Следует, однако, заметить, что в самой теории ФС данный аспект обсуждаемого вопроса, к сожалению, не освещен.

Нами выдвигается новое положение о «мультипараметризации поведения и информационной среды» как наиболее перспективное в подходе к пониманию структурных основ организации узловых механизмов адаптивного поведения. Ниже приводятся факты, подтверждающие это положение. Принципиальная особенность наших экспериментов заключалась в том, что каждое подопытное животное (собаки) готовили к выполнению нескольких поведенческих задач: Последние отличались по форме и сложности внешнего проявления «эфферентного интеграла» данной ФС, по качеству пусковых и обстановочных сигнальных стимулов, по мотивации поведения и сложности решения «логических» задач. По этим критериям (параметрам) и оценивалась роль коркового, таламического и мозжечкового компонентов двигательного анализатора, а также хвостатых тел, стволовых и таламических неспецифических структур мозга в осуществлении аналогичной или разной по содержанию интегративной деятельности.

Так, одномоментная двусторонняя экстирпация коркового ядра двигательного анализатора приводила к полной утрате УР локального избегания и пищедобывания. Но те же условные сигналы сохраняли свое пусковое значение в отношении общедвигательно-пищедобывательной реакции, постоянно ориентируя животное от старт-площадки к источнику подкрепления. Предъявление более сложной программы действий (вероятностного альтернативного выбора из двух только сигнализируемой в данный момент кормушки) выявило существенные недостатки, главным образом, в логических процессах данной ФС—в процессах принятия решения, оценки информационной значимости сигнальных стимулов и сличения последних с аппаратом памяти [10, 11, 13].

Восстановление структуры временной связи в локальных УР избегания и реинтеграция самого результата действия данной ФС протекали не параллельно и завершилась в разные сроки и в разной степени после дополнительной тренировки. Складывалось впечатление о превра-

шении инструментального УР в классический, при котором активное движение конечности переставало надежно избавлять животное от болевого раздражения в заданный интервал действия условной сигнализации [13]. Нивелировались качественные различия фазно- и тонически действующих факторов информационной среды, что свидетельствовало о дезорганизации комплекса афферентного синтеза [13].

В другой серии исследований у одной группы животных двусторонне коагулировалось задне-вентролатеральное ядро таламуса, у другой — вентральное переднее и ретикулярное ядра, а у третьей — парафасцикулярное ядро. После операции УР локального тонического избегания и пищедобывания, выработанные на зрительные и звуковые сигнальные стимулы, сохранялись в виде фазно-двигательной реакции. Кроме того, пусковое свойство для животного приобрела и вся обстановка в целом. На распад комплекса афферентного синтеза указывало также нарушение «переключения» в локальных УР задних конечностей [13, 14]. Любопытно, что те же таламотомированные животные в ситуации решения простой общеповеденческой задачи (ориентированная побежка к кормушке на звуковые сигналы) показали одинаково высокий уровень аналитико-синтетической деятельности и точности выполнения движений, как в контрольных опытах. Вместе с тем в обстановке сложного вероятностного попеременного выбора сторон пищевого подкрепления (опыты с двумя кормушками), основанного на частотной или пространственной дискриминации тоновых и световых сигнальных стимулов, отмечался значительный дефицит во всех узловых механизмах ФС целенаправленного поведения у собак с разрушенными неспецифическими ядрами таламуса. Примечательно, что животные без таламических ядер-реле соматолемнисковой системы продолжали решать эту задачу так же успешно, как до операции [13, 14].

Опыты по деструкции ассоциативных и проекционных систем связей коркового двигательного анализатора [12, 13, 17] показали, что первые из них сравнительно больше ответственны в локальных УР, выработанных на зрительные стимулы, меньше — на звуковые и еще меньше — на тактильно-кожные, а вторые — больше на звуковые и соответственно меньше на зрительные и тактильно-кожные раздражения. Однако при прочих равных условиях опыта пересечение таламо-кортикальных проекционных путей результировало более интенсивные и продолжительные нарушения в локальных УР на сигнальные стимулы всех модальностей. Задача по вероятностному выбору сторон пищевого подкрепления решалась одинаково успешно в обоих случаях повреждения корковых связей [13].

