

Дж. Эделмен, В. Маунткас

РАЗУМНЫЙ МОЗГ



Издательство «Мир» Москва

THE MINDFUL BRAIN

Cortical Organization and the Group-Selective Theory of Higher Brain Function

GERALD M. EDELMAN

VERNON B. MOUNTCASTLE

Introduction
by
Francis O. Schmitt

The MIT Press

Cambridge, Massachusetts, and London, England

*Дж. Эделмен
В. Маунткасл*

РАЗУМНЫЙ МОЗГ

**КОРТИКАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ
И СЕЛЕКЦИЯ ГРУПП В ТЕОРИИ ВЫСШИХ ФУНКЦИЙ
ГОЛОВНОГО МОЗГА**

*Перевод с английского
канд. биол. наук
Н. Ю. Алексеенко*

*под редакцией
д-ра биол. наук
Е. Н. Соколова*

*Издательство
«Мир»
Москва
1981*

Эделмен Дж., Маунткэсл В.

Э 19 Разумный мозг: Пер. с англ./Перевод Алексееп-ко Н. Ю.; Под ред. и с предисл. Е. Н. Соколова. — М.: Мир, 1981. — 135 с. с ил.

Книга посвящена одной из основных проблем современной нейрофизиологии — нейронной организации активности головного мозга. Широко известные американские исследователи подробно излагают свои представления о группах взаимосвязанных нейронов (модулях) как главных структурно-функциональных единицах, колонках, лежащих в основе осуществления высших функций мозга — в основе сознания. В подтверждение своих гипотез авторы приводят наряду с ранее известными фактами много новых, полученных авторитетными учеными при помощи современных методических приемов.

Предназначена для нейрофизиологов, биофизиков, специалистов по бионике и кибернетике, гистологов, психологов, врачей-невропатологов и психиатров.

Э $\frac{50300-123}{041(01)-81}$ 123—81, ч. 1

2007020000

ББК 28.903

Редакция литературы по биологии

ПРЕДИСЛОВИЕ РЕДАКТОРА ПЕРЕВОДА

Важнейшей проблемой современной нейрофизиологии является изучение кодирования информации в нейронных структурах мозга человека и животных. В книге «Разумный мозг» объединены две тесно связанные между собой работы, посвященные решению этой проблемы.

В. Маунткасл в своем исследовании «Организирующий принцип функции мозга — элементарный модуль и распределенная система» рассматривает принцип колончатой организации коры больших полушарий головного мозга. Сравнивая соматосенсорную, зрительную и слуховую кору, он убедительно демонстрирует общий принцип их организации. Этот принцип состоит в том, что отдельные параметры внешнего сигнала представлены в коре отдельными вертикально расположенными мини-колонками. Нейроны в составе колонки, селективно настроенные на определенный параметр сигнала, образуют элементарный модуль обработки информации. Совокупность мини-колонок, в каждой из которых представлен определенный параметр сигнала, образует макро-колонку, которая соответствует отдельному участку внешнего пространства. Таким образом, огромное разнообразие свойств внешней среды получает отражение в коре больших полушарий так, что для каждого участка внешнего пространства осуществляется параллельный анализ свойств представленного там сигнала. Колонки обособлены друг от друга функционально благодаря латеральному торможению. Принцип колончатой организации характеризует и моторную кору, где колонки нейронов управляют отдельными мышцами. Особыми свойствами обладают нейроны в колонках теменной коры. Наиболее важная особенность этих колонок заключается в том, что в каждой из них объединяются нейроны, связанные с локализацией тела в пространстве. Можно сказать, что для этих нейронов характерна константность при восприятии пространственных отношений.

В. Маунткасл специально останавливается на понятии локальных нейронных цепей (ЛНЦ). Дело в том, что дендриты нейронов коры больших полушарий могут выступать в качестве не только постсинаптических, но и пресинаптических структур. Такие связи между дендритами реализуются при помощи дендро-дендритных синапсов. Другими словами, отдельные участки дендритов разных нейронов образуют локальные цепи обработки информации. При этом единицей такой цепи является не нейрон в целом, а только небольшой участок его дендрита. Таким образом, информационная

система мозга — это действительно распределенная система. Следует подчеркнуть, что колончатая организация коры реализует детекторный принцип выделения сигналов. Действительно, разным параметрам сигнала при фиксированном положении его в пространстве соответствуют разные колонки. При изменении параметров сигнала будут возбуждаться разные мини-колонки, отображая изменение сигнала. При изменении положения сигнала в пространстве будут возбуждаться одноименные мини-колонки в разных макро-колонках. Таким образом, на поверхности коры получает отражение как пространственное, так и качественное своеобразие внешнего сигнала. С этой точки зрения кора является реальным анализатором сигналов внешней среды, как об этом писал И. П. Павлов.

Работа Дж. Эделмена «Селекция групп и фазная повторная сигнализация; теория высших функций головного мозга», являясь самостоятельным исследованием, тесно связана с предложенной Маунткаслом концепцией распределенной информационной системы мозга. Основная идея Эделмена заключается в том, что образование адекватных связей между нейронами рассматривается как проблема отбора — проводится аналогия с естественным отбором в эволюции живых организмов. Концепция клональной селекции, как известно, широко принята в иммунологии. В определенном смысле естественный отбор, иммунитет и запечатление являются аналогами. Но если для естественного отбора нужны годы и миллионы лет, для иммунной реакции часы и дни, то в нервной системе селекция совершается за секунды и миллисекунды. Важнейшее место в этой теории занимает принцип повторного входа сигналов в нейронные цепи. Механизмом этого явления считается ритмическая активность мозга. Гипотеза о селекции связей между нейронами позволяет автору высказать ряд положений, которые подлежат экспериментальной проверке в будущем.

Говоря о книге как едином целом, следует подчеркнуть, что в ней реализован принцип междисциплинарной интеграции данных, который характеризует новую область знания, получившую название нейробиологии. Важнейшей особенностью этой науки, является стремление построить общую формальную теорию нервной деятельности, включающую всю сумму данных, полученных нейрофизиологией, нейроанатомией, нейрофармакологией, нейропсихологией и нейроэтологией.

Оригинальные гипотезы, излагаемые самими авторами, известными американскими исследователями, сопоставляются в книге с новейшими литературными данными, что представляет особую ценность для читателей-ученых, работающих в различных областях нейробиологии.

ВВЕДЕНИЕ

Ф. Шмидт (*F. Schmitt*)

За последние два десятилетия наука о нервной системе (*Neuroscience, Neurobiology*) — изучение центральной нервной системы с привлечением многих дисциплин — сильно разрослась как по числу занятых этим исследователей, так и по вопросам, изучаемым на всех уровнях сложности — начиная от молекул, клеток мозга и систем мозга и кончая поведением. Новые открытия и развиваемые концепции оживляют заседания национальных и международных нейрофизиологических обществ. На основе остроумных экспериментальных разработок в области анатомии, физиологии и других аспектов нейробиологии создаются сложнейшие представления о функции отдельных частей головного мозга. Эти представления ценны и значительны не только сами по себе, но и как основа для важных в научном отношении попыток понять самый сложный из всех известных механизмов — человеческий мозг и достичь наивысшей конечной цели — понимания человеческой личности и души.

Предложено множество теорий высших функций мозга (обучения, памяти, восприятия, самоощущения, сознания); но обычно им недостает неоспоримости, твердо установленных анатомических и физиологических фактов, и они лишены убедительных биофизических и биохимических обоснований.

Эти теории базируются преимущественно на процессах, выявляемых по волнам потенциалов действия, бегущим по жестко запаянным цепям нейронов типа Гольджи I. Такие цепи состоят из нервных клеток, достаточно крупных для введения в них микроэлектрода и обладающих длинными аксонами, которые образуют соединитель-

ные тракты между центрами обработки информации в областях головного мозга, обозначаемых как сенсорные, моторные, ассоциативные, лобные, височные, теменные и затылочные.

Но теории, основанные на отдельных, частных системах, сталкиваются с дилеммой систем-компонентов, которая противостоит всем попыткам биологического обобщения. Таким теориям не удастся сформулировать и успешно разъяснить существо проблемы, которое состоит в распределительном аспекте, вытекающем из сложного взаимодействия таких функциональных единиц, как нейроны или нейронные цепи в головном мозгу. Еще не создана подробная, последовательная теория, которая определяла бы и функционально характеризовала операциональные ассортименты на уровне молекул, отдельных нейронов или групп (цепей) нейронов и которая четко описывала бы постулируемый механизм обработки информации.

Для дальнейшего укрепления фундамента нейробиологии, на котором можно было бы строить теорию высших функций головного мозга, в июне 1977 г. в рамках специальной исследовательской программы — *Neurosciences Research Program (NRP)* — была организована двухнедельная Программа интенсивных исследований (*Intensive Study Program — ISP*), четвертая по счету с 1966 г. Особое внимание было уделено «локальным цепям», состоящим преимущественно, но не исключительно из мелких нейронов Гольджи II. Этих мелких клеток в головном мозгу очень много; у них короткие, иногда кустистые аксоны, которые не входят в крупные тракты белого вещества за пределами данной области. На этой ISP-конференции локальные нейронные цепи рассматривались в таком аспекте, в каком их определил Ракич (*Rakic, 1975*). Они характеризуются широким дендро-дендритным синаптическим взаимодействием и градуальными электротоническими процессами, подобными тем, какие имеют место в сетчатке глаза — участке центральной нервной системы, вынесенном на периферию, который служит прекрасным примером нейронных цепей.

Как отметили Т. Баллок и Ф. Блум в своих докладах на Конференции в 1977 г., задача этой Программы была более общей, чем можно бы думать, исходя из узкого

значения термина «локальные цепи». Она была посвящена интегративным процессам, идущим как внутри клеток (например, внутримембранной молекулярной дифференциации), так и в локальных группах нейронов.

В своем основном докладе профессор В. Маунткэсл рассмотрел колончатую организацию коры больших полушарий. Он постулировал, что способ, каким локальные корковые колонки (элементы, занимающиеся обработкой и распределением) оперируют с сигналами на входе для создания своих выходных сигналов, качественно один и тот же во всех областях новой коры и лежит в основе выполнения головным мозгом функций высшего порядка. Существо его доклада заключалось в том, что, хотя генетически более древние части мозга могут играть значительную роль, основой для любых плодотворных теорий высших мозговых функций должны быть единственные в своем роде структура и свойства коры больших полушарий.

На Конференции возникла мысль, что полезно было бы ввести в программу теоретический подход к проблеме высших функций головного мозга. Профессор Дж. Эделмен неоднократно выступал перед коллегами по Исследовательской программе с изложением идей, существенных для нейробиологической теории, возникшей на основе современных достижений в области иммунологических и иммунохимических исследований, — эта тема была слегка затронута на Конференции в 1966 г. Но соображения о применимости селекционистских теорий (в противоположность инструкционистским) в нейробиологии были сформулированы лишь в самом общем виде; в то время они не были развиты в подробную, законченную теорию, которую можно было бы подтвердить или опровергнуть известными фактами или решающим экспериментом.

Позднее, когда Эделмен активнее занялся основными для нейробиологии проблемами, у него стала складываться со все большей точностью теория высших мозговых функций. Она начала кристаллизоваться в четкой форме как раз в то время, когда заканчивалось планирование Конференции 1977 г. Эделмен согласился организовать и возглавить однодневную секцию по динамике мембранных процессов и клеточному взаимодействию, а также про-

честь вступительный доклад о модуляции клеточной поверхности и трансмембранной регуляции.

На совещании председателей секций Конференции 7 января 1977 г. обсуждался вопрос о том, как составить повестку последнего заседания Конференции, чтобы должным образом осветить опыт, приобретенный относительно свойств и роли в функции мозга локальных нейронных цепей и локальных интегративных процессов. По наиболее заманчивому и довольно смелому плану, который и был в конце концов принят, это последнее заседание посвящалось полному изложению Эделменом его теории. Прочтя предварительный вариант рукописи Эделмена и подробно обсудив ее с ним, Маунткасл согласился председательствовать на заседании и представить аудитории доклад Эделмена с некоторыми существенными замечаниями, взятыми из собственного основного доклада.

Пожалуй, здесь уместно показать тесную связь между той и другой точкой зрения, сближение теории с фактами, установленными в эксперименте, изложив очень кратко сущность того, что сделано Маунткаслом и Эделменом. В этой книге доклад Эделмена в основном дан в том его виде, в каком он был представлен 1 июля 1977 г., причем экземпляры его были накануне розданы всем участникам. Статья Маунткасла основана на его докладе, но пополнена представлениями, которые носят общий характер и которые можно вывести из наиболее существенных фактов.

Маунткасл полагает, что высшие функции зависят от совокупной деятельности очень больших популяций нейронов в переднем мозгу, организованных в сложные взаимодействующие системы. Сосредоточиваясь на тех свойствах коры больших полушарий, которые имеют основное значение для представлений о высших функциях мозга, Маунткасл указывает на фантастически большую популяцию нейронов в новой коре переднего мозга, которые организованы в многократно повторяющиеся локальные нейронные цепи, образующие *колонки*, которые в свою очередь состоят из тесно связанных подгрупп, или *мини-колонок*. Колонки, куда могут входить сотни и тысячи нейронов, состоят как из нейронов Гольджи I, образующих обычные синаптические цепи, так и из локальных цепей — нейронов Гольджи II, описанных Ракичем (Rakic,

1975), возможное значение которых послужило темой одной из работ (Schmitt, Dev, Smith, 1976) и большинства выступлений на Конференции 1977 г.

В разных отделах коры форма колонок различна в зависимости от числа и характера упаковки составляющих их мини-колонок. Именно колонки описываются как основные локальные элементы. Про новую кору сказано, что вся она гораздо однороднее, чем думали раньше; стремительное увеличение ее в процессе филогенеза произошло путем умножения колонок, одинаковых в своей основе, а не путем развития новых типов нейронов или разных способов внутренней организации. Связи внутри колонок и между ними организованы очень точно, но они составляют *распределенные* системы, которые служат *распределительным* функциям. Внутренняя структура коры везде одинакова и состоит из повторяющихся элементов.

Новая кора, с афферентными входами внутрикорковых колонок, имеет выходы почти ко всем главным образованиям ЦНС, причем значительную их часть составляют массивные возвратные системы с многими входными и выходными точками.

Неискушенного читателя могут удивить два момента в статье Маунткасла: во-первых, подсчеты Пауэлла и сотр. (Rockel, Hiorns, Powell, 1974) говорят о видимой точности, с какой могут быть определены размеры и число нейронов, содержащихся в тонком кортикальном цилиндре (около 110 нейронов у всех исследованных млекопитающих, за исключением 260 в стриарной коре приматов); во-вторых, 600 млн. мини-колонок коры человека состоят приблизительно из 50 млрд. нервных клеток. Всего лишь около десяти лет прошло с тех пор, как почти во всех учебниках было написано, что общее число нейронов во всем головном мозгу составляет 10 млрд.

Об этом огромном числе Маунткасл говорит в своей статье не мимоходом; оно играет важную роль и в рассуждениях Эделмена, который указывает на тот факт, что число нейронных групп — величина того же порядка, что и число возможных вариантов макромолекул гамма-глобулина, участвующих в явлениях иммунитета. Это согласуется с его представлением, по которому субстраты высшей

функции мозга, как и иммунологические процессы, взаимодействуют по принципу отбора (селекции).

Помимо поразительного множества нейронов, участвующих в деятельности мозга, и повторного характера их организации в виде локальных групп (колонок и составляющих их мини-колонок) Маунткасл особенно подчеркивает еще один факт, который играет важную роль также и в концепции Эделмена, а именно что каждая из основных элементарных подгрупп, составляющих новую кору, соединяется системой связей с такими же подгруппами колонок в других участках головного мозга, образуя распределенные системы и системы повторного входа (reentrant). Это хорошо согласуется с гипотезой Эделмена, по которой фазная цикличность внутренней активации, генерируемой при такой организации, может облегчить постоянное обновление воспринимаемого образа собственного «я».

Самой удивительной чертой теории Эделмена является ее жесткий и последовательный селекционизм; поступающие сенсорные сигналы не играют роли в образовании основных анатомических связей, составляющих первичный ассортимент (набор). Селекционные операциональные элементы представляют собой группы (каждая из них состоит из сотен или тысяч нейронов), которые составляют локальные единицы («первичный ассортимент») и в больших количествах входят в состав коры. Колонки и мини-колонки Маунткасла прекрасно подходят под это определение. Локальные группы нейронов образуют первичный ассортимент, аналогичный, но не гомологичный пуклеотидным кодам генетического кода. Внутренние и внешние нейронные сети в единичных группах и между ними определены генетически и онтогенетически. Набор (ассортимент) нейронных групп — колонок, или модулей — делает возможным вырожденное соответствие групп ассортимента сенсорным сигналам; это значит, что ассортимент способен распознавать данные входные сигналы несколькими способами. Понятие вырожденности отлично от понятия избыточности, которое характеризует *идентичные* структуры.

«Опознавание» единичных групп осуществляется электрическим, ультраструктурным путем и/или по связям и

отличается точностью. Множественная сигнализация группам первичного ассортимента ведет к ассоциативному распознаванию и образованию *вторичного ассортимента* нейронных групп с большей вероятностью ответа, чем группы клеток первичного ассортимента.

В результате опыта и образования вторичных ассортиментов формируются структуры, которые различают собственные входные сигналы и внешние.

Согласно развиваемой гипотезе, сознание может возникать на основе повторновходной сигнализации, при которой возникают ассоциации между текущей сенсорной входной активностью и заложенными в память комбинациями (pattern) нейронных групп. В деталях определены те этапы, по которым повторновходные сигналы обрабатываются относительно реакций в первичных и вторичных ассортиментах.

Важно подчеркнуть, что концепция повторного входа является критической. Ввиду вырожденной природы постулируемого селекционного процесса отсутствие повторного входа привело бы к отсутствию непрерывности в системе и к невозможности образования координированных абстрактных отображений внешних сигналов. Иными словами, повторный вход гарантирует непрерывность в распределенной селективной системе. Сознание может быть своего рода ассоциативным обновлением памяти повторным входом, которое непрерывно подтверждает или изменяет теорию личности параллельными сенсорными или моторными входами и выходами.

До какой степени работы Маунткасла и Эделмена дополняют друг друга, было ясно и тогда, когда они были доложены, но это стало особенно очевидно из полного текста их рукописи. Эти статьи, разумеется, войдут в большой том «The Neurosciences. Fourth Study Program» («Нейробиология, Четвертая исследовательская программа»), в котором будут собраны труды Конференции 1977 г. Но для того, чтобы подчеркнуть то общее, что есть в этих работах, и то, как содержащиеся в них сведения дополняют друг друга, а также сделать эти труды более доступными широкому и разнообразному кругу читателей, мы сочли пужным опубликовать их в единой книге, которая и предлагается вниманию читателя.

ЛИТЕРАТУРА

- Rakic P.*, 1975. Local Circuit Neurons (Neurosci. Res. Program Bull. 13, No. 2), Cambridge Mass., The MIT Press.
- Rockel A. J., Hiorns R. W., Powell T. P. S.*, 1974. Numbers of neurons through full depth of neocortex, Proc. Anat. Soc. Gr. Br. Ire., 118, 371.
- Schmitt F. O., Dev P., Smith B. H.*, 1976. Electronic processing of information by brain cells, Science, 193, 114—120.
- Schmitt F. O., Worden F. G.*, eds., 1978. The Neurosciences: Fourth Study Program, Cambridge, Mass., The MIT Press.

ОРГАНИЗУЮЩИЙ ПРИНЦИП ФУНКЦИИ МОЗГА — ЭЛЕМЕНТАРНЫЙ МОДУЛЬ И РАСПРЕДЕЛЕННАЯ СИСТЕМА

В. Маунткэсл (V. Mauntcastle)

Введение

Вряд ли можно сомневаться в господствующем влиянии дарвиновской революции середины девятнадцатого века на представления о структуре и функции нервной системы. Идеи Спенсера, Джексона и Шеррингтона, а также всех тех, кто пришел вслед за ними, коренились в эволюционной теории, согласно которой мозг развивается в филогенезе путем последовательного прибавления передних отделов. По этой теории, каждое новое добавление или увеличение сопровождалось выработкой все более сложного поведения и в то же время создавало необходимость в регуляции деятельности более каудальных и примитивных отделов и, по-видимому, более примитивного поведения, которым они управляют. Как полагают, распад этой иерархии выявляется при заболеваниях или повреждениях головного мозга у человека и при повреждениях или перегрузке нервной оси у экспериментальных животных. Трудно преувеличить значение этих идей; почти столетие они владели теорией и практикой исследований мозга, и основанные на них опыты принесли нам значительную часть современных сведений о нервной системе. Они сохраняли свое значение и влияние вплоть до пятидесятых годов и все еще служат основой для дальнейшего развития многих областей нейробиологии.

Достижения последних десятилетий требуют новых формулировок, которые включали бы иерархический принцип организации мозга и в то же время выходили бы за его пределы. Среди них выделяется представление о том, что головной мозг является комплексом широко взаимосвязанных систем и что динамическое взаимодействие нервной активности в пределах систем и между ними составляет самую сущность функции мозга. Сложные сово-

купности, какие представляет собой высокоразвитый мозг и его межсистемные и внутрисистемные макро- и микросвязи, образовались в филогенезе, как полагают, на основе эволюционных принципов. Они детерминированы генетически, но на уровне ультраструктуры и молекулярных процессов могут быть до известной степени модифицированы постнатальным опытом. Эти совокупности так широко, дивергентно и конвергентно (но специфически) взаимосвязаны и активность в образуемых ими системах так повсеместна и непрерывна, что (и в особенности это относится к большим полушариям головного мозга) иерархический принцип, выражаемый такими антонимами, как высший — низший или новый — старый, отчасти теряет свою эвристическую ценность.

Ниже я излагаю ряд идей, которые в сумме составляют организующий принцип, или парадигму, функции мозга. Он построен на сведениях, полученных в опытах, основанных на эволюционной теории и ее иерархическом принципе; он также включает в себя понятие о мозге как о динамической машине, обрабатывающей информацию. Обычно принято считать, что более тонкие и сложные аспекты поведения порождаются и контролируются «высшими» уровнями нервной оси — в особенности это относится к восприятию, памяти, мышлению, счету, формулированию планов текущего и будущего действия и к самому сознанию. Я считаю, что они, т. е. внутренние переживаемые и иногда доступные внешнему наблюдению поведенческие процессы, создаются совокупной активностью больших популяций нейронов переднего мозга, организованных в сложные взаимодействующие системы. При этом не предполагается существование каких-либо внешних влияний, несовместимых с известными в настоящее время законами термодинамики.

Таким образом, этот принцип полностью созвучен принципу психонервного тождества и полностью противоположен принципу декартовского дуализма как в его первоначальной, так и в более поздних формулировках.

Общая идея состоит в следующем. Крупные структуры в головном мозгу, известные как ядра (или области) новой коры, лимбическая доля, дорсальный таламус и т. п., сами состоят из повторяющихся *локальных нервных це-*

ней, модулей, которые варьируют от одной крупной структуры к другой по числу клеток, внутренним связям и способу обработки, но которые в пределах данной структуры в основном сходны (Szentagothai, Arbib, 1974; Szentagothai, 1975). Каждый модуль представляет собой локальную первичную цепь, которая обрабатывает информацию, передает ее со своего входа на выход и при этом подвергает ее трансформации, определяемой общими свойствами структуры и ее внешними связями. Модули объединяются в структуры — например, в ядра или в области коры — общей или доминирующей связью, потребностью в наложении функции на определенное топографическое представительство или каким-нибудь иным фактором. Группа модулей, составляющая структуру, сама может быть разбита на подгруппы разными связями с обособленными таким же образом подгруппами в других крупных структурах. Тесно и многократно взаимосвязанные подгруппы модулей в разных и часто далеко отстоящих друг от друга структурах образуют, таким образом, точно связанные, но распределенные системы. Сохранение соседних отношений между взаимосвязанными подгруппами топографически организованных структур создает «гнездные» распределенные системы. *Такая распределенная система предназначена для обслуживания распределенной функции.* Один модуль структуры может быть членом нескольких (но не многих) таких систем. Только в пограничном случае все модули совокупности могут иметь одинаковые связи.

Я намерен рассмотреть эти идеи, в особенности по отношению к новой коре, а также общее представление, что функция обработки, осуществляемая модулями новой коры, качественно сходна во всех ее областях. Короче говоря, нет ничего специфически моторного в моторной коре или сенсорного в сенсорной. Поэтому выяснение способа функционирования локальной модульной цепи в любой части новой коры будет иметь большое общее значение. Эта мысль не имеет отношения к концепции эквипотенциальности Лешли (Lashley, 1949).

Я начну с краткой сводки того, что известно о филогенетическом и онтогенетическом развитии неокортекса и его цитоархитектонике, — с фактов, которые, я полагаю, согласуются с моей общей гипотезой.

