

НЕЙРОФИЗИОЛОГИЧЕСКАЯ МОДЕЛЬ ЦЕЛЕНАПРАВЛЕННОГО ПОВЕДЕНИЯ

Е. Р. Джон

Целенаправленное поведение с точки зрения телеологии является преднамеренным. Часто оно представляется как поиск цели, заранее определенной моделью или мыслью в мозге [9]. Однако способ, каким достигается цель, может быть весьма различным. Есть два подхода к рассмотрению целенаправленного поведения. Один из них — кибернетический, который рассматривает поведение как гомеостатический и рефлекторный процесс [61]. В соответствии с такой моделью организм наделен врожденной схемой поведения, истолковываемого как рефлексы, запускаемые стимулами, или как редукция драйвов. Многочисленными наблюдениями установлены большие возможности такого подхода при объяснении многих видов как сложного, так и простого поведения человека, млекопитающих, а также насекомых, рыб и птиц.

При восхождении по филогенетической лестнице кибернетический подход становится неудовлетворительным. Появляются виды поведения, которые нельзя правдоподобно объяснить врожденными или условными рефлексами. Например, реакции, приобретенные в ответ на воздействие специфического раздражителя, могут генерализоваться и возникать в ответ на новый раздражитель, который активизирует совсем иные афферентные пути; приобретенные реакции могут выполняться при помощи мышц, позволяющих достичь желаемой цели, но никогда до этого не использовавшихся при таком поведении; животные и человек могут приобрести умение, копируя поведение других индивидуумов.

При попытке понять такие виды поведения следует использовать другой подход, который предполагает, что высшие животные обладают интеллектом, имеют мысли и могут думать о значимости информации, поступающей из окружающей среды. Новорожденные могут выжить, используя лишь характерные для данного вида рефлексы и гомеостатические процессы. Первоначально эти инвариантные процессы, по-видимому, относительно четко локализованы в коре и областях подкорки, в которых особенно высоко отношение сигнал — шум для специфических функций. По мере развития индивидуума для распределения информации по дополнительным областям мозга должны использоваться другие механизмы. Для такой информации отношение сигнал — шум в этих, вновь вовлеченных областях, меньше, чем в более «ранних». Таким образом, в результате мультисенсорных и многомерных взаимодействий начинают изменяться генетически специализированные процессы, которые первоначально определялись гораздо более простым образом, и по-

Эта статья — сокращенный вариант доклада профессора Е. Р. Джона на Советско-американском симпозиуме по механизмам целенаправленного поведения (США, Ирвайн, апрель 1978 г.).

степенно строится познавательная модель окружающего мира, включающая особенности как индивидуального опыта, так и характерные для определенного вида.

В основном поведение можно рассматривать как результат когнитивного процесса, представляющего собой взаимодействие между событиями в нервной системе, отражающими прошлый опыт, состояние индивидуума в настоящее время и отдельные особенности внешней среды. Такое поведение состоит из попытки согласовать настоящий и прошлый опыт. Оно познавательно, а не рефлекторно, включает в себя мышление, а не активацию специфических нервных путей, образующих цепи стимул — реакция. В настоящем сообщении предлагается экспериментальная нейрофизиологическая модель такого поведения, с тем чтобы пролить свет на некоторые из возникающих при этом проблем.

Наиболее фундаментальными при построении подобной модели являются проблемы, связанные с тем, какие типы информации существенны для целенаправленного поведения и где и каким образом эта информация отображается в мозге. Можно выделить по меньшей мере три вида информации: о наличии цели в окружающей среде; о видах поведения, позволяющих достичь эту цель; о потребности в некой заранее определенной цели.

Информацию о присутствии цели в окружающей среде можно получить по афферентному сенсорному входу. Как же она представлена? Большое число экспериментальных данных указывает на то, что активность отдельных клеток, составляющих сенсорно-специфические структуры, особенно в стриарной коре, максимальна в том случае, когда предъявляются раздражители, обладающие определенными характеристиками особенностей. Многие исследователи объясняют это тем, что отдельные нейроны, являющиеся детекторами признаков, расщепляют события в воспринимаемом зрением мире на ограниченное число воспринимаемых элементов. В иерархической системе нейронов представлен определенный объект восприятия как набор информации от детекторов отдельных признаков этого объекта. И логическое обоснование, и экспериментальная основа таких представлений встречает серьезные возражения [17, 27, 55]. Логические сложности были выявлены еще Ч. Шеррингтоном (C. Sherrington) [48], который ввел понятие об «одном предельно объединенном нейроне... кульминационном пункте всей системы интеграции» и быстро отказался от этого понятия в пользу представления о «миллионнократной демократии, каждым элементом которой является клетка». Ряд других важных проблем возникает при попытке определить те сенсорные признаки, которые могут вызвать разрядную активность отдельной клетки.

Исследование отдельной клетки — «экстрактора признака» — показывает следующее: она иногда разряжается спонтанно, в отсутствие предполагаемого пускового признака во внешней среде, она проявляет весьма разнообразные реакции в ответ на предъявление этого признака; некоторые другие стимульные признаки также вызывают увеличение частоты разряда этой клетки [8, 12—14, 36, 45].

В таком случае, каким образом оказывается логически возможным по частоте активности любого отдельно взятого нейрона определить, что присутствует в зрительном поле: высококонтрастный край одной ориентации; малоконтрастный край более предпочитаемой ориентации; короткий край,двигающийся с большой скоростью; длинный край,двигающийся более медленно, но в более предпочитаемом направлении, или же вообще имеют место воздействия слуховой, окуломоторной или вестибулярной систем? Пусковые признаки, в ответ на которые клетка увеличивает разрядную активность, обнаруживаются без труда; обратная же процедура, т. е. заключение о наличии в окружающей среде конкретных признаков, сделанное на основании того, что данная клетка сра-

батывается с определенной скоростью, представляется логически невозможной.

Используя подвижные микроэлектроды, хронически вживленные кошкам в свободном поведении, мы обнаружили, что отдельные клетки латерального коленчатого тела и других областей мозга проявляют исключительное разнообразие реакций в ответ на один и тот же зрительный условный сигнал (УС) [24, 25]. Однако постстимульные гистограммы (ПГС), полученные за длительный период от различных клеток, часто имели одну и ту же временную конфигурацию. Паттерны активности отдельных клеток, выделенные из реакций многих нейронов при помощи дискриминации величины спайка и усредненные по очень большому числу предъявлений раздражителя, часто имеют ту же самую форму ПГС, что и паттерны активности небольших групп клеток, усредненные по относительно небольшому числу предъявленных стимулов.

У кошек, обученных различать зрительные сигналы, регистрировали с одного и того же подвижного микроэлектрода активность одного или множества нейронов в виде ПГС и УВП (усредненных вызванных потенциалов). После того как в течение нескольких дней при одном положении микроэлектрода было собрано достаточное число данных, микроэлектрод слегка перемещали и регистрировали те же самые параметры с нервного ансамбля в новом месте.

На рис. 1, А—В изображены ПГС и УВП, зарегистрированные при последовательном углублении микроэлектрода в латеральное коленчатое тело. ПГС и УВП различных нейронных групп, обладают исключительно сходными временными паттернами активности в ответ на условный зрительный сигнал. В каждом положении микроэлектрода два разных зрительных сигнала вызывают разные усредненные паттерны активности. По этим данным можно построить градиенты каждого компонента ПГС и УВП вдоль трека микроэлектрода. У обученных животных эти градиенты являются пологими для относительно крупных анатомических областей, указывая на то, что характерный усредненный временной паттерн активности диффузно распределен по этим крупным нервным ансамблям. У необученных животных при подобной процедуре градиент изменялся ступенчато, что отражает большую разнородность паттернов активности различных групп нейронов. (Гистограмма — усреднение реакций по 500 предъявлениям раздражителей. Каждая гистограмма строилась по пяти или шести правильным действиям (ПД) в ответ на условный стимул (УС) частотой 8 Гц).

