

## ПАВЛОВСКАЯ КОНЦЕПЦИЯ АНАЛИЗАТОРА В НЕЙРОНАУКЕ

© 2000 г. Е. Н. Соколов

*Академик РАН, зав. кафедрой психофизиологии МГУ, Москва*

В работе рассматривается современное состояние проблемы биологических анализаторов, сформулированной И.П. Павловым. Основное внимание уделяется нейронным механизмам анализа сигналов: детекторам и гностическим единицам. На примере цветового анализатора рассматривается принцип векторного кодирования и сферическая модель восприятия. При объяснении константности восприятия вводится понятие константного экрана. Включение в восприятие механизма рабочей памяти объясняет интегративные процессы, происходящие в вентральной системе “что” и дорзальной системе “где”.

*Ключевые слова:* детектор, гностическая единица, система “где”, система “что”, константный экран.

Возникновение нейронауки как дисциплины, объединяющей исследования нервной системы от молекулярного уровня до сложных мозговых функций, включая мышление и речь, было подготовлено трудами И.П. Павлова.

Профессор Л. Пикенхейн, подчеркивая значение павловского учения, писал: “Теперь мы можем заключить, что И.П. Павлов своими собственными экспериментами и идеями, трудами своих учеников и в сотрудничестве со многими другими нейрофизиологами участвовал в закладке фундамента современной интегративной дисциплины – Нейронауки” [20, с. 894].

Исследуя дифференцировочные условные рефлексы, Павлов [10] пришел к заключению, что обнаруживаемое при этом тонкое различие сигналов является результатом работы специальных нервных устройств – анализаторов. Такие биологические анализаторы в ряде случаев превосходят по своей чувствительности анализаторы, созданные человеком. То, что Павлов выделил в составе рефлекторной дуги анализатор как специальное устройство, имело принципиальное значение [3]. Это обратило внимание исследователей на высочайшую чувствительность данного биологического прибора. В поведенческих опытах работа анализатора оценивается по вызываемым реакциям, в которых его возможности ограничиваются факторами, связанными с процессом научения. Эти факторы часто маскируют истинные возможности анализатора.

Существенный прогресс, достигнутый в классической физиологии органов чувств, был ограничен в силу того, что субъективные проявления, на которых она основывалась, не решали задачу изучения нейронного устройства анализатора. Прорыв в изучении анализаторов был достигнут при применении микроэлектродной техники пу-

тем регистрации электрической активности нервных клеток [8]. Сначала исследования концентрировались в области афферентных нервов. Но последующий переход к регистрации активности нервов в глубине мозга открыл исследователям возможность изучать работу анализатора на разных уровнях. Важнейший вклад в это изучение внесли Хьюбел и Визел, заслуженно удостоенные Нобелевской премии [16]. Следует, однако, обратить внимание на более раннюю работу МакКаллоха, Питса, Летвина, Мартурана [9], опубликованную в 1958 г. в журнале радиоинженеров под интригующим названием “Что говорит глаз лягушки мозгу лягушки?”. В этой работе было впервые введено понятие нейрона-детектора, выделяющего не просто наличие возбуждения в отдельной точке, а определенное свойство стимула – контраст, движение, кривизну линии.

С точки зрения детекторной теории, нейроны, обнаруженные Хьюбелом в зрительной коре кошки, также принадлежат к нейронам-детекторам, производящим элементарный анализ, который направлен на выделение разных наклонов линий [17]. Открытие нейронов-детекторов в зрительной коре послужило толчком к изучению детекторов в других анализаторах: слуховом, кожном, проприоцептивном. Важный вклад в развитие детекторной теории анализаторов внес Ю.М. Конорски [7], который ввел понятие “гностическая единица” нейрона, селективно настроенного не на элементарный признак, а на сложную конфигурацию. Предсказание относительно гностических единиц подтвердилось открытием нейронов нижневисочной коры, избирательно реагирующих на такие сложные стимулы, как лицо человека. В гностических единицах представлено открытое Павловым единство анализа и синтеза в работе биологических анализаторов.

Действительно, на элементарном уровне в проекционной области зрительной коры результатом анализа является выделение определенной ориентации линии.

