

СИСТЕМНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ДВИГАТЕЛЬНОГО АКТА В ЦЕЛЕНАПРАВЛЕННОМ ПОВЕДЕНИИ (Методологические и экспериментальные аспекты)

Г. Е. ГРИГОРЯН

Теоретическое и экспериментальное исследование структурных основ условных рефлексов и узловых этапов функциональных систем двигательного акта в целенаправленном поведении различного характера и сложности решения двигательных и логических задач показало, что системный подход с позиции мультипараметрического анализа поведения и среды является более адекватным и перспективным.

Приступая к экспериментальной разработке естественно-научных основ «душевной деятельности» высших животных, И. П. Павлов отмечал: «...в сущности интересует нас в жизни только одно: наше психическое содержание» [12]. Для решения этой задачи необходимо было найти такое «элементарное психическое явление» организма, которое целиком, с полным правом могло бы считаться вместе с тем «чистым физиологическим явлением». И, изучая строго объективно условия его возникновения и развития, получить объективную физиологическую картину всей высшей нервной деятельности (ВНД) животного. Это явление, как известно, было найдено и обозначено термином условный рефлекс (УР) или временная нервная связь. По представлению И. П. Павлова, временная связь как универсальнейшее физиологическое явление вместе с тем и психическое, то, что психологи называют ассоциацией. «Здесь,—считал он,—имеется полное слитие, полное поглощение одного другим, отождествление» [12].

Рефлекторный принцип, лежащий в основе павловской концепции ВНД, учитывает прежде всего зависимость этой деятельности от внешней среды, обусловленность ее внешней причиной (аналитический каузаллизм). И в этом смысле рефлекторная теория является фундаментальным достижением в материалистическом понимании психической деятельности человека. Однако на этой основе невозможно, к сожалению, удовлетворительно объяснить сложные самоуправляемые формы поведения [2, 6, 13]. Такие категории активно-приспособительной деятельности, как «цель», «принятие решения», «поиск», направляемый внутренней потребностью (мотивацией) организма, «целесоуществование», «оценка» результатов совершенных действий и т. д., которые определяют все наше разумное поведение, не имеют своих эквивален-

тов в схеме УР. Эти моменты, по крайней мере, не входят непосредственно в понятие рефлекса и не нашли своего отображения в самой логике рефлекторной теории [2, 13].

Отмеченные выше психологические феномены отражают процессы, относящиеся не только к центральной нервной системе и к поведенческому акту, но и к организму в целом. А такие нейрофизиологические процессы, как условное возбуждение и торможение, двусторонность временных связей, доминанта, конвергенция возбуждений и многое другое представляют собой частные процессы. Последние характеризуют общее функциональное состояние клеточных популяций различных центров или отделов мозга, являясь средствами достижения интеграции, но не объясняют самую интеграцию в масштабе целого организма, ибо она как принцип должна получить четкую физиологическую архитектуру со всеми ее узловыми механизмами, присущими только ей и не присущими ее частям [2, 6]. Следовательно, естественный ход развития научного мышления, стратегии привел к тому, что при аналитическом подходе к изучению поведения глобальные психические процессы сопоставлялись с частными нейрофизиологическими процессами. Иначе говоря, ученые о ВНД в трактовке физиологических механизмов психики исходило из традиционного представления о тождестве УР и поведения. Предполагается, что «...именно в этом пункте появилась возможность исключить психическое из анализа поведения, так как психика— это нечто «сверх» суммы чисто нервных функций, а потому, казалось, и «сверх» поведения» [15].

При дальнейшем исследовании проблемы локализации УР многие ученые [1, 3, 14], рассматривая замыкательные, анализаторные и пусковые механизмы различных отделов мозга (подвергаемых удалению или разрушению) и ограничиваясь описанием состояния условно- и безусловно-рефлекторной регуляции собственно двигательной активности животного, оставили, к сожалению, без должного внимания вопрос о возможной роли изучаемых ими структур мозга в психической функции.

Таким образом, несоответствие между сложностью объекта исследования и средствами классического анализа привело к необходимости принципиально нового— системного подхода к исследованию поведения, нашедшего свое воплощение в теории функциональных систем [2]. Большая эвристическая сила этой теории заключается в том, что она преодолевает недостаточность рефлекторного принципа, исходя в своих концептуальных построениях из единства внутренней активности организма и целенаправленности его поведения и вместе с тем обусловленности его внешней средой [13].

Следует, однако, заметить, что сама теория функциональных систем (ФС) возникла не на голом месте. Она выросла из самой рефлекторной теории, являясь дальнейшим ее развитием—синтетическим этапом исследования ВНД.