По-видимому, информация о сенсорном сигнале кодируется при помощи статистически инвариантного пространственно-временного паттерна ансамбля сигналов, отличного от случайной активности, а не при помощи варибельного паттерна активности какого-либо нейрона в ансамбле. Я называю это **ансамблевой информацией** (АИ).

Теперь рассмотрим вопрос о том, где представлена информация о цели. Многие экспериментальные данные свидетельствуют о том, что информация (и функции) должна быть распределена в обширных анатомических областях. Во многих исследованиях одиночных и множественных поэтапных повреждений, в которых сравнивают животных с одной последовательности повреждений, была выявлена выраженная способность мозга реорганизовывать обработку информации после локальных повреждений [50]. Например, крысы, которым предоставлялась последовательными повреждениями окружающей мир в промежутке между хранящими поведение зрительно управляемого типа после второго повреждения, тогда как крысы, пассивно двигавшиеся в том же окружении двумя повреждениями, становились функционально слепыми [55]. Можно удивляться тому, что такого направляемого зрением двигатель-

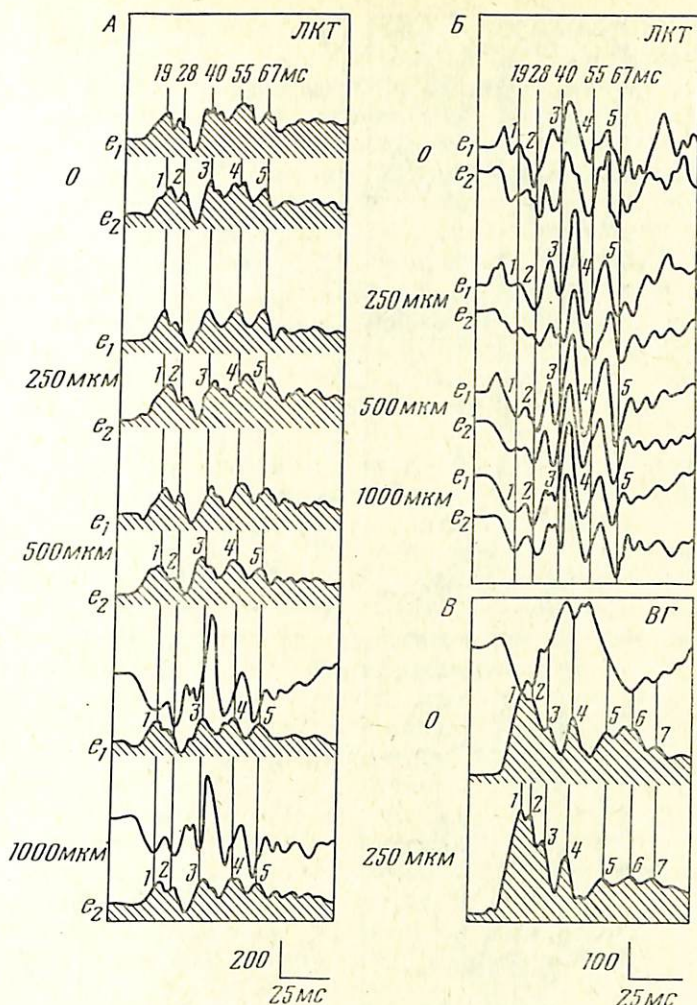


Рис. 1: А — постстимульные гистограммы (ПСП) и усредненные вызванные потенциалы (УВП), зарегистрированные при последовательном углублении (4 уровня — 0; 250; 500; 1000 мкм) микроэлектродов e_1 и e_2 , расположенных на расстоянии 125 мкм друг от друга, в латеральное коленчатое тело, (ЛКТ). Пять вертикальных линий (1—5) соответствуют латентным периодам пяти пиков, общих для всех реакций. УВП, полученные одновременно с микроэлектродов e_1 и e_2 (4-й уровень), расположены над заштрихованными ПСП; Б — УВП, полученные с микроэлектродов e_1 и e_2 одновременно с ПСП (представлены на рис. 1, А); В — ПСП, зарегистрированные с микроэлектродов, погруженных один на 250 мкм глубже другого в вентральную область гиппокампа (ВГ). Эти усреднения рассчитывали по 16 ПД в ответ на УС частотой 2 Гц ($N=500$). Вертикальные линии соединяют пики, которые можно считать сходными на этих двух уровнях погружения. Следует отметить соответствие латентных периодов компонентов УВП и пиков ПСП на уровне 0. Форма волны вызванного потенциала на уровне погружения 250 мкм (не изображена) хорошо совпадает с формой волны на уровне погружения 0 [25]

ного поведения между двумя повреждениями оказывалось достаточно для подобной функциональной перестройки. Еще одно недавнее наблюдение также показывает, что некоторые млекопитающие могут различать зрительные раздражители по яркости и форме в отсутствие стриарной коры [7, 37, 38, 49, 60], что указывает на наличие релевантной для этих целей информации во многих областях мозга. Мы получили электрофизиологическое подтверждение того, что представительство информации о сенсорном сигнале становится более обширным в результате обучения.

В процессе обучения первоначальная относительная локализация наиболее выраженного ответа в классической зрительной системе заме-

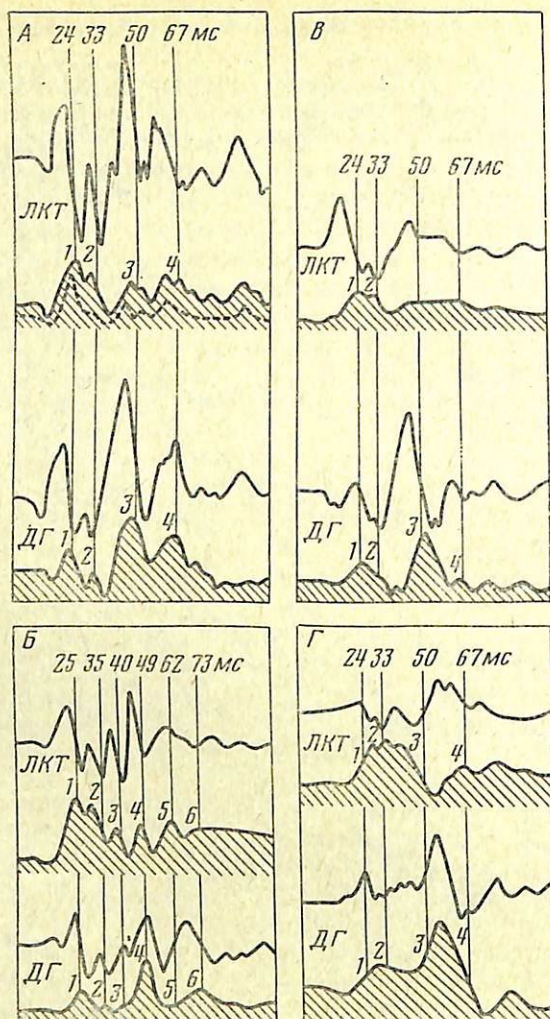


Рис. 2: А — УВП (кривые) и ПСП (заштрихованные зоны), одновременно регистрируемые при помощи микроэлектродов в латеральном коленчатом теле (ЛКТ) (слева) и дорсальном гиппокампе (ДГ) (справа) во время правильного выполнения кошкой реакции на УС частотой 8 Гц. Вертикальные линии (1—5) указывают компоненты, соответствующие различным латентным периодам (мс); Б — УВП и ПСП, одновременно зарегистрированные в ЛКТ и ДГ во время правильного выполнения реакции на дифференцированный УС частотой 2 Гц; В — УВП и ПСП, одновременно зарегистрированные в ЛКТ и ДГ при предъявлении УС частотой 8 Гц, не сопровождаемых поведенческой реакцией; Г — УВП и ПСП, одновременно зарегистрированные в ЛКТ и ДГ при предъявлении нового раздражителя — всплеск частотой 8 Гц [25]