Затем следует синтез таких элементарных детекторов в сложную комбинацию, которые вновь анализируются уже на более высоком уровне [5]. Аналогичные процессы происходят в слуховой системе. Выделение отдельных частотных составляющих нейронами-детекторами сменяется их синтезом, за которым следует анализ на уровне нейронов, выделяющих отдельные фонемы. Столь же сложен процесс обработки ультразвуковых сигналов в слуховой коре летучих мышей. Специальные нейроны, измеряя время от начала генерации ультразвукового сигнала животным до возвращения отраженного от препятствия эха, позволяют реализовать ультразвуковую локацию окружающей среды. Более того, сравнение нейронами излученного и отраженного спектра ультразвуковых колебаний позволяет определить характеристику отражающей поверхности [2].

Исследование нейронных механизмов работы разных анализаторов в настоящее время продолжается. При этом все большее значение приобретают работы, в которых нейронный механизм сопоставляется с психофизическими данными [1]. Одним из таких объектов являются анализаторы движения в зрительной и слуховой системе. Впервые вопрос о специфике зрительного восприятия движения был сформулирован в рамках гештальт-психологии. Было замечено, что обнаружение предмета начинается еще до того, как происходит опознание объекта. Исследование нейронов экстрастриарной коры (зона V5) показало, что там представлены нейроны, избирательно настроенные на определенную скорость и направление движения. В настоящее время обнаружены нейроны, реагирующие только на движение сложного контура. Такие нейроны являются аналогами гностических единиц в системе восприятия движения [4].

Специального внимания заслуживает цветовой анализатор. Детекторы цветовых оттенков образуют отдельную область экстрастриарной коры V4 [21]. Избирательность реакций детекторов цвета на цветовые стимулы подготавливается на нескольких уровнях. На уровне рецепторов спектральное излучение вызывает комбинацию реакций трех типов колбочек. Таким образом, цветовой стимул кодируется вектором возбуждения рецепторов. На уровне горизонтальных клеток достигается переход к трем типам нейронов, оппонентные характеристики которых образуют ортогональный базис. На уровне биполярных клеток сетчатки из возбуждений трех типов колбочек и трех типов горизонтальных клеток образуются четыре основных типа нейронов: красно-

зеленый, сине-желтый, яркостный и темновой. Следует специально подчеркнуть роль темнового нейрона, активного в темноте. С его участием происходит переход к вектору возбуждения постоянной длины, но уже в четырехмерном пространстве. Это осуществляется благодаря тому, что из активности темнового нейрона вычитаются возбуждения всех остальных нейронов так, что сумма возбуждений всех нейронов остается постоянной. Этот принцип кодирования цвета вектором возбуждения постоянной длины сохраняется и на уровне наружного колленчатого тела перед входом в зрительную кору. Четыре типа цветокодирующих нейронов наружного колленчатого тела питают цветоселективные детекторы коры и могут поэтому быть названы преддетекторами. В зрительной коре происходит переход от четырех типов нейронов-преддетекторов к цветовым детекторам, реагирующим на отдельные оттенки. Это достигается тем, что цветовые детекторы обладают различными комбинациями весов своих синапсов (векторов синаптических связей), делающих детекторы избирательно реагирующими только на определенную комбинацию возбуждений преддетекторов (вектор возбуждения преддетекторов) [14]. Совокупность цветоселективных детекторов образует детекторную карту, на которой отдельные цвета представлены точками. Вектор возбуждения преддетекторов характеризуется постоянной длиной, и его конец остается поэтому на сферической поверхности в четырехмерном пространстве, которую принято называть гиперсферой. Цветоселективные детекторы занимают отдельные участки цветовой гиперсферы. При изменении спектра излучения на входе вектор возбуждения преддетекторов изменяет свою ориентацию, его конец перемещается на другой участок гиперсферы, возбуждая там другой детектор. Возбуждение цветоселективного детектора вызывает соответствующее ощущение цвета. Такая сферическая модель цветового зрения позволяет непротиворечиво интегрировать нейрофизиологические и психофизические данные в рамках единой нейронауки.