Как новый логический уровень познания законов формирования поведения, концепция ФС объединяет в себе каузально-аналитический и системный (вероятностный) подходы в изучении как УР, так и поведения различного характера и сложности. В этом и универсальность теории ФС и «внутренней операциональной архитектоники» самой ФС как единицы интеграции функций целостного организма, по принципам которой формируются любые поведенческие акты, заканчивающиеся полезным приспособительным результатом. С этой точки зрения для системного анализа поведения (в отличие от аналитического) адекватна постановка вопроса: почему и как выполняет животное заученное движение, вместо что может, а что не может, при дефиците сенсорной информации, т. е. насколько эффективно удовлетворяется конкретная потребность животного в данной ситуации при тех или иных структурных недостатках мозга; иначе говоря, встает вопрос об оценке качества достигнутого результата действия. Этот важнейший аспект поведения, к сожалению, не учитывался многими исследователями до последнего времени при разработке проблемы структурных основ поведения. Это и естественно, поскольку понятие УР классического типа не предполагает результат—главный организующий фактор ФС поведенческого акта.

Изучение структурных основ приобретенных форм индивидуального поведения с позиции теории ФС и «мультипараметрического анализа поведения и информационной среды» [4, 6] позволило вскрыть ряд новых сторон в функции спинального, таламического и коркового отделов двигательного анализатора, неспецифической системы таламуса, неостриатума, адрено- и холинореактивных структур и других образований мозга. Показано, что принципы организации ФС поведенческого акта являются основой интегративной деятельности указанных структур. Но вместе с тем различная степень локализации предполагаемых морфо-функциональных предпосылок построения УР и ФС поведения в разных звеньях систем анализаторов, мотивации и конечных путей позволяет предполагать неодинаковую ответственность мозговых структур в решении двигательных и логических задач. В этой связи кажется не случайной преобладающая роль именно ассоциативных структур коры (собственно лобные поля, моторные области, вторая соматосенсорная зона и др.), таламической неспецифической системы, стриарных ядер и других образований в выполнении логических программ: «принятие решения» к целенаправленному поведению и «оценка» результатов совершенных действий. Большая емкость гетеросенсорной и сенсорно-биологической конвергенции нейронов этих структур мозга является, вероятно, одной из возможных предпосылок, определяющих их значимость в процессах построения собственно логических программ поведения.

У собак без моторных областей неокортекса или с разрушенными неспецифическими ядрами таламуса (вентральное переднее, парафасцикулярное, ретикулярное и др.) формирование структур временных

связей в двигательном УР «простой побежки» происходит практически в те же сроки тренировки, что и у интактных животных (в первом же опыте после 3—5-ти подкреплений). Однако значительно затрудняется процесс становления ФС поведенческого акта с активным выбором стороны пищевого подкрепления (опыты с двумя кормушками), осуществляемого в условиях неопределенности появления соответствующих сигналов. Медленно протекают также процессы коррекции ошибок и дифференцирования положительных условных раздражителей, особенно у животных с двусторонним удалением медиальных таламических ядер. Эти данные свидетельствуют о недостатках в механизме афферентного синтеза, сличения опережающего комплекса возбуждений с информацией о реально полученных результатах, а также нарушений процессов «принятия решения» к целенаправленному действию. Опыты с отсроченным выбором показали, что у таламотомированных животных ослабевает и функция аппарата краткосрочной условнорефлекторной памяти—сокращается время отсрочки. На основе сравнительного исследования роли специфических и неспецифических ядер таламуса было установлено, что неспецифические структуры более ответственны за построение и реализацию собственно логических программ ФС целенаправленного поведения, чем специфические релейные ядра таламического отдела двигательного анализатора. Складывается впечатление, что одновременное функционирование обеих моторных областей неокортекса и медиальных ядер зрительных бугров является важным условием, обеспечивающим пространственное различие и синтез гетеромодальных пусковых и обстановочных сигнальных возбуждений, а также выбор направления действия.

Аналогичные данные были получены в опытах с аминазиновой и атропиновой блокадой адreno- и холинореактивных структур ретикулярной формации и десимпатизацией мозга. При максимуме действия препаратов (1—1,5 и 0,05—0,1 мг на кг соответственно через 45 и 15 мин после введения) УР локального избегания болевого раздражения оказались полностью утраченными. В свободной обстановке простая ориентированная побежка к кормушке осуществлялась так же успешно, как и в контрольных опытах. Однако пробы с активным выбором показали явные нарушения в ВНД—снижение на 35—40% точности выполнения заученной ранее программы—выбора адекватно сигнализируемой стороны подкрепления (рис.). Таким образом, адreno- и холинореактивные структуры ретикулярной формации мозга, по всей вероятности, также участвуют в формировании логических процессов ФС целенаправленного поведения.