щается появлением сходных ответов в гораздо более обширных анатомических областях и появлением новых компонентов с большими латентными периодами. Я полагаю, что такое распространение является результатом синхронной активности нейронов разных областей мозга, обусловленной действием того, что А. А. Ухтомский назвал «доминантным фокусом» [56]. Во многих исследованиях (см. обзор [16]) было показано, что когда различные области мозга одновременно повторно активируются, то они функционально ассоциируются в нечто, которое я называю «репрезентативной системой» (РС). Впоследствии соответствующая активация одной из анатомических областей РС приводит к активации и других нервных ансамблей РС.

Сходные временные паттерны разрядов в различных анатомических областях приведены на рис. 2, А—Г, где показано, что латентные периоды компонентов УВП и латентные периоды некоторых сходных компонентов ПСГ в латеральном коленчатом теле (ЛКТ) и правом дорсальном гиппокампе (ДГ) обученной кошки идентичны [33]. Как эти, так и все другие, изображенные на этом рисунке реакции, рассчитаны по 500 предъявлениям раздражителей, за исключением ПСГ, полученной для отдельного элемента ЛКТ и изображенной пунктирной линией ($N=5000$). (Следует отметить соответствие кривой, описывающей вероятность активности этого отдельного нейрона, наблюдавшегося в течение длительного периода времени, и ПСГ нервного ансамбля, наблюдавшегося в течение одной десятой этого времени.) Паттерны реакций нервных элементов, занимающих различное положение в этих структурах, остаются в основном постоянными при перемещении электрода.

Часть такого наблюдаемого паттерна нервной активности является эндогенной, и соответствие активности этих двух областей не является врожденным, а зависит от их участия в одной и той же РС. При правильной реакции животного, как видно из рис. 2, А, Б, максимумы активности и в ЛКТ, и в ДГ имеют одни и те же латенции. В том случае, если животное реагирует ошибочно (рис. В), паттерны активации в этих двух областях становятся различными, а при предъявлении нового раздражителя — совершенно несопоставимы (рис. Г).

Приведенные данные иллюстрируют распространение информации по более обширным нервным областям в процессе обучения. В результате вовлечения различных областей в РС временные паттерны активности этих областей уподобляются. Я полагаю, что информация о сенсорном стимуле первоначально представлена в областях мозга соответствующей сенсорной системы. По мере того как совпадают раздражители различных сенсорных модальностей, как организуются движения в ответ на эти раздражители и как появляется опыт о положительных и отрицательных последствиях этих движений, репрезентация этих раздражителей в нервной системе расширяется, и автоматически развиваются обширные РС.

Таким образом, первоначальная локализация функции заменяется многовариантным участием многих областей в репрезентации информации. В типичном случае РС должна включать в свой состав области, которые представляют информацию о каждой модальности сенсорного входа, описывающую характерные особенности целевых раздражителей, центральные состояния, отражающие уровень возбуждения, уровни эмоциональной валентности и побуждений, поведенческие реакции и их результаты. В каждой области эта информация представляется пространственно-временными паттернами отклонения от случайной или фоновой активности больших ансамблей нейронов. Это и есть **ансамблевая информация (АИ)**. Поскольку каждая активная область образует доминантный фокус, то характерная для каждого из них АИ распространяется по всем другим областям. Такие реципрокные взаимодействия усиливают и сохраняют те характерные признаки локальных паттернов, которые совпадают в разных областях и заглушают другие признаки. В результате появляется **общая форма АИ**, обширный анатомически и характерный паттерн активности, который может реверберировать во многих анатомических областях, принадлежащих к данной РС в течение того периода времени, который необходим для процесса консолидации. Активность каждого отдельного нейрона важна лишь постольку, поскольку он участвует в местной АИ. Одни и те же ансамбли нейронов могут входить в состав многочисленных РС, причем в каждую из них с характерным для нее паттерном АИ. Химические изменения, имеющие место во времени периода консолидации, сохраняют каждую общую форму АИ, как увеличенную вероятность нейронов, входящих в состав рас-

предельных ансамблей, разряжаться паттерном АИ, характерным для каждой РС. Активность любой составной части РС в виде АИ паттерна, характерного для активности, имевшей место при прошлом опыте, распространяется на все другие части РС, вызывая резонанс, что приводит к активации всей РС, реализующей общую форму АИ, которая была зафиксирована.

Таким образом, обширные в анатомическом плане ансамбли нейронов, представляющие память в целом, могут активироваться зрением, звуком, запахом, настроением, потребностью или движениями, имевшими место в прошлом. Хотя каждый отдельный нейрон и не обязательно повторяет предыдущий паттерн активности, выделенная АИ представляет собой статистически точную копию АИ, имевшей место в реальном опыте. Эта АИ представляет собой модель отсутствующего события, и ее можно назвать представлением об этом событии.

Представление может генерировать ожидание или инициировать поиск подходящего окружения для события, с которым сравнивается модель, выработанная РС. К числу электрофизиологических коррелятов таких процессов у человека относится волна ожидания — негативное колебание, появляющееся при ожидании события, поздние положительные компоненты, такие как $P-300$, связанные с неуверенностью относительно события, еще более поздние положительные компоненты (примерно через 450 мс), связанные с задержанным сравнением с образом; положительные волны, появляющиеся в том случае, когда ожидаемое событие не происходит, и положительные волны, появляющиеся при обнаружении ожидаемой цели [31, 51, 54, 57, 59]. Характерно, что эти колебания весьма значительны по амплитуде, длительны, имеют большие латентные периоды, и охватывают обширные анатомические области. По-видимому, эти признаки затрагивают неспецифическую сенсорную систему, как важный компонент РС. Относительно длительности латентных периодов этих процессов представляет интерес то обстоятельство, что сознательная осведомленность о прямом электрическом раздражении мозга длится примерно полсекунды [32].

Повторение событий в обстановке, сходной с обстановкой в прошлом, вызывает эффекты двух типов. Часть полученной в результате этого повторения АИ является экзогенной, вызываемой непосредственной афферентной информацией об окружающей среде; другая часть АИ — **эндогенная**, обусловленная соответственной или несоответственной активацией РС.

Электрофизиологические данные о генерации точного отпечатка прошлой АИ впервые были представлены М. Н. Ливановым и Г. М. Поляковым [33], которые описали «усвоение ритма», подтвержденное многими авторами [5, 31, 51, 57, 59]. В электроэнцефалограммах животных, у которых вырабатывали условный рефлекс на УС определенной частоты, в периоды между циклами опытов начинали доминировать волны, имеющие частоту отсутствующего раздражителя. Такое усвоение наблюдали многие исследователи, работавшие с разными экспериментальными животными по различным методикам. Это усвоение имело место у животного в ситуации, аналогичной при выработке рефлекса, но вне живой клетки, и часто сопровождалось повторением поведения [15, 55]. Усвоенная активность наблюдалась также и в активности отдельных элементов, зарегистрированных у обученных животных [41].