Филогенез неокортекса

Лавинообразное увеличение неокортекса является важной чертой эволюции млекопитающих; степень этого увеличения отличает приматов от остальных млекопитающих, а человека — от остальных приматов. Важная задача сравнительной неврологии состоит в построении схемы эволюционного развития головного мозга человека путем измерения внутричерепных сленков ископаемых, а также головного мозга современных приматов и их предполагаемых насекомоядных предков (Jerison, 1973). Измерения головного мозга у современных приматов представляют ценность для такой реконструкции главным образом потому, что дают основание для ретроспективных выводов, ибо отличительная черта эволюции приматов — ее параллельный и дивергентный характер (Washburn, Harding, 1970; Hodos, 1970). Так, ныне живущие приматы, легкодоступные неврологическому исследованию, в основном обезьяны Старого и Нового Света — дивергировали от линии, ведущей к человеку (и друг от друга), более 30 млн. лет назад. Однако подробные измерения всего мозга и относительных размеров разных его частей у насекомоядных *Prosimiae* и *Simiae* позволяют расположить виды в последовательный ряд по показателю развития мозга, а степень развития мозга дает наилучшую из всех имеющихся корреляцию с эволюционным уровнем функции. Кроме того, тщательные измерения, сделанные Стивенем и его сотрудниками (Stephan, 1967, 1969, 1972; Stephan, Andy, 1964, 1969; Stephan, Bauchot, Andy, 1970) у более шестидесяти видов, показали, что из всех отделов головного мозга лучше всего коррелирует с эволюцией функции абсолютное и относительное развитие новой коры.

Предполагается, что современные примитивные насекомоядные очень мало изменились по сравнению со своими предками, от которых произошла также линия человека. Стивен использовал этот факт для создания показателя эволюционного развития мозга в виде отношения наблюдаемого объема мозга к тому его объему, какой предполагается у насекомоядного с таким же весом тела. Показатель развития новой коры составляет для человека 156, для шимпанзе 60, для церкопитека 40. Иногда при

использовании такого аллометрического метода встречаются некоторые необычные отношения; так, высокий эволюционный ранг миопитека объясняется, надо полагать, вторичным уменьшением размеров тела, а низкое положение гориллы, может быть, связано с гигантизмом. Эти отклонения исчезают, если относить объем новой коры к площади затылочного отверстия (Radinsky, 1967) или к объему продолговатого мозга (Sacher, 1970). Степень развития новой коры у человека особенно подчеркивается показателями развития для разных отделов мозга: новая кора — 156, полосатое тело — 17, гиппокамп — 4, мозжечок — 5, дорсальный таламус — 5, базальные обонятельные структуры и обонятельная луковица — 1 или меньше.

Не все части новой коры развиваются у приматов равномерно. Так, стриарная область сильно развилась у *Prosimiae* и гораздо меньше — у *Simiae* и особенно у человека, у которого по отношению ко всей новой коре она уменьшена. Стриарная область слабо выражена у насекомых, и поэтому Стивен (Stephan, 1969) взял резвого лемура за основу, по отношению к которой измеряется развитие этой области, так как эта полуобезьяна обладает наименьшей отчетливо выраженной стриарной областью. При использовании такой основы для сравнения показатель развития стриарной коры у человека составляет меньше одной четверти показателя для всей новой коры. Если таково относительное развитие и для других сенсорных областей коры, то можно заключить, что показатель развития для эуламинарной гомотипической коры даже выше 156 — цифры, полученной для новой коры человека в целом.

Увеличение новой коры у приматов происходило путем большого расширения ее поверхности без особых изменений вертикальной организации. Так, Пауэлл с сотрудниками показал, что число нейронов по вертикали, идущей через толщу коры, т. е. в цилиндре диаметром 30 мкм, поразительно постоянно составляет около 110 (Rockel, Hiron, Powell, 1974). Цифры при подсчете фактически оказались одинаковыми для пяти исследованных областей у пяти видов животных: моторной, соматосенсорной, лобной, теменной и височной гомотипических корковых областей у мыши, кошки, крысы, макака и человека. В стриарной

коре большинства приматов эта цифра возрастает несколько более чем вдвое, что не находит себе готового объяснения.

Хотя за одним отмеченным исключением число клеток в одном небольшом цилиндре новой коры неизменно, плотность их упаковки различна. Толщина коры, высота этого маленького цилиндра, варьирует у разных млекопитающих приблизительно в три раза, и в одном и том же мозгу толщина несколько различается в разных областях. Весьма вероятно, что эти различия объясняются вариациями в развитии дендритного дерева и синаптического нейрона (Vok, 1959). По данным электронной микроскопии, отношение двух главных классов нейронов — пирамидных и звездчатых клеток — составляет приблизительно 2 к 1 в таких разных цитоархитектонических и функциональных областях, как моторная, соматосенсорная и зрительная области у макака (Sloper, 1973; Tömböl, 1974) и у крысы и кошки (Gatter, Winfield, Powell, 1977). Описан ряд подтипов в этих двух основных классах клеток, но появление новых подтипов не коррелирует с общим направлением эволюции новой коры, и мало вероятно, что на какой-либо стадии эволюции млекопитающих появлялись совершенно новые типы клеток, присущие только одному какому-либо мозгу, в отличие от других типов, предположительно более примитивных или более простых.

Онтогенез новой коры

Онтогенез новой коры приматов прослежен работами ряда исследователей, применявших радиоактивные метки для делящихся клеток (обзор литературы см. Sidman, 1970), а в интересующем нас аспекте — в особенности работами Ракича на обезьянах (Rakic, 1971, 1972, 1974, 1975, 1978; Sidman, Rakic, 1973). Все клетки, предназначенные для новой коры макака, возникают из вентрикулярной и субвентрикулярной зон нервной трубки в течение двухмесячного периода между 45-м и 102-м днем при 165-дневном внутриутробном периоде. Клетки, предназначенные для все более поверхностных слоев, возникают в правильной временной последовательности: новая кора строится «изнутри кнаружи». Клетки, которые появляются

рано, главным образом из вентрикулярной зоны, могут передвигаться по своим коротким миграционным траекториям длиной 200—300 мкм посредством вытягивания отростка и перемещения ядра. Клеткам, возникшим позднее, приходится мигрировать на расстояния до 10 мм; к своему окончательному местоположению они движутся вдоль поверхностей радиально ориентированных глиальных клеток, которые тянутся через всю стенку нервной трубки. В результате клетки коры располагаются радиально ориентированными тяжами, или колонками, пересекающими кору, и по существующему предположению клетки каждой такой колонки представляют собой единый клон (Meller, Tetzlaff, 1975). Ракич (Rakic, 1971, 1972), а также Шмехель и Ракич (Schmechel, Rakic, 1973) подробно изучили особые глиальные клетки. У обезьяны их можно идентифицировать на 70-й день внутриутробного развития после начала миграции нейронов. Число их начинает снижаться к 120-му дню — через 2 недели после завершения миграции; затем обнаруживаются их переходные формы.

На основании результатов этих исследований, развития новой коры и изучения ряда препаратов мозга, взятых у плодов (Powell, Maunula, 1977), можно сказать, что цитоархитектонические различия, характерные для новой коры новорожденных и взрослых приматов, еще не существуют к тому времени развития плода, когда все клетки коры достигли своего окончательного положения. Четкие архитектурные черты можно обнаружить к стадии E-108 — через неделю после генерации последних клеток коры, когда волокна из латерального коленчатого тела только достигли коры (Rakic, 1977). В это время поле 17 становится почти таким же отчетливым и резко очерченным, как у взрослого. Его границы идут вдоль краев шпорной борозды, глубина которой сильно возрастает за предшествующие 10 дней. В других частях новой коры обезьяны на этой стадии (E-108) наблюдается хотя и менее выраженная, но существенная архитектурная дифференциация. Один из таких примеров можно видеть между полями 3 и 4 в стенках появляющейся центральной борозды. Представляется, таким образом, что внутренняя морфологическая дифференцировка новой коры начинается сразу же после той стадии, на которой клетки коры

достигают своего окончательного положения. Исследование плодов подтвердило данные Ракича о том, что на этой стадии развития клетки коры расположены отчетливыми колонками.

Существует ли причинная связь между цитоархитектоническими и функциональными различиями разных областей коры?

Даже краткий просмотр серийных срезов свидетельствует о различиях во внутреннем строении разных частей коры больших полушарий, особенно новой коры. Развитие учения о цитоархитектонике началось с Мейнерта и связано с именами Кэмпбелла, Бродмана, Э. Смита, Экономо и Фогтов. Их усилия и труды многих, кто следовал за ними, привели к детальному подразделению и соответственно созданию карт коры больших полушарий у многих млекопитающих, в том числе у человека, на основании различий в числе и плотности упаковки клеток разных типов и величины в гомологичных слоях разных частей коры. В некоторых случаях применялись другие критерии, например степень и временная последовательность миелинизации внутренних и наружных нервных волокон. По мнению авторов, искушенных в деле подразделения коры больших полушарий и доведших его до предела, целесообразно делить кору даже на очень мелкие части. Некоторые специалисты по цитоархитектонике и неврологии того времени заняли позицию, с которой эти морфологически идентифицированные участки надо рассматривать как квазинезависимые «органы» мозга, каждый из которых функционирует независимо от соседних отделов; в течение пол-столетия такая точка зрения серьезно не оспаривалась. Первые годы цитоархитектонических исследований сменились периодом жарких споров; реакция против дробного деления была так сильна, что некоторые ученые считали все различия между областями коры, кроме самых очевидных, субъективными впечатлениями (Lashley, Clark, 1946; Bonin, Bailey, 1947).

Теперь эти старые споры, по-видимому, улажены. Все согласилось на том, что различия между основными областями новой коры действительно существуют и что они

могут быть описаны объективно. Они представляют собой постоянное свойство новой коры любого вида животных, и между выделенными таким образом областями можно установить гомологию в большом ряду млекопитающих. Не вызывает также сомнений тот факт, что разные по цитоархитектонике области коры служат разным функциям, причем термин «функция» используется в обычном, принятом значении (например, управление движением или обработка сенсорных входных сигналов). Во всяком случае, такое заключение следует сделать на основании почти столетнего изучения эффектов электрической стимуляции новой коры и изменений поведения, которые вызываются повреждениями, ограниченными тем или иным крупным цитоархитектоническим полем. Это заключение значительно укрепили последние цитоархитектонические работы, особенно те, в которых использованы новые методы выявления связей (большой вклад внесли здесь Наута, Пауэлл, Джоунс, Кайперс, Экерт и другие). Теперь можно сделать вывод, что каждая область новой коры, обладающая собственной цитоархитектоникой и собственной «функцией», обладает также отличным от других набором внешних связей, т. е. своей собственной организацией таламических, кортико-кортикальных, межполушарных и длинных нисходящих связей. Таким образом, важный вопрос относительно новой коры состоит в следующем: *в какой мере причинно связаны между собой три переменные — цитоархитектоника, внешние связи и «функция»?* О четвертой переменной, а именно о различиях во внутренних микро-связях разных областей, мало что известно.

Открытие спонтанной электрической активности в коре больших полушарий поставило вопрос о том, различаются ли области коры, определяемые цитоархитектонически, также и по характеру электрической активности, отводимой от поверхности коры или от соответствующего участка черепа. Обнаружено было, что электроэнцефалограммы очень крупных областей — лобной, теменной и затылочной долей — действительно совершенно различны, но не было найдено характерных различий между записями, полученными на участках, лежащих внутри этих более крупных областей, — участках, которые четко и иногда поразительно различаются по своей структурной органи-

зации. Во всяком случае, до сих пор исследование спонтанной медленной активности новой коры мало что раскрыло в ее внутренней функциональной организации.

В ряде работ Розе и Вулси впервые успешно осуществили сочетание описательной цитоархитектоники с экспериментальным анализом. Например, они установили, что те области лимбической коры кошки и кролика, на которые проецируются три передние ядра дорсального таламуса, четко различаются по цитоархитектоническим критериям и что каждая определенная таким образом область получает все волокна только от одного ядра при наличии узкой переходной зоны между областями (Rose, Woolsey, 1948a). Такое же совпадение было установлено между орбитофронтальной корой кошки, определенной по ее внутренней структуре, и корковой проекционной зоной медиодорсального ядра таламуса (Rose, Woolsey, 1948b). Эти же авторы в своем исследовании слуховой коры кошки добавили третий, независимый от предыдущих, критерий определения размеров коркового поля (Rose, 1949; Rose, Woolsey, 1949). Здесь все три критерия — цитоархитектоника, корковая зона проекции медиального коленчатого ядра дорсального таламуса и область коры, активируемая электрической стимуляцией спиральной костной пластинки улитки, — дали практически совпадающие границы слуховой коры. Это привело к общему заключению, что ту или иную зоны коры можно определять и по ее внутренней структуре, и как проекционную зону специфического таламического ядра. Такое обобщение впоследствии подтвердилось в большом числе работ на многих видах, в том числе на приматах (Jones, Burton, 1976; Jones, Wise, 1977). Результаты недавних электрофизиологических исследований с анализом активности отдельных нейронов значительно подкрепили это представление, так как было показано, что можно установить корреляцию и статических, и динамических функциональных свойств корковых нейронов с цитоархитектонической областью, в которой они расположены. Это было установлено у обезьян в состоянии неглубокого наркоза, у непаркотизированных, но обездвиженных, и у бодрствующих животных в условиях свободного поведения — в соматосенсорной (Powell, Mountcastle, 1959; Mountcastle, Powell,

1959a, b; Carli, LaMotte, Mountcastle, 1971a, b; Mountcastle et al., 1969), зрительной (Hubel, Wiesel, 1968, 1970, 1974a, b; Poggio et al., 1975; Poggio, Doty, Talbot, 1977; Poggio, Fischer, 1977), моторной (Evarts, 1964, 1974) и ассоциативной областях (Duffy, Birchfiel, 1972; Lynch et al., 1973a, b; Sakata et al., 1973; Hyvärinen, Poranen, 1974; Mountcastle et al., 1975; Lynch et al., 1977).

Резюмируя, я прихожу к заключению, что цитоархитектонические различия между областями новой коры отражают различия в распределении их внешних связей. Это распределение далеко не случайно. Оно детально и строго специфично для каждой области; собственно говоря, оно характеризует каждую область. Традиционные или обычные «функции» разных областей тоже отражают эти различия во внешних связях; но они не несут никакой информации о различиях во *внутренней* структуре или функции. Это приводит к мысли, что новая кора функционально везде гораздо однороднее, чем предполагали раньше, и что ее стремительное увеличение у млекопитающих и в особенности у приматов совершалось путем умножения основного нейронного модуля, а не появления совсем новых типов нейронов или качественно отличных форм внутренней организации. Поэтому цитоархитектонические различия, возможно, отражают отбор (селекцию) или объединение в группы модулей в определенных областях определенными группами входных и выходных связей. В первичных моторной и сенсорных областях коры этот отбор производится одной сильно доминирующей связью, и цитоархитектоническая идентификация гетеротипических областей ясна и очень отчетлива. Области гомотипической эуламинарной коры (95% новой коры человека) характеризуются более равномерно распределенными группами внешних связей, и здесь цитоархитектонические различия, хотя и отчетливы, но менее резки. Таким образом, главная задача, которую нужно разрешить, чтобы понять функцию новой коры и, следовательно, большого мозга, состоит в раскрытии внутренней структурной и функциональной организации неокортикального модуля.

Этот модуль, как я полагаю, и получил название *кортикальной колонки*.

Колончатая организация коры больших полушарий

Если я не ошибаюсь, слово «колонка» впервые употребил Экономо для описания вертикально расположенных рядов нейронов, проходящих через все слои корковых клеток. Насколько я знаю, Экономо ничего не говорил о функциональной организации коры, а Лоренте де Но первый высказал мысль о вертикальной модели работы коры, — мысль, к которой его привели собственные исследования внутрикорковых связей по методу Гольджи. Представление о колончатой организации коры возникло как функциональное понятие на основе открытия, сделанного в физиологических экспериментах и состоящего в том, что основной единицей активности в новой коре служит вертикально расположенная группа клеток с множеством связей между этими клетками по вертикальной оси и малым их числом в горизонтальном направлении. Предполагается, что эта единица действует в операциях обработки и распределения. Я вновь подчеркиваю (прежние мои высказывания см. Mountcastle, 1957, а также Powell, Mountcastle, 1959), что тем не менее эта теория не рассматривает кору как собрание изолированных единиц, ссепментированных в мозаику, как считают некоторые авторы (Towe, 1975; Creutzfeldt, 1976). В последующих разделах я привожу физиологические доказательства в пользу этой гипотезы, а затем привлекаю внимание к некоторым из многих важных новых открытий относительно внутренней структуры и связей новой коры, которые служат веским подтверждением гипотезы о колонках. Однако сначала я перечислю ряд важных общих принципов, которые будут проиллюстрированы в дальнейшем.

1. Кортикальная колонка представляет собой обрабатывающее устройство с входом и выходом. Число других участков, передающих сигналы в традиционно определяемую область коры и получающих их от нее, может варьировать приблизительно от 10 до 30. Выборка, образуемая любой данной подгруппой модулей из этой области, как правило, гораздо меньше и варьирует от подгруппы к подгруппе перекрываясь.

2. Расположение в виде колонок делает возможным

картирование одновременно нескольких переменных на двумерной матрице.

3. Между упорядоченными группами колонок в разных областях коры и между группами корковых колонок и модулями подкорковых структур имеются специфические связи. Таким образом, при прохождении через такие области и между ними могут сохраняться топологические отношения с топографическим (географическим) картированием или без него.

4. Параметры, по которым идентифицируются колонки и упорядоченные группы колонок, могут варьировать внутри данной традиционно определяемой области коры и резко различаться в разных областях.

5. Колончатая функциональная модель допускает частично сдвинутое перекрывание относительно топографического представительства, совместимое с динамической изоляцией активных элементов колонки посредством определенной формы латерального торможения вокруг колонки.

6. Внутренние пути колонки, дивергирующие к разным выходам, делают возможной селективную обработку («извлечение свойств») определенных параметров входного сигнала для определенного назначения на выходе.

Данные исследования соматосенсорной коры

Исследование первой соматосенсорной области у наркотизированных кошек принесло доказательства того, что основной функциональной единицей новой коры является вертикально ориентированная колонка (или цилиндр, или пластинка), идущая через все клеточные слои. Такая колонка способна выполнять функции вход — выход значительной сложности независимо от горизонтального распространения активности в сером веществе (Mountcastle, 1957). Эта гипотеза подтвердилась и расширилась в исследованиях гомологичной области коры наркотизированных обезьян (Powell, Mountcastle, 1959). Параметрами для идентификации колонок в соматосенсорной коре служат статические свойства нейронов: расположение их рецептивных полей в двух измерениях поверхности тела; характер стимулов, способных вызвать их возбуждение,

называемый свойством «модальности»; скорость адаптации к постоянному стимулу — свойство, которое определяется на уровне сенсорного рецептора и таким образом является компонентом модальности. Эти переменные устанавливаются конгруэнтно раздельным проецированием активности в кору большого мозга по небольшим группам сенсорных волокон первого порядка, имеющим общие или тесно перекрывающиеся рецептивные поля и общую способность к сенсорному преобразованию. Они картируются по осям X и Y постцентральной соматосенсорной коры и служат примером важного общего свойства колончатой организации: она делает возможным картирование целого ряда переменных в двух измерениях коры большого мозга.

Колончатая организация в отношении места и модальности обнаружена теперь во всех топографических и цитоархитектонических отделах соматосенсорной коры в различных экспериментальных условиях и у нескольких видов животных: 1) в соматосенсорной зоне I у ненаркотизированных кураризованных саймири и макаков-резусов (Werner, Whitsel, 1968; Mountcastle et al., 1969; Whitsel, Dryer, Ropollo, 1971; Dreyer et al., 1975); 2) в соматосенсорной зоне I бодрствующих, свободно передвигающихся макаков (Carli, LaMotte, Mountcastle, 1971a b; 3) в соматосенсорной зоне II, у наркотизированных кошек (Carregas, Anderson, 1963) и ненаркотизированных кураризованных макаков (Whitsel, Petrucelli, Werner, 1969); 4) у наркотизированных новорожденных (Armstrong-James, 1975) и взрослых крыс (Welker, 1971).

Вернер, Уитсел и их сотрудники внесли большой вклад в понимание картирования тела на соматосенсорной коре, и их данные имеют непосредственное отношение к природе колончатой организации этой области (см. обзор Werner, Whitsel, 1973). Каждый сегмент или малая часть сегмента проецируется на поверхность коры в виде длинной, узкой, иногда извилистой полосы, идущей спереди назад через все цитоархитектонические поля (3a, 3b, 1 и 2) постцентральной соматосенсорной коры. Эти полосы построены так, что движение по какому-либо медиолатеральному пути на коре выражает движение по непрерывному пути на поверхности тела, образованному последовательностью движений через отдельные дерматомы.

Движение спереди назад по какому-либо представительству дерматомы воспроизводит путь по дерматому на поверхности тела. Давно известно, что параметр модальности тоже дифференцированно картируется в этом пространственном представительстве. Этот процесс картирования создает образ тела в корковом пространстве, топологический в том смысле, что он передает связи, осуществляющиеся в теле по специфическим путям, без соблюдения точного соотношения размеров тела. Между упорядоченными группами элементов в пространстве тела и другими упорядоченными группами элементов в пространстве коркового представительства сохраняются правильные отношения по афферентным путям, часть из которых дивергирует и перекомбинируется.

Дифференциальный градиент для модальности в передне-заднем направлении полосы несколько варьирует от одного топографического участка к другому (например, стопы, ноги, кисти, руки, лица; Whitsel, Dryer, 1976), но для всех участков высока вероятность того, что к колонкам поля 3а подходят специально глубокие афференты, в том числе мышечные; к колонкам поля 3b — медленно адаптирующиеся кожные афференты; к колонкам поля 1 — быстро адаптирующиеся кожные афференты (Paul, Merzenich, Goodman, 1972), а к колонкам поля 2 — глубокие афференты от суставов, причем происходит некоторое их смещение в переходных зонах. Для уточнения этого общего принципа нужны новые данные, ибо остается неясным следующее важное обстоятельство: специализированы ли колонки соматосенсорной коры в отношении места только в медио-латеральном направлении или же существует параметр, характеризующий их также в передне-заднем направлении вдоль узкой проекции дерматомов? Более вероятно второе, а именно, что необходимая специализация в отношении места имеется и по оси X коры и по оси Y, а как третий статический параметр конгруэнтно картирована модальность.

Пока что динамика нейронной переработки информации в колонках соматосенсорной коры исследована только предварительно. Имеются данные о том, что активность в одной колонке ведет к торможению нейронов в соседних колонках как той же, так и других модальностей

(Mountcastle, Powell, 1959a, b). Механизм этого торможения неизвестен. Оно генерируется внутри коры, возможно, через предполагаемый тормозный вставочный нейрон, описанный Марин-Падиллой (Marin-Padilla, 1970; см. также Jones, 1975). Терминали этих клеток образуют тонкие, ориентированные спереди назад, вертикально вытянутые диски. Такое распределение торможения обеспечивало бы изоляцию активной колонки, или пластинки, от ее соседей. Весьма вероятно, что торможение, действующее транссинаптически по возвратным аксонным коллатералям проекционных нейронов в слоях V и VI (Stephanis, Jasper, 1964), тоже играет роль в создании торможения вокруг колонок.

Некоторые нейроны соматосенсорной коры избирательно чувствительны к направлению движения стимула через их периферические рецептивные поля. Это свойство центрального представительства событий, происходящих на периферии, возникает после двух или более ступеней внутрикорковой переработки сигналов, поскольку Уитсел, Рополло и Вернер (Whitsel, Ropollo, Werner, 1972) обнаружили, что клетки, обладающие этим динамическим качеством, локализуются предпочтительно в слое III соматосенсорной коры и в меньшем количестве — в слое V. Дирекциональная избирательность, по-видимому, составляет гораздо более обычное свойство кожных нейронов поля 5 (Sakata et al., 1973; Mountcastle et al., 1975), куда проецируются многие пирамидные клетки слоя III соматосенсорной коры. Хотя пока что получены только предварительные данные, эти наблюдения говорят о том, что в специализированной для кожной чувствительности колонке соматосенсорной коры в определенном канале, ведущем к определенному выходу, происходит предпочтительная обработка и интеграция нейронных событий, которые сигнализируют об атрибутах стимула и которые дальше обрабатываются в зоне, куда проецируется этот выходной канал.

Вулси и Ван дер Лоос (Woolsey, Van der Loos, 1970) обнаружили в соматосенсорной коре крысы специальное анатомическое устройство, которое могло бы служить морфологической основой для колончатой организации этой области у животных данного вида. Каждый синусный волосок контралатеральной стороны головы и особенно

каждая пластинчатая вибрисса представлены в колонке клеток, которая в слое IV отчетливо обособлена в «бочонок» диаметром около 200—300 мкм. Плотность клеток в стенке бочонка в 1,6 раза выше, чем в «полном» центре (Pasternak, Woolsey, 1975). Посредством анализа активности отдельных нейронов Уелкер (Welker, 1971) показал, что все клетки бочонка и колонки выше и ниже него активируются движением только одной контралатеральной вибриссы. Бочонки имеются и в соматосенсорной коре мыши и австралийской сумчатой крысы, но их не нашли больше ни у одного из многих исследованных видов (Feldman, Peters, 1974; Woolsey, Schwarz, 1975).

