

**Г. Г. Аракелов**

## **РОЛЬ ИЗУЧЕНИЯ ПРОСТЫХ СИСТЕМ В СОЗДАНИИ Е.Н. СОКОЛОВЫМ МОДЕЛИ КОНЦЕПТУАЛЬНОЙ РЕФЛЕКТОРНОЙ ДУГИ**

В статье описывается вклад Е.Н. Соколова и членов его научной школы в понимание нейронных механизмов памяти, в развитие идеи о роли пейсмерного механизма в нейронной пластичности, в формирование концепции командных нейронов и их роли в организации поведения и познавательных процессов. Подчеркнут вклад Е.Н. Соколова и его последователей в создание модели концептуальной рефлексорной дуги.

*Ключевые слова:* простые нервные системы, пейсмерные нейроны, привыкание.

The work presented is devoted to the contribution of E.N. Sokolov and the members of his scientific school into understanding of the neuronal mechanisms of memory formation, in developing of ideas on pacemaker activity participation into neuronal plasticity, to formation of the command neuron conception into behavior and cognitive processes. The contribution of the Sokolov's collaborators and his followers into developing him "conceptual reflex arc" was emphasized in the review presented.

*Key words:* simple nervous systems, pacemaker neurons, habituation.

В этой статье мы остановимся на том, почему Е.Н. Соколов от успешного исследования ориентировочного рефлекса и нейронных механизмов на людях и высших животных перешел (непонятно зачем, как считают некоторые) к изучению простых систем (Пейсмерный потенциал..., 1975; Соколов, 1969, 2003). Простыми системами принято называть некоторых беспозвоночных животных с относительно простым поведением и нервной системой (простая нервная система), состоящей из ограниченного количества нейронов, идентификация которых возможна из опыта в опыт. Исследование простых систем в значительной степени облегчило понимание того, как организована и функционирует ЦНС высших животных и человека, как она обеспечивает то или иное поведение. При этом Е.Н. Соколов одним из первых понял перспективность комплексного исследования нейронной организации конкретных форм поведения на примере изучения простых систем. Дальнейшие исследования показали, что возможность работы на одних и тех же визуально идентифицируемых нейронах позволяет лучше и глубже по-

---

**Аракелов Геннадий Гургенович** — докт. психол. наук, профессор кафедры психофизиологии ф-та психологии МГУ. *E-mail:* arakelov@mail.ru

нять принципы синаптической и нейронной организации поведения в гомологичных системах животных высокого эволюционного уровня. Вот здесь и кроется причина вполне осознанного обращения Е.Н. Соколова к простым системам. Но начнем по порядку.

Ранние работы Е.Н. Соколова (1958) по исследованию ориентировочного рефлекса привели к необходимости изучения его нейронных механизмов. Итогом этой серии исследований явилась разработка концепции «нервной модели стимула». Был предложен принцип возникновения «сигнала новизны», инициирующий возникновение ориентировочного рефлекса. В результате повторения индифферентного раздражения в памяти формируется его след — нервная модель. Если новый стимул не совпадает со сложившейся ранее «нервной моделью», то возникает сигнал рассогласования, который и запускает ориентировочный рефлекс (Соколов, 1958, 2003).

Ориентировочный рефлекс был описан как сложная многокомпонентная реакция активации, обеспечивающая непровольное внимание. Коллегами и учениками Е.Н. Соколова были исследованы реакции депрессии альфа-ритма, усвоения биопотенциалами мозга ритма световых мельканий, динамика сосудистых реакций, электромиограммы и порогов чувствительности при угасании и растормаживании ОР, а также в процессе выработки условного рефлекса.

Попытка понять нейронные механизмы формирования «нервной модели стимула» определила следующий шаг в исследовании Е.Н. Соколовым ориентировочного рефлекса. Возник вопрос: какие именно нейроны участвуют в таком «следообразовании», каков нейронный механизм угасания и растормаживания? Регистрация нейронной активности различных структур мозга кролика выявила два типа нейронов — с устойчивыми и изменяющимися реакциями. Нейроны с устойчивыми реакциями, не меняющимися от повторения стимулов, были обнаружены в верхнем двухолмии, латеральном коленчатом теле и зрительной коре кролика. В зрительной коре были найдены нейроны, избирательно реагирующие на определенное значение интенсивности света. Частота спайковых разрядов этих нейронов в зависимости от интенсивности света менялась по колоколообразной кривой с максимумом, соответствующим определенной интенсивности. Нейроны с изменяющимися реакциями, которые обнаружили динамику, сходную с ориентировочным рефлексом, были открыты в гиппокампе и получили название нейронов новизны. Максимуму реакции детекторов интенсивности на определенный стимул соответствовал максимум ответа нейронов гиппокампа. Однако нейроны гиппокампа отличались пластичностью, формируя минимальный ответ на интенсивность стимула, который повторялся в опыте. На основе сопоставления устойчивых реакций нейронов зрительной коры с пластичными перестройками у нейронов гиппокампа был сделан вывод:

детекторы коры представлены на нейронах гиппокампа пластичными синапсами, уменьшающими вес при повторной активации соответствующего детектора. В результате формирование «нервной модели стимула» предстало как образование матрицы пластических синапсов, образованных детекторами на гиппокампальном нейроне. Работы этого периода нашли отражение в сборниках научных трудов «Нейронные механизмы ориентировочного рефлекса» (1970), «Ориентировочный рефлекс и проблемы рецепции в норме и патологии» (1974). Однако исследования на мозге позвоночных животных не позволяли глубже проникнуть в нейронную организацию сложных поведенческих актов, понять синаптические механизмы пластичности. Вот тут и понадобились Е.Н. Соколову простые системы.