Получение копий АИ наблюдается в том случае, когда животные на новый стимул проявляют поведение, выработанное на другие сигналы, или когда животное, обученное дифференцировать сигналы, совершает ошибку. В таких случаях некоторые элементы мозга часто проявляют активность, характерную для поведения, запускаемого стимулом, который в настоящий момент отсутствует. Копии АИ, полученные при генерализованном или ошибочном поведении, выявляются при изучении ЭЭГ, ВП или активности отдельных элементов мозга [24, 28, 34, 35].

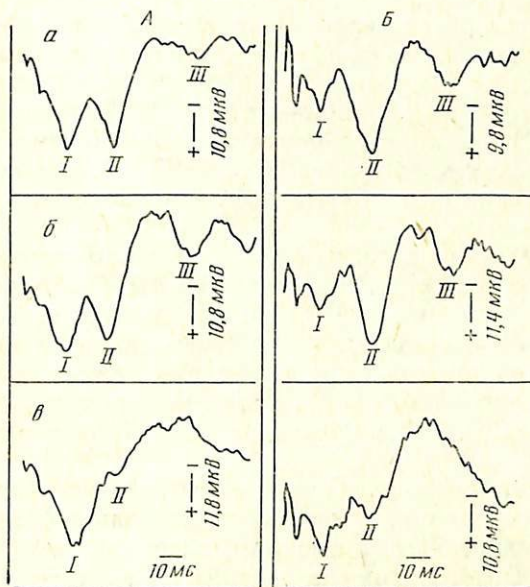


Рис. 3

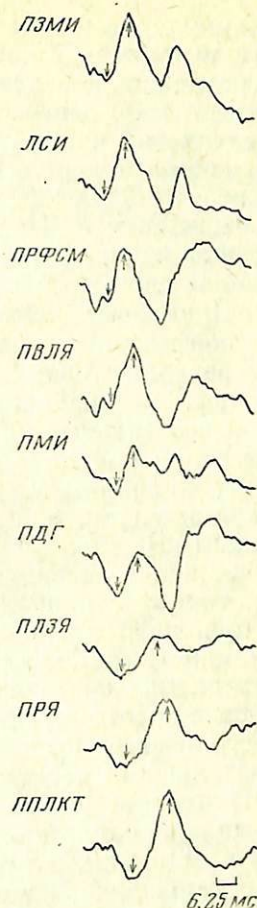


Рис. 4

Рис. 3. Усредненные ответы, полученные в латеральном коленчатом теле (А) и ретикулярном ядре (Б) кошки в разных условиях. Эпоха анализа составляла 90 мс. а — Усредненные ответы, вызванные вспышками частотой 10 Гц, запускающими правильное выполнение навыка; б — усредненные реакции, вызванные вспышками частотой 7 Гц, также запускающими поведение (генерализация); в — усредненные ответы, вызванные вспышками частотой 7 Гц, при отсутствии генерализованного поведения. Форма волны в ответ на действительный УС сходна с формой волны ответа, вызванного новым стимулом при генерализованном поведении. Следует отметить отсутствие второго положительного компонента в ВП в том случае, когда отсутствует генерализованное поведение [46]

Рис. 4. «Дифференциальные» волны, построенные посредством вычитания усредненных реакций, вызванных проверочным стимулом частотой 7 Гц, не запускающим поведения, из усредненных реакций, вызванных тем же самым стимулом при генерализации. Начало различий и их максимум на каждой волне отмечены стрелками: ↓ — время 1-го дифференциального компонента; ↑ — 2-го. Графики для различных структур мозга расположены в соответствии с длительностью латентного периода дифференциальной волны. ПЗМИ — правая задняя маргинальная извилина; ЛСИ — левая супрасильвиева извилина, огибающая конец сильвиевой борозды; ПРФСМ — правая ретикулярная формация среднего мозга; ПВЛЯ — правое вентральное латеральное ядро; ПМИ — правая маргинальная извилина; ПДГ — правый дорсальный гиппокамп; ПЛЗЯ — правое латеральное заднее ядро; ПРЯ — правое ретикулярное ядро; ППЛКТ — правое переднее латеральное коленчатое тело

УВП, появляющиеся в различных областях мозга в тех случаях, когда новый контрольный стимул не вызывает условного поведения, сравнивали с УВП, зарегистрированным в тех случаях, когда тот же самый нейтральный стимул вызывает такое поведение, и с УВП на действительные УС. На рис. 3, а изображены УВП, обычно вызываемые в ЛКТ

и ретикулярном ядре УС вспышками частотой 10 Гц. На рис. 3, а — УВП, вызываемые контрольным стимулом — вспышки с частотой 7 Гц, без условного поведения. На рис. 3, б — ответы на контрольный стимул частотой 7 Гц в том случае, когда этот стимул запускает выработанное поведение на частоту 10 Гц. Под действием контрольного стимула, запускающего генерализованное поведение, получаются весьма точные отпечатки УВП [2, 17, 19, 20, 46].

Вычитание УВП в отсутствие генерализации из УВП при наличии генерализации дает дифференциальную волну, характер изменения которой и латентные периоды одинаковы для ряда областей мозга [16, 26]. Примеры такой общей АИ приведены на рис. 4. Следует отметить, что дифференциальные волны появляются через 10 мс после предъявления раздражителя; латентные периоды и формы исходных компонентов дифференциальной волны для первых четырех структур весьма сходны, а в остальных областях постепенно увеличиваются [16]. Выделяемая копия появляется ранее всего в корково-ретикулярной системе и затем, по-видимому, распространяется центробежно к ЛКТ. Такие копии выявляются лишь в тренированной половине расщепленного мозга кошки [35].

Наиболее очевидное доказательство того, что РС могут продуцировать точные копии АИ различных отсутствующих событий было получено при дифференциальной генерализации [28]. При таком исследовании животных обучали различать зрительные или слуховые сигналы при двух ритмах повторения. После автоматизации поведения случайные пробы с предъявлением нейтрального контрольного стимула, частота которого лежала между частотами УС₁ и УС₂, включали в случайной последовательности между этими стимулами.

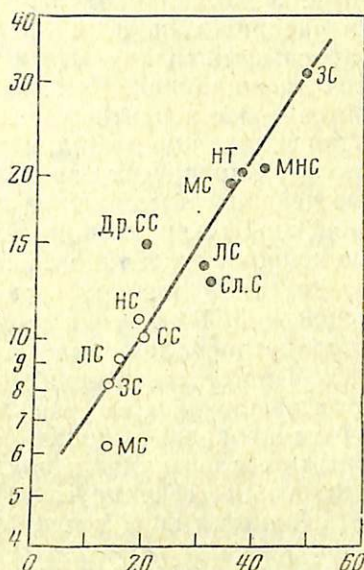
В ответ на предъявление контрольного сигнала животные иногда осуществляют одно, иногда другое поведение. Поскольку контрольный сигнал всегда один и тот же по физическим параметрам, то разница УВП за счет различной интерпретации этого стимула должна быть обусловлена эндогенными процессами.