Итак, форма тела картирована на постцентральной соматосенсорной коре примата с сохранением топологической последовательности. Каждая маленькая часть сегментарной иннервации проецируется на длинную, иногда извилистую, полосу коры, идущую в передне-заднем направлении; полосы варьируют как по длине (в передне-заднем направлении), так и по ширине (в медиально-латеральном направлении). Таким образом, любой локус на коре характеризуется параметрами места по своим осям x и y . Кроме того, каждая колонка характеризуется статическим параметром модальности. Таким образом, первичная соматосенсорная кора служит иллюстрацией нескольких общих свойств колончатой организации.

1. Каждая локальная колонка характеризуется своими статическими параметрами места и модальности, а ряды колонок (или пластинок) с одной и той же дерматомной специализацией и ряды с одной и той же модальной специализацией расположены под прямым углом друг к другу. Судя по некоторым предварительным данным, другие, более динамичные, переменные тоже картированы на той же самой двумерной матрице.

2. Группы колонок этой матрицы специализированно связаны с упорядоченными группами колонок в других областях (см. ниже).

3. Данная область коры управляется своим специфическим таламокортикальным входом в такой мере, что те участки, в которых обработка сенсорных сигналов происходит, как полагают, с наибольшей точностью, — участки

для кисти, ступни и лица — изолированы от некоторых кортико-кортикальных и каллозальных входов.

4. Колончатая организация вполне совместима с тем, что проекции формы тела частично сдвинуты и несколько перекрываются.

Данные исследования зрительной коры

Больше всего сведений о колончатой организации и самые убедительные свидетельства в ее пользу дала нам зрительная кора, главным образом благодаря изящным работам Хьюбела и Визела, которые были ими недавно обобщены (Hubel, Wiesel, 1977). Карта зрительного пространства на стриарной коре определяется распределением геникулокортикальных волокон, тогда как параметры, определяющие картирование колонок для ряда переменных, создаются на первых ступенях внутрикорковой обработки информации. Я хочу подчеркнуть это обстоятельство, так как специфические свойства колонок — *элементов, перерабатывающих информацию в коре, — по-видимому, определяются как их афферентными входами, так и характером внутрикорковой обработки этих входных сигналов.* Сочетая электрофизиологические методы с рядом экспериментальных анатомических подходов, Хьюбел и Визел показали, что колонки 17-го поля «образуют расположенные вертикально чередующиеся пластинки для левого и правого глаза. Эти пластинки на горизонтальных срезах имеют вид чередующихся полосок диаметром около 400 мкм, которые изредка дихотомически делятся и имеют слепые окончания». Приблизительно под прямым углом к этим полоскам доминантности глаза лежат полоски гораздо более узкие, клетки которых избирательно настроены на ориентацию коротких прямолинейных отрезков, и таким образом каждый член локального блока колонок доминантности содержит полную 180-градусную последовательность тонких ориентационных колонок (или полосок). Для каждого данного нейрона доминантность правого или левого глаза определяется афферентным входом, но степень этой доминантности и ориентационные свойства определяются внутрикорковыми процессами. Такая перекрестная комбинация бинокулярных и ориентацион-

ных групп занимает площадь около 800×800 мкм. Я называю такую группу макроколонок; это результат наложения друг на друга гиперколонок доминантности глаза и ориентационных, описанных Хьюбелом и Визелом. Таким образом, зрительная кора служит преимущественно примером того, как ряд переменных может быть картирован или представлен в двумерной матрице благодаря организации в форме колонок. Два измерения представительства пространства — поля зрения — картированы конгруэнтно с переменными доминантности глаза и ориентации и несомненно также с другими переменными (см. ниже).

Совместимость принципа колонок и принципа частично сдвинутого перекрывания проявляется в зрительной коре так же ясно, как в соматосенсорной. Здесь объединенное рецептивное поле каждой макроколонки перекрывает приблизительно наполовину поле соседних групп, а линейное отношение между фактором увеличения и размером рецептивного поля означает, что этот фактор перекрывания остается неизменным по всему представительству поля зрения в коре. Таким образом, любой ориентированный отрезок линии, предъявленный в поле зрения, будет максимально представлен в группе макроколонок, положение которых определяется местом в пространстве и линейной протяженностью стимула. В пределах этой селективной группы макроколонок участок максимальной активности определяется ориентацией. Частично сдвинутое перекрывание представительства зрительного пространства приводит к тому, что по обеим сторонам ряда максимально активированных макроколонок будут находиться менее активированные группы — латеральное распространение активности будет резко ограничено торможением.

Важно подчеркнуть, как это сделали Хьюбел и Визел, изоляцию обрабатывающей функции стриарной коры. Эта область в целом имеет наименьшее из всех других областей коры число внешних связей. Она посылает и получает каллозальные волокна только вдоль представительства вертикального меридиана и, по-видимому, не получает ипсилатеральных кортико-кортикальных связей. Ни одна часть 17-го поля не связана с какой-либо другой его ча-

стью U-волоками, а тангенциальное распространение преобладающего числа волокон в сером веществе ограничено приблизительно 1—2 мм (Fisken, Garey, Powell, 1973), и есть серьезные основания предполагать, что основная функция этих волокон состоит в создании барьеров латерального торможения которые способствуют динамической изоляции активной колонки от ее соседей. Таким образом, хотя внутрикорковая обработка информации в 17-м поле является необходимой ступенью, ведущей к зрительному восприятию, пожалуй, правильно будет сказать, что зрительное восприятие «происходит» не там, а скорее в ряду сложных распределенных систем, в каждой из которых определенная точка 17-го поля является ее интегральной частью. Что касается наиболее сложных зрительных функций, то такой примат, который из всех зрительных и зрительно-ассоциативных областей коры обладал бы только 17-м полем, вероятно, оказался бы лишенным зрительного восприятия.

Исследования динамической активности зрительных корковых нейронов позволяют думать, что в любой макроколонке обработка информации о разных свойствах стимула происходит в параллельных каналах. Общим правилом, по-видимому, является то, что в каком-либо пути, ведущем к выходному каналу, отбираются те свойства, которые дальше обрабатываются в той области, куда ведет этот канал: происходит комбинация обрабатывающей и распределительной функции корковой колонки. Об этом свидетельствуют, например, недавно полученные данные Поджио и его сотрудников, изучавших динамическую обработку нейронной активности в фовеальной области зрительной коры бодрствующих обезьян, обученных твердой фиксации определенной зрительной цели, несмотря на наличие многих других зрительных стимулов (Poggio, Doty, Talbot, 1977; Poggio, Fischer, 1977). Поджио измерял пространственно-частотную настройку стриарных нейронов, их чувствительность к движущимся решеткам и некоторые аспекты бинокулярного взаимодействия, в том числе чувствительность к диспаратности. Что касается пространственно-частотной чувствительности, то большинство клеток глубоких слоев коры обладает свойствами «анализаторов движения», используемыми системой стро-

ла мозга, которая управляет движениями глаз и на которую проецируются многие нейроны нижних слоев коры. В отличие от них нейроны верхних слоев, по-видимому, функционируют как «анализаторы формы», до известной степени независимо от движения. Путь, выходящий из этих слоев, направлен преимущественно к полям 18 и 19, где, весьма возможно, дальнейшая обработка их сигналов приводит к восприятию пространственной структуры. Таким образом, разные группы выходных нейронов обладают общими статическими свойствами определенного локуса рецептивного поля — доминированием правого или левого глаза и ориентационным свойством, но каналы, ведущие к ним, усиливают и перерабатывают разные динамические свойства входных сигналов.

С некоторых пор известно, что многим нейронам зрительных областей кошки (Barlow, Blakemore, Pettigrew, 1967; Nikara, Bishop, Pettigrew, 1968; Pettigrew, Nikara, Bishop, 1968) и поля 18 коры обезьяны (Hubel, Wiesel, 1970) присуща диспаратность рецептивных полей. Высказано предположение, что поэтому такие нейроны играют роль в центральных нейронных механизмах стереоскопического зрения. Поджио и Фишер (Poggio, Fischer, 1977) недавно идентифицировали в поле 17 у бодрствующей, свободно передвигающейся обезьяны нейроны с такой диспаратностью рецептивного поля. Они наблюдали настроенные на глубину возбуждательные и тормозные нейроны, которые, являясь кандидатами на роль участников нейронных механизмов стереоскопического зрения, кроме того, возможно, служат для фиксации взора. Нейроны с такой настройкой найдены во всех слоях коры, но больше всего их в нижних слоях, проецирующихся на подкорку. В отличие от них другие нейроны, чувствительные к большей диспаратности, или впереди («ближние нейроны»), или позади («дальние нейроны») плоскости фиксации, более многочисленны в супрагранулярных слоях. Известно, что клетки этих слоев (II и III) проецируются на другие области коры, главным образом на поля 18 и 19, где, как полагают, идет дальнейшее формирование нейронных механизмов стереоскопического зрения. Эти нейроны, возможно, также участвуют в контроле сведения глазных осей, ведущего к слиянию изображений.

Эта общая мысль получила дальнейшее подтверждение в работе Цеки, сочетающей электрофизиологические и анатомические исследования. Цеки обследовал ряд проекций 17-го поля в полях 18-м и 19-м, а также в коре заднего края верхней височной борозды у обезьяны. В каждой из этих зон он наблюдал дальнейшую, более тонкую обработку какого-либо свойства стимула (Zeki, 1974, 1975, 1977).

Итак, в стриарной зрительной коре проявляются некоторые общие свойства колончатой организации.

1. В ее двумерной матрице картировано несколько переменных.

2. Ее макро-колонки функционируют как такие устройства, ведущие обработку между входом и выходом, при которых параллельная обработка в каждом из них делает возможной селекцию некоторых динамических свойств стимула для формирования в ограниченных каналах, ведущих к определенным выходам (обычно эти свойства усиливаются в перерабатывающих механизмах, находящихся в областях, куда направлены эти каналы).

3. Группы ее колонок избирательно связаны с упорядоченными группами колонок в других областях коры и в модулях подкорковых структур, на которые она проецируется.

4. Зрительная кора обезьяны подчиняется своей геникулостриарной проекции, и этим она сходна с представлениями кисти и стопы в соматосенсорной коре по степени изоляции входа.

5. Колопчатая организация зрительной коры совместима с принципом частично сдвинутого перекрывания в представительстве полей зрения в пространстве нервной системы.

Данные исследования слуховой коры

Давно известно, что участки улитки, и тем самым частота звуковых стимулов, представлены по порядку в «первичной» слуховой коре A1; эти сведения получены главным образом во множестве опытов с вызванными потенциалами, проведенными Вулси и его сотрудниками (см. обзор Woolsey, 1960). Такие же методы были применены для идентификации слуховой коры в головном моз-

гу человека на верхней поверхности височной доли в области, соответствующей поперечным височным извилинам (Celesia, 1976). Деление на колонки выражено в кониокортексе этой области более отчетливо, чем в каком-либо другом участке гетеротипической коры; радиальное расположение клеток ясно видно здесь на срезах, перпендикулярных к поверхности коры. Так, Соуса-Пинта (Souza-Pinto, 1973) описал в поле А1 у кошки вертикальные цилиндры клеток в средних слоях диаметром 50—60 мкм с центрами, содержащими лишь небольшое число нейронов. Исследование физиологических свойств отдельных нейронов А1 показало, что клетки, с которыми встречается микроэлектрод, проходят вниз по такой вертикальной колонке, настроены приблизительно на одну и ту же частоту и кривые их настройки резко снижаются с обеих сторон, что, по крайней мере отчасти, объясняется латеральным торможением (Parker, 1965; Abeles, Goldstein, 1970; Merzenich, Brugge, 1973; Merzenich, Knight, Roth, 1975; Imig, Adrian, 1977). Такая же колончатая организация в отношении предпочитаемой частоты обнаружена в передней слуховой области (Knight, 1977). Перекрывание кривых настройки нейронов в смежных равночастотных полосках хорошо объясняет частично сдвинутое перекрывание частотного представительства, наблюдаемое в опытах по картированию поверхности.

Тунтури первый высказал предположение, что другие свойства слуховых сигналов, возможно, картируются вдоль каждого равночастотного контура, или полосы, коры под прямым углом к направлению изменения частоты (Tunturi, 1952; Tunturi, Dudman, 1958). Теперь доказано, что это действительно так у кошки (Imig, Adrian, 1977) и у обезьяны (Brugge, Merzenich, 1973). У кошки в высокочастотном участке области А1 свойства доминантности уха и бинаурального взаимодействия меняются вдоль по направлению равночастотной полосы. Нейроны, лежащие в такой полосе по перпендикулярной оси коры, обладают одинаковой частотной чувствительностью и одинаковым бинауральным взаимодействием. Микроэлектрод, наклонно вводимый в равночастотную полосу, часто проходит из зоны с одним видом бинаурального взаимодействия нейронов в зону с другим его видом.

Бинауральная стимуляция может вызвать подавление ответа по сравнению с ответом на стимуляцию одного уха, и во всех таких случаях доминирует контралатеральное ухо. Вместе с тем бинауральная стимуляция может приводить к суммации, и в этом случае доминировать может любое ухо. Колонки подавления и суммации ответов расположены непрерывными полосами, идущими более или менее под прямым углом к равночастотным контурам. В каждой суммационной группе в свою очередь происходит деление на колонки, которые характеризуются параметром доминантности одного уха. Хорошо известно, что интерауральная разница в интенсивности служит параметром, по которому локализуются в пространстве высокочастотные звуки (т. е. выше 3000 Гц).

Слуховая кора обезьяны исследована в меньшей степени, чем кора кошки, но уже теперь ясно, что частота представлена в А1 обезьяны также в виде изочастотных контуров, или полос, лежащих под прямым углом к линии, по которой расположены представительства участков улитки. Эти изочастотные полосы тянутся через все слои клеток коры в соответствии с колончатой организацией (Brugge, Merzenich, 1973). В этой связи большой интерес для нас представляет одно наблюдение этих исследователей. Они обнаружили в полосах для частоты 2500 Гц и ниже, что нейроны в колонках высокочувствительны к интерауральной задержке, а именно на этом свойстве (интерауральная задержка) основана способность локализовать звуки низкой частоты в окружающем пространстве.

Суга (Suga, 1977) описывает колончатую организацию слуховой коры летучей мыши, отмечая те преимущества, какие дает возможность картирования нескольких переменных в двух измерениях. Эта летучая мышь испускает ориентационные звуки, которые складываются из длительного компонента с постоянной частотой, за которым следует короткий компонент с переменной частотой. Первый компонент используется для обнаружения цели и измерения скорости ее движения по компенсации доплеровского сдвига. Второй компонент используется для локализации и определения величины цели. Самую интенсивную часть первого компонента составляет вторая гармо-

ника около 61 кГц, которая снижается до 51 кГц за несколько последних миллисекунд сигнала. Около 30% первичной слуховой коры заняты колонками, строго специализированными на компонент с постоянной частотой во второй гармонике ориентационных звуков и ее эхо с доплеровским сдвигом. Колонки специализированы вдоль радиальной и концентрической осей по двум параметрам — частоте и амплитуде, и это представительство занимает непропорционально большую часть слуховой коры.

Итак, первичная слуховая кора организована в виде колонок, и хотя данных еще недостаточно, но параметры идентификации по осям X и Y позволяют думать, что две пересекающиеся полосы колонок картируют частоту звука в нейронном выражении тех свойств стимула, которые нужны для локализации звука в пространстве. А таковыми являются интерауральная разница в интенсивности для высоких частот и интерауральная разница во времени для низких частот (ниже 2500 Гц). Для уверенного построения этой общей модели нужны дополнительные данные; несомненно также, что еще и другие динамические параметры тоже картированы вдоль оси равночастотных полос колонок, но общее сходство в устройстве со зрительной и соматосенсорной корой совершенно очевидно.

Данные исследования прецентральной моторной коры

До недавнего времени прецентральная моторная кора была наиболее интенсивно изучаемой, но наименее понятной из гетеротипических областей новой коры. Значительные успехи в понимании функциональной организации этой области и ее роли в управлении движением достигнуты за последнее десятилетие благодаря применению новых методов. Среди них выделяются регистрация электрических знаков активности одиночных нейронов в моторной коре бодрствующих обезьян, обученных многократно совершать определенное движение (Evarts, 1975); внутрикорковая стимуляция и регистрация посредством проникающего микроэлектрода (Asanuma, 1973, 1975), а также некоторые новые способы прослеживания проекций к таким областям коры и от них. В результате воз-

ника обширная литература, и я привлеку внимание читателя только к небольшой ее части, а именно к той, которая посвящена функциональной организации прецентральной моторной коры.

Асанума и сотр. (Asanuma, Rosen, 1972a, b) применили метод внутрикорковой микростимуляции и получили убедительные доказательства того, что те локусы в коре, стимуляция которых слабыми токами (4 мкА) вызывает небольшие движения в дистальном суставе, нередко производимые одной только мышцей, — образуют вертикальные колонки диаметром 0,5—1,0 мм, которые соответствуют радиальным колонкам клеток, столь характерным для этой области. Им удалось также путем регистрации через стимулирующий электрод проследить афферентный вход к моторным клеткам коры в непосредственной близости от него. Эти клетки обычно активировались стимуляцией рецепторов в глубоких тканях в суставе и вокруг сустава, приводимого в движение локальной внутрикорковой стимуляцией. Только те колонки, раздражение которых вызывало движение пальцев, содержали нейроны с кожными рецептивными полями. Обычно эти поля находились на коже кисти, лишенной волос, в таких местах, где они активировались движением, вызываемым локальной стимуляцией. Составленная таким образом петля входа — выхода, как полагают, играет роль в управляемых тактильно движениях кисти и пальцев и в инстинктивных хватательных движениях. Эти наблюдения в принципе подтверждены рядом исследователей (Doetsch, Gardner, 1972; Lenon, Porter, 1976). Другие авторы подчеркивают более распределенную природу «колоний» нейронов пирамидного тракта, связанных с определенной мышцей (Phillips, 1969; Anderssen et al., 1975). Существенный факт, который обнаружили Янковская и сотр. (Jankowska, Padel, Tanaka, 1975a), заключается в том, что, хотя возбужденные локусы для данной мышцы были распределены шире, чем можно было думать на основании наблюдения Асанумы, они не были непрерывными. Таким образом, согласно одной рабочей гипотезе о функциональной организации моторной коры, радиальные колонки нейронов, перерабатывающие входные сигналы в выходные, направленные к одной совокупности мотоней-

ронов, образуют скопления, которые перекрываются там, где утончающийся край одного скопления встречается с краями скоплений колонок, связанных с другими мышцами. По этому представлению колончатая организация моторной коры и частично сдвинутое перекрывание, которое постулировали Филлипс (Phillips, 1969) и другие, полностью совместимы. Можно думать, что такие моторные корковые констелляции, управляющие движением, возникают из динамической комбинации непрерывно образующихся и распадающихся групп активных колонок, связанных с одной, двумя или многими мышцами, участвующими в определенной фазе движения. Считается, что организующие команды по формированию этих групп движений возникают где-то за пределами прецентральной моторной коры как таковой. Таким образом, оказывается лишним старый и часто повторяемый вопрос: «Думает ли кора в понятиях движений или же в понятиях мышц?» Моторная кора составляет промежуточный уровень в истинном джексоновском смысле: она вообще не «думает»; и движения, и мышцы «представлены» в ней, хотя и по-разному.

Асанума и Розен (Asanuma, Rosen, 1973) продвинулись еще дальше в изучении колонок моторной коры, применив два микроэлектрода — один для стимуляции и другой для отведения. Они обнаружили, что стимуляция верхних слоев вызывает возбуждение локально, а также в нижних слоях, в колонке диаметром несколько меньше 1 мм; эта же стимуляция создавала вокруг колонки зону торможения. Стимуляция в глубоких слоях вызывала локальное возбуждение и такое же торможение вокруг колонок, возможно идентичное по своему механизму тому, какое, по описанию Стефаниса и Джаспера (Stephanis, Jasper, 1964), создается импульсами в возвратных аксонных коллатеральных клетках, дающих начало волокнам пирамидного тракта. Как это ни странно, стимуляция глубоких слоев не вызывала возбуждения нейронов в супрагранулярных слоях.

Итак, моторная кора разбита на колонки клеток диаметром около 1 мм, но форма и геометрия этих колонок неизвестны. Группы колонок, связанных с определенными совокупностями вставочных или моторных нейронов,

образуют скопления, края которых перекрываются с соседними скоплениями, связанными с другими мышцами. Параметром, определяющим их картирование по осям X и Y , по-видимому, служит их местонахождение на карте мышц тела. Можно предсказать, что и другие, более динамичные, свойства нейронной активности картированы по тем же осям X и Y , возможно, посредством дробления крупных колонок на более мелкие, пока что описываемые только топографически. Динамическое торможение вокруг колонок производится, по-видимому, как аксонами, входящими в серое вещество, так и действием возвратных коллатералей проекционных нейронов инфрагранулярных слоев.

Данные исследования теменной гомотипической коры

Гомотипическая кора теменной доли обезьяны построена в виде вертикальных нейронных тяжей и обладает функциональными характеристиками колончатой организации (Mountcastle et al., 1975; Lynch et al., 1977). Эти области сильно отличаются от рассмотренных выше гетеротипических областей, так как они получают не один только афферентный вход, как это присуще первичным сенсорным областям, и не связаны однозначно с периферическими эффекторами, как моторная кора. Определяющие параметры для групп колонок в гомотипической теменной коре надо искать в опытах с электрофизиологическими наблюдениями на животных, обученных определенным поведенческим актам, относящимся к изучаемой зоне. При таком исследовании все группы колонок полей 5 и 7 проявляют одно общее определяющее их свойство: их клетки активны в связи с действием животного на непосредственно окружающую его среду и в ней, а также в связи с пространственными взаимоотношениями тела и его частей, гравитационного поля и этой среды (Mountcastle, 1975, 1976, 1977). В поле 7 имеются разные группы колонок, клетки которых активны при следующих движениях: 1) протягивание руки к интересующему предмету; 2) манипуляции с предметом; 3) фиксация взора и, следовательно, зрительное внимание; 4) саккадическое движение глаз, не спонтанное, а вызванное

зрительным стимулом; 5) медленное следящее движение глаз и 6) внезапное появление предметов на периферии поля зрния (это единственные идентифицированные до настоящего времени нейроны теменной коры, которые являются «зрительными» в обычном смысле). Обособление в колонки этих групп клеток с совершенно разными свойствами доказывается тем, что: 1) микроэлектроды, вводимые в кору в направлении, перпендикулярном к ее поверхности, и вдоль вертикально расположенных колонок клеток, с большой вероятностью встретятся с клетками одного только класса и 2) микроэлектроды, вводимые наклонно по отношению к клеточным колонкам, проходят через блоки ткани, в которых все клетки относятся к тому или иному одному типу, а не перемешаны. Пока еще мало известно о точных размерах и форме колонок в теменной коре или о динамике нейронной активности в них.

Я полагаю, что группы колонок каждого класса в теменной коре соединены специфическими внешними связями с аналогичным образом обособленными группами модулей в других областях коры, а также в подкорковых ядрах; эти тесно связанные модульные группы в разных крупных отделах мозга образуют точно соединенные друг с другом распределенные системы, обслуживающие распределенные функции.

Система центрального вещества, проецирующаяся на новую кору, без колончатой организации

Общая концепция колонок не исключает возможности того, что в кору проникают и действуют там разные другие системы, в особенности такие, которые выполняют общие регуляторные функции, а не детальную обработку информации. Примером может служить адренергическая система, которая заложена в *locus coeruleus* и очень широко проецируется на разные отделы центральной нервной системы, в том числе на всю новую кору (см. обзор Moore, Bloom, 1977). Эта система прямых проекций на кору обнаружена у многих видов животных, включая приматов. От *locus coeruleus* берут начало два идентифицируемых восходящих тракта, которые доходят до коры не прерываясь. Они идут вверх через субталамус; медиальный компонент достигает коры по поясному пучку, а лате-

ральный — по наружной капсуле. Особое свойство этой системы состоит в том, что от двух точек вхождения ее волокна идут тангенциально и попадают во все зоны и слои коры. Молливер и др. (Molliver et al., 1977) применили для прослеживания этой системы иммуногистохимический метод, и на смонтированных ими реконструкциях видно, что новая кора пронизана по всем направлениям паутиной тонких норадренергических волокон с промежутками в 30—40 мкм. Все слои, кроме IV, содержат радиальные, тангенциальные или наклонные аксоны, расположенные так, что каждый норадренергический аксон может влиять на смежные соседние корковые колонки на очень большом расстоянии. По-видимому, любая клетка locus coeruleus имеет очень обширную проекцию в головном мозгу, включая области новой коры, и создает огромное разветвленное аксонное поле. Точно еще неизвестно, как оканчиваются эти волокна; это могут быть и традиционные синаптические окончания, и участки, выделяющие медиатор en passage («по ходу»), но ясно одно: эта система способна оказывать прямое влияние на каждую клетку новой коры.

Функциональное значение этой системы тоже неясно. Ее распределение позволяет думать, что она оказывает контролирующее или регулирующее действие на новую кору и что это может осуществляться по прямой синаптической связи, или путем выделения синаптических медиаторных веществ «на расстоянии», или обоими этими способами, или же посредством регуляции кровотока и проницаемости сосудов (Raichle et al., 1975). Та роль, какую эта система, как известно, играет в механизмах сна, возможно, составляет лишь одну, наиболее очевидную из ее контрольных функций. Какова бы ни была природа ее влияния на кору — быть может, даже влияния на созревание коры, — в том, как она распределена по коре, нет никаких признаков «колончатой организации».