Возбуждения четырех типов цветовых преддетекторов образуют декартовы координаты цветового пространства. Сферические координаты того же цветового стимула (три угла гиперсферы) соответствуют субъективным шкалам: цветовому тону, светлоте и насыщенности. Сферическая модель цветового зрения позволяет по реакциям нейронов-преддетекторов (декартовым координатам) найти субъективные шкалы (сферические координаты), а по их значениям представить возбуждения оппонентных нейронов-преддетекторов [16, 19]. Кроме того, сферическая модель, основанная на векторном кодировании, позволяет охарактеризовать субъективные различия между цветами как расстояния между кон-

цами представляющих их векторов возбуждения. Вычисление цветовых различий реализуется в фазических нейронах и проявляется в амплитуде негативного компонента вызванного потенциала N87, возникающего при замене одного цвета другим. Амплитуда N87 в высокой степени положительно коррелирует с субъективным различием между заменяемыми цветами.

Универсальность сферической модели цвета заключается в том, что она воспроизводит результаты выработки условных рефлексов на цветовые стимулы у животных-трихроматов. Цветовые названия, избирательно возникающие у человека при категоризации цветовых стимулов, также включены в сферическую модель. Аналогичная сферическая структура проявляется в зрительном анализаторе восприятия движения, а также в восприятии ориентации и пространственной частоты линий.

Сферическая структура обнаружилась также в восприятии эмоциональных выражений лица. Выражения разных эмоций оказались расположенными на поверхности гиперсферы в четырехмерном пространстве. Субъективные шкалы (углы гиперсферы) соответствовали эмоциональному тону, интенсивности и эмоциональной насыщенности, близко напоминая субъективные шкалы цвета. Хотя нейроны-преддетекторы эмоционального пространства еще и не зарегистрированы, использование в качестве стимулов схематических лиц с разными углами наклона бровей и рта показало, что входными сигналами для таких нейронов служат: наклон бровей, наклон углов рта, общая величина отклонения от горизонтального положения и сама горизонтальная составляющая. Сопоставление эмоциональных выражений лиц с детекторами ориентации линий привело к заключению, что гипотетические нейроны-преддетекторы формируются из сигналов пространственно различных детекторов ориентации. Как и в случае цвета, субъективные различия между лицами были прямо пропорциональны амплитудам вызванного потенциала N180, возникающего в нижневисочной коре при замене одного лица другим.

Различная латентность и локализация вызванных потенциалов на цвет и лица говорит о том, что они возникают в разных подсистемах зрительного анализатора, которые, однако, функционируют по общему принципу. Сопоставляя цветовое субъективное пространство с пространством выражения эмоции, можно заключить, что вся гиперсфера выражения эмоций занята гностическими единицами, являющимися детекторами выражения эмоции. Это подтверждается тем, что отдельным выражениям эмоций соответствуют нейроны нижневисочной коры, что позволяет говорить о детекторной теории эмоций. Именно детекторы

эмоций лежат в основе словесных обозначений дискретных эмоциональных состояний. Точность различения обеспечивается механизмом латерального торможения [11].

При изучении нейронных механизмов анализаторов обнаружилось, что зрительные сигналы, поступающие в зрительную кору, затем расходятся, образуя дорзальный и вентральный потоки обработки информации. Вентральная подсистема, включающая нижневисочную кору, занята различением сложных зрительных образов, частным случаем которых является различение эмоциональных выражений лица. Это послужило основанием назвать вентральный путь системой "что". Дорзальный поток, включающий теменную кору, занятый обработкой пространственной информации, получил наименование системы "где". С переходом от первичной зрительной коры к системам "что" и "где" наблюдается новое качественное усложнение функций анализатора [13]. Речь идет о константности восприятия. В системе "что" константность выражается в том, что предметные свойства абстрагируются от конкретных условий восприятия. Это можно показать на примере константности восприятия цвета. Поверхность предмета характеризуется специфическим спектром поглощения, поэтому отражаемый ею световой поток зависит от условий освещения. Однако несмотря на изменение условий освещения, мы воспринимаем цвет поверхности предмета неизменным. Зрительный анализатор измеряет неизменные свойства отражающей поверхности. Чтобы определить отражающие свойства поверхности, нужно знать спектральную характеристику осветителя и спектр отраженного светом. То, что такую операцию цветовой анализатор выполняет, следует из данных о константных детекторах цвета, которые в отличие от аконстантных детекторов реагируют на цвет объекта независимо от условий освещения.