В опытах по дифференцировочной генерализации последовательность вспышек вызывала разнообразные индивидуальные волны вызванных потенциалов в каждом поведенческом акте. Эти волны можно классифицировать по формам, по которым при помощи компьютерных методов распознавания паттернов в значительной мере предсказывается последующее поведение [2, 17, 19, 20]. Замечательной особенностью этих форм является то, что многие или почти все аспекты их тонкой структуры в ответ на контрольные стимулы классифицировались как одинаковые по форме с отдельными ВП в ответ на УС. Получено дополнительное подтверждение того, что репрезентативная система способна создавать подробные копии предыдущего опыта в виде одиночных ВП. Самые разнообразные контрольные опыты позволяют исключить неспецифические факторы как причину реализации таких копий реакций на отсутствующие события [2, 17, 19, 20]. Многочисленные экспериментальные аналогичных эндогенных процессов у человека [3, 4, 6, 10, 11, 12, 21, 29, 39, 52, 53, 58]. По-видимому, на появление и на природу этих реализующихся потенциалов влияет мысль.

Мы постулировали, что каждый ВП состоит из экзогенного компонента, отражающего сенсорные влияния, и эндогенного компонента, отражающего активацию РС, связанную с интерпретацией афферентного входного потока. Мы вывели систему уравнений, которая позволяет выделять члены, отражающие постулированные экзогенные и эндогенные процессы. Соответствующие вычисления, при помощи ЭВМ проведенные над УВП, вызванными различными стимулами, которые запускают раз-

личное поведение, позволяют получить остаточные вариации, имеющие сходную форму волны для независимых сочетаний УВП. Затем мы рассчитали доли отклонений, представляемые экзогенными и эндогенными компонентами УВП для каждой из ряда областей мозга (рис. 5). На рис. 5 представлена диаграмма средних коэффициентов корреляции между экзогенными остаточными вариациями для различных нейронных систем и для сигналов различной модальности. Заштрихованные кружки — сигналы в виде вспышек разных частот. Слуховая система: $N=305$; слуховая кора (16 кошек), медиальное коленчатое тело (16 кошек), ножка переднего двухолмия (1 кошка). Лимбическая система:

Рис. 5. Отношение экзогенной и эндогенной активности УВП в различных анатомических системах. Кружки — сигналы; заштрихованные — вспышки разных частот; незаштрихованные — звуковые щелчки. ЗС — зрительная система; НТ — неспецифический таламус; МНС — мезенцефалическая неспецифическая система; ЛС — лимбическая система; СС — слуховая система; Др. СС — другие сенсорные системы; НС — неспецифические системы. По оси ординат — средние коэффициенты корреляции эндогенных остаточных вариаций; по оси абсцисс — экзогенных остаточных вариаций



$N=303$; гиппокамп (16 кошек), зубчатое ядро (5 кошек), извилины (5 кошек), перегородка (5 кошек), прегрушевидная кора (6 кошек), медиальный пучок переднего мозга (6 кошек), сосцевидное тело (5 кошек), гипоталамус (6 кошек). Неспецифическая система среднего мозга: $N=158$; ретикулярная формация (18 кошек), центральное серое вещество (1 кошка), центральный тементальный путь (1 кошка). Моторная система: $N=146$; моторная кора (4 кошки), черное вещество (10 кошек), красное ядро (4 кошки), антеро-вентральное ядро (9 кошек), субталамическая область (5 кошек). Другие сенсорные системы: $N=54$; сенсомоторная кора (4 кошки), заднее латеральное ядро (1 кошка), верхнее вентро-латеральное ядро (5 кошек), верхнее вентро-медиальное ядро (1 кошка). Неспецифические системы таламуса: $N=139$; центральная латеральная область (13 кошек), ретикулярное ядро (6 кошек), медиальная дорсальная система (5 кошек), подушка (1 кошка). Зрительная система: $N=394$; зрительная кора (18 кошек), латеральное коленчатое тело (18 кошек), верхнее двухолмие (2 кошки).

Незаштрихованные кружки — звуковые щелчки. Слуховая система: $N=48$; слуховая кора (5 кошек), медиальное коленчатое тело (5 кошек). Лимбическая система: $N=69$; гиппокамп (5 кошек), зубчатое ядро (3 кошки), извилины (3 кошки), перегородка (3 кошки), прегрушевидная кора (2 кошки), медиальный пучок переднего мозга (3 кошки), сосцевидные тела (3 кошки), гипоталамус (2 кошки). Моторная система: $N=37$; моторная кора (1 кошка), черное вещество (4 кошки), красное ядро (1 кошка), антеро-вентральное ядро (5 кошек). Субталамическая неспецифическая система: $N=50$; ретикулярная формация среднего мозга (6 кошек), центральное серое вещество (1 кошка), центральный тементальный путь (1 кошка), центральное латеральное ядро (3 кошки).

ки), ретикулярное ядро (3 кошки). Зрительная система: $N=55$; зрительная кора (6 кошек), латеральное коленчатое тело (6 кошек), верхнее двуххолмие (1 кошка). Данные, полученные при моно- и биполярном отведениях, объединяли. Повторяемость по кошкам и по структурам менялась [2].

Эндогенная активность пропорциональна логарифму экзогенной активности в любой области мозга. Хотя все исследованные области мозга реагируют на сенсорные сигналы, отношение сигнал—шум в разных областях значительно различается. Структуры сенсорной системы, соответствующие модальности УС, имеют самое большое отношение сигнал—шум. Эндогенная активность, отражающая участие в РС, также широко распределена по областям мозга. Закономерная логарифмическая зависимость между двумя типами процессов в каждой области не является неожиданной. Чем больше АИ области о событии, тем представляется более вероятным, что нейроны в этой области будут претерпевать консолидацию и войдут в состав РС этого события.

Используя хронически вживленные микроэлектроды, мы изучаем отдельные нейроны и небольшие группы множества нейронов при дифференцировочной генерализации. В некоторых областях мозга были обнаружены нейроны двух типов, находящиеся в непосредственной близости друг от друга. Активность «стабильных» нейронов была статистически экзогенной, и ПСГ не имели существенных различий, независимо от того, как интерпретировался один и тот же сигнал. Активность «пластичных» нейронов была статистически эндогенной, а ПСГ зависели от формы поведения и не зависели от стимула, вызывающего поведение [42—44, 47].

Чтобы генерировать копии, РС должны в значительной степени быть связанными с пластичными клетками. На рис. 6, а—г приведены статистические копии, генерируемые пластичными клетками и характеризующиеся сходными ПСГ в одинаковых формах поведения на разные стимулы.

Слева изображены 5 ПСГ, полученные от клетки в ЛКТ одной и той же кошки в ситуациях $Ч_1ПВ_1$, $Ч_3ПВ_1$, $Ч_2ПВ_1$, а также $Ч_2ПВ_2$ и $Ч_3ПВ_2$. Три ПСГ (рис. 6, а) значительно не отличаются друг от друга, и две ПСГ (рис. б) также неразличимы. Все 5 ПСГ имеют выраженные пики и в первом, и во втором интервалах, разделенных вертикальными линиями. ПСГ при $ПВ_2$ имеют, однако, пик в третьем интервале, отсутствующий в ПСГ при $ПВ_1$. Наоборот, в ПСГ при $ПВ_2$ отсутствуют пики в четвертом интервале, имеющиеся в ПСГ при $ПВ_1$.