Особенность простых систем в том, что их нервные системы имеют малое число нервных клеток (около 10 тысяч). Так, в нервной системе виноградной улитки, в отдельных ее частях (ганглиях) количество нервных клеток ограничено тысячей. Кроме этого отдельные нервные клетки легко идентифицируются и могут изучаться от опыта к опыту. К тому же опыты показали, что виноградные улитки способны к простым формам научения. Наши с Е.Н. Соколовым эксперименты позволили изучать нейронные и синаптические механизмы таких простейших форм научения, как сенситизация и привыкание. Кроме этого оказалось, что нейроны моллюсков обладают специальным механизмом спайкогенерации — пейсмерным механизмом.

Пейсмерная активность была обнаружена в простых нервных системах еще в 1960—1970-х гг. Одновременно пейсмерную активность начали изучать и на кафедре психофизиологии факультета психологии МГУ. Нами были описаны различные типы пейсмерной активности, изучены свойства пейсмерных нейронов, их роль в пластических перестройках при развитии привыкания у моллюсков, показана роль пейсмерного механизма в усилении отдельных синаптических воздействий.

В настоящее время пейсмерную активность следует считать результатом внутриклеточной активности Са-зависимой циклазной активности и проявлением деятельности процессов фосфорилирования, изменяющих свойства постсинаптических мембран. Возникающие изменения могли фиксироваться за счет активации генома нейронов, приводящей

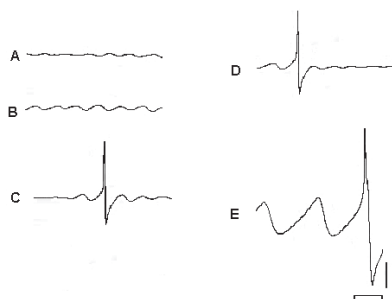


Рис. 1. Примеры активности пейсмерного механизма нейрона. А, В — пейсмерные подпороговые потенциалы; С, D, E — генерация потенциалов действия с помощью пейсмерных потенциалов. Калибровка: 1 с, 10 мВ, для E — 2 мВ

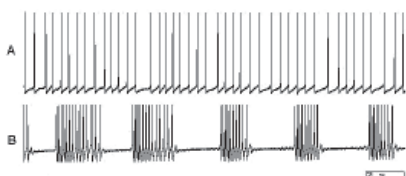


Рис. 2. Примеры фоновой пейсмекерной спайковой активности нейронов. А — нерегулярная спайковая активность; В — пачечная пейсмекерная активность. Калибровка — 2 с

генерации потенциала действия (рис. 1, С, D, E). Некоторые пейсмекерные нейроны обладают фоновой спайковой активностью, вызванной деятельностью пейсмекерного механизма (рис. 2). Эта активность может быть нерегулярной, сочетаясь с синаптическими воздействиями (рис. 2, А), или регулярной, при которой все потенциалы действия вызываются пейсмекерным механизмом, и, наконец, групповой, или пачечной (рис. 2, В), которая отражает периодическое включение-выключение пейсмекерного механизма. В некоторых нейронах пейсмекерный механизм может находиться в латентном состоянии. Он может быть активирован путем внутриклеточной деполяризации (рис. 3, А—Д)

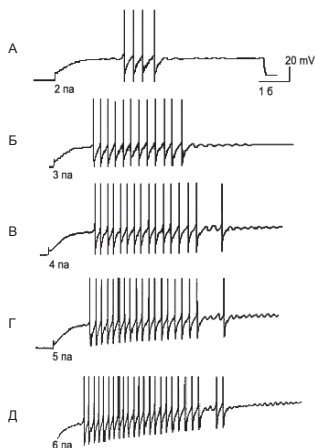


Рис. 3. Активация спайковой пейсмекерной активности при внутриклеточной стимуляции нервной клетки. А, Б, В, Г, Д — возрастание спайкового ответа при увеличении силы внутриклеточного раздражающего тока. Сила тока указана на рисунке. Калибровка: 1 с, 20 мВ

к долговременным изменениям свойств мембран нервных клеток. Возникающая пейсмекерная активность могла приводить к многократному усилению синаптического влияния.

Благодаря активности этого механизма у части нейронов в фоновой активности регистрируются ритмические колебания потенциала покоя (рис. 1, А, В), которые при достижении порога приводят к генерации потенциала действия (рис. 1, С, D, E). Тип фоновой спайковой активности, состояние пейсмекерного механизма является жестко детерминированным свойством каждого идентифицируемого нейрона.