Таким образом, имеются аконстантные и константные детекторы цвета. Можно предположить, что они образуют соответственно аконстантный и константный экраны отображения цветов. Аконстантные детекторы цвета измеряют отдельно цвет освещения и цвет отраженного светового потока. Сигнал относительно условий освещения смещает проекцию цвета по константному экрану так, что возбужденным остается тот же константный детектор цвета, несмотря на изменение отраженного от предмета светового потока. Таким образом, константный экран цвета кодирует не характеристику отраженного света, а отражающие свойства поверхности. Разным характеристикам отражающей поверхности соответствуют детекторы на разных участках константного экрана. Так, белая поверхность, освещаемая разными источниками ос-

вещения, будет возбуждать один и тот же константный детектор белизны. Самосветящиеся объекты, где освещение отсутствует, будут вызывать возбуждения, совпадающие на аконстантном и константном экранах. При изменении спектра самосветящегося объекта locus возбуждения смещается по аконстантному и константному экранам одинаково в связи с тем, что сигнал относительно условий освещения отсутствует.

В системе “где” константность восприятия прежде всего относится к восприятию пространства. Наиболее наглядно константность восприятия пространства обнаруживается в зрении.

При переводе взора с одной точки на другую изображение всей сцены смещается относительно сетчатки, однако мы не замечаем этого сдвига. Зато в случае последовательного образа движение глаз приводит к субъективному перемещению последовательного образа в пространстве. Сигналы, поступающие от системы управления движением глаз, “перемещают” постоянный по своей локализации на сетчатке последовательный образ. Объяснение этого эффекта приводит нас снова к понятию аконстантного и константного детекторов локальных стимулов. Детекторы первичной зрительной коры характеризуются рецептивными полями, “привязанными” к ретинотонической проекции. При смещении линии взора локальный стимул выходит за границы рецептивного поля. Поэтому при изучении рецептивных полей нейронов сетчатки и первичной зрительной коры необходимо обездвиживание животного и исключение движений глаз. Детекторы первичной коры, зависящие от положения стимула относительно сетчатки, являются аконстантными детекторами. Нейроны теменной коры “привязаны” не к сетчатке, а к внешнему пространству. При изменении линии взора, когда стимул выходит из рецептивного поля аконстантного нейрона, константный нейрон теменной коры продолжает реагировать. Зато, если стимул перемещается в пространстве при фиксированном положении линии взора, нейрон перестает отвечать.

Следовательно, рецептивное поле константного нейрона представляет не локальный участок сетчатки, а локальный участок внешнего пространства. Это становится понятным, если допустить, что на каждом константном детекторе конвергируют все аконстантные детекторы. Эта конвергенция, однако, зависит от сигналов относительно линии взора, “подключающей” определенный аконстантный детектор к определенному константному нейрону. При смещении линии взора к константным детекторам подключаются другие аконстантные детекторы. Хотя сцена и смещается по сетчатке, она остается на тех же константных детекторах. Как бы ни перемещался взор, каждый константный детектор продол-

жает представлять все тот же участок внешнего пространства. В случае последовательного образа, когда возбуждение локуса сетчатки остается неизменным при движении глаз, его проекция относительно константного экрана перемещается. Это происходит потому, что сигнал, поступающий от движения глаз, “перемещает” возбуждение по константному экрану в соответствии с ожидаемым смещением сцены по аконстантному экрану. Из сказанного вытекает особый прием изучения рецептивных полей константных нейронов теменной коры: глаза животного, как отмечал в свое время И. Пигарев, остаются подвижными. При этом стимул, предъявленный в соответствующем участке внешнего пространства, остается эффективным при самых разных положениях линии взора.

Концепция двух зрительных экранов, аконстантного и константного, в сочетании с управлением связями между ними при участии сигналов от движения глаз позволяет объяснить механизм константности на нейронном уровне [12]. Сигналы от движений глаз действительно поступают к нейронам теменной коры. Источниками этих сигналов являются импульсы, управляющие движением глаз. Это вытекает из того, что у лиц с параличом взора волевое усилие, направленное на попытку изменить линию взора, ведет к субъективному смещению зрительного образа аналогично тому, что имеет место при смещении последовательного образа в норме. Участие движений глаз в процессе восприятия пространства объясняет, таким образом, механизм константности в системе “где” и раскрывает роль активных форм восприятия. Раздельная обработка информации в системах “что” и “где” действительно требует объяснения их интеграции. Такая интеграция была установлена при изучении нейронов префронтальной коры, участвующих в операции удержания следа в рабочей памяти [18]. Часть нейронов префронтальной коры продолжает раздельную обработку сигналов “где” и “что”. Но среди них были обнаружены нейроны, которые интегрировали информацию о том, каков объект и где он находится. Можно предположить участие нейронов рабочей памяти в процессах целостного восприятия. Такое предположение объясняет предметность восприятия как подключение нового уровня нейронных механизмов.