Справа изображены ПСГ клетки в ассоциативной коре. Во всех пяти ПСГ имеются сопоставимые ранние пики. Второй пик (рис. 6, в) из трех ПСГ при $ПВ_1$ появляется значительно позже, чем на рис. 2 из двух ПСГ при $ПВ_2$. В последнем интервале, ограниченном вертикальными линиями, в двух нижних ПСГ имеет место выраженный пик, отсутствующий в трех верхних ПСГ. В обоих наборах гистограмм примечательным является то, что форма ПСГ, по-видимому, зависит от поведения, осуществляемого кошкой в последующем, а не от стимулов, которые ей фактически предъявляются. Следовательно, различие паттернов активности нельзя приписать влиянию различных физических раздражителей, а видно, оно отражает значение афферентного входа в контексте предыдущего опыта. Ни в одном из описанных опытов не наблюдалось ошибок типа $Ч_1ПВ_2$ [44].

Мы считаем что информация о предыдущем опыте, хранящая статистически в виде паттерна АИ в анатомически обширных ансамблях, поработанным навыком различения подтверждение. Кошкам с хорошо выработанным навыком различения частоты звуковых и зрительных сигналов наносили электрическое раздражение на различные участки мозга [23, 30]. При этом использовали высокочастотные импульсы, модулированные низкими частотами, для имитации паттернов АИ. Эти кошки

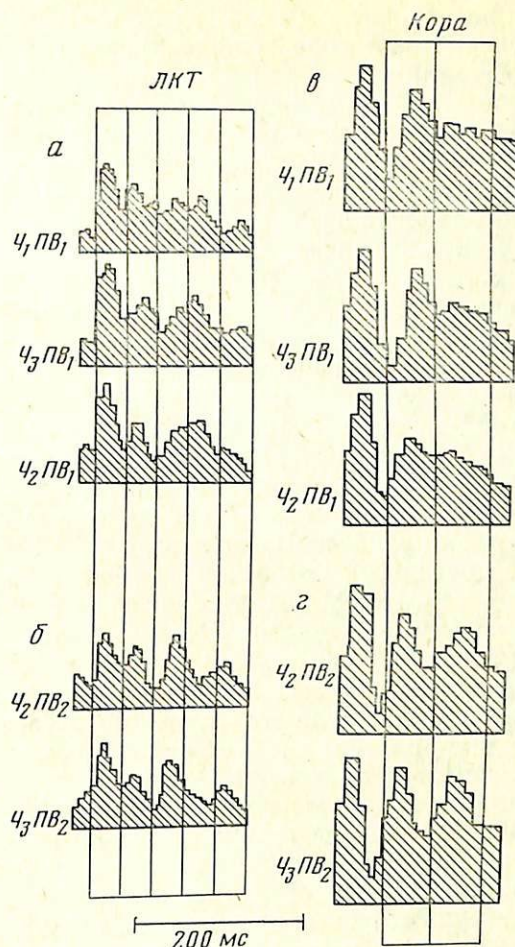


Рис. 6. Примеры копии активности клеток: *а* — ПСГ нейронов ЛКТ в поведении 1 (ПВ—1), запускаемом стимулами различной частоты (χ_1 , χ_2 , χ_3); *б* — ПСГ нейронов ЛКТ в поведении 2 (ПВ—2), запускаемом стимулами различной частоты (χ_2 и χ_3); *в* — ПСГ нейронов коры в поведении 1 (ПВ—1), запускаемом стимулами различной частоты (χ_1 , χ_2 , χ_3); *г* — ПСГ нейронов коры в поведении 2 (ПВ—2), запускаемом стимулами различной частоты (χ_2 , χ_3)

выполняли непосредственно различные виды поведения при электрическом раздражении разных участков мозга.

Если временной паттерн электростимуляции разделяли таким образом, что две различных области мозга получали часть этого временного паттерна, то поведение практически всегда соответствовало временному паттерну, полученному мозгом в целом, а не паттернам, поступившим в каждую отдельную область. При поведенческой интеграции электрических входных сигналов, поступающих в разные области мозга, в интра-ламинарных таламических ядрах имеет место электрофизиологическое суммирование [18].

Отражение в сознании нервных моделей предшествующих событий представляет собой информацию об информации. Сознание должно быть опосредовано точно таким же статистическим способом, как и другие типы информации. Нет никаких данных, что мысли представлены качественно уникальными нейронными процессами. Многомодальное содержание сознания каким-то образом отражает многие АИ различных областей мозга. Несмотря на существование «дублирующих систем», обширные повреждения ретикулярной формации среднего мозга часто при-

водят к глубоким расстройствам сознания. Эта система может играть роль, единственную в своем роде, в интерпретации окружающего мира и в опосредовании сознания.

Отражение в сознании многомодальных АИ может возникнуть тремя путями: первый из них состоит в том, что локальная АИ в каждом ансамбле вырабатывает некое совместно проявляющееся свойство, сознание информации, соответствующей первичному локальному афферентному входу. Такое объяснение не рассматривает мультисенсорной природы сознания. Оно не объясняет, каким образом интегрируется АИ разных областей мозга.

Второе объяснение состоит в том, что активация РС вызывает появление общей формы АИ во многих областях мозга. Такая многомодальная информация конвергирует на дорсальный таламус и ретикулярную формацию. Выход из этой системы, модулированный неспецифическими областями таламуса, в виде обратной связи поступает в области, обладающие высоким отношением сигнал—шум. Этот интегрированный, ревербирующий кортико-таламо-ретикулярный паттерн АИ вызывает необычно высокие уровни активности общей формы у ансамблей, принимающих участие в этом процессе. В отсутствие подобного резонанса было бы весьма сложно достичь разумного отношения сигнала к беспорядочной активности или «шуму». Многомодальная интегрированная общая форма АИ устанавливается в плотно сгруппированном агрегате клеток ревербирующей системы. Во многих различных структурах существует большое количество локальных нейронных цепей, аксоны в которых короче длины волны потенциала действия [44]. Такой агрегат клеток, разряжающийся в виде паттерна АИ общей формы, можно назвать «мультинейроном» — системой клеток, подгруппы которой обладают всеми характерными особенностями многомодальной АИ. Совпадающие по фазе изменения мембранных потенциалов в массе таких клеток могут оказаться исключительно благоприятными для опосредования возникновения сознания, т. е. нового совместного свойства многонейронной системы, которое не существует в отдельных нейронах, являющихся ее элементами. Данное предположение не объясняет того, каким образом на все составные части такого мультинейрона воздействует каждый отдельный признак АИ, свойственный принимающей в ней участие подгруппе нейронов. Объединение все-таки не может возникнуть в результате действия на расстоянии, пока не будут использованы некоторые промежуточные физические процессы.

Третье объяснение состоит в том, что поскольку упомянутые паттерны активности имеют место в ансамблях плотно сгруппированных резонирующих клеток, изменения концентрации ионов калия и кальция образуют сложную картину распределения зарядов. Ионные оболочки микополисахаридных нитей и поверхности глиальных клеток и нейронов образуют истоки, стоки и градиенты. Таким образом, возникает трехмерный объемный заряд, топография которого является надклеточной. АИ во многих ансамблях нейронов фокусируются и объединяются в форме невероятных распределений плотности заряда в пространстве и времени в пределах этой надклеточной области, которую можно назвать гипернейроном. Сознание может возникнуть из негэнтропии, если вещество мозга достигает в высшей степени маловероятных уровней организации энергии. Плотны сгруппированные нейроны вызывают распределение зарядов, предельно невероятное с точки зрения термодинамики. Эти маловероятные распределения зарядов могут в свою очередь воздействовать на нейроны и поддерживать маловероятные паттерны разрядов.