Внутренняя организация новой коры

Для понимания функциональной организации модуля новой коры нужна блок-схема структурных связей между его входами и выходами. Пока еще нет возможности по-

строить такую схему, хотя в работах последних лет получено много необходимых для этого данных о его внутренних и внешних связях. Сентаготаи суммировал эту все растущую информацию в ряде последовательных, все более полных моделей, представляющих значительную эвристическую ценность (Szentagothai, 1973, 1975, 1976; см. также Garey, 1976 и Colonnier, 1966, 1968).

Общий план представляется следующим образом. Афферентные волокна, приходящие в новую кору, идут из трех главных источников: из специфически связанных с ней ядер дорсального таламуса; из других областей коры того же полушария; по мозолистому телу — обычно из гомологичных, но иногда из гетерологичных областей противоположного полушария. Менее густая и более диффузная иннервация возникает в неспецифических таламических ядрах, базиллярных участках переднего мозга и некоторых моноаминергических ядрах ствола мозга. Окончания приходящих в кору внешних афферентов всегда возбуждательные (асимметричные профили и круглые пузырьки: Garey, Powell, 1971; Jones, Powell, 1970), но они составляют сравнительно малую часть возбуждательных окончаний в коре — по разным оценкам, от 5 до 20%. Основные классы кортикофугальных аксонов — это ипсилатеральные кортико-кортикальные, комиссуральные кортико-кортикальные, кортико-таламические аксоны и большой класс аксонов, которые направляются в разных комбинациях в такие области, как базальные ганглии, средний мозг, мост, продолговатый и спинной мозг. Афферентные системы разного происхождения распространяются в разных перекрывающихся слоистых структурах коры. Самая густая сеть окончаний специфических таламо-кортикальных волокон приходится на слои IV и III-B (Jones, Powell, 1970; Hubel, Wiesel, 1972; Sloper, 1973; Jones, 1975a; Wimfield, Powell, 1976; Jones, Burton, 1976). Волокна неспецифической таламо-кортикальной системы и волокна, выходящие из ствола мозга, оканчиваются во всех слоях, но особенно в слое I. Ипсилатеральные кортико-кортикальные и комиссуральные волокна оканчиваются в супрагранулярных слоях; они гуще всего в слоях III и IV (см. например, Jones, Burton, Porter, 1975; Goldman, Nauta, 1977).

Очень редки исключения из следующих общих правил: от всех пирамидных клеток коры отходят аксоны, направленные наружу; все наружные аксоны, начинающиеся в коре, отходят от пирамидных клеток; все наружные аксоны являются по своему синаптическому действию возбуждательными. Пирамидные клетки, дающие начало различным эфферентным системам, строго обособлены в разных слоях. Тела клеток кортико-таламических волокон лежат в слое VI (Lund et al., 1975; Gilbert, Kelly, 1975; Jones, Wise, 1977), тела клеток кортико-кортикальных систем — в слое III (Shoumura, 1974; Shoumura, Ando, Kato, 1975; Lund et al., 1975; Jones, Burton, Porter, 1975; Jones, Wise, 1977; Glickstein, Whitteridge, 1976) и тела клеток других систем, нисходящих к базальным ганглиям, стволу мозга и спинному мозгу, — в слое V (Berrevoets, Kuypers, 1975; Humphrey, Rietz, 1976; Jones et al., 1977; Jones, Wise, 1977).

По имеющимся данным, некоторая (неустановленная) доля возбуждательных терминалей внешних афферентов оканчивается моносинаптически на шипиках пирамидных клеток, создавая таким образом моносинаптический «сквозной» путь. Весьма вероятно, однако, что значительно большая часть внешних афферентов оканчивается на локальных вставочных нейронах коры, разнородном классе звездчатых клеток. Эти вставочные нейроны варьируют по локализации, величине, знаку синаптического действия, протяженности и типу дендритного поля и по аксонным ветвлениям. Их классифицировали самым разным образом (Lund, 1973; Jones, 1975b). По-видимому, шипики звездчатой клетки слоев IV и III-B — основное место назначения специфических таламо-кортикальных волокон. Эта клетка оказывает возбуждающее синаптическое действие, и ее окончания образуют мощные каскадные синапсы на шипиках апикальных дендритов пирамидных клеток (Le Vay, 1973; Lund, 1973; Lund, Boethe, 1975; Jones, 1975a). Другие вставочные нейроны тоже обладают возбуждающим действием, и к ним приходят прямые внешние входы; все вместе они, очевидно, составляют систему эшелонированных проводящих путей как последовательной, так и параллельной конфигурации от входа к выходу и несомненно окружены также мощными петлями прямых и об-

ратных связей. Что касается распределения возбудительных звездчатых вставочных нейронов в новой коре, то они образуют очень густую, сильно развитую сеть синаптических связей, идущих к клеткам на выходе в вертикальном направлении через слои коры, и быстро редющую сеть связей, идущих в горизонтальном направлении. Особого типа тормозные вставочные нейроны — крупные корзинчатые клетки в слоях III, IV и V — создают аксонное распределенное поле в форме узкого, удлиненного вертикального диска, внутри которого отдельные аксонные окончания охватывают в виде корзинок тела пирамидных клеток, лежащие в этом поле (Marin-Padilla, 1969, 1970). Клетки этого класса, по-видимому, создают сильное синаптическое торможение вокруг колонок. Другие, более мелкие тормозные корзинчатые клетки, как можно думать, создают небольшие цилиндры в более крупной колонке. Общее число тормозных окончаний (симметричные профили с уплощенными пузырьками неправильной формы) в коре невелико по сравнению с числом возбудительных терминалей, но стратегически они расположены на телах и проксимальных дендритах пирамидных клеток, и, таким образом, тормозный эффект каждого их синаптического действия может быть очень сильным.

Почти от всех внешних аксонов отходят возвратные коллатерали, которые многократно ветвятся в шарообразном пространстве диаметром до 3 мм, проникая во все клеточные слои, начиная от места своего возникновения, обычно в слое VI. Где именно оканчиваются веточки этих возвратных аксонов, точно еще не известно; несомненно, однако, что некоторые окончания аксонов идут к шипикам дендритов соседних пирамидных клеток и оказывают на них возбуждающее действие. Однако вполне вероятно, что преобладающая часть концевых веточек этих аксонных коллатералей оканчивается на тормозных вставочных нейронах. На это указывает тот факт, что транссинаптическое действие антидромного импульса во внешнем аксоне на соседние пирамидные клетки состоит в слабой и непродолжительной деполяризации, за которой следует сильная и длительная гиперполяризация. В итоге развивается мощное торможение (Stephanis, Jasper, 1964). Характер распределения системы возвратных аксонных коллатера-

лей таков, что интенсивная активность в любой небольшой группе выходных клеток должна создавать мощное торможение вокруг колонок. Следовательно, корковая колонка образуется благодаря анатомическим связям — своему специфическому афферентному входу и своим вертикально ориентированным внутренним связям, — а кроме того, динамически, благодаря сильному торможению вокруг колонки, создаваемому крупными корзинчатыми вставочными нейронами и аксонными коллатеральными пирамидных клеток. Именно эта динамическая изоляция делает концепцию колонок совместимой с представлением о частично сдвинутом перекрывании.

Нужно подчеркнуть, что сложность нейронных механизмов обработки информации в новой коре не ограничивается классической синаптической сетью связей. Работы последних лет показали, что во многих частях нервной системы, в том числе в новой коре, дендриты сами оказываются пресинаптическими по отношению к другим дендритам и даже к аксонным окончаниям. Эти элементы часто группируются в «триады», которые, по-видимому, являются локальными обрабатывающими информацию единицами и своими интегрированными выходами влияют на события, происходящие в нейронных элементах более крупных сетей (Schmitt, Dev, Smith, 1976). Наконец, во все слои коры проникают разные системы, которым приписывается общее регуляторное действие. По современным представлениям, роль этих систем состоит в установлении определенного уровня, но, возможно, они оказывают на возбудимость нейронов коры более фокусированное и дифференцированное действие.

Внешние связи новой коры

Большим успехом последних двух десятилетий явилось обнаружение связей между отдельными частями коры, гораздо более детализированных и специализированных, чем это предполагалось раньше. Новые методы световой микроскопии, в особенности серебрение для окрашивания дегенерирующих аксонных окончаний, привели многих исследователей к ряду важных открытий. В последнее время для прослеживания связей, идущих в прямом и об-

ратном направлении, использован аксоплазматический транспорт идентифицируемых молекул. Введение метки в молекулы медиаторов или ферментов, их синтезирующих, и использование флуоресцентной или иммунофлуоресцентной микроскопии позволило проследить даже самые тонкие аксоны до их окончаний.

Накопленное сейчас огромное количество сведений о связях новой коры нельзя суммировать вкратце, однако теперь начинают вырисовываться некоторые общие принципы. Каждая область новой коры получает афференты из дорсального таламического ядра и посылает волокна обратно к этому ядру в строгом порядке. Все области новой коры, кроме того, получают афференты от ряда неспецифических регуляторных систем: от базальных участков переднего мозга, от неспецифических ядер дорсального таламуса и от некоторых моноаминергических ядер ствола мозга. Как правило, гомологичные области новой коры в обоих полушариях связаны реципрокно через большие комиссуры переднего мозга, но известны два исключения: стриарная кора (кроме зоны, в которой представлен вертикальный меридиан) и некоторые части соматосенсорной коры совсем не имеют комиссуральных связей. Иногда область коры бывает связана как с гетерологичными, так и с гомологичными контралатеральными областями. В пределах одного полушария от первичных сенсорных областей направляются поэтапно кортико-кортикальные связи к расположенным друг за другом смежным областям гомотипической коры теменной, затылочной и височной долей, а каждая из последовательных конвергентных зон «высшего порядка» реципрокно связана с лежащими ближе кпереди областями лобной доли. Области, получающие наиболее конвергирующие проекции, связаны в обоих направлениях с областями лимбической доли. Однако установлено много исключений из этой общей схемы.

На выходе новая кора как целое посылает связи почти ко всем крупным образованиям нервной системы: базальным ганглиям, дорсальному таламусу, среднему мозгу, стволу мозга и спинному мозгу, но число и структура этих афферентных путей сильно варьируют от участка к участку. Многие из них образуют массивные системы повтор-

ного входа, например реципрокные системы, связывающие дорсальный таламус и новую кору, или крупные повторно входящие компоненты, конвергирующие на моторную кору от базальных ганглиев и мозжечка, или же исходящие проекции, связанные со стволовыми ядрами переключения слуховой и соматосенсорной систем. У этих систем много точек входа и выхода. Их нельзя считать замкнутыми реверберирующими цепями.

Число внешних связей, идентифицированных для отдельных цитоархитектонических полей новой коры, гораздо больше, чем полагали раньше. Даже стриарная кора, имеющая наименьшее число связей из всех областей новой коры, подвергнутых тщательному изучению, связана двусторонними системами волокон по меньшей мере с 10 отдельными структурами. У поля 7 теменной доли имеются 17 таких связей, а поле 3 в постцентральной соматосенсорной коре имеет двусторонние связи не менее чем с 29 разными пунктами! Возможно ли, что каждая модульная единица цитоархитектонической области образует все те связи, которые идентифицированы для этой области? Факты, обнаруженные за последние два года, говорят о том, что это не так. Грант и сотр. (Grant, Landgren, Sylvenius, 1975) установили, что небольшие повреждения поля 3а в новой коре кошки вызывают антероградную дегенерацию окончаний в ограниченных зонах полей 2, 3b и 4. Эти зоны организованы в виде колонок диаметром около 1 мм, между которыми лежат зоны того же цитоархитектонического поля, свободные от всякой дегенерации. Шэнкс и др. (Shanks, Rockel, Powell, 1975), а также Джонс и др. (Jones, Burton, Porter, 1975) независимо обнаружили, что окончания комиссуральных волокон, связывающих соматосенсорные области у обезьяны, образуют колонки, которые объединяются в медиолатеральные полосы или группы в переходных зонах между несколькими цитоархитектоническими полями постцентральной извилины, разделенных зонами колонок, лишенных всяких окончаний. Кроме того, обнаружено, что клетки, дающие начало этим комиссуральным волокнам и лежащие в слое III-B, собраны в группы, как если бы они находились лишь в некоторых, а не во всех колонках. Местом входа и выхода комиссуральных волокон являются, по-видимому, одни и

те же колонки. Кортико-кортикальные волокна, идущие в постцентральную извилину из прецентральной, тоже оканчиваются в изолированных скоплениях, но еще не известно, идентичны ли колонки, посылающие и принимающие ипсилатеральные ассоциативные волокна, тем колонкам, которые посылают и принимают комиссуральные волокна. Шэнкс и др. (Shanks, Pearson, Powell, 1977) также показали, что волокна внутренних связей в постцентральной извилине обезьяны оканчиваются в полосках, или скоплениях, совпадающих, по-видимому, с теми, которые связывают обе постцентральные извилины через мозолистое тело. Кунцл (Kunzl, 1976) обнаружил такие же перемежающиеся вертикально ориентированные зоны, одни из которых посылали и принимали, а другие не посылали и не принимали комиссуральные волокна, связывающие поля 4 и 6 с гомологичными полями контралатерального полушария.

Голдмен и Наута (Goldman, Nauta, 1976a, 1977) установили, что и комиссуральные, и ипсилатеральные ассоциативные волокна, берущие начало в лобной гранулярной коре, оканчиваются в коре в разных пунктах назначения в вертикально ориентированных колонках шириной 200—500 мкм, которые чередуются в правильной последовательности с зонами такой же ширины, свободными от таких окончаний. В своего рода встречном опыте Джекобсон и Трояновский (Jacobson, Trojanowski, 1977) установили, что клетки в лобной гранулярной коре обезьяны, дающие начало комиссуральным волокнам, образуют скопления, которые чередуются с зонами, лишенными таких клеток, что составляет наблюдение, созвучное с данными о вертикальной организации. Голдмен и Наута (Goldman, Nauta, 1976) тоже сделали важное наблюдение, что обособление зон распределения корковых эфферентов происходит не только в коре, так как у обезьяны окончания аксонов, идущих из лобной гранулярной коры к хвостатому ядру, обособлены в скопления, которые разделены зонами, лишенными таких окончаний. Это наблюдение подтвердили Джонс и др. (Jones et al., 1977).

Эти новые экспериментальные данные говорят о том, что колончатая организация внутрикоркового распределения афферентных волокон и клеток, от которых они от-

ходят, является общим свойством организации новой коры, точно так же как распределение окончаний таламо-кортикальных афферентов (Hubel, Wiesel, 1972). Кроме того, весьма вероятно, что вся совокупность колонок, составляющая цитоархитектоническое поле, дробится на подгруппы, каждая из которых посылает и получает определенную долю всей совокупности связей этого поля. Маловероятно, чтобы какая-либо подгруппа колонок была совсем лишена внешних связей или чтобы какая-либо другая группа сосредоточила их все на себе. Дальнейшее уточнение связей подгрупп, очевидно, составляет важную задачу теперешних анатомических исследований.

Общие положения

Модульное строение нервной системы

Общая идея заключается в том, что крупные образования в нервной системе, известные под названиями задний рог, ретикулярная формация, дорсальный таламус, базальные ганглии, новая кора и т. д., в свою очередь состоят из локальных цепей. Эти цепи образуют модули, которые в разных местах варьируют по числу клеток, структурной организации или способу обработки информации нейронами, но которые на первом уровне анализа оказываются сходными в любом крупном образовании. Модули группируются в эти образования на основе преобладающей внешней связи, необходимости повторения общей функции в пределах топографического поля или на основе некоторых межмодульных взаимодействий. Не все элементы в группе модулей, составляющих единое образование, обязательно соединены со всеми его внешними связями; так, вся группа модулей, составляющая данное образование, разбита на подгруппы разными связями с обособленными таким же образом подгруппами в других крупных образованиях. Эти специфические связи могут сохранять отношения с соседними элементами в топографическом смысле и во всех случаях сохранять топологический порядок. Таким образом, тесно соединенные подгруппы нескольких разных крупных образований составляют

строго связанные распределенные системы; предполагается, что эти распределенные системы обслуживают распределенные функции.

Колончатая организация новой коры: основная единица

Основная единица функции в новой коре представляет собой вертикально ориентированную группу клеток, соединенных множеством связей по вертикальной оси, проходящей через все слои коры, и с малым числом связей по горизонтали. Такая мысль сначала возникла как предсказание на основании анатомического изучения внутрикорковой клеточной структуры и получила самое серьезное подтверждение благодаря результатам электрофизиологических исследований первичных сенсорных областей новой коры. В последнее время дополнительные свидетельства в пользу этой гипотезы принесли многочисленные работы по изучению внутренних и внешних корковых связей, особенно те работы, в которых применены новые методы идентификации клеток, дающих начало этим связям, и локусов, где оканчиваются связующие аксоны.

Я обозначаю основную модульную единицу новой коры как мини-колонку. Это вертикально ориентированная цепь клеток, образованная миграцией нейронов из зародышевого эпителия нервной трубки вдоль радиальных глиальных клеток к местам их назначения в коре, как это описано Ракичем. Если эта мини-колонка сравнима по величине с корковыми цилиндрами, в которых Рокел и др. (Rockel, Hoirns, Powell, 1974) производили подсчеты нейронов, то она содержит около 110 клеток. Эта цифра остается почти неизменной в разных областях новой коры и у разных видов млекопитающих, за исключением стриарной коры приматов, где она составляет 260. Такая цепь клеток занимает в пространстве коры слегка изогнутый, почти вертикальный цилиндр диаметром около 30 мкм. Общий объем новой коры человека составляет около 1000 см³. Если принять ее среднюю толщину равной 2500 мкм, то тогда новая кора головного мозга человека имеет поверхность около 4000 см² и содержит около 600 млн. мини-колонок и примерно 50 млрд. нейронов,

Крупная единица новой коры, обрабатывающая информацию; картирование многих переменных в пакете мини-колонок

Изучение первичной соматосенсорной и моторной коры и двух областей гомотипической коры теменной доли показало, что в новой коре можно идентифицировать обрабатывающие информацию единицы гораздо крупнее мини-колонок. Есть указания, что диаметры или ширина этих более крупных единиц составляют для разных областей от 500 до 1000 мкм. Кроме того, ясно, что такие единицы варьируют по форме своего поперечного разреза — они могут быть круглыми или овальными или иметь форму палочки. Если учесть размеры более крупной обрабатывающей информацию единицы в зрительной коре, которую я назвал макро-колоной, то можно рассчитать, что новая кора человека содержит около 600 000 этих крупных единиц, причем каждая из них содержит несколько сот мини-колонок. Эти вычисления сделаны с высокой степенью неопределенности и приводятся здесь, только чтобы показать порядок величин.

Эта крупная обрабатывающая информацию единица охарактеризована как по статическим, так и по динамическим свойствам ее нейронов. Что касается зрительной коры, то место в ней такой единицы, разумеется, определяется прежде всего местом в поле зрения. Крупная единица характеризуется ориентацией и тем, с каким глазом она связана. Ориентационные свойства являются результатом обработки информации внутри коры, тогда как афферентными входами они определяются только в топографическом смысле. В соматосенсорной коре исходными определяющими параметрами служат место на поверхности тела и модальность, но пока еще не ясно, требуются ли для определения места два измерения; если так, то тогда модальность становится третьим, конгруэнтно картированным определяющим параметром. Для слуховой коры определяющими параметрами являются частота звука и те свойства бинаурального взаимодействия, которые определяют локализацию звука в пространстве. Далее, в пространстве, занимаемом этими крупными единицами, по осям X и Y без нарушения топологических отношений могут картироваться другие переменные, особенно перемен-

ные динамического характера. Я предполагаю, что это «субкартирование» осуществляется группами мини-колонок, а в предельных случаях — одной группой. Согласно этой гипотезе, мини-колонка представляет собой неделимо малую единицу, обрабатывающую информацию в новой коре. Возможно, например, что мини-колонка служит единицей картирования параметра ориентационной специфичности в каждой доминантной по глазу половине пары, составляющей макро-колонку стриарной коры. Таким же примером могут служить медиально-латеральная карта доминирования правого или левого уха и разные формы бинаурального взаимодействия, наблюдаемые вдоль равночастотных полос слуховой коры.

Расположение многих переменных на одной карте является существенным свойством организации в отношении вертикальных единиц и одной из ее важных характеристик в отношении корковой функции. Должен существовать ряд компромиссов между степенью подробности топографического представительства и числом картированных на нем переменных. Так, например, в соматосенсорной или зрительной коре специфичность, нужная для представительства места, может заметно ограничить число переменных, одновременно картированных на этих участках. В тех гомотипических областях новой коры, где топография гораздо менее точна или совсем отсутствует, в данной области может быть картировано большое число переменных с сохранением упорядоченных отношений между группами у их источника, группами внутри области и группами в конечных структурах. Иными словами, в данной области коры может картироваться несколько распределенных систем, что делает возможной интеграцию их активности (их функций) со свойствами этой области, определяемыми каким-либо другим входом в нее.

Корковая колонка — это сложная обрабатывающая и распределяющая единица, которая связывает ряд входов с несколькими выходами. Клетки, дающие начало разным выходным путям, очевидно, резко разграничены по корковым слоям. Хотя каналы внутри колонок, образующие эти связи, несомненно, должны перекрываться и взаимодействовать, но, по некоторым данным, характер нейронной активности может быть разным в разных каналах. Поджио

с сотрудниками приводят примеры такого явления в своей работе по зрительной коре у бодрствующих обезьян. Они нашли, что динамические свойства пространственно-частотной настройки, чувствительности к движению и тонкой и грубой стереоскопии выражены в различных выходных каналах по-разному. Весьма вероятно, что другие пути от входа к выходу могут быть очень короткими, даже моносинаптическими. Наличием таких «сквозных» путей подчеркивается распределительная функция корковой колонки, возможность быстрой передачи некоторых свойств входных сигналов на выходные элементы для дальнейшей обработки.

Важным свойством внутрикорковых механизмов обработки является то, что я назвал *торможением вокруг колонки*. Это мощный механизм функциональной изоляции активных колонок от их соседей, который приводит понятие о колончатой организации в соответствие с понятием о частично сдвинутом перекрывании. Это последнее представляет собой общий принцип, согласно которому стимул ограниченных размеров, сдвигаясь понемногу по рецепторному слою, приводит в действие ряд сдвинутых, но перекрывающихся популяций корковых элементов. Торможение вокруг колонки должно резко ограничивать латеральное распространение активности из групп колонок, наиболее сильно активированных таким локальным стимулом. Этот принцип несомненно сохраняет свое значение также и для других областей коры помимо сенсорных.

Функциональные свойства распределенных систем

Из классической анатомии хорошо известно, что многие крупные образования головного мозга объединены внешними путями в сложные системы, включая массивные сети с повторными входами. Три группы описанных выше недавно обнаруженных фактов пролили новый свет на системную организацию головного мозга. Первая из них состоит в том, что основные структуры головного мозга построены по принципу повторения одинаковых многоклеточных единиц. Эти модули представляют собой локальные нейронные цепи из сотен или тысяч клеток, объединенных сложной сетью интрамодульных связей.

Модули любого образования более или менее одинаковы, но в разных образованиях они могут резко различаться. Модульная единица новой коры — это описанная выше вертикально организованная группа клеток. Такие основные единицы представляют собой одиночные трансляционные цепи нейронов, мини-колонки, которые в некоторых областях собраны в более крупные единицы, величина и форма которых неодинаковы в разных местах. Но предполагается, что по своему качественному характеру функция обработки информации в новой коре одинакова в разных областях, хотя этот внутренний аппарат может быть изменен его предыдущей историей, особенно в критические периоды онтогенеза.

Вторым важным фактором, ведущим к изменению представлений о функции мозга, явилось накопление большого количества информации о внешних связях между крупными образованиями головного мозга. Теперь известно, что такие связи гораздо более многочисленны, избирательны и специфичны, чем думали раньше. Третьим важным фактором явилось открытие, что каждый модуль большой структуры включен не во все ее связи. Таким образом, вся группа модулей в совокупности разбита на подгруппы, из которых каждая соединена своей системой связей с такими же обособленными подгруппами в других структурах. Связанные между собой группы модулей нескольких структур мы называем распределенными системами. Ясно, что в головном мозгу гораздо больше распределенных систем, чем думали раньше (возможно, на несколько порядков больше). Таким образом, крупные структуры являются частями многих распределенных систем, придавая каждой из них свойство, определяемое связями, общими для всех модульных подгрупп структуры, и особым качеством их внутренней активности. Даже отдельный модуль такой структуры может быть членом нескольких (хотя и не многих) распределенных систем.

Таким образом, распределенные системы состоят из множества модульных элементов, связанных между собой в «эшелонированные» параллельные и последовательные объединения. Информация распространяется по такой системе по многим разным путям, и доминирование того или иного из них составляет динамическое и изменчивое

свойство системы. У такой системы много входов и выходов, и она имеет доступ к выходным системам головного мозга на многих уровнях. Распределенную систему характеризует избыточность потенциальных командных точек, и командная функция может в разное время локализоваться в разных точках системы, особенно в той ее части, которая обладает самой срочной и нужной информацией.