Заключая, следует подчеркнуть, что павловская концепция биологического анализатора все больше наполняется “нейронным содержанием” с высочайшей степенью специфичности нервных клеток, представляющих разные уровни обработки информации. По мере раскрытия нейронных механизмов все в большей мере обнаруживается их связь с психофизическими закономерностями, изучаемыми в психологии.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Адам Д. Восприятие, сознание, память. Размышление биолога. М.: Мир, 1983.
2. Айрапетьянц Э.Ш., Константинов А.И. Эхолокация в природе. М.: Наука, 1974.
3. Анохин П.К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина, 1968.
4. Батуев А.С., Куликов Г.А. Введение в физиологию сенсорных систем. М.: Высшая школа, 1983.
5. Глезер В.Д. Зрение и мышление. Л.: Наука, 1985.
6. Измайлов Ч.А., Соколов Е.Н., Черноризов А.М. Психофизиология цветового зрения. М.: Издательство МГУ, 1989.
7. Конорки Ю.М. Интегративная деятельность мозга. М.: Мир, 1970.
8. Котляр Б.Н., Шульговский В.В. Физиология центральной нервной системы. М.: Издательство МГУ, 1979.
9. Летвин Дж., Матурана Х., Питс, Мак-Каллох. Два замечания по поводу зрительной системы лягушки // Теория связи в сенсорных системах / Под редакцией Г.Р. Смирнова. М.: Мир, 1964.
10. Павлов И.П. Двадцатилетний опыт объективного изучения высшей нервной деятельности (поведения) животных. М.: Медгиз, 1951.
11. Ратлифф Ф. Тормозное взаимодействие в элементах сетчатки // Теория связи в сенсорных системах / Под редакцией Г.Р. Смирнова. М.: Мир, 1964.
12. Соколов Е.Н. Теоретическая психофизиология. М.: Издательство МГУ, 1986.
13. Супин А.Я. Нейронные механизмы зрительного анализа. М.: Наука, 1974.
14. Фомин С.В., Соколов Е.Н., Вайтнявичюс Г.Г. Искусственные органы чувств. М.: Наука, 1979.
15. Хамори Й. Долгий путь к мозгу человека. М.: Мир, 1985.
16. Хьюбел Д. Глаз, мозг, зрение. М.: Мир, 1990.
17. Шевелев И.А. Нейроны зрительной коры. Адаптивность и динамика рецептивных полей. М.: Наука, 1984.
18. Golden-Rakic P.S., Bates J.F., Chafee M.W. The prefrontal cortex and internally generated motor acts // Current opinion in Neurobiology. 1992. V. 2. P. 830–835.
19. Izmailov Ch.A., Sokolov E.N. Spherical model of color and brightness discrimination // Psychological Science. 1991. V. 2(4). P. 249–259.
20. Pickenhain L. I.P. Pavlov and the development of neuroscience // Журнал высшей нервной деятельности. 1999. Т. 49. № 6. С. 893–897.
21. Zeki S. A vision of the brain. Oxford: Blackwell Scientific publication, 1993.

## THE PAVLOVIAN CONCEPTION OF ANALYZER IN NEUROSCIENCE

E. N. Sokolov

*Academician of RAS, head of the lab. of psychophysiology, MGU, Moscow*

The modern state of the problem of biological analysers formulated by I.P. Pavlov is considered. The attention is mostly paid to the neuronal mechanisms of signal analysis-detectors and gnostic units. On the example of color analyzer the principle of vector coding and the spherical model of perception are considered. Explaining the constancy of perception the idea of constant screen is introduced. The inclusion of mechanism of working memory into perception explains integrative processes in ventral system "what" and in dorsal system "where".

*Key words:* detector, gnostic unit, system "what", system "where", constant screen.