Предложенный выше гипернейрон — сложное электрическое поле, образованное не свободными зарядами, а непрочно связанными ионами. Поскольку предполагается, что критический локус гипернейрона связан с областями плотно сгруппированных нейронов, таких как резонирую-

щая кортико-таламо-ретикулярная система, не имеет значения, что предпринимавшиеся попытки разрушить транскортикальные поля при помощи внедрения металла были безуспешными. Во-первых, в таких экспериментах пытались выяснить, являются ли транскортикальные поля решающим моментом восприятия, а не возможностью того, что сознание включает кортико-фугальные входы в таламо-ретикулярное поле. Далее, как известно из физической химии, до тех пор пока напряжение не превысит константу ионизации данного вида ионов и работы выхода поверхности проводника, электроны не могут перемещаться в проводнике между зонами жидкости, обладающими различной плотностью ионов. Следовательно, погружение металла в нервную ткань может нарушить ионное поле, но не может разорвать его. Использование внешних полей при попытках изменить сознание не может служить адекватной проверкой концепции гипернейрона. Любое мыслимое поле, приложенное извне, может навести такой градиент напряжения на клеточном уровне, который совершенно ничтожен по сравнению с огромными местными градиентами, обнаруженными в нервной ткани. Недостатком такой модели гипернейрона является то, что нет оснований предполагать причиной сознания распределение энергии.

Безусловно, существуют и другие объяснения того, как АИ различных областей преобразуются в интегральное сознание. С моей точки зрения, оценка этих возможностей представляет собой наиболее привлекательную задачу современной науки о нервной деятельности.

ЛИТЕРАТУРА

1. Bartlett F., & John E. R. Equipotentiality quantified: the anatomical distribution of the engram.— *Sci.*, 1973, v. 181, p. 764—767.
2. Bartlett F., John E. R., Shimokochi M., & Kleinman D. Electrophysiological signs of readout from memory. II. Computer classification of single evoked potential waveshapes.— *Behav. Biol.*, 1975, v. 14, p. 409—449.
3. Begleiter H., Porjesz B., Yerre C., & Kissin B. Evoked potential correlates of expected stimulus intensity.— *Sci.*, 1973, v. 179, p. 814—816.
4. Brown W. S., Marsh J. T., & Smith J. C. Contextual meaning effects on speech-evoked potentials.— *Behav. Biol.*, 1973, v. 9, p. 755—761.
5. Cooper R., McCallum W. C., Newton P., Papakostopoulos D., Pocock P. V., & Warren M. J. Cortical potentials associated with the detection of visual events.— *Sci.*, 1977, v. 196, p. 74—77.
6. Glynes M., Kohn M., & Gradijan J. Computer recognition of the brain's visual perception through learning the brain's physiologic language.— *Institute of Electrical and Electronics Engineers, Intern. Conf. Record, Pt. 9*, 1967, p. 125—142.
7. Doty R. W. The ablation of visual areas in the central nervous system.— *Handbook of Sensory Physiol.*, 1973, v. VII/3, p. 483—502.
8. Fischman M. C., & Michael C. R. Integration of auditory information in the cat's visual cortex.— *Vision Res.*, 1973, v. 13, p. 1415—1419.
9. Granit Ragnar. *The Purposive Brain*. Cambridge, 1977.
10. Grinberg J., & John E. R. Unpublished results. 1974.
11. Herington R. N., & Schneidau P. The effect of imagery of the visual evoked response.— *Experientia*, 1968, v. 24, p. 1136—1137.
12. Hoepfner T. J. Stimulus analyzing mechanisms in the cat's visual cortex.— *Experim. Neurol.*, 1974, v. 45, p. 257—267.
13. Horm G., & Hill R. M. Modifications of receptive fields of cells in the visual cortex occurring spontaneously and associated with body tilt.— *Nature*, 1969, v. 221, p. 186—188.
14. Hubel D. H., & Wiesel T. N. Receptive fields, binocular interaction and functional architecture in the cat's visual cortex.— *J. Physiol.*, 1962, v. 160, p. 106—154.
15. John E. R. Higher nervous functions: brain functions and learning.— *Ann. Rev. of Physiol.*, 1961, v. 23, p. 451—484.
16. John E. R. *Mechanisms of Memory*. N. Y., 1967.
17. John E. R. Switchboard versus statistical theories of learning and memory.— *Sci.*, 1972, v. 177, p. 850—864.
18. John E. R. A model of consciousness.— *In: Ed by G. Schwartz, D. Shapiro. Consciousness and Self Regulation: Advances in Research. V. 1*, N. Y., 1976.
19. John E. R., Bartlett F., Shimokochi M., & Kleinman D. Neural readout from memory.— *J. Neurophysiol.*, 1973, v. 36, p. 893—924.