Важное свойство таких распределенных систем, особенно тех, которые расположены к центру от первичных сенсорных и моторных систем, состоит в том, что сложная функция, управляемая или выполняемая системой, не локализуется ни в одной из ее частей. Функция — это свойство динамической активности внутри системы: она заключена в системе как таковой. Частичные функции или отдельные проявления функции системы могут осуществляться локальными операциями в ограниченных частях такой системы. Этим может объясняться то обстоятельство, что локальные повреждения распределенной системы лишь редко уничтожают ее функцию полностью, они только нарушают ее до предела, определяемого размерами повреждения и критической ролью поврежденного участка в выполнении функции. Поразительная способность к восстановлению функции после частичных повреждений головного мозга рассматривается как свидетельство адаптивной способности таких распределенных систем решать поведенческие задачи, пусть медленно и с ошибками, при помощи сохранившихся частей нервного аппарата.

Наконец, распределенные системы являются по определению и по наблюдению одновременно системами повторного входа и звеньями, связующими входные и выходные каналы нервной системы. Это означает, что множество перерабатывающих информацию модулей в новой коре доступно нервной активности, как генерируемой внутри, так и вызываемой извне. Фазные циклы генерируемой внутри активности, захватывая сначала первичные сенсорные единицы, а затем последовательно более общие и абстрактные единицы гомотипической коры, должны способствовать постоянному обновлению создаваемого человеком перцептивного образа самого себя и себя в окружающем мире, а также приведению этого образа в соответствие с внешними событиями. Это внутреннее считывание

заложенной внутри информации и ее соответствие нервной копии внешнего континуума рассматривается как объективный механизм сознательного восприятия. Механизм этот доступен научному исследованию.

ЛИТЕРАТУРА

- Abeles M., Goldstein M. H.*, 1970. Functional architecture in cat primary auditory cortex: Columnar organization and organization according to depth, *J. Neurophysiol.*, **33**, 172—187.
- Anderssen P., Hagan P. J., Phillips C. G., Powell T. P. S.*, 1975. Mapping by microstimulation of overlapping projections from area 4 to motor units of the baboon's hand, *Proc. R. Soc. Lond.*, **B188**, 31—88.
- Armstrong-James M.*, 1975. The functional status and columnar organization of single cells responding to cutaneous stimulation in neonatal rat somatosensory cortex S-1, *J. Physiol.*, **246**, 501—538.
- Asanuma H.*, 1973. Cerebral cortical control of movement, *Physiologist*, **16**, 143—166.
- Asanuma H.*, 1975. Recent developments in the study of the columnar arrangement of neurons in the motor cortex, *Physiol. Rev.*, **55**, 143—156.
- Asanuma H., Rosen I.*, 1972a. Functional role of afferent input to the monkey motor cortex, *Brain Res.*, **40**, 3—5.
- Asanuma H., Rosen I.*, 1972b. Topographical organization of cortical efferent zones projecting to distal forelimb muscles in the monkey, *Exp. Brain Res.*, **14**, 243—256.
- Asanuma H., Rosen I.*, 1973. Spread of mono- and polysynaptic connections within cat's motor cortex, *Exp. Brain Res.*, **16**, 507—520.
- Barlow H. B., Blakemore C., Pettigrew J. D.*, 1967. The neural mechanisms of binocular depth discrimination, *J. Physiol.*, **193**, 327—342.
- Berrevoets C. E., Kuypers H. G. J. M.*, 1975. Pericruciate cortical neurons projecting to brain stem reticular formation, dorsal column nuclei and spinal cord in cat, *Neurosci. Letters*, **1**, 257—262.
- Bok S. T.*, 1959. *Histonomy of the Cerebral Cortex*, Princeton, Van Nostrand-Reinhold.
- Bonin V. von, Bailey P.*, 1947. *The Neocortex of Macaca Mulatta*, Urbana, University of Illinois Press.
- Brugge J. F., Merzenich M. M.*, 1973. Responses of neurons in auditory cortex of the macaque monkey to monaural and binaural stimulation, *J. Neurophysiol.*, **36**, 1138—1158.
- Carli G., LaMotte R. H., Mountcastle V. B.*, 1971 a. A comparison of sensory behavior and the activity of postcentral cortical neurons, observed simultaneously, elicited by oscillating mechanical stimuli delivered to the contralateral hand in monkeys, *Proc. 25th Int. Cong. Physiol.*
- Carli G., LaMotte R. H., Mountcastle V. B.*, 1971 b. A simultaneous study of somatic sensory behavior and the activity of somatic sensory cortical neurons, *Fed. Proc.*, **30**, 664.

- Carreras M., Andersson S. A.*, 1963. Functional properties of neurons of the anterior ectosylvian gyrus of the cat, *J. Neurophysiol.*, 26, 100—126.
- Celesia G. G.*, 1976. Organization of auditory cortical areas in man, *Brain*, 99, 403—414.
- Colonnier M.*, 1966. The structural design of the neocortex. In: *Brain and Conscious Experience*, J. C. Eccles, ed., New York, Springer-Verlag, pp. 1—23.
- Colonnier M.*, 1968. Synaptic patterns of different cell types and the different laminae of the cat visual cortex. An electron-microscope study, *Brain Res.*, 9, 268—287.
- Creutzfeldt O.*, 1976. The brain as a functional entity, *Prog. Brain Res.*, 45, 451—462.
- Doetsch G. S., Gardner E. B.*, 1972. Relationship between afferent input and motor output in sensorimotor cortex of the monkey, *Exp. Neurol.*, 35, 78—97.
- Dryer D. A., Loe P. R., Metz C. B., Whitsel B. L.*, 1975. Representation of head and face in postcentral gyrus of the macaque, *J. Neurophysiol.*, 38, 714—733.
- Duffy F. H., Burchfiel J. L.*, 1971. Somatosensory system: Organizational hierarchy from single units in monkey area 5, *Science*, 172, 273—275.
- Evarts E. V.*, 1964. Temporal patterns of discharge of pyramidal tract neurons during sleep and waking in the monkey, *J. Neurophysiol.*, 27, 152—171.
- Evarts E. V.*, 1974. Precentral and postcentral cortical activity in association with visually triggered movements, *J. Neurophysiol.*, 37, 373—384.
- Evarts E. V.*, 1975. The Third Stevenson Lecture. Changing concepts of central control of movement, *Can. J. Physiol. Pharmacol.*, 53, 191—201.
- Feldman M. L., Peters A.*, 1974. A study of barrels and pyramidal dendritic clusters in the cerebral cortex, *Brain Res.*, 77, 55—76.
- Fisken R. A., Garey L. J., Powell T. P. S.*, 1973. Patterns of degeneration after intrinsic lesions of the visual cortex (area 17) or the monkey, *Brain Res.*, 51, 208—213.
- Garey L. J.*, 1976. Synaptic organization of afferent fibres and intrinsic circuits in the neocortex. In: *Handbook of EEG Clin. Neurophysiol.*, Vol. 2, Pt. A, Sect. IV, A. Remond, ed., Amsterdam, Elsevier, pp. 57—85.
- Garey L. J., Powell T. P. S.*, 1971. An experimental study of the termination of the lateral geniculo-cortical pathways in the cat and the monkey, *Proc. R. Soc. Lond.*, B179, 41—63.
- Gatter K. C., Winfield D. A., Powell T. P. S.*, 1977. The neurons of the cortex of areas 4 and 17 in the cat and rat. In preparation.
- Gilbert C. D., Kelly J. P.*, 1975. The projections of cells in different layers of the cat's visual cortex, *J. Comp. Neurol.*, 163, 81—106.
- Glickstein M., Whitteridge D.*, 1976. Degeneration of layer III pyramidal cells in area 18 following destruction of callosal input, *Brain Res.*, 104, 148—151.
- Goldman P., Nauta W. J. H.*, 1976 a. Autoradiographic demonstration

- of cortico-cortical columns in the motor, frontal association and limbic cortex of the developing rhesus monkey, *Neurosci. Abstr.*, p. 136.
- Goldman P., Nauta W. J. H., 1976 b. An intricately patterned prefrontocaudate projection in the rhesus monkey, *J. Comp. Neurol.*, **171**, 369—385.
- Goldman P. S., Nauta W. J. H., 1977. Columnar distribution of cortico-cortical fibers in the frontal association, limbic and motor cortex of the developing rhesus monkey, *Brain Res.*, **122**, 393—413.
- Grant G., Landgren S., Silvenius H., 1975. Columnar distribution of U-fibers from the posterocruciate cerebral projection area of the cat's group I muscle afferents, *Exp. Brain Res.*, **24**, 57—74.
- Hodos W., 1970. Evolutionary interpretation of neural and behavioral studies of living vertebrates. In: *The Neurosciences: Second Study Program*, F. O. Schmitt, ed., New York, Rockefeller University Press.
- Hubel D. H., Wiesel T. N., 1968. Receptive fields and functional architecture of monkey striate cortex, *J. Physiol.*, **195**, 215—243.
- Hubel D. H., Wiesel T. N., 1970. Cells sensitive to binocular depth in area 18 of the macaque monkey cortex, *Nature (Lond.)*, **225**, 41—72.
- Hubel D. H., Wiesel T. N., 1972. Laminar and columnar distribution of geniculo-cortical fibers in the macaque monkey, *J. Comp. Neurol.*, **146**, 421—450.
- Hubel D. H., Wiesel T. N., 1974 a. Sequence, regularity and geometry of orientation columns in the monkey striate, *J. Comp. Neurol.*, **158**, 267—294.
- Hubel D. H., Wiesel T. N., 1974 b. Uniformity of monkey striate cortex: A parallel relationship between field size, scatter and magnification factor, *J. Comp. Neurol.*, **158**, 295—305.
- Hubel D. H., Wiesel T. N., 1977. Functional architecture of macaque monkey cortex, *Proc. R. Soc. Lond.*, **B198**, 1—59.
- Humphrey D. R., Rietz R. R., 1976. Cells of origin of corticorubral projections from the arm area of primate motor cortex and their synaptic actions in the red nucleus, *Brain Res.*, **110**, 162—169.
- Hyvärinen J., Poranen A., 1974. Function of the parietal associative area 7 as revealed from cellular discharges in alert monkeys, *Brain*, **97**, 673—692.
- Imig T. J., Adrian H. O., 1977. Binaural columns in the primary (AI) of cat auditory cortex, *Brain Res.*, **138**, 241—257.
- Jacobsen S., Trojanowski J. Q., 1977. Prefrontal granular cortex of the rhesus monkey. II. Interhemispheric cortical afferents, *Brain Res.*, **132**, 235—246.
- Jankowska E., Padel Y., Tanaka R., 1975 a. The mode of activation of pyramidal tract cells by intracortical stimuli, *J. Physiol.*, **249**, 617—636.
- Jankowska E., Padel Y., Tanaka R., 1975 b. Projections of pyramidal tract cells to alpha-motoneurons innervating hand-limb muscles in monkey, *J. Physiol.*, **249**, 636—667.
- Jerison H. J., 1973. *Evolution of the Brain and Intelligence*, New York, Academic Press.

- Jones E. G.*, 1975 a. Lamination and differential distribution of thalamic afferents within the sensory motor cortex of the squirrel monkey, *J. Comp. Neurol.*, **160**, 167—204.
- Jones E. G.*, 1975 b. Varieties and distribution of non-pyramidal cells in the somatic sensory cortex of the squirrel monkey, *J. Comp. Neurol.*, **160**, 205—267.
- Jones E. G.*, *Burton H.*, 1976. Areal differences in the laminar distribution of thalamic afferents in cortical fields of the insular, parietal and temporal regions of primates, *J. Comp. Neurol.*, **168**, 197—247.
- Jones E. G.*, *Burton H.*, *Porter R.*, 1975. Commissural and cortico-cortical "columns" in the somatic sensory cortex of primates, *Science*, **190**, 572—574.
- Jones E. G.*, *Coulter J. D.*, *Burton H.*, *Porter R.*, 1977. Cells of origin and terminar distribution of corticostriatal fibers arising in the sensory motor cortex of monkeys, *J. Comp. Neurol.*, **173**, 53—80.
- Jones E. G.*, *Powell T. P. S.*, 1970. An electron microscopic study of the laminar pattern and mode of termination of afferent fibre pathways in the somatic sensory cortex of the cat, *Phil. Trans. R. Soc. Lond.*, **B257**, 1—11.
- Jones E. G.*, *Wise S. P.*, 1977. Size, laminar and corumnar distribution of efferent cells in the sensory-motor cortex of primates, *J. Comp. Neurol.*, **175**, 391—438.
- Knight P. L.*, 1977. Representation of the cochlea within the anterior auditory field (AAF) of the cat, *Brain Res.*, **130**, 447—467.
- Kunzle H.*, 1976. Alternating afferent zones of high and low axon terminal density within the macaque motor cortex, *Brain Res.*, **106**, 365—370.
- Lashley K. S.*, 1949. Persistent problems in the evolution of mind, *Quart. Rev. Biol.*, **24**, 28—42.
- Lashley K. S.*, *Clark.*, 1946. The cytoarchitecture of the cerebral cortex of Ateles: A critical examination of cytoarchitectonic-studies, *J. Comp. Neurol.*, **85**, 223—305.
- Lenon R. N.*, *Porter R.*, 1976. Afferent input to movement-related pre-central neurones in conscious monkeys, *Proc. R. Soc. Lond.*, **B194**, 313—339.
- LeVay S.*, 1973. Synaptic patterns in the visual cortex of the cat and monkey. Electron microscopy of Golgi preparations, *J. Comp. Neurol.*, **150**, 53—86.
- Lorente de Nó R.*, 1938. Cerebral cortex: Architecture, intracortical connections, motor projections. In: *Physiology of the Nervous System*, J. F. Fulton, ed., New York, Oxford University Press, pp. 291—339.
- Lund J. S.*, 1973. Organization of neurons in the visual cortex area 17 of the monkey (*Macaca mulatta*), *J. Comp. Neurol.*, **147**, 455—496.
- Lund J. S.*, *Boothe R. G.*, 1975. Interlaminar connections and pyramidal neuron organization in the visual cortex, area 17, of the macaque monkey, *J. Comp. Neurol.*, **159**, 305—334.
- Lund J. S.*, *Lund R. D.*, *Hendrickson A. E.*, *Bunt A. H.*, *Fuchs A. F.*, 1975. The origin of efferent pathways from the primary visual

- cortex, area 17, of the macaque monkey as shown by retrograde transport of horseradish peroxidase, *J. Comp. Neurol.*, **164**, 287—304.
- Lynch J. C., Acuna C., Sakata H., Georgopoulos A., Mountcastle V. B.*, 1973 a. The parietal association area and immediate extrapersonal space, *Proc. Soc. Neurosci.*
- Lynch J. C., Sakata H., Georgopoulos A., Mountcastle V. B.*, 1973 b. Parietal association cortex neurons active during hand and eye tracking of objects in immediate extrapersonal space, *Physiologist*, **16**, 384.
- Lynch J. C., Mountcastle V. B., Talbot W. H., Yin T. C. T.*, 1977. Parietal lobe mechanisms of directed visual attention, *J. Neurophysiol.*, **40**, 362—389.
- Marin-Padilla M.*, 1969. Origin of the pericellular baskets of the pyramidal cells of the human motor cortex: A Golgi study, *Brain Res.*, **14**, 633—646.
- Marin-Padilla M.*, 1970. Prenatal and early postnatal ontogenesis of the human motor cortex: A Golgi study. II. The basket-pyramidal system, *Brain Res.*, **23**, 185—191.
- Meller K., Tetzlaff W.*, 1975. Neuronal migration during the early development of the cerebral cortex: A scanning electron microscopic study, *Cell Tissue Res.*, **163**, 313—325.
- Merzenich M. M., Brugge J. F.*, 1973. Representation of the cochlear partition on the superior temporal plane of the macaque monkey, *Brain Res.*, **50**, 275—296.
- Merzenich M. M., Knight P. L., Roth G. L.*, 1975. Representation of cochlea within primary auditory cortex in the cat, *J. Neurophysiol.*, **38**, 231—249.
- Molliver M. E., Grzanna R., Morison J. H., Coyle J. T.*, 1977. Immunohistochemical characterization of noradrenergic innervation in the rat neocortex: A regional and laminar analysis, *Neurosci. Abstr.*
- Moore R. Y., Bloom F. E.*, 1977. Central catecholamine neuron systems: Anatomy and physiology, *Annu. Rev. Neurosci.*
- Mountcastle V. B.*, 1957. Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex, *J. Neurophysiol.*, **20**, 408—434.
- Mountcastle V. B.*, 1975. The view from within: Pathways to the study of perception, *Johns Hopkins Med. J.*, **136**, 109—131.
- Mountcastle V. B.*, 1976. The world around us: Neural command functions for selective attention. The F. O. Schmitt Lecture for 1975, *Neurosci. Res. Program Bull.*, **14** (Suppl. 1).
- Mountcastle V. B.*, 1977. Brain mechanisms for directed attention. The Sherrington Memorial Lecture, *Proc. R. Soc. Med.*
- Mountcastle V. B., Lynch J. C., Georgopoulos A., Sakata H., Acuna A.*, 1975. Posterior parietal association cortex of the monkey: Command functions for operations within extrapersonal space, *J. Neurophysiol.*, **38**, 871—908.
- Mountcastle V. B., Powell T. P. S.*, 1959 a. Central nervous mechanisms subserving position sense and kinesthesia, *Bull. Johns Hopkins Hosp.*, **105**, 173—200.
- Mountcastle V. B., Powell T. P. S.*, 1959 b. Neural mechanisms subser-

- ving cutaneous sensibility, with special reference to the role of afferent inhibition in sensory perception and discrimination, *Bull. Johns Hopkins Hosp.*, **105**, 201—232.
- Mountcastle V. B., Talbot W. H., Sakata H., Hyvärinen J.*, 1969. Cortical neuronal mechanisms studied in unanesthetized monkeys. Neuronal periodicity and frequency discrimination, *J. Neurophysiol.*, **32**, 454—484.
- Nikara T., Ship P. O., Pettigrew J. C.*, 1968. Analysis of retinal correspondence by studying receptive fields of binocular single units in cat striate cortex, *Exp. Brain Res.*, **6**, 353—372.
- Parker D. E.*, 1965. Vertical organization in the auditory cortex of the cat, *J. Audit. Res.*, **2**, 99—124.
- Pasternak J. R., Woolsey T. A.*, 1975. The number, size and spatial distribution of neurons in lamina IV of the mouse SMI neocortex, *J. Comp. Neurol.*, **160**, 291—306.
- Paul R. L., Merzenich M., Goodman H.*, 1972. Representation of slowly and rapidly adapting cutaneous mechanoreceptors of the hand in Brodmann's areas 3 and 1 of *Macaca mulatta*, *Brain Res.*, **36**, 229—249.
- Pettigrew J. D., Nikara T., Bishop P. O.*, 1968. Binocular interaction on single units in cat striate cortex: Simultaneous stimulation by single moving slit with receptive fields in correspondence, *Exp. Brain Res.*, **6**, 391—410.
- Phillips C. C.*, 1969. Motor apparatus of the baboon's hand, *Proc. R. Soc. Lond.*, **B173**, 141—174.
- Poggio G. F., Baker F. H., Mansfield R. J. W., Sillito A., Grigg P.*, 1975. Spatial and chromatic properties of neurons subserving foveal and parafoveal vision in rhesus monkey, *Brain Res.*, **100**, 25—59.
- Poggio G. F., Doty R. W., Jr., Talbot W. H.*, 1977. Foveal striate cortex of the behaving monkey. Single neuron responses to square-wave gratings during fixation of gaze, *J. Neurophysiol.*, **40**, 1369—1391.
- Poggio G. F., Fisher B.*, 1977. Binocular interaction and depth sensitivity of striate and prestriate cortical neurons of the behaving rhesus monkey, *J. Neurophysiol.*, **40**, 1392—1405.
- Powell T. P. S., Mountcastle V. B.*, 1959. Some aspects of the functional organization of the cortex of the postcentral gyrus of the monkey: A correlation of findings obtained in a single unit analysis with cytoarchitecture, *Bull. Johns Hopkins Hosp.*, **105**, 133—162.
- Powell T. P. S., Mountcastle V. B.*, 1977. Unpublished observations of fetal monkey brains kindly supplied by D. Bodian.
- Radinsky L. B.*, 1967. Relative brain size: A new measure, *Science*, **155**, 836—837.
- Raichle M. E., Hartman B. K., Eichling J. O., Sharpe L. G.*, 1975. Central adrenergic regulation of cerebral blood flow and vascular permeability, *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, **72**, 3726—3730.
- Rakic P.*, 1971. Guidance of neurons migrating to the fetal monkey neocortex, *Brain Res.*, **33**, 471—476.
- Rakic P.*, 1972. Mode of cell migration to the superficial layers of fetal monkey neocortex, *J. Comp. Neurol.*, **145**, 61—84.
- Rakic P.*, 1974. Neurons in rhesus monkey visual cortex: Systematic

- relation between time of origin and eventual disposition, *Science*, 183, 425—427.
- Rakic P.*, 1975. Timing of major ontogenetic events in the visual cortex of the rhesus monkey. In: *Brain Mechanisms in Mental Retardation*, J. Buchwald and M. Brazier, eds., New York, Academic Press.
- Rakic P.*, 1977. Prenatal development of the visual system in rhesus monkey, *Philos. Trans. R. Soc. Lond.*, B278, 245—260.
- Rakic P.*, 1978. Neuronal migration and contact guidance in the primate telencephalon, *Postgrad. Med. J.* 54, Suppl. 1, 25—40.
- Rockel A. J., Hiorns R. W., Powell T. P. S.*, 1974. Numbers of neurons through full depth of neocortex, *Proc. Anat. Soc. Gr. Br. Ire.*, 118, 371.
- Rose J. E.*, 1949. The cellular structure of the auditory region of the cat, *J. Comp. Neurol.*, 91, 409—440.
- Rose J. E., Woolsey C. N.*, 1948 a. Structure and relations of limbic cortex and anterior thalamic nuclei in rabbit and cat, *J. Comp. Neurol.*, 89, 279—348.
- Rose J. E., Woolsey C. N.*, 1948 b. The orbitofrontal cortex and its connections with the mediodorsal nucleus in rabbit, sheep and cat, *Assoc. Res. Nerv. Ment. Dis.*, 27, 210—232.
- Rose J. E., Woolsey C. N.*, 1949. The relations of thalamic connections, cellular structure and evocable electrical activity in the auditory region of the cat, *J. Comp. Neurol.*, 91, 441—466.
- Sacher G. A.*, 1970. Allometric and factorial analysis of brain structure in insectivores and primates. In: *The Primate Brain*, C. R. Noback and W. Montagna, eds., New York, Appleton-Century-Crofts, pp. 245—287.
- Sakata H., Takaoka Y., Kawarasaki A., Shibutani H.*, 1973. Somatosensory properties of neurons in the superior parietal cortex (area 5) of the rhesus monkey, *Brain Res.*, 64, 85—102.
- Sshmechel D. E., Rakic R.*, 1973. Evolution of fetal radial glial cells in rhesus monkey telencephalon. A Golgi study, *Anat. Rec.*, 175, 436.
- Schmitt F. O., Dev P., Smith B. H.*, 1976. Electrotonic processing of information by brain cells, *Science*, 193, 114—120.
- Shanks M. F., Pearson R. C. A., Powell T. P. S.*, 1977. The intrinsic connections of the primary sensory cortex of the monkey, *Proc. R. Soc. Lond.* 200, 95—10.
- Shanks M. F., Rockel A. J., Powell T. P. S.*, 1975. The commissural fibre connections of the primary somatic sensory cortex, *Brain Res.*, 98, 166—171.
- Shoumura K.*, 1974. An attempt to relate the origin and distribution of commissural fibres to the presence of large and medium pyramids in layer III in the cat's visual cortex, *Brain Res.*, 67, 13—25.
- Shoumura K., Ando T., Kato K.*, 1975. Structural organization of "callosal" OBG in human corpus callosum agenesis, *Brain Res.*, 93, 241—152.
- Sidman R. L.*, 1970. Autoradiographic methods and principles for study of the nervous system with thymidine- H^3 . In: *Contemporary Research Techniques in Neuroanatomy*, O. E. Ebbesson and W. J. H. Nauta, eds., New York, Springer-Verlag.