Об определенном градиенте чувствительности разных параметров двигательной реакции и высшей церебральной деятельности свидетельствуют также опыты с удалением мозжечка и хвостатого тела [9, 14]. Так, односторонняя каудатэктомия избирательно блокировала временную связь в локальных УР избегания и пищедобывания контралатеральной задней конечности. В то же время сохранилась структура времен-

ной связи в общедвигательно-пищедобывательном УР (побежка к кормушке), который осуществлялся без особых изменений в ответ на те же сигнальные стимулы. Включение второй кормушки в экспериментальную ситуацию выявило значительный дефицит в механизме принятия решения—увеличение (до 70%) числа ошибочных выборов сторон подкрепления. Одновременно расстроились механизмы акцептора результата действия—корректирующие неадекватные реакции. Пробы с отсроченным выбором с альтернативой показали сокращение времени отсрочки—ослабление функции аппарата памяти у каудатомированного животного [14].

Мозжечок у высших животных рассматривается как орган, не участвующий в замыкании временной связи в локальных двигательных УР, но имеющий самое интимное отношение к процессам становления и сохранения позно-тонического компонента [8, 27]. Эффекторная специализация двигательных УР [27] и функциональные перестройки в локомоторном акте, возникающие после ампутации двух конечностей, практически не реализовывались у безмозжечковых собак даже после многомесячной упорной тренировки [9]. В другом случае, хотя собаки без мозжечка продолжали выполнять автоматизированные условные побежки к кормушкам, однако целенаправленность действий оказывалась в значительной мере утраченной [6, 8 и др.].

О гетерогенной структурно-функциональной и нейрохимической организации ФС поведенческого акта различного моторного проявления и биологического качества свидетельствуют опыты с фармакологической блокадой адрено- и холинореактивных структур [16] и биоэлектрические показатели УР-перестроек функции мозга [14, 15 и др.].

Детальный анализ проведенных экспериментов позволяет считать, что мультипараметризация поведения и информационной среды является фундаментальной необходимостью системного исследования структурных основ высшей интегративной деятельности и залогом правильной оценки полученных результатов [14, 16]. Она дает полное основание для отказа от устоявшихся общих, не удовлетворяющих в данное время представлений (о месте локализации временной связи или УР, уровнях высшей интеграции, главных и второстепенных формациях мозга в УР) и признания неприемлемой тенденцию противопоставления коры (как органа временной связи) подкорке как «подсобнику» коры в УР-деятельности [4].

Применение метода множественной параметризации поведения и среды выявило «многопрофильность» специализации разных корковых и подкорковых структур мозга — по регуляции собственно двигательной активности, замыкания временной связи и организации основных этапов ФС поведенческого акта различного моторного, мотивационного проявления и сложности решения логических задач.

Благодаря мультипараметризации было установлено, что в формировании и реализации узловых этапов ФС любого произвольного акта участвуют самые разнообразные нейроанатомические единицы мозга,

что свидетельствует о наличии в них широкой сети постоянно действующих структурно- и нейрофизиологически детерминированных механизмов, обеспечивающих процессы афферентного синтеза и оценку результатов совершенных действий [14]. Этим, вероятно, можно объяснить сходство в изменении одного и того же параметра данной ФС при повреждении разных структурных комплексов мозга или же изменения разных этапов системной деятельности при повреждении одной и той же нейронной популяции коры или подкорки. Подобная «география» и особенность структурных предпосылок системной организации поведения и однородность многих электрофизиологических константов мембранно-синаптического аппарата нейронов разных структур мозга [19] определяют, очевидно, «динамическую мобилизуемость» нервных элементов для построения данной ФС. А при повреждении мозга они же могут служить основой для внутри- или межсистемной реорганизации функции за счет усиления или перестройки пластических свойств уцелевших нервных структур. Вместе с тем на деятельности и окончательном результате данной ФС или на ее отдельных параметрах может отражаться исключительное влияние отдельных нейроанатомических единиц мозга, что особенно рельефно продемонстрировано в случае их поломки при правильном подборе тестов, надежно выявляющих дефекты поведения.

Мультипараметризация поведения и информационной среды является новым дополнением в методологии системных исследований структурных предпосылок обучения. Факты, полученные при этом, аргументируя известный постулат о «мультифункциональности» корковых структур (по [1]), способствуют дальнейшему развитию принципиально новой и перспективной концепции [2, 3] о системном обеспечении структурных основ узловых механизмов адаптивного поведения.