Об определенном градиенте чувствительности разных функциональных параметров двигательных УР и психической деятельности свидетельствуют также эксперименты с удалением стриарных образований мозга. Односторонняя каудатэктомия у собак избирательно блокировала временную связь в локальных УР избегания и пищедобывания контралатеральной конечности. В то же время общедвигательно-пищедо-

бывательные УР (побежка к кормушке), выработанные на те же сигнальные стимулы, продолжали реализовываться без заметных изменений. Предъявление более сложной программы действия (опыты с двумя кормушками) выявило, однако, существенный дефицит в правильности выбора стороны пищевого подкрепления. Значительно увеличивалось число ошибочных реакций (до 70%), хотя двигательные УР к одной и другой кормушке сохранились полностью. После выравнивания отмеченных недостатков пробы с отсроченным выбором продолжали еще

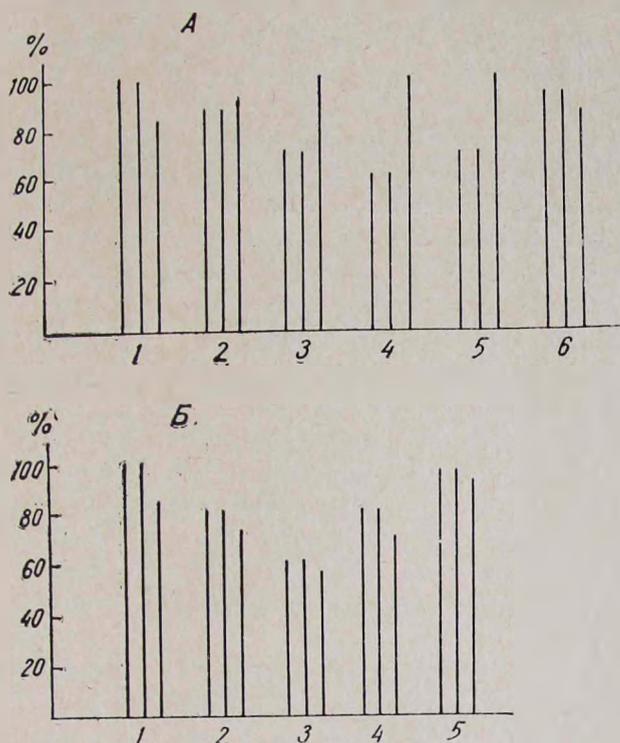


Рис. Влияние адрено- и холинблокаторов на активный выбор стороны подкрепления. А—опыт с аминазином (1 мг на кг внутримышечно). По оси ординат—величина правильных ответов. В каждой тройке столбиков: левый—выбор левой кормушки на тон 400 гц, средний—выбор правой кормушки на тон 1000 гц, правый—дифференцирование положительных сигналов. 1—контроль, 2—через 15 мин, 3—30 мин, 4—45 мин, 5—3 час, 6—на следующий день после введения аминазина. Б—опыт с атропином (0,05 мг на кг подкожно). 1—контроль, 2—через 15 мин, 3—25 мин, 4—3 час., 5—на следующий день после введения атропина. Остальные обозначения те же.

выявлять серьезные нарушения в функции аппарата памяти, выражающиеся в сокращении времени отсрочки по сравнению с контрольными данными.

Таким образом, полученные факты позволяют заключить, что роль подкорковых образований мозга в организации двигательного акта в целенаправленном поведении нельзя свести лишь к механизму поддержания бодрого состояния коры мозга посредством активирующего влия-

яния, как это нередко постулируется в литературе. Такое представление соответствует классической концепции локализации временной связи, согласно которой замыкательная способность является прерогативой лишь неокортекса. Если стать на эту точку зрения, то следует признать, что в коре (и только в коре) существуют специальные, анатомически обособленные аппараты интеграции произвольной деятельности самого различного характера и сложности. Однако такая трактовка вопроса противоречит, прежде всего, фундаментальным закономерностям эволюции замыкательной и интегративной функции центральной нервной системы [10, 11]. Она, кроме того, не укладывается в представление об организации и деятельности мозга как системы в построении целенаправленного поведения [4—9]. Если даже признать за подкорковыми структурами мозга только «энергизирующую» функцию, то сразу же возникнут трудности в понимании механизмов нарушений ФС поведения при отмеченных поражениях мозга. В самом деле, почему центрально деафферентированная кора у одной и той же особи после таламо- или каудатомии либо выключения адрено- и холинореактивных структур мозга, а также после рассечения таламо-кортикальных систем связей двигательного анализатора по одним параметрам УР или ФС практически оказывается полноценной, а по другим — менее полноценной или же вовсе недеятельной?