- Sidman R. L., Rakic P.*, 1973. Neuronal migration, with special reference to developing human brain: A review, *Brain Res.*, 62, 1—35.
- Sloper J. J.*, 1973. An electron microscope study of the termination of afferent connections to the primate motor cortex, *J. Neurocytol.*, 2, 361—368.
- Sousa-Pinta A.*, 1973. The structure of the first auditory cortex (AI) in the cat. I. Light microscopic observations on its organization, *Arch. Ital. Biol.*, 111, 112—137.
- Stephan H.*, 1967. Quantitative Vergleiche zur phylogenetischen Entwicklung des Gehirns der Primaten mit Hilfe von Progressionsindizes, *Mitt. Max-Planck-Ges.*, 2, 63—86.
- Stephan H.*, 1969. Quantitative investigations on visual structures in primate brains. In: *Proc. 2nd Int. Cong. Primat. Vol. 3: Neurology, Physiology and Infectious Diseases*, H. O. Hofer, ed., Basel, Karger, pp. 34—42.
- Stephan H.*, 1972. Evolution of primate brains: A comparative anatomical investigation. In: *The Functional and Evolutionary Biology of Primates*, T. Tuttle, ed., Chicago, Aldine-Atherton, pp. 155—174.
- Stephan H., Andy O. J.*, 1964. Quantitative comparisons of brain structures from insectivores to primates, *Am. Zool.*, 4, 59—74.
- Stephan H., Andy O. J.*, 1969. Quantitative comparative neuroanatomy of primates: An attempt at a phylogenetic interpretation, *Ann. NY Acad. Sci.*, 167, 370—387.
- Stephan H., Bauchot R., Andy O. J.*, 1970. Data on size of the brain of various brain parts in insectivores and primates. In: *The Primate Brain*, C. R. Noback and W. Montagna, eds., New York, Appleton-Century-Crofts, pp. 289—297.
- Stephanis C., Jasper H.*, 1964. Recurrent collateral inhibition in pyramidal tract neurons, *J. Neurophysiol.*, 27, 855—877.
- Suga N.*, 1977. Amplitude spectrum representation in the Doppler-shifted CF processing area of the auditory cortex of the mustache bat, *Science*, 196, 64—67.
- Szentágothai J.*, 1973. Synaptology of the visual cortex. In: *Visual Centers of the Brain (Handbook of Sensory Physiology, Vol. VII/3)*, R. Jung, ed., Berlin—New York, Springer-Verlag.
- Szentágothai J.*, 1975. The "module-concept" in cerebral cortex architecture, *Brain Res.*, 95, 475—496.
- Szentágothai J.*, 1976. Basic circuitry of the neocortex, *Exp. Brain Res. (Suppl. 1)*, 282—287.
- Szentágothai J., Arbib M. A.*, 1974. Conceptual models of neural organization, *Neurosci. Res. Program Bull.*, 12, 307—510. [Имеется перевод: Сентаготай Я., Арбиб М., Концептуальные модели нервной системы. 1976, М., Мир.]
- Tömböl T.*, 1974. An electron microscopic study of the neurons of the visual cortex, *J. Neurocytol.*, 3, 525—531.
- Towe A. L.*, 1975. Notes on the hypothesis of columnar organization in somatosensory cortex, *Brain Behav. Evol.*, 11, 16—47.
- Tunturi A. R.*, 1952. A difference in the representation of auditory signals for the left and right ears in the iso-frequency contours of the right middle ectosylvian auditory cortex of the dog, *Am. J. Physiol.*, 168, 712—727.

- Tunturi A. R., Dudman J. A.*, 1958. Model of storage space in the MES auditory cortex, *Am. J. Physiol.*, **192**, 437—446.
- Washburn S. L., Harding R. S.*, 1970. Evolution of primate behavior. In: *The Neurosciences: Second Study Program*, F. O. Schmitt, ed., New York, Rockefeller University Press, pp. 39—47.
- Welker C.*, 1971. Microelectrode delineation of fine grain somatotopic organization of SMI cerebral neocortex in albino rat, *Brain Res.*, **26**, 259—275.
- Werner G., Whitsel B. L.*, 1968. Topology of the body representation in somatosensory SI of primates, *J. Neurophysiol.*, **31**, 856—869.
- Werner G., Whitsel B. L.*, 1973. The somatic sensory cortex: Functional organization. In: *The Somatosensory System (Handbook of Sensory Physiology, Vol. II)*, A. Iggo, ed., Berlin-New York, Springer-Verlag.
- Whitsel B. L., Dreyer D. A.*, 1976. Comparison of single unit data obtained from the different topographic subdivisions of the post-central gyrus of the macaque: Implications for the organization of somatosensory projection pathways, *Exp. Brain Res. (Suppl. 1)*, 415—420.
- Whitsel B. L., Dreyer D. A., Ropollo J. R.*, 1971. Determinants of the body representation in the postcentral gyrus of macaques, *J. Neurophysiol.*, **34**, 1018.
- Whitsel B. L., Petrucelli L. M., Werner G.*, 1969. Symmetry and connectivity in the map of the body surface in somatosensory area II of primates, *J. Neurophysiol.*, **32**, 170—183.
- Whitsel B. L., Ropollo J. R., Werner G.*, 1972. Cortical information processing of stimulus motion on primate skin, *J. Neurophysiol.*, **35**, 691—717.
- Winfield D. A., Powell T. P. S.*, 1976. The termination of thalamo-cortical fibres in the visual cortex of the cat, *J. Neurocytol.*, **5**, 269—281.
- Woolsey C. N.*, 1960. Organization of cortical auditory system. In: *Neural Mechanisms of the Auditory and Vestibular Systems*, G. L. Rasmussen and W. F. Windle, eds., Springfield, Ill Thomas.
- Woolsey T. A., Van Der Loos H.*, 1970. The structural organization of layer IV in the somatosensory region (SI) of mouse cerebral cortex. The description of a cortical field composed of discrete cytoarchitectural units, *Brain Res.*, **17**, 205—242.
- Woolsey T. A., Welker C., Schwartz R. H.*, 1975. Comparative anatomical studies of the SMI face cortex with special reference to the occurrence of "barrels" in layer IV. *J. Comp. Neurol.*, **164**, 79—94.
- Zeki S.*, 1974. The mosaic organization of the visual cortex in the monkey. In: *A Festschrift for Professor J. Z. Young*, R. Bellairs and E. G. Gray, eds., London, Oxford University Press, pp. 327—343.
- Zeki S. M.*, 1975. The functional organization of projections from striate to prestriate visual cortex in the rhesus monkey, *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol.*, **40**, 591—600.
- Zeki S. M.*, 1977. Colour coding in the superior temporal sulcus of rhesus monkey visual cortex, *Proc. F. Soc. Lond.*, **199**, 195—223.

СЕЛЕКЦИЯ ГРУПП И ФАЗНАЯ ПОВТОРНАЯ СИГНАЛИЗАЦИЯ; ТЕОРИЯ ВЫСШИХ ФУНКЦИЙ ГОЛОВНОГО МОЗГА

Дж. Эделмен (G. Edelman)

Введение

Поразительное разнообразие нервных систем у разных видов животных и их замечательная способность к адаптивной функции одновременно интригуют и смущают нейробиологов. Однако, несмотря на свою сложность, все нервные системы подчиняются одинаковым общим принципам на уровне морфологической характеристики нейронных структур и механизмов передачи сигналов. Раскрытие этих общих принципов и их применение к изучению простых нервных систем, а также подсистем в более сложном головном мозгу относятся к крупнейшим победам нейробиологии нашего века (Quarson, Melnechuk, Schmitt, 1967; Schmitt, 1970; Schmitt, Worden, 1974; Kuffler, Nicholls, 1977).

Но на функциональном уровне в основах и методологии все еще царит путаница. Во многих случаях функция подсистем определена лишь туманно. В самом деле, для высших функций мозга, выраженных в восприятии, осознании или сознании и в сложных познавательных актах, отношение между структурой и функцией нервной системы до недавнего времени (Eccles, 1966a) оставалось территорией, предоставленной преимущественно философским спекуляциям. В лучшем случае оно служило предметом психологического исследования в пределах различных произвольно ограниченных парадигм, как, например, классические или инструментальные условные рефлексy, генетическая эпистемология или лингвистический анализ (Herrnstein, Boring, 1965; Skinner, 1966; Piaget, 1950, 1954; Lenneberg, 1970). Эти, хотя и ценные, усилия не направлены прямо на решение самой сложной проблемы нейробиологии — определение структурного субстрата и клеточных механизмов высших функций мозга, особенно тех, которые лежат в основе сознания.

Успехи последнего времени, достигнутые в анализе восприятия, позволяют надеяться на улучшение положения в ближайшие десятилетия. Проложившие к этому путь работы Маунткасла (Mountcastle, 1957, 1967) по обработке соматосенсорной информации, работы Хьюбела и Визела (Hubel, Wiesel, 1974) по обработке зрительной информации и Сперри (Sperry, 1970a) по локализации функций мозга в больших полушариях явились главными достижениями, связывающими нейронную активность с выполнением сложных перцептивных и концептуальных задач.

Несмотря на эти успехи, нервные процессы высшего порядка, ведущие к мышлению, сознанию и подготовке будущих действий, не получили удовлетворительного описания в понятиях, которые точно учитывали бы детали строения мозга. И это не удивительно: сложность нейронных систем у млекопитающих и их поведенческий репертуар огромны, поэтому разработка детальной теории, объясняющей их функции, была бы преждевременной. Однако, быть может, своевременно задаться более общим вопросом относительно эволюции, развития и функции высших систем мозга, в особенности у человека. Работает ли мозг при выполнении своих познавательных функций высшего порядка по единому принципу? То есть можно ли, несмотря на многочисленные различия между подсистемами мозга и особенностями их связей, обнаружить общий механизм или принцип, лежащий в основе реализации его познавательных способностей? И если да, то на каком уровне действует этот механизм — на уровне клеток, молекул или нейронных цепей?

Я намереваюсь предложить здесь такой принцип, исходя из теоретических соображений и экспериментальных данных. Описав этот принцип и связав его с некоторыми имеющимися фактами, я рассмотрю его применение к пониманию высших состояний головного мозга, главным образом с акцентом на сознание. Основная мысль состоит в том, что головной мозг представляет собой *селективную* систему, которая перерабатывает сенсомоторную информацию посредством координированного во времени взаимодействия наборов, или ассортиментов функционально эквивалентных единиц, каждая из которых состоит из не-

большой группы нейронов. Согласно предлагаемой здесь модели, головной мозг перерабатывает сенсорные сигналы и свою собственную заложенную в память информацию на этой селективной основе фазным (циклическим) образом и способом повторного входа, которые создают условия для состояний сознания.

Построение теории, объясняющей высшие функции мозга, должно удовлетворять нескольким минимальным критериям.

1. Теория должна соответствовать нейроанатомическим, эмбриологическим и нейрофизиологическим данным.

2. Она должна учитывать дистрибутивные свойства памяти и обучения, ассоциативный вызов, а также временные свойства и временную «шкалу» вызова.

3. Она должна допускать обновление памяти для соответствия текущим входным сигналам.

4. Она должна отражать основные функции высших систем головного мозга как посредников между действием и опытом.

5. Она должна предусматривать необходимые, если не достаточные условия для состояния сознания.

Есть теории, которые удовлетворяют некоторым из этих критериев, но не всем. Кроме того, ни одна из существующих теорий не пытается сколько-нибудь последовательно связать эмбриональное развитие головного мозга с его высшими функциями у взрослого. Это явится одной из главных задач предлагаемой формулировки. В то же время теория будет изложена в понятиях как можно более общих. Хотя это обеднит модель нейроанатомически в том отношении, что детали нейронных цепей будут по большей части опущены, но будут приложены специальные усилия, чтобы избежать построения абстрактной модели, которая выдает функциональные свойства безотносительно к нервной системе.

Селекция и ее предпосылки

Чтобы понять идею селекции (отбора), полезно рассмотреть два крайних способа возможного функционирования головного мозга. При первом способе высшие мозговые центры связаны строго определенно (Brodal, 1975);

но они не могут функционировать, пока их нейронные сети не получают от надлежащим образом преобразованных и обработанных сенсорных входных сигналов инструкцию, в соответствии с которой они должны подвергнуться стабильным изменениям, таким же однозначным и определенным. Эта инструкция могла бы действовать на уровне молекул, синапсов, отдельных клеток (особенно клеточных мембран) или больших групп клеток. Способ инструкции обладает двумя характеристиками: 1) информационная структура внешнего сигнала первична и поэтому необходима для выработки соответственным образом кодированной мозговой структуры и для ее функции и 2) предшествующих или предсуществующих состояний мозговой структуры, уже способных к обработке такого сигнала, не имеется. Инструкция предполагает исключительное и определенное взаимодействие между мозговыми структурами и первым предъявлением сигнала; это означает, что только после входа сигнала формируется функционирующая уникальная мозговая структура, или цепь, которая «соответствует» сенсорной информации такого рода.

Такая инструктивная модель высших функций мозга наталкивается на ряд трудностей. Инструкция требует точного картирования соответствующей информации или на молекулярном уровне (например, в виде шаблонов), или на клеточном уровне (в форме однозначного стабильного кода). Для возникновения инструкции нужно, чтобы каждое сложное сенсорное событие приводило к закладыванию в память особой *точной* комплементарной структуры, которой перед этим не было в молекулах или клетках головного мозга. Новые сенсорные события, в которых участвуют некоторые элементы предыдущих событий, должны содержать компоненты предыдущих структур или же закладывать совершенно новые соответствующие структуры. В первом случае последовательно приобретаемый опыт потребует наличия механизма высшего порядка, чтобы отличать старые элементы от новых, а во втором случае будет велик риск истощения информационного потенциала системы.

В общем, информация, которая обрабатывается в головном мозгу, поступает в форме электрических или химических сигналов, возникающих в результате уже ранее

определившихся молекулярных процессов. На химической основе трудно понять, каким образом потенциалы действия или градуальные потенциалы, или же химические медиаторы могли бы непосредственно определять свойства стабильной структуры сложной кодированной информации в макромолекулах. Кроме того, группы клеток не так легко «заматрицировать» — различные генетические, эпигенетические и преходящие изменения, которые, как известно, имеют место, грозили бы нарушить стабильность любой уникальной цепи, созданной под влиянием внешней инструкции. Наконец, инструкционная теория функции мозга не создает основы для понимания таких кажущихся автономными проявлений активности высшего порядка, как сознательное восприятие и творческое программирование будущих событий. В некотором смысле такая теория отдает мозг «на милость» окружающего мира.

Альтернативой этой теории служит представление о том, что мозг является селективной системой; это представление выдвинуто рядом авторов, но подробно не разрабатывалось (Jerne, 1967; Edelman, 1975; Young, 1975). Хотя объяснить значение термина «селективная» легче после подробного рассмотрения тех требований, которые предъявляет эта система, пожалуй, полезно начать с ее предварительного определения. Принцип селективности предусматривает, что в результате онтогенеза и первых этапов развития головной мозг содержит клеточные конфигурации, которые способны каждая по-своему реагировать на внешние сигналы в силу своих генетически обусловленных структур или благодаря эпигенетическим изменениям, происшедшим независимо от характера внешних сигналов. Эти сигналы служат лишь для отбора (селекции) из числа предшествующих конфигураций клеток или клеточных групп, с тем чтобы создать надлежащую реакцию.

Такие селекционистические представления в разных формах существуют в эволюционной теории и в иммунологии (Edelman, 1974a) и разработаны более или менее подробно. Но задача, которую я поставил себе здесь, состоит не просто в том, чтобы провести сравнение или аналогии между этими системами, а в том, чтобы выяснить, нельзя ли использовать какую-либо конкретную форму

отбора («селекции») как основу для объяснения высших функций мозга. Тем не менее важно рассмотреть общие требования и последствия работы селективных систем, и в этой связи могут оказаться полезными отдельные сравнения с другими системами.

До рассмотрения этих требований нужно вкратце определить уровень, на котором действует отбор, а также объяснить, чем оправдана теоретическая необходимость привлечения селективных механизмов для объяснения функции мозга. В соответствии с этим выдвигаемые положения основаны на одной экспериментальной и одной теоретической предпосылках.

1. Основную единицу осуществления функции и селекции в высших отделах мозга составляет группа клеток (состоящая, возможно, из 50—10 000 нейронов), связанных самым различным образом, но не обязательно в соответствии с положениями классической нейронной доктрины (Bullock, 1959; Bodian, 1962). Причины, по которым эти положения подверглись изменениям, рассмотрены Шеффердом (Shepherd, 1972) на основании изучения обонятельной луковицы и сетчатки. Дополнительные данные в пользу того, что единицей селекции является группа клеток, содержатся в работах Маунткасла (Mountcastle, 1957, 1967) и Хьюбела и Визела (Hubel, Wiesel, 1974), показавших, что в сенсорных проекционных зонах существуют и функционируют колонки, или полосы, корковых клеток. Следующее (и пока что гипотетическое) положение, которое мы здесь выдвигаем, заключается в том, что в некоторых областях коры эти группы клеток не обязательно соединены между собой абсолютно фиксированным образом у всех животных и во всех зонах и что в локальных нейронных цепях (ЛНЦ) эти связи могут быть самыми разнообразными и как электрическими, так и химическими (Schmitt, Dev, Smith, 1976). Здесь можно провести полезное разграничение. *Внутренние связи* локализуются внутри группы нейронов, и способы взаимодействия внутри локальной цепи могут быть весьма различными, включая все способы несинаптического взаимодействия. *Внешние связи* включают все соединения, находящиеся вне нейронной группы, в особенности между группами. Мы предполагаем существенные различия между

группами главным образом на уровне внутренних связей. Хотя возможна вариабельность и внешних связей, ясно, что на этом уровне структура связей головного мозга очень специфична и высоко архитектурна.

2. Нервная система животных, способных выполнять сложные сенсомоторные акты, успешно приспосабливается к комплексам поступающей информации, с которыми она никогда раньше не встречалась в истории особи или вида. Эту предпосылку трудно доказать, однако ее, по-видимому, легче всего защитить в применении к человеку. Пожалуй, самым поразительным примером может служить способность некоторых людей решать весьма отвлеченные математические задачи, создавать новые символические построения, столь сложные, как симфония, или же поразительно эффективно анализировать подобные уникальные построения, увидев их впервые.

При объяснении этой поразительной способности трудности возникают в равной мере как перед инструктивными, так и перед селективными теориями. На первый взгляд кажется, что инструктивные теории позволяют обойти эти трудности, помещая последовательные матрицы на все более высокие уровни иерархической организации мозга; но от этого такие теории становятся только еще менее убедительными. С другой стороны, селективным теориям для объяснения такого совершенства обработки информации приходится постулировать наличие очень широкого набора ассортимента (*repertoire*) предсуществующих функциональных единиц, или нейронных групп. Возможен ли такой ассортимент? Для ответа на этот вопрос мы должны подробно рассмотреть природу и требования селективной теории функции головного мозга.

Требования к селекции групп; вырожденность

Как из эволюционной, так и из иммунологической теории ясно (Edelman, 1975), что перед лицом неизвестного будущего основным условием успешного приспособления является предсуществующее многообразие. В эволюции оно создается путем мутаций и изменения генов, а в иммунологических системах — образованием в организме ассортимента антител. Для нервной системы первичный

ассортимент можно представить себе как собрание разнообразных нейронных групп, различные функции которых предопределены еще в онтогенезе. Без дальнейших уточнений примем, что если нейронная группа отвечает характерной для нее выходной активностью более или менее специфично по отношению к входу, состоящему из определенной пространственно-временной конфигурации сигналов, то это значит, что такая группа и конфигурация сигнала «подходят», соответствуют («match») друг другу. Для дальнейшего уточнения понятия селекции из ассортимента таких нейронных групп необходимо рассмотреть общие требования к такому ассортименту, в особенности к его многообразию.

Первое требование состоит в том, чтобы этот ассортимент был достаточно богатым; иными словами, он должен содержать достаточное число разнообразных элементов, чтобы в случае широкого диапазона различных входных сигналов имела бы конечная вероятность наличия в ассортименте по меньшей мере одного соответствующего элемента для каждого сигнала. Далее, хотя бы у нескольких элементов набора соответствие входному сигналу должно быть достаточно специфичным, чтобы разные входные сигналы различались (т. е. «распознавались») с относительно малой ошибкой. В иммунной системе для этого существует набор разных антител численностью 10^6 , каждое со своим специфическим (или определяемым стерически) участком связывания антигена, а также некоторые пороговые механизмы, регулирующие иммунный ответ (Edelman, 1974b).

Каковы общие свойства такого широкого распознающего ассортимента, которые делают его способным и к распознаванию в широком диапазоне, и к специфичности в отношении отдельных сигналов? Во-первых, для любого произвольно выбранного большого числа разных входных сигналов набор должен иметь значительно больше компонентов (рис. 1). Определим «соответствие» как некий порог распознавания, который придает системе способность различать два тесно связанных события в определенных пределах ошибки. Если в ассортименте насчитывается N элементов и если вероятность соответствия между любым из этих элементов и любым сигналом — p , то

мы можем описать функцию распознавания как $r=f(p, N)$, которое служит мерой той эффективности, с какой система распознает определенный диапазон возможных входных сигналов. Можно описать несколько таких функций в зависимости от данной выбранной меры эффективности.

Теперь ясно, что если N мало, то тогда для большого числа разных входных сигналов r будет близко к нулю. Для N , превышающего некоторую величину, r растет, пока при некотором высоком значении N нельзя будет значительно повысить эффективность соответствия в пороговых условиях путем дальнейшего расширения ассортимента. Это говорит о том, что для центральной нервной системы N должно быть большим, но само по себе оно не помогает нам установить какие-либо количественные

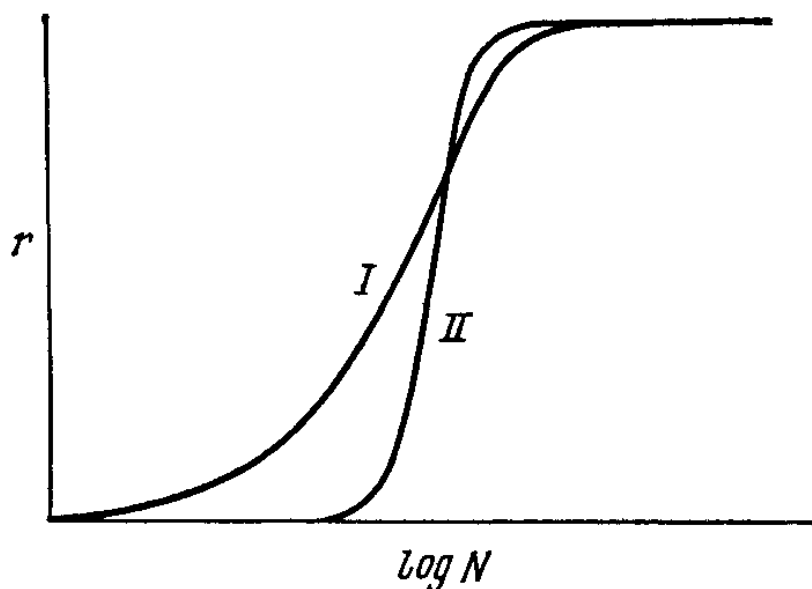


Рис. 1. Зависимость двух форм функции распознавания от числа (N) элементов в ассортименте, вычисленной в соответствии с простой моделью. В этой модели каждому элементу приписывается постоянная априорная вероятность p распознавания случайно выбранного сигнала. Здесь r_1 (I) представляет ожидаемую долю всех возможных сигналов, которая будет распознана ($r_1=1-(1-p)^N$), а r_2 (II) — вероятность того, что более чем доля f (в этом случае 63%) числа M возможных сигналов будет распознана. Форма кривой не зависит от выбранной величины M , если M велико

$$\left(r_2 = \sum_{j=fM}^M \binom{M}{j} r_1^j (1-r_1)^{M-j} \right).$$
 Подобным же образом, если p

меняется, то вся кривая сдвигается влево или вправо, отражая тем самым изменение специфичности распознавания, но форма кривых существенно не меняется. В более реалистичной модели разным элементам ассортимента были бы приданы разные значения p ; из-за этого возросла бы сложность вычисления, но характер зависимости r от N принципиально не изменился бы.

границы. Мы можем, однако, принять, что в каком-либо участке головного мозга человека набор из 10^6 разных клеточных групп, каждая из которых состоит из 50—10 000 клеток, не истощит имеющегося числа клеток.

Основное следствие этого анализа состоит в том, что для приведения сигнала или конфигурации сигналов в соответствие с данным ассортиментом селективная система должна быть вырожденной. Под *вырожденностью* я имею в виду, что вообще при данном пороге должно быть больше одного способа удовлетворительного распознавания данного входного сигнала. Для этого требуется множество нейронных групп разного строения, способных лучше или хуже выполнять одну и ту же функцию. Я отличаю вырожденность от *избыточности* — термина, который применяется здесь в более узком смысле и означает наличие повторяющихся единиц или групп одинакового строения.

Потребность в вырожденности, пожалуй, будет яснее всего, если снова предположить крайние случаи — один без всякой вырожденности и другой с полной вырожденностью (рис. 2). Рассмотрим ассортимент, в котором для любого произвольно выбранного сигнала имеется только одна клеточная группа, способная распознать этот сигнал. В этих условиях в системе, способной распознавать

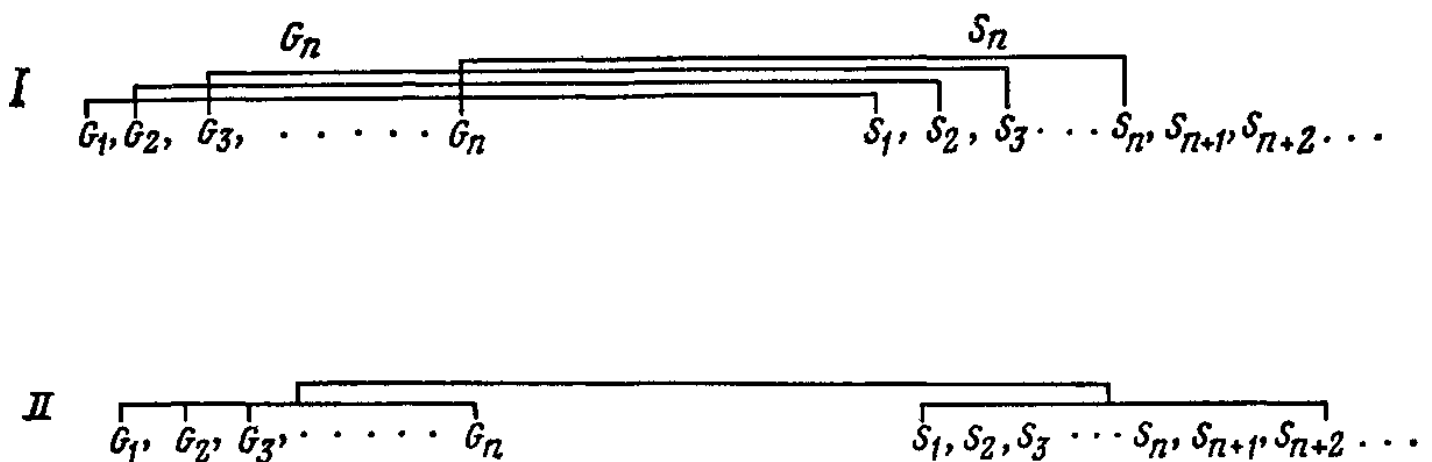


Рис. 2. Два крайних вида ассортимента: I — невырожденный (с уникальными элементами), II — полностью вырожденный. В первом случае расширение диапазона сигналов, подлежащих распознаванию (например, за пределы S_n), часто ведет к тому, что распознавания не происходит. Во втором случае утрачивается специфичность и разные сигналы часто не различаются, поскольку каждая группа G может ответить на все сигналы.