Допускается возможность участия неспецифического таламуса, базальных ганглиев, а также адрено- и холинореактивных структур мозга в развитии некоторых видов патологии психической деятельности: нарушения распознавания, концентрации внимания, избирательной целенаправленной реакции, памяти и др., что убедительно подтверждается клинико-нейрофизиологическими данными [7 и др.].

Институт экспериментальной биологии
АН АрмССР

Поступила 12/IV 1977 г.

Գ. Ե. ԳՐԻԳՈՐՅԱՆ

ՀԱՐՄԱՐՎՈՂԱԿԱՆ ՎԱՐՔԱԶԵՎԻ ՄԻՍՏԵՄԱՅԻՆ ԿԱԶՄԱԿԵՐՊՄԱՆ
ԿԱՌՈՒՑՎԱԾՔԱՅԻՆ ՆԱԽԱԴՐՅԱԼՆԵՐԻ ՄԵԹՈԴՈԼՈԳԻԱԿԱՆ
ՈՒՍՈՒՄՆԱՍԻՐՈՒԹՅՈՒՆԸ

Ա մ փ ո փ ո լ մ

Փորձառարկան և տեսական հետազոտությունների հիման վրա առաջարկվում է նոր դրույթ՝ կամային-նպատակասլաց գործողությունների կենտ-

րոնական ներվային կառուցվածքի բացահայտման վերաբերյալ: Յույց է տրված, որ այդ հարցի միակ և անավել ճիշտ ուսումնասիրության ճանաչարհը՝ դա վարքը և հաղորդակից միջավայրը բնութագրող մեծությունների բազմակողմանի (մոլտիպարամետրիզացիա) անալիզն է:

ЛИТЕРАТУРА

1. Адрианов О. С. О принципах организации интегративной деятельности мозга. М., 1976.
2. Анохин П. К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М., 1968.
3. Анохин П. К. В кн.: Принципы системной организации функций. М., 1973, стр. 5.
4. Асратян Э. А. Журнал высш. нервн. деят., 1976, 26, 5, стр. 945.
5. Беленков Н. Ю. Успехи физиологических наук, 1973, 6, 1, стр. 3.
6. Беритов И. С. Нервные механизмы поведения высших позвоночных животных. М., 1961.
7. Бехтерева Н. П. Нейрофизиологические аспекты психической деятельности человека. Л., 1974.
8. Гамбарян Л. С. Успехи физиологических наук, 1973, 4, 1, стр. 74.
9. Григорян Г. Е. Известия АН Арм. ССР (серия биол. наук), 1958, 11, стр. 15.
10. Григорян Г. Е. Журнал экспер. и клинич. медицины АН Арм. ССР, 1962, 2, стр. 15.
11. Григорян Г. Е. В кн.: Двигательный анализатор. М., 1965, стр. 24.
12. Григорян Г. Е. В кн.: XXIII совещ. по пробл. высш. нервн. деят. Горький, 1972, стр. 25.
13. Григорян Г. Е. Журнал экспер. и клинич. медицины АН Арм. ССР, 1973, 13, стр. 3.
14. Григорян Г. Е. Биологический журнал Армении, 1973, 26, стр. 40.
15. Григорян Г. Е. Журнал экспер. и клинич. медицины АН Арм. ССР, 1975, 15, стр. 17.
16. Григорян Г. Е. Биологический журнал Армении, 1975, 28, стр. 21.
17. Григорян Г. Е. Биологический журнал Армении, 1976, 29, стр. 10.
18. Карамян А. И. Функциональная эволюция мозга позвоночных. Л., 1970.
19. Коган А. Б. В кн.: Вопросы кибернетики. М., 1976, стр. 5.
20. Ливанов М. Н. Пространственная организация процессов головного мозга. М., 1972.
21. Лурия А. Р. Журнал физиологии человека, 1975, 1, стр. 1.
22. Наумова Т. С. Электрофизиологический анализ механизмов формирования условного рефлекса. М., 1968.
23. Павлов И. П. В кн.: Павловские среды. М.—Л., 1949, 3, стр. 263.
24. Прибрам К. Языки мозга (перевод с английского). М., 1975.
25. Рабинович М. Я. Замыкательная функция мозга. М., 1975.
26. Суворов Н. Ф. Журнал высш. нервн. деят., 1974, 24, стр. 3.
27. Фанарджян В. В. Регуляторные механизмы восходящего влияния мозжечка. Ереван, 1966.