Пейсмекерный механизм спайкогенерации позволяет таким нейронам повышать свою чувствительность к внешним воздействиям (синаптическим и гормональным) и усиливать реакцию на действие подпороговых синаптических влияний. Отчетливая устойчивость ритмичной пейсмекерной активности предполагает возможность участия этого механизма в базовых механизмах биологических часов.

Е.Н. Соколов первым перенес данные чисто физиологических исследований пейсмекерного механизма

в практику психофизиологического изучения и интерпретации механизмов научения.

Наличие этого механизма, выявление его свойств в процессе привыкания нейрона существенно изменили наши представления о механизмах привыкания. В 1970-х гг. доминировало представление о том, что механизм пластичности в нервной сети локализован в пресинаптической области синапса. Исследования, проведенные нами с Е.Н. Соколовым на нейронах виноградной улитки, показали, что пейсмекерный механизм обладает пластичностью. И процесс угасания нейронной активности при использовании различных стимулов (ритмичных внутриклеточных, ортодромных и тактильных раздражителей) во многом обусловлен снижением возбудимости пейсмекерного механизма во время привыкания к действию раздражителя.

В результате мы пришли к выводу, что в процессе формирования энграмм памяти наряду с известными пресинаптическими механизмами участвуют и постсинаптические структуры. Позднее в работах Э. Кэндела (1980) было показано, что клеточные механизмы сенситизации, привыкания и выработки нейронного аналога условного рефлекса одинаковы и универсальны и вполне могут лежать в основе более сложных форм поведения. В этой серии работ участвовали не только сотрудники кафедры психофизиологии МГУ, но и ученики Е.Н. Соколова на кафедре ВНД биологического факультета МГУ и Института ВНД и нейрофизиологии РАН.

Еще один важный вывод возникает при экстраполяции на нервную систему высших животных результатов работ на простых нервных сетях. Такой перенос возможен при учете принципа гомологии. Если при экстраклеточном исследовании мозга высших животных обнаруженная спонтанная спайковая активность объяснялась существованием сложных нервных циклических цепей, то после открытия эндогенной пейсмекерной активности в простых системах уже по-новому удалось взглянуть на природу спайковой активности и механизмы пластичности мозга высших животных.

Е.Н. Соколов впервые использовал данные об эндогенной нейронной активности для описания механизмов внутренней активности человека и животных. Это тем более важно, что в работах Ю.П. Лиманского (1983) при внутриклеточной регистрации нейронной активности высших животных было показано, что эндогенная нейронная активность присуща нейронам ретикулярной формации. Это свойство позволяет ретикулярным нейронам успешно осуществлять активирующее влияние

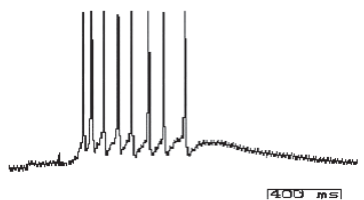


Рис. 4. Пример одиночной синаптической активации пейсмекерной активности. Калибровка: 400 мс, 20 мВ

на кору только за счет метаболических изменений в мозге без каких-либо внешних воздействий. Можно думать, что и в таламических нейронах ритмическая активность вызвана не существованием сложных циклических нейронных цепей со сложными механизмами синаптической активации возбуждающих и тормозных нейронов, а наличием в них пейсмекерных механизмов.

Велика роль Е.Н. Соколова в разработке нейронных механизмов сложных форм поведения с использованием концепции командных нейронов. Командные нейроны впервые были обнаружены при исследовании нервной системы речного рака. Единичная стимуляция таких нейронов приводила к возникновению целостного оборонительного поведения. Поэтому возникло предположение, что командный нейрон — это интернейрон, связанный с разными пулами мотонейронов, последовательная активация которых командным нейроном приводит к организованному поведению. Свойства командных нейронов изучались Е.Н. Соколовым и его учениками.

Все вышеописанное позволило Е.Н. Соколову создать концептуальную рефлекторную дугу с детальной схемой нейронной организации сложного поведения, восприятия, памяти и других когнитивных функций. Концептуальная рефлекторная дуга нашла признание как у российских, так и у зарубежных исследователей. В настоящее время принципы концептуальной рефлекторной дуги активно разрабатываются на кафедре психофизиологии МГУ учениками и последователями Е.Н. Соколова.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Кэндел Э.* Клеточные основы поведения. М., 1980.
- Лиманский Ю.П.* Интегративные механизмы ствола головного мозга // Частная физиология нервной системы / Под ред. П.Г. Костюка. Л., 1983. С. 61—103.
- Нейронные механизмы ориентировочного рефлекса / Под ред. Е.Н. Соколова. М., 1970.
- Ориентировочный рефлекс и проблемы рецепции в норме и патологии / Под ред. Е.Н. Соколова. М., 1974.
- Пейсмекерный потенциал нейрона / Под ред. Е.Н. Соколова, Н. Тавкхелидзе. Тбилиси, 1975.
- Соколов Е.Н.* Восприятие и условный рефлекс. М., 1958.
- Соколов Е.Н.* Механизмы памяти. М., 1969.
- Соколов Е.Н.* Восприятие и условный рефлекс: новый взгляд. М., 2003.