ранее не встречающиеся сигналы, диапазон окажется слишком узким, т. е. многие входы останутся нераспознанными. Если мы будем настаивать на том, чтобы такой ассортимент распознавал и различал с высокой частотой широкий диапазон разных ранее не встречавшихся сигналов, то тогда основное условие — чтобы сигнал не участвовал в возникновении ассортимента — должно быть нарушено. Теперь рассмотрим второй крайний случай, когда *каждый* элемент набора соответствует *любому* входному сигналу. В этом случае требование относительно диапазона будет удовлетворено, но сильно пострадает специфичность и, следовательно, способность различать две разные, но близкие структуры сигналов. Поэтому ассортимент по своему составу должен находиться между этими крайностями и содержать по нескольку (а, возможно, и помногу) разных клеточных групп, способных различать данный входной сигнал более или менее хорошо (т. е. достаточно выше требования к порогу распознавания).

Проведенный выше анализ показывает, что вырожденность является основным свойством, примиряющим специфичность распознавания с его диапазоном. Как мы увидим, вырожденность согласуется также с рядом свойств, наблюдаемых в центральной нервной системе человека и некоторых видов животных. Как видно на рис. 3, вырожденность отличается от узкой избыточности, но может включать избыточность как особый случай. Подобно из-

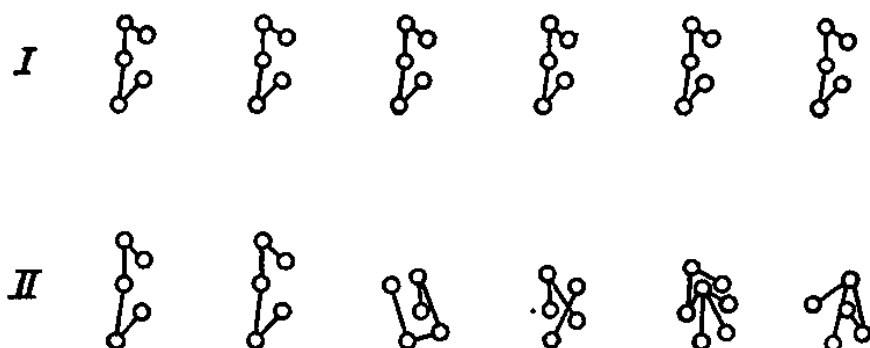


Рис. 3. Схемы, иллюстрирующие разницу между избыточностью (I) и вырожденностью (II). Структура вырожденных групп, выполняющих более или менее одинаковую функцию, может различаться во многих отношениях, и их элементы имеют только некоторые общие черты: вырожденные группы изофункциональны, но не изоморфны. Избыточность применяется здесь в узком смысле слова: избыточные группы как изофункциональны, так и изоморфны.

быточности, вырожденность может создавать надежность в системе, состоящей из ненадежных компонентов (von Neumann, 1956; Winograd, Cowan, 1963).

Помимо этих требований к свойствам ассортимента есть еще одно важное условие успешной деятельности системы избирательного распознавания: достаточно большая часть набора должна эффективно мобилизоваться разными входными сигналами. Как и при мобилизации сети в терминалах компьютера, нужные сигналы должны иметь возможность встретиться с соответствующими им элементами с достаточно высокой вероятностью и за достаточно короткий срок. Кроме того, ответы таких элементов должны быть доступны элементам высшего порядка для последующих операций распознавания. Очевидно, это условие должны выполнять в ЦНС различные связи внутри клеточных групп и между ними. Нет недостатка в таких связях, идущих по трактам или по локальным цепям, и эффективность передачи сигнала, а также высокое отношение сигнал/шум делают возможной мобилизацию большого числа групп за короткое время (от миллисекунд до секунд). Кроме того, важно указать, что общий диапазон афферентных входных сигналов не представляет собой случайной выборки из всех возможных сигналов внешнего мира. На ранних уровнях обработки данный входной сигнал не обязательно должен мобилизовать все нейронные группы. Взаимодействие сенсорных преобразователей с внешним миром и последующая переработка их сигналов сами по себе высоко избирательны и тем самым повышают эффективность мобилизации. Мы приходим к заключению, что в ЦНС требования мобилизации и встречи выполняются гораздо эффективнее, чем в иммунной системе, в которой встречи осуществляются посредством диффузии, потоков и движения клетки.

Наряду с необходимостью большого вырожденного ассортимента и высокой вероятности встречи селективная система должна удовлетворять третьему, очень важному требованию. Оно заключается в необходимости *усиления* акта избирательного распознавания, чтобы он мог храниться, считываться и легче распознаваться при его последующем повторном появлении на входе. В отсутствие усиления в лучшем случае соответствие после встречи бу-

дет лишь кратковременным, и мало вероятно, что при будущих повторениях сигнала та же самая группа клеток будет ему соответствовать, а в худшем случае, при конкуренции с другими сигналами, соответствие будет полностью утрачено. В иммунной системе усиление достигается созревaniem, делением клеток и усиленным синтезом антител потомками отобранных клеток. В итоге в 10^5 — 10^6 раз возрастет продукция исходно отобранного вида антител и благодаря клеточному делению увеличится частота, с какой встречаются в наборе клетки, образующие антитела данного типа. В организме взрослого животного нервные клетки не делятся, и можно предположить, что усиление достигается синаптическими изменениями, которые ведут к облегчению возбуждения или к торможению определенных проводящих путей. Для настоящей цели не важно, достигается ли это образованием новых синаптических контактов или стойкими изменениями уже существующих (например, изменениями мембраны на дендритных шипиках или химическими преобразованиями, которые меняют пороги уже существующих синаптических связей).

В соответствии с требованиями усиления одно из главных допущений предлагаемой теории состоит в том, что после начальной селекции для определенных групп клеток становится выше, чем для других групп, вероятность того, что они снова будут выбраны сигналом такой же или сходной структуры. Вероятность эта может возрасти благодаря синаптическому облегчению или торможению путей в пределах группы или между группами. Такое изменение вероятности либо ведет к повышению вероятности последующего отбора (селекции) некоторых клеточных групп или же к снижению вероятности реакции других групп. Иными словами, селекция может быть или положительной, или отрицательной. Однако важно отметить, что после отбора групп в тот или иной вырожденный первичный ассортимент достаточной численности еще останутся другие, неотобранные группы с подобными же специфичностями. И в общем, иными будут вероятности того, что эти группы будут встречены и отбраны при повторении какого-нибудь стимула, который ранее изменил вероятности ответов других клеточных групп.

Вырожденная селекция групп в головном мозгу

На этом фоне мы теперь можем подробнее охарактеризовать систему вырожденной селекции групп, которая, как мы полагаем, развилась для осуществления высших функций мозга. Прежде всего надо сказать, что мы ограничим наше обсуждение областями коры, таламусом и лимбической системой; функции других частей нервной оси можно будет рассмотреть впоследствии.

Первый важный вопрос состоит в следующем: что распознает ЦНС? То есть, каков элементарный субстрат высших функций мозга? Мы примем здесь, что выше того уровня, где внешний сигнал взаимодействует с сенсорными рецепторами, которые могут действовать линейным или нелинейным образом (Mountcastle, 1957, 1967), субстрат для распознавания состоит из пространственно-временных последовательностей спайков и конфигураций градуальных потенциалов (и сопутствующих им химических превращений), происходящих в *группах нейронов*. Под *распознаванием* я понимаю избирательную и характерную дискриминативную реакцию одной или нескольких групп нейронов на такие конфигурации, вызываемые или наличные в других группах, к которым они имеют доступ. Реакция таких распознающих групп выражается в изменении характера их последующей активности и в стабильных или метастабильных синаптических изменениях. Теоретическое описание возможных внутренних свойств нейронных групп, на которых могло бы основываться распознавание между группами, дают Уилсон и Коуэн (Wilson, Cowan, 1973). Важно подчеркнуть, что сделанные допущения не исключают распознавания состояния отдельного нейрона в иерархии. Но в общем предполагается, что сигналы, распознаваемые клеточными группами, генерируются другими группами. Некоторое подтверждение этого положения дают работы Хьюбела и Визела (Hubel, Wiesel, 1974) по обнаружению признаков в стриарной коре и связанных с ней областях.

Хотя о существовании клеточных групп в других областях имеются лишь скудные данные, может быть, на фоне ранее проведенного анализа (Bullock, 1961) для большей ясности полезно шире рассмотреть понятия кле-

точной группы, ассортимента и распознавания. Группой клеток называется набор смежных нейронов, внутренние связи в котором определены событиями, происходившими в онтогенезе и во время развития. Связи внутри группы не случайные, а определенные. Каждая такая группа может обладать дивергирующими или конвергирующими внешними связями, идущими к другим таким группам и от них; эти связи тоже нейроанатомически определены и не случайны. Согласно такому представлению, хотя одиночный нейрон редко может служить «группой», случайно составленные сети исключены (Bullock, 1961). В соответствии с проводимыми Баллоком (там же) различиями группа могла бы составлять метастабильную петлю обратной связи с множественными входами, состоящую из сети взаимодействующих нейронов с определенными свойствами. Но мы предполагаем наличие у групп нескольких дополнительных свойств, которые не предусматривались прежними теоретиками (Bullock, 1961; Grüsser, Grüsser-Cornehls, 1976).

Одно из самых важных таких свойств заключается в том, что группы образуют наборы, т. е. совокупности клеток с разными внутренними, но сходными наружными связями. Такие наборы становятся специализированными в процессе онтогенеза и являются вырожденными в отношении распознавания. Каждая группа в наборе может действовать как единица распознавания и выполнять одну или несколько функций: кодирование, декодирование, идентификацию одной из линий ее внешних связей, распределение сигналов во времени, определение их силы или скорости их развития или продолжительности — все это могут быть свойства сигналов, приходящих от других клеточных групп. Разумеется, в большинстве отдельных случаев точный нейронный код в настоящее время неизвестен.

Если внешние связи группы дивергируют и ведут ко многим другим группам, то выходная активность группы может мобилизовать другие группы более или менее эффективно в зависимости от многих разнообразных факторов, таких, как структура сигнала, сила сигнала и локальное торможение. Как в случае суда присяжных, эти группы могут ответить или не ответить характерным об-

разом на входную активность первой группы. Если внешние связи конвергируют на группе, то возможно множество разных реакций, в том числе облегчение, временные различия или различные структуры реакций, причем все они зависят от расположения и свойств внешних связей. Таким образом, в группе могут быть разные ворота для входного притока, и приток к разным комбинациям этих ворот может влиять или не влиять на реакцию группы. Благодаря структуре своих внутренних и внешних связей, нейроны группы обладают многообразными способами взаимодействия с внешними сигналами. Но отдельная группа не способна давать множество разных реакций, напротив, она располагает ограниченным набором характерных пространственно-временных форм импульсных реакций, а также характерным для нее набором связей с другими группами.

Среди различных видов изменчивости, представляемых таким набором связей, самой важной для обеспечения функций высшего порядка является возможность пластических изменений внутренних связей в синапсах — коммитирование («commitment»), что ведет к стабилизации определенной формы выхода. Об этом подробнее будет сказано ниже. А здесь для нас главное то, что изменения такого рода, происходящие главным образом на внутренних синапсах, должны давать преимущество одним внутренним связям над другими.

Теперь мы можем рассмотреть иерархию реакций, которая на своих поздних стадиях нелинейна из-за наличия петель обратных и прямых связей с присущими им изменениями временной последовательности и времени реакции. Пренебрежем ненадолго этой нелинейностью и рассмотрим иерархию

$$S \rightarrow R \rightarrow (R \text{ для } R)_n, \quad n = 1, 2, 3, \dots,$$

где S — это преобразованный сенсорный входной приток из окружающей среды (как только один пример входа), R — группы клеток коры, которые могут действовать как «распознаватели» этого входа (например, группы сложных нейронов в стриарной коре), а $(R \text{ для } R)$ означает группы нейронов в ассоциативной, или височной, или лобной, или префронтальной коре, которые действуют как

«распознаватели для распознавателей». Согласно этой иерархии, сигналы от нейронных групп R (например, колонки) могут быть распознаны группами в $(R \text{ для } R)$. Но следует подчеркнуть, что на этом высшем уровне распознавания группы нейронов — кандидаты в $(R \text{ для } R)$ — образуют лишь вырожденную подгруппу всех клеточных групп $(R \text{ для } R)$ (рис. 4, А). Иными словами, $(R \text{ для } R)$

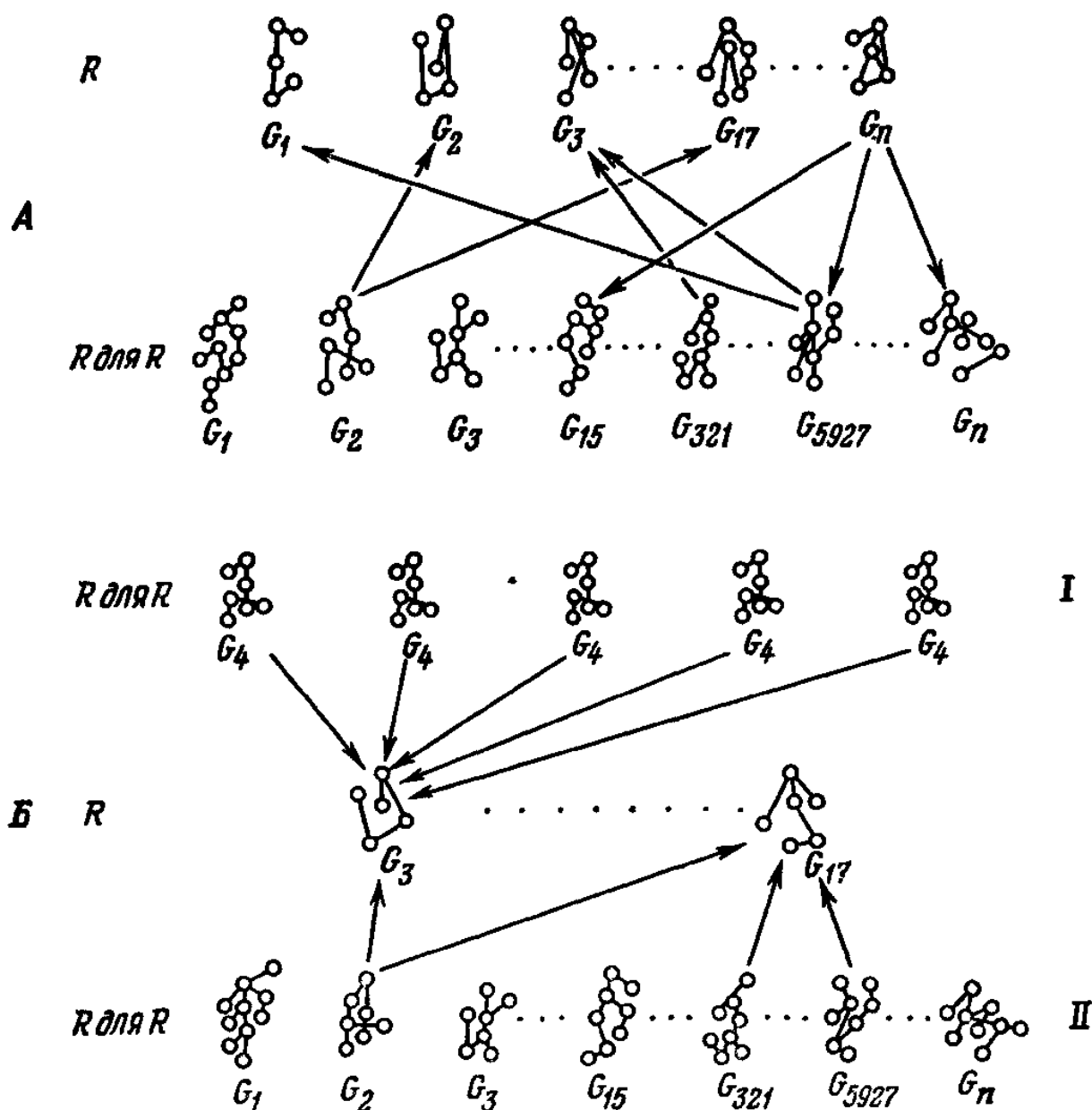


Рис. 4. Взаимодействие вырожденных групп в двух ассортиментах R и $(R \text{ для } R)$. Стрелки, соединяющие группы, означают распознавание, но не обязательно предполагают передачу информации только в одном направлении. А. Вырожденность; специально показаны двусторонние отношения по принципу связи одной группы с несколькими. Б. Различие между избыточностью (I) и вырожденностью (II) в $(R \text{ для } R)$. Увеличение числа избыточных элементов может лишь повысить эффективность; так, из-за своего строения и функции G_4 — полностью избыточная группа ассортимента $(R \text{ для } R)$ — никогда не сможет распознать G_{17} в R .

содержит не одну, а несколько групп, которые способны распознать определенную группу в R ; эта реакция основана на возможности дивергенции и на множественном вырожденном представительстве, которые вместе обеспечивают адекватное распознавание групп R в ассортименте (R для R). Заметим также, что стрелки на этой схеме означают необязательно поток информации в одном направлении, а всего лишь исходную последовательность событий распознавания. Действительно, схему не следует рассматривать как строго или исключительно иерархическую. Совершенно очевидно, что так же важна параллельная организация, поскольку она делает возможным выход на действие (двигательную реакцию, нейрогуморальную реакцию) с любого уровня. Схема предполагает также, что общие свойства входа могут быть распознаны на раннем этапе в последовательности $S \rightarrow R \rightarrow (R \text{ для } R)$.

Здесь мы можем подвести итог, сказав в несколько общей форме, что выше уровня сенсорного преобразования и сенсорной обработки ЦНС распознает *собственные операции* избирательно, нелинейно, вырожденно. Полезно задать вопрос, может ли такое вырожденное распознавание успешно осуществляться изоморфными, или избыточными (в строгом смысле слова), группами клеток в (R для R). При условии что пороговое распознавание не требует абсолютной специфичности, а лишь различия между классами сходных структур сигналов, ответ на этот вопрос по причинам, приведенным в предыдущем разделе, будет отрицательным (рис. 4, Б). Напротив, требуется значительное число разных, но изофункциональных групп клеток, каждая из которых может реагировать на данный класс структур в R . Это означает, что одна и та же структура сигнала может быть распознана несколькими способами и что при последовательных предъявлениях одной и той же структуры реагировать будут разные комбинации клеточных групп (R для R). Более того, нет нужды принимать а priori, что такие группы обязательно состоят из одинакового числа или одинаковых типов нейронов.

Такую картину нейронных групп, отобранных из вырожденного ассортимента, надо отличать от фиксированной структуры заранее запрограммированной реакции,

которая может возникнуть в отдельном ганглии, а также от простой избыточности нейронов в таких субсистемах, как ганглии или ядерные клеточные массы головного мозга. Хотя такие организации в головном мозгу несомненно имеются, они не могут генерировать такого рода реакции, какие формируются вырожденным ассортиментом.

До сих пор я лишь мельком касался различий между начальным устойчивым состоянием и последующими реактивными состояниями подгрупп клеточных групп в таком наборе. Согласно постулированной теории, описанный ассортимент можно считать *первичным ассортиментом*, возникшим в процессе онтогенеза и раннего развития как следствие дифференцировки, которая привела к образованию синаптических связей — как локальных, так и в длинных проводящих путях. Однако, как уже указывалось, если только в этом наборе не возникла какая-либо форма стабильного усиления (или торможения) реакций клеточных групп этого набора, изменение его свойств под воздействием входных сигналов будет невозможно. Дело ограничится обратимой флуктуацией его избирательной реакции с различными интервалами расслабления. Здесь мы должны предположить, что селекция некоторых подгрупп изменяет вероятность того, что эти подгруппы снова будут выбраны при повторном предъявлении стимула подобной структуры. Как было сказано выше, предполагается, что это происходит вследствие синаптических изменений некоторых или всех клеток группы, из-за чего внутренняя или внешняя нейронная сеть функционально меняется. Следует ожидать, что это происходит главным образом во внутренней сети группы при сопутствующем изменении, например, ее передаточных функций. Вероятность селекции может понизиться (торможение) или возрасти (возбуждение, облегчение). В обоих случаях достаточно частое повторение входного сигнала за определенное время, по предположению, изменяет вероятность отбора в будущем некоторых ранее выбранных подгрупп предпочтительно перед их соседями — процесса, создающего *вторичный ассортимент*. Таким образом, вторичный ассортимент — это совокупность разных групп нейронов высшего порядка, у которых внутренняя или внешняя синаптическая функция изменена отбором (се-

лекцией) и коммитированием в процессе активности. Кроме того, повторение входных сигналов необязательно ограничивается внешними стимулами — оно может относиться к повторным входам, идущим от самого мозга.

Можно представить себе нелинейную реакцию, построенную по принципу связи многих элементов с одним, зависимую от времени и вырожденную (рис. 5); здесь верхними индексами обозначены последовательные структурированные состояния, а нижними индексами — разные клеточные группы в наборе. Повышенная вероятность положительной или отрицательной селекции представлена на рисунке жирной стрелкой.

Изменение этой вероятности может быть связано с порогом распознавания. Благодаря тому что группы клеток с большей частотой повторения реакций лучше «подходят», соответствуют, входным сигналам, они стабилизируются более эффективно. Это может происходить во внутренних элементах, но скорее всего посредством избавления от торможения. В то же время тормозный сиг-

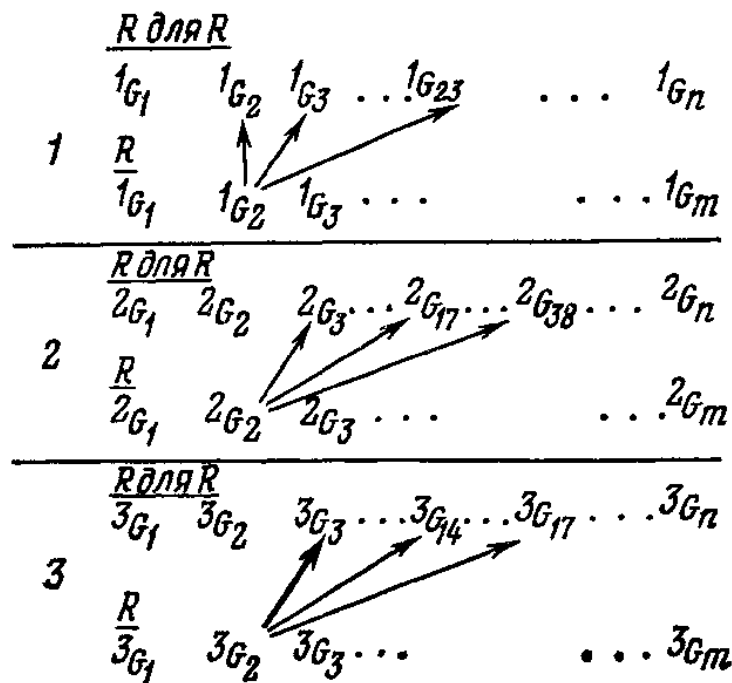


Рис. 5. Варьирование вырожденного распознавания во времени в зависимости от мобилизации и диапазонов ассортимента. Комбинирование или стабильное синаптическое изменение клеток в группах (R для R) (обозначено жирной стрелкой) происходит после повторения распознавания в различных временных состояниях (1—3). Коммитирование отражается в повышении вероятности последующего ответа определенных групп в R . Верхними индексами обозначены последовательные состояния во времени.

нал, который подавил активность некоторых распознающих клеточных групп, слабее отвечающих на первоначальный вход, должен эффективно обострить специфичность суммарного ответа, а также усилить его стабилизацию. Таким образом, селекция клеточных групп может происходить путем фильтрации — сначала путем стимуляции групп, которые реагируют более или менее хорошо, а затем путем торможения (или конкурентного исключения) выбранных групп с недостаточной реакцией относительно некоторого порога (рис. 6).