Вышеприведенные данные и теоретические положения позволяют допустить, что причины временных, но столь разнообразных нарушений узловых механизмов ФС целенаправленного поведения связаны, очевидно, не только и не столько со снижением общей функциональной активности коры, сколько с дезорганизацией выработанных межцентральных координаций структурных элементов «внутренней операционной архитектуры» данной ФС.

Сравнительный мультипараметрический анализ структурных основ УР и ФС поведенческого акта позволил выявить, так сказать, многопрофильность специализации и в то же время некоторую общность организации интегративной функции изученных нами структур мозга. Они проявляются как в условнорефлекторной регуляции собственно двигательной активности животного, так и в формировании и выполнении некоторых элементарных форм рассудочной деятельности. Но для выявления причастности мозговых структур к решению логических задач контроль за состоянием только условнорефлекторной двигательной реакции животного не достаточен. Иными словами, методы выработки классических и простых оперантных форм УР не в состоянии выявить в полной мере психические функции мозга и организма в целом, поэтому они малорезультативны в решении подобных задач.

Сравнительный мультипараметрический анализ поведения показал неодинаковое структурное и нейрохимическое обеспечение механизмов центральной интеграции УР и ФС поведенческого акта различного моторного, мотивационного проявления и решения логических задач разной сложности; УР является, действительно, частным случаем опе-

рациональной архитектоники ФС поведения, которая является универсальной закономерностью как для сложных функций мозга, так и элементарных жизненных процессов организма.

Экспериментальный и теоретический анализ УР и ФС поведенческого акта подтверждает справедливость концепции [4, 9] о мультипараметризации поведения и информационной среды как о фундаментальном и перспективном тактическом средстве адекватной оценки структурных, функциональных и нейрохимических основ приобретенных форм поведения.

Институт зоологии АН АрмССР

Поступило 17.I 1979 г.

ՆՊԱՏԱԿԱՍԸԱՑ ՇԱՐԺՈՒՄՆԵՐԻ ՍՏՐՈՒԿՏՈՒՐԱՅԻՆ ԿԱԶՄՈՒԹՅԱՆ ՍԻՍՏԵՄԱՅԻՆ ԱՆԱԼԻԶԸ

Գ. Ե. ԳՐԻԳՐԻԱՆ

Կատարված փորձերը հիմք են սալիս եզրակացնելու, որ գլխուղեղի ենթակեղևային մի շարք գոյացութայիններ մասնակցում են ինչպես ժամանակավոր ներվային կապերի մշակման, այնպես էլ «ֆունկցիոնալ սիստեմների» հանգուցային մեխանիզմների կազմավորման գործում: Մասնավորապես ցույց է տրված, որ կեղևի շարժողական կենտրոնները, թալամուսի ոչ սպեցիֆիկ ներվային զանգվածները, ստրիատումը մասնակցում են ոչ միայն մկանային շարժումների կարգավորման գործում, այլև որոշակի դեր են կատարում բարձրագույն կենդանիների տրամաբանական պրոցեսներում:

SYSTEM ANALYSIS OF STRUCTURAL ORGANIZATION OF THE MOTOR ACTS IN SINGLE-MINDED BEHAVIOUR

G. E. GRIGORIAN

The comparative investigations of structural principles of conditioned reflexes and main stages of functional system has been carried out. It has been established that some cortical and subcortical structures of the brain participate as in organization of motor activity as well as in some elementary „logical functions“ of higher animals.

Л И Т Е Р А Т У Р А

1. Адрианов О. С. Физиология высшей нервной деятельности. 40, М., 1970.
2. Анохин П. К. Очерки по физиологии функциональных систем. М., 1975.
3. Асратян Э. А. Физиология центральной нервной системы. М., 1953.
4. Григорян Г. Е. Биолог. ж. Армении, 26, 40, 1973.
5. Григорян Г. Е. Биолог. ж. Армении, 28, 21, 1975.
6. Григорян Г. Е. Журн. exper. и клинич. медицины, 17, 5, 1977.
7. Григорян Г. Е. XXV совещ. по пробл. высш. нервн. деят., 2, 37, Л., 1977.

8. Григорян Г. Е. Физиологические механизмы движений. 101, Ереван, 1978.
9. Григорян Г. Е. Мат-лы Междунар. симп. по пробл. локализации и организации церебральных функций, 51. М., 1973.
10. Карамян А. И. Функциональная эволюция мозга позвоночных. Л., 1970.
11. Орбели Л. А. Избр. тр. 1, Л., 1961.
12. Павлов И. П. Полное собр. трудов, 3, стр. 56 и 561. М.—Л., 1949.
13. Сержантов В. Ф. Успехи физиолог. наук, 4, 3, 1973.
14. Суворов Н. Ф. Стриопаллидарная система. 3, Л., 1973.
15. Швырков В. Б. Теория функциональных систем в физиологии и психологии. 14, М., 1978.