20. John E. R., Bartlett F., Shimokochi M., & Kleinman D. Electrophysiological signs of he readout from memory.— *Behaviour. Biol.*, 1975, v. 14, p. 247—292.
21. John E. R., Herrington R. N., & Sutton S. Effects of visual form on the evoked response.— *Sci.*, 1967, v. 155, p. 1439—1442.
22. John E. R., & Killam K. F. Electrophysiological correlates of differential approach-avoidance conditioning in the cat.— *J. of Nervous Mental Disease*, 1960, v. 131, p. 183.
23. John E. R., & Kleinman D. Stimulus generalization between differentiated visual, auditory and central stimuli.— *J. of Neurophysiol.*, 1975, v. 38, p. 1015—1034.
24. John E. R., & Morgades P. P. Neural correlates of conditioned responses studied with multiple chronically implanted moving microelectrodes.— *Experimental Neurol.*, 1969a, v. 23, p. 412—425.
25. John E. R., & Morgades P. P. The pattern and anatomical distribution of evoked potentials and multiple unit activity elicited by conditioned stimuli in trained cats.— *Commun. in Behaviour. Biol.*, 1969b, Pt. A, v. 3, p. 181—207.
26. John E. R., Ruckhin D. S., Leiman A., Sachs E., & Ahn H. Electrophysiological studies of generalization using both peripheral and central conditioned stimuli.— In: 23-rd Intern. Congress of the Physiol. Sci. (Tokyo), 1965, Intern. Congress Ser., No 87, p. 618—627.
27. John E. R., & Schwartz E. L. The neurophysiology of information processing and cognition.— *Ann. Rev. of Psychol.*, 1978, v. 29, p. 1—29.
28. John E. R., Shimokochi M., & Bartlett F. Neural readout from memory during generalization.— *Sci.*, 1969, v. 164, p. 1519—1521.
29. Johnston V. L., & Chesney G. L. Electrophysiological correlates of meaning.— *Sci.*, 1974, v. 186, p. 944—946.
30. Kleinman D., & John E. R. Contradiction of auditory and visual information by brain stimulation.— *Sci.*, 1975, v. 187, p. 271—272.
31. Klinker R., Fruhstorfer H., & Finkenzeller P. Evoked responses as a function of external and stored information.— *Electroencephalography and Clinical Neurophysiol.*, 1968, v. 26, p. 216—219.
32. Libet B. *Brain and Conscious Experience*. Ed. by J. C. Eccles. Heidelberg and N. Y., 1966.
33. Ливанов М. Н., Поляков К. Л. Электрические реакции коры головного мозга кролика при образовании защитного условного рефлекса при ритмическом раздражении.— *Изв. АН СССР, Сер. биологическая*, 1946, № 3, с. 286.
34. Majkowski J. The electroencephalogram and electromyogram of motor conditioned reflexes after paralysis with curare.— *Electroencephalography and Clinical Neurophysiol.*, 1958, v. 10, p. 503—514.
35. Majkowski J. Electrophysiological studies of learning in split-brain cats.— *Electroencephalography and Clinical Neurophysiol.*, 1967, v. 30, p. 482—493.
36. Morrell F. Visual systems view of acoustic space.— *Nature*, 1972, v. 238, p. 44—46.
37. Pasik T., & Pasik P. Extrageniculostriate vision in the monkey. IV. Critical structures for light v. s. no-light discrimination.— *Brain Res.*, 1973, v. 56, p. 165—182.
38. Pasik T., & Pasik P. Extrageniculostriate vision in the monkey. V. Role of accessory optic system.— *J. of Neurophysiol.*, 1973, v. 36, p. 450—457.
39. Picton T. W., Hillyard S. A., & Galambos R. Cortical evoked responses to omitted stimuli.— In: Ed by M. M. Livanov. *Major Problems of Brain Electrophysiology*. Moscow, 1973.
40. Rakic Pasko. *Local Circuit Neurons*. Massachusetts, 1976.
41. Ramos A., & Schwartz E. Observation of frequency specific discharges at the unit level in conditioned cats.— *Physiol. and Behaviour*, 1976, v. 16, p. 649—652.
42. Ramos A., Schwartz E. L., & John E. R. Stable and plastic unit discharge patterns during behavioural generalization.— *Sci.*, 1976a, v. 192, p. 393—396.
43. Ramos A., Schwartz E. L., & John E. R. Evoked potential-unit relationships in behaving cats.— *Brain Res. Bull.*, 1976b, v. 1, p. 69—75.
44. Ramos A., Schwartz E. L., & John E. R. Examination of the participation of neurons in readout from memory.— *Brain Res. Bull.*, 1976c, v. 1, p. 77—86.
45. Rose D. The hypercomplex cell classification in the cat's striate cortex.— *J. of Physiol.*, 1974, v. 242, p. 123P—125P.
46. Ruckhin D. S., & John E. R. Evoked potential correlates of generalization.— *Sci.*, 1966, v. 153, p. 209—211.
47. Schwartz E. L., Ramos A., & John E. R. Single cell activity in chronic unit recording: a quantitative study of the unit amplitude spectrum.— *Brain Res. Bull.*, 1976, v. 1, p. 57—68.
48. Sherrington C. S. *Integrative Activity of the Nervous System*. New Haven, 1906.
49. Sprague J. M., Bertucchi G., & Rizzolatti G. The role of the superior colliculus and pretectum in vision and visually guided behaviour.— *Handbook of Sensory Physiol.*, 1973, v. VII/3, p. 27—102.
50. Plasticity and Recovery of Function in the Central Nervous System. Ed. by Stein D. G., Rosen J. J., & Butters N. N. Y., 1974.
51. Sutton S., Braren M., Zubin J., & John E. R. Evoked potential correlates of stimulus uncertainty.— *Sci.*, 1965, v. 150, p. 1187—1188.
52. Sutton S., Tuetting P., Zubin J., & John E. R. Information delivery and the sensory evoked potential.— *Sci.*, 1967, v. 155, p. 1436—1439.

53. *Tepas D. I., Guiteras V. L., & Klingaman R.* Variability of the human average evoked response to visual stimulation: a warning.—*Electroencephalography and Clinical Neurophysiol.*, 1974, v. 36, p. 533—537.
54. *Thatcher R. W.* Evoked potential correlates of semantic information processing.—In: *Lateralization in the Nervous System*. Ed. By S. Harnard. N. Y., 1976.
55. *Thatcher R. W., John E. R.* Functional Neuroscience, vol. 1, New Jersey. 1977.
56. *Ukhtomski A. A.* Essays on the physiology of the nervous system.—In: *Collected Works*, v. 4, Leningrad, 1945.
57. *Walter W. G., Cooper R., McCallum C., & Cohen J.* The origin and significance of the contingent negative variation or «expectancy wave».—*Electroencephalography and Clinical Neurophysiol.*, 1965, v. 18, p. 720.
58. *Weinberg H., Grey-Walter W. G., Cooper R., & Aldridge V. J.* Emitted cerebral events.—*Electroencephalography and Clinical Neurophysiol.*, 1974, v. 36, p. 449—456.
59. *Weinberg W. G., Grey-Walter W., & Crow H. H.* Intracerebral events in humans related to real and imaginary stimuli.—*Electroencephalography and Clinical Neurophysiol.*, 1970, v. 29, p. 1—9.
60. *Weiskrantz L.* Behavioural analysis of the monkey's visual nervous system.—*Proc. of the Royal Soc., Ser. B*, 1972, v. 182.
61. *Wiener N.* Cybernetics of Control and Communication in the Animal and the Machine. Cambridge, 1961.

Поступила в редакцию
16.VI.1980

ТЕМАТИКА НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИХ РАБОТ ПО ПСИХОЛОГИИ

76034522. Нейропсихологический и психофизиологический анализ познавательных процессов — Институт психологии АН СССР. 1980 г.
76034521. Разработка методов оценки индивидуально-устойчивых интегральных параметров биоэлектрической активности мозга, выступающих в качестве индикаторов общих свойств нервной системы — Институт психологии АН СССР. 1980 г.
78052493. Исследование деятельности оператора в режиме неопределенности — МГУ. 1980 г.
78052496. Основные этапы и факторы развития психической деятельности животных в онто- и филогенезе — МГУ. 1980 г.
78052499. Создание методических разработок по некоторым разделам общих технических дисциплин с учетом требований психологии к формированию творческого мышления — МГУ. 1980 г.
78052500. Психологические возможности быстрого обнаружения причин преждевременного выхода из строя некоторых деталей автомобилей ЗИЛ — МГУ. 1980 г.
78052507. Формирование познавательной деятельности и методы изучения возрастных психологических особенностей — МГУ. 1980 г.
78052508. Теоретические и методические принципы проектирования внешних и внутренних средств трудовой деятельности — МГУ. 1980 г.
78052509. Анализ основных категорий психологической науки — МГУ. 1980 г.
78052520. Развитие интеллектуальной и речевой деятельности ребенка — МГУ. 1980 г.
78052522. Разработка проблем и методов исследования зрительной деятельности человека — МГУ. 1980 г.
78052523. Процессы межличностного восприятия в системе общения — МГУ. 1980 г.
78052524. Психологические вопросы формирования личности — МГУ. 1980 г.
78052526. Разработка методов и аппаратуры для эргономических исследований в лабораториях и производственных условиях, унификация перечня эргономических показателей — МГУ. 1980 г.
78052527. Психологический анализ целеобразования — МГУ. 1980 г.
78052528. Нейронные механизмы памяти и научения — МГУ. 1980 г.
78075261. Исследование формирования сенсомоторных координаций при работе с многостепенными органами управления (манипуляторами) — МГУ. 1980 г.
78056594. Развитие подростков и старшеклассников в процессе общественно-полезной деятельности — НИИ общей и педагогической психологии. 1980 г.
78056537. Возрастные и индивидуальные особенности психического развития детей раннего и дошкольного возраста — НИИ общей и педагогической психологии. 1980 г.
78056583. Связь психического и нравственного развития младших школьников с формированием учебной деятельности и их взаимоотношений в коллективе — НИИ общей и педагогической психологии. 1980 г.
78056594. Развитие подростков и старшеклассников в процессе общественно-полезной деятельности — НИИ общей и педагогической психологии. 1980 г.
78056606. Принципы и методы диагностики психического развития детей — НИИ общей и педагогической психологии. 1980 г.