Теперь мы можем заняться вопросом, касающимся общих свойств такой системы, и затем рассмотреть данные в пользу существования клеточных групп — кандидатов на обладание такими свойствами. Очевидно, что изменения вероятностей селекции представляют собой феномен памяти; на рис. 6 не выделен ассоциативный характер этой памяти (Languet-Higgins, Willshaw, Berneman, 1970), проистекающий из свойств вырожденной селекции.

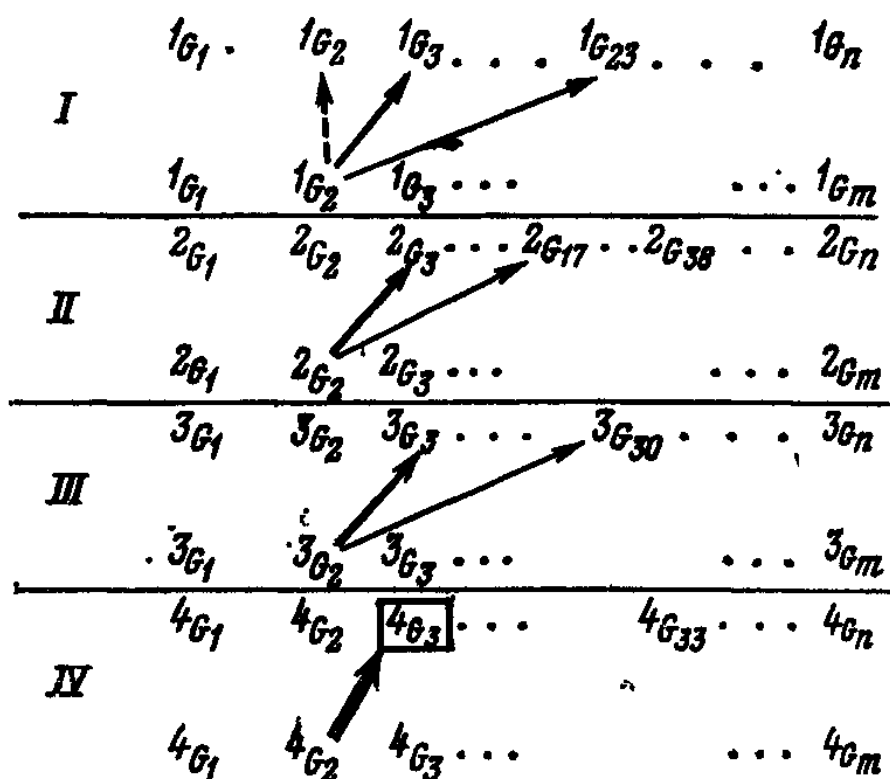


Рис. 6. Фиксация ответов в вырожденной сети посредством комбинации дискриминативного торможения и коммитирования, повышающей вероятность ответа и приводящей к вхождению группы G_3 ассортимента (R для R) во вторичный ассортимент, что отмечено рамкой. Пунктирная стрелка — плохое распознавание; сплошная стрелка — хорошее распознавание; жирная стрелка — очень хорошее распознавание; двойная линия — коммитирование.

Ниже мы обсудим это подробно в связи с условиями, которые требуются для сознания. Здесь же краткое рассмотрение ассоциативной памяти в вырожденных системах позволит подготовить почву для такого обсуждения.

Ассоциация предполагает такую программу, при которой предъявление разных признаков объекта на входе

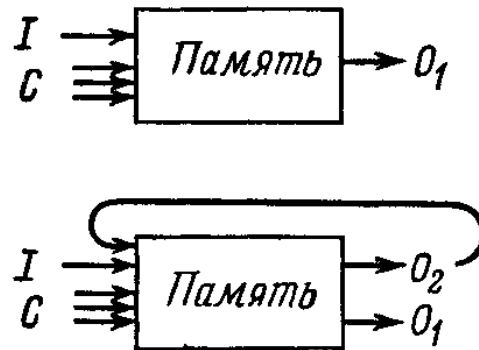


Рис. 7. Схема ассоциативной памяти, в которой входные (input, I) сигналы (например, сигналы от группы клеток) в контексте (context, C) (представляющем фон, торможение и др.) вызывают соответствующие выходные (output, O) сигналы. Такие выходные сигналы, как O_2 , могут повторно поступать в такую систему.

приводит к образованию связи между этими признаками на выходе (рис. 7). Вся группа программ, находящаяся на хранении, может образовать ассоциативную память при наличии средств обращения к ней и считывания. В идеале предъявление на входе в надлежащем контексте любой совокупности находящихся на хранении элементов должно привести к вызову части или всей этой совокупности. При определенных условиях элементы не из этой совокупности также должны быть способны произвести вызов. Весьма вероятно, что в головном мозгу к содержанию хранения такого типа имеется адрес, и обращение происходит одновременно и параллельно.

Вырожденная совокупность клеточных групп обладает рядом черт, которые могут привести к ассоциации и породить память с такими свойствами. Некоторые группы нейронов могут распознавать данный сигнал только более или менее удовлетворительно. Кроме того, некоторые из этих групп могут распознать какой-либо другой сигнал лучше, чем тот, на какой они отвечали при определенном событии. Отсюда возникает возможность того, что два разных события вызовут реакции одной и той же группы, а

также одновременные реакции совершенно различных групп (рис. 8). Кроме того, если вероятность реакции всех этих групп изменится вследствие многократных предъявлений, то повысится вероятность их совместного

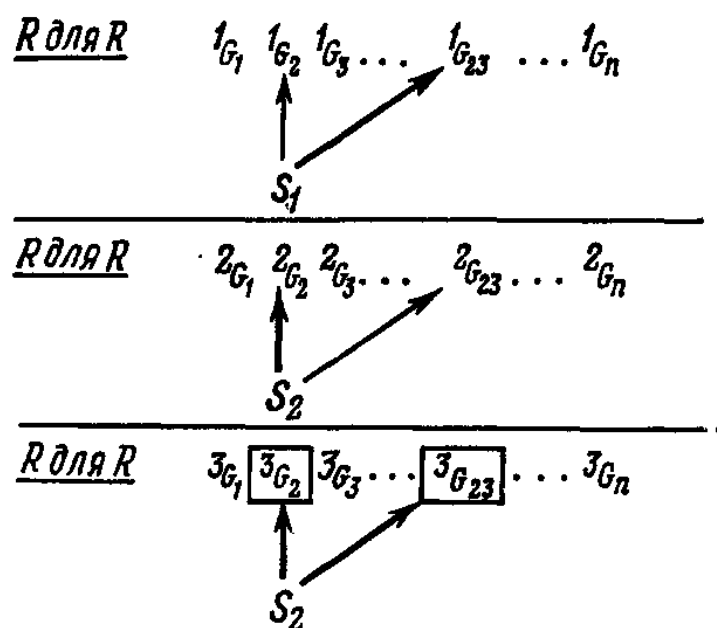


Рис. 8. Ассоциация, образуемая вырожденным распознаванием и коммитированием для двух независимых сигналов S_1 и S_2 . Толстые и тонкие стрелки обозначают степень распознавания. Группы в рамках соответствуют коммитированию с переходом во вторичный ассортимент.

возбуждения при будущих предъявлениях любого из этих сигналов. Поскольку эти группы могут иметь разные нейроанатомические связи, ассоциация с другими группами, отвечающими на дополнительные сигналы, еще сильнее укрепитя.

Предъявление вырожденному набору клеточных групп двух сходных, но не идентичных сигналов может стимулировать какую-либо общую часть групп этой совокупности, а также разные части, специфичные для каждого сигнала (рис. 9). Если общая часть связана с другими нейронными группами, возможна ассоциация реакций этих групп с реакцией общей части. Кроме того, последовательное предъявление двух связанных друг с другом сигналов может вызвать те же ответы, активируя эту часть, так что группы (R для R), считывая любую из этих частей, станут таким образом ассоциированными.

Существует дополнительная возможность того, что распознавание структуры клеточной группы потребует

только части внутренне связанных между собой нейронов распознающей группы, оставляя вторую ее часть свободной для других распознаваний. Это особый случай, близкий к распознаванию двумя пространственно различными группами. Но благодаря локальным связям он создает

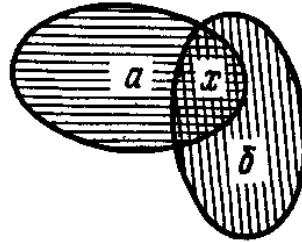


Рис. 9. Считывание с ассоциацией разных совокупностей групп, вызываемое двумя структурно сходными сигналами a и b . Совокупности групп клеток, распознающих сигналы, обозначены a и b . Общая подгруппа реагирующих групп обозначена x . Ответы разных групп (R для R), считывающих эти сигналы, могут дать ассоциативную реакцию.

дальнейшие возможности для определенных видов ассоциации путем рекомбинации свойств внутри группы.

Рассматривая ассоциацию, мы должны также учитывать степень иерархического «вложения» (nesting), возможного при селективных распознаваниях в ассоциативных системах такого рода. Под *вложением* я имею в виду число последовательных распознаваний на разных уровнях организации, таких, как R и (R для R). Хотя вложенное распознавание может иметь место, схема не имеет обязательного или необходимого иерархического ограничения. Подгруппа (R для R) может избирательно «распознавать» другую подгруппу (R для R); распознавание не ограничено клеточными группами другого уровня, такими, как R . Это создает возможность считывания состояний клеточных групп, вероятность реакции которых стабильно изменена при предыдущих селекциях клеточными группами, которые не были так изменены. Ввиду вырожденно-го характера ассортимента это означает также, что данная структура может «храниться» в реакции нескольких или, возможно, многих изофункциональных, не обязательно изоморфных групп. Этим создается широкая возможность для ассоциативных взаимодействий групп (R для R) в рефлексивном распознавании. В то же время следует под-

черкнуть, что некоторые нейронные группы должны всегда оставаться в первичном ассортименте. Действительно, могут оказаться нейроны, неспособные к коммитированию, и тогда группы, из которых они состоят, не оказываются фиксированными для данной формы ответа.

Еще одна важная общая черта системы вырожденной селекции групп состоит в ее *дистрибутивном характере*. Мало вероятно, что данное стабильное выбранное состояние или реакция на входной сигнал представлены только в одной группе клеток в одном месте. Действительно, вне специальных нейроанатомических ограничений нет необходимости в том, чтобы выбранные изофункциональные группы были смежными. Это согласуется с наблюдениями Лешли (Lashley, 1950), согласно которым перерезка и удаление областей коры не нарушают приобретенного поведения, однако это не значит, что его представление об эквипотенциальности правильно. В самом деле, можно думать, что в некоторых случаях специальная способность распознавания присуща лишь некоторым более крупным *областям* головного мозга в результате эволюционного отбора и требований эффективной коммуникации между нейронами. Это должно находить отражение в соответствии, которое обнаруживается между функциональной адаптацией и плотностью периферической иннервации, с одной стороны, и размерами и изоэцренностью центрального представительства этой периферии — с другой. Эта установленная картина распределенных нейронных групп согласуется с данными о грубой локализации функций, но, кроме того, находится в соответствии с распределением форм памяти и обучения. Она согласуется также с функциональным взаимодействием групп, далеко отстоящих друг от друга, при осуществлении сложных функций мозга, как показали данные о повреждении и удалении частей мозга (Лурия, 1973). Имеются данные о большой вариабельности порогов устойчивости разных групп клеток к разрушению ткани (Russel, Espir, 1961), что опять-таки согласуется с представлением о вырожденной селекции групп.

Важно подчеркнуть, что в селективной системе вырожденность и многообразие важнее, чем абсолютная широта ассортимента. Тем не менее требование ограничения

большого числа разнообразных групп клеток в вырожденном ассортименте (см. рис. 1) находится в согласии с тем фактом, что у наноцефалов не обнаружены типы нейронов, коренным образом отличные от нормальных (Seckel, 1950), и с тем, что высшие функции не коррелируют с суммарными данными о размерах мозга. Однако, если число клеток ниже определенного уровня и нет условий для образования определенных синаптических связей, набор либо не будет содержать достаточного числа вырожденных подгрупп, либо входные сигналы не будут эффективно его мобилизовать.

Ни дистрибутивные, ни ассоциативные свойства не являются принадлежностью исключительно селективных систем; созданы различные модели, обладающие этими свойствами (Languet-Higgins, Willshaw, Berneman, 1970; Cooper, 1973). Но в модели вырожденной селекции групп внимание обращено не столько на общие свойства всей сети, сколько на характеристики клеточных групп. Этим особенно подчеркивается главная роль нейроанатомии и развития в построении отдельных первичных ассортиментов и отдельных видов связанных друг с другом клеточных групп.

Важно показать, как под влиянием представления о вырожденной селекции групп меняется понятие о памяти. Фиксация реакций клетки внутри группы или всей группы через посредство нескольких клеток может изменить селективные характеристики на любом уровне распознавания. В аспекте теории вырожденной селекции групп память — это не локальное свойство какой-либо отдельной области нервной системы, а общее выражение усиленного взаимодействия групп клеток, которые содержат избирательно коммитированные клетки и их синапсы. Если добавить к этому возможности связи по длинным путям, понятие об активном хранении с высокой ассоциативной способностью и представление о повторном входе сигналов, о котором речь пойдет ниже, то нет необходимости считать память свойством отдельной области или каким-то исключительным выражением некоторой высшей функции мозга. Каков бы ни был микроскопический или молекулярный механизм памяти или взаимодействия клеток (например, новые дендритные связи, метастабиль-

ные изменения мембраны и поверхности клетки на дендритных шипиках, молекулярные изменения синапсов), это свойство является обязательным следствием вырожденной селекции групп и поэтому должно быть свойством нейронов, когда они функционируют в составе групп. Считывание из памяти не составляет какой-либо особой проблемы; этот процесс не отличается от других форм общения между нейронами в вырожденной системе групп.

Что можно сказать о нейронном субстрате вырожденного ассортимента? Становится ясным, что в высших мозговых центрах, например в обонятельной луковице (Shepherd, 1972), закон динамической полярности, связанный с классической нейронной доктриной, недействителен. Взамен возникает картина весьма многообразных дендродендритных, аксодендритных, аксосоматических и дендросоматических связей. Таковую картину, вероятно, можно обнаружить и в других частях коры, и вместе с данными о взаимодействии нейронов типа Гольджи II и весьма значительным увеличением числа ЛНЦ в филогенезе и по мере восхождения по нервной оси (Rakic, 1975) она создает анатомическое представление, которое полностью согласуется с вырожденной селекцией групп. Развитие новой коры, по-видимому, совершалось путем значительного увеличения числа клеточных колонок или единиц, а также их взаимосвязей. Наряду с анатомией областей коры (Chow, Leiman, 1970; Peters, Paley, Webster, 1976) строение некоторых областей лимбической и ретикулярной формаций (Isaacson, Pribram, 1975a) тоже согласуется со свойствами вырожденного ассортимента.

Поскольку распределение клеточных групп в ассортименте не случайно, имеются широкие возможности для индивидуальных вариаций в разных частях мозга и у разных индивидуумов. Тем не менее, согласно данной теории, у разных особей мозг должен выполнять определенные распознавания одинаково эффективно, даже несмотря на то, что в их функциональной истории были отобраны разные изофункциональные подгруппы (рис. 10). Поэтому следствием вырожденности является высокая степень многообразия и индивидуальности. Это приводит к редким или необычным флуктуациям в нейронных ассортиментах некоторых особей.

Согласно излагаемой теории, эмбриогенез и развитие создают первый ассортимент; ранний период обучения и селективное взаимодействие ведут к образованию второго ассортимента посредством химического облегчения и процессов памяти. После нескольких селекций статистические

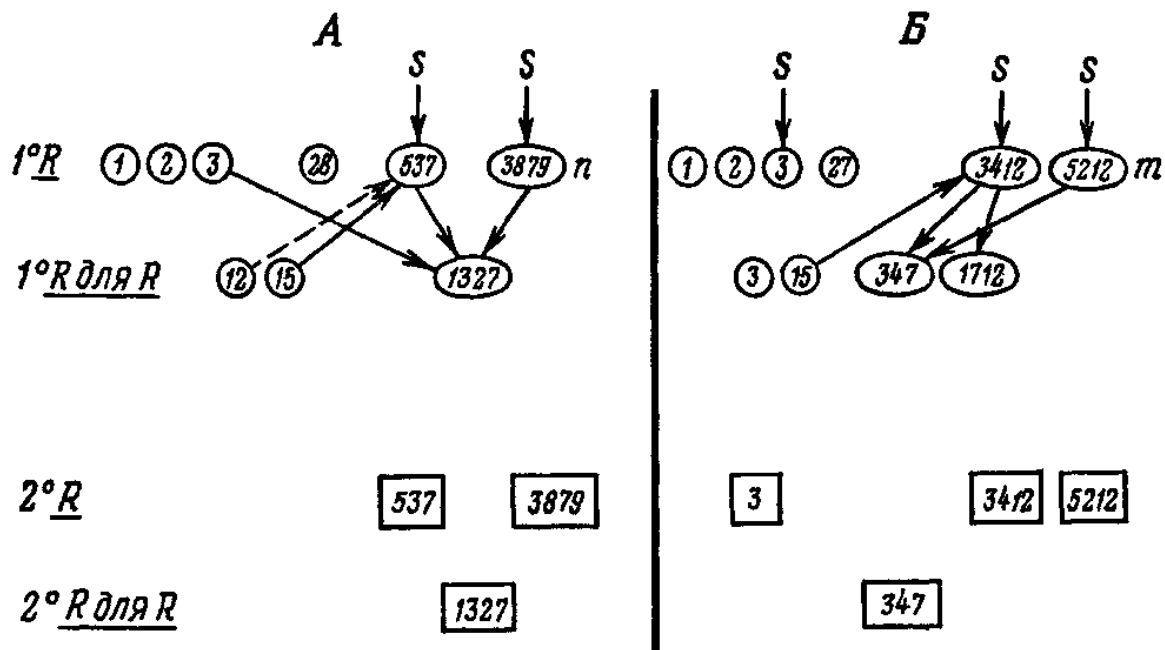


Рис. 10. Схема, иллюстрирующая индивидуальный характер следовой информации при установлении вторичного ассортимента у разных индивидуумов (А и Б) в случае сходных первичных ассортиментов. Образование следов на разном нейроанатомическом фоне может изменить частоту встреч групп клеток, представленных в разном числе у разных индивидуумов. $1^\circ R$ и $2^\circ R$ — первичный и вторичный распознающие ассортименты; так же обозначены ассортименты (R для R).

отношения в первичном ассортименте меняются таким образом, что возникает вторичный ассортимент отобранных групп. Хотя тем самым меняются статистические отношения реакций ассортимента, все еще остается большое число возможностей. Группы клеток в этом вторичном ассортименте в общем с большей вероятностью будут повторно выбраны такими же входными сигналами, чем изофункциональные группы первичного ассортимента. Следует, однако, подчеркнуть, что это лишь вероятностное предположение; при повторном предъявлении сигнала в зависимости от ряда условий могут быть выбраны предпочтительно группы первичного ассортимента, а не вторичного. Во всяком случае, в любой момент группы, спо-

собные к специфическому распознаванию данного сигнала, в первичном ассортименте будут все же гораздо многочисленнее, чем во вторичном. Но вследствие предшествующего коммитирования пороговых событий не многие из этих групп будут так «тонко настроены» на данный сигнал.

Таким образом, строение центральной нейронной системы рассматривается как следствие двух разных селективных процессов: онтогенетического развития первого ассортимента и образования второго ассортимента путем селекции в процессе взаимодействия с окружающей средой. Соотношение переходных и критических периодов в обоих этих процессах, исследованные Блейкмором (Blake more, Van Stuyters, 1974) для нейронов Хьюбела и Визела и рассмотренные Пиаже (Piaget, 1950, 1954) для психологии раннего возраста и развития, заслуживают подробного изучения в свете этих представлений.

Позднее я сделаю несколько особых замечаний относительно эмбриогенеза первого ассортимента. А сейчас, пожалуй, важнее суммировать процесс образования второго ассортимента. Этот процесс ведет к образованию специфического следа селекционных событий, к повышению вероятности повторной селекции элементов второго ассортимента предпочтительно перед первым и к изменениям вероятности встреч, возможно, на уровне синапсов. В такой системе очень важен порядок развития второго ассортимента. Число клеточных групп, число клеток и синапсов в ЦНС создают массу возможностей образования второго ассортимента. Однако, независимо от числа селективных событий, все же в первом ассортименте остается большое, даже преобладающее количество некоммитированных клеточных групп.

Проведенный анализ имеет отношение к двум ключевым положениям Маунткасла (Mauntcastle, 1976): «Центральная задача физиологии мозга состоит в том, как понимать действия крупных популяций нейронов, — действия, возможно, не полностью предсказуемые на основании свойств подгрупп», и «Центральная задача внутренней физиологии коры больших полушарий заключается в том, чтобы раскрыть природу нейронной обработки информации в проходящих через корковые слои цепочках

взаимосвязанных клеток (в колонках)». В свете проведенного анализа эти высказывания можно перефразировать следующим образом: *основная задача физиологии мозга состоит в том, чтобы понять природу построения ассортиментов из популяций клеточных групп*. Разумеется, решение этой задачи требует знания передачи, мобилизации и встречи, а также усиления и стабилизации синаптических событий на молекулярном уровне. Предлагаемая теория является феноменологической в том смысле, что на уровне предпринятого здесь описания она не зависит от детального уточнения этих процессов; она просто утверждает, что множество разных решений совместимо с вырожденной селекцией групп.

Повторный вход селективной сигнализации и нервные субстраты сознания

Пока что наше обсуждение вырожденной селекции групп клеток не касалось конкретных цепей нейроных связей и их отношения к определенным высшим функциям мозга. Теперь я попытаюсь рассмотреть центральную проблему сознания и показать, как вырожденная селекция и сигнализация, производимая группами клеток путем повторного входа, создают условия, необходимые для объяснения этого феномена на клеточном уровне. До последнего времени проблема сознания не поддавалась экспериментальному анализу, и еще и теперь она представляет огромные трудности. Пожалуй, ни одна другая тема не вызывала к жизни столько самых различных спекуляций, сколько сознание: проблему разум — тело (Campbell, 1970), существование духов, очищение понятия «разум» посредством семантического анализа (Ryle, 1949) и возможность существования «главенствующего» нейрона (Sherrington, 1941). Общее мнение, несомненно, сходится на том, что эта функция мозга является своего рода центральной и должна быть понята для полного проникновения в обучение и другие высшие функции.

К счастью, теперь достигнуты некоторые успехи, позволяющие нам сузить предмет обсуждения. Опыты Пенфилда (Penfield, 1975), Джаспера (Jasper, 1966) и других (Isaacson, Pribram, 1975b) по роли ретикулярной форма-

ции в «пробуждении» (arousal) показывают, что и вне коры в головном мозгу существуют области, необходимые для сознания. С другой стороны, опыты Сперри (Sperry, 1970a) говорят об отдельной специфической локализации в полушариях разных функций мозга, связанных с сознанием. Кроме того, имеются данные о том, что система гиппокампа и лимбическая система участвуют в функции различения новизны и считывания кратковременной памяти, возможно модулируя тем самым активность на входе в сознательный мозг (Виноградова, 1975). Быть может, главным вкладом этой и других подобных работ является то, что сознание *не* составляет свойства всего головного мозга, а является результатом процессов, происходящих в некоторых определенных областях (предположительно обширных), например в коре больших полушарий, таламокортикальной радиации (Mountcastle, 1974) и лимбической и ретикулярной системах. Тем не менее характер взаимодействий, создающих сознание, еще не определен.

Поэтому вопрос состоит в следующем: каковы эти взаимодействия и какие свойства следует у них предполагать? Любая гипотеза, предлагаемая в качестве ответа на этот вопрос, разумеется, не должна противоречить законам термодинамики, постулировать вещи, которые не могут быть измерены, или вести к бесконечной регрессии определенных во времени проявлений распознавания. В своем положительном содержании гипотеза должна особенно выделять главную динамическую функцию головного мозга при переходе от приобретенного опыта к действию. При этом она должна объяснить обновление прошлого опыта, хранящегося в памяти, и временные параметры вызова. Возможно ли построить такую общую модель, включающую вырожденную селекцию групп, которая удовлетворяла бы этим ограничениям и учитывала бы временную последовательность состояний сознания и вызовов, необходимость обновления запаса информации (MacKay, 1970) и дифференцирование непосредственного и долговременного опыта. И в качестве предельного условия соответствовала ли бы такая модель различию между «я» и «не-я»?

Среди прочих условий такая модель должна специаль-

но учитывать непрерывность восприятия, временную последовательность и обнаружение новизны. Первое решение, которое должно быть принято при построении этой модели, — это выбор между непрерывным и прерывистым временным ходом обработки информации. Есть ряд доводов в пользу прерывистого хода: 1) переработка информации о любом событии должна совершаться до осознания его (иными словами, некоторый выход должен быть подготовлен до принятия решения об исходе сенсорного входа); 2) существуют строгие временные ограничения вызова, которые требуют операций в реальном времени, и 3) как будет показано ниже, прерывистый способ значительно упрощает наше понимание того, как может кодирование пространственно-временной непрерывности происходить в вырожденной селективной системе. Эти и другие соображения, о которых будет сказано ниже, приводят к выводу, что элементарные процессы, создающие сознание, могут быть фазными, т. е. они могут требовать циклического повторения некоторой последовательности нейронных событий.

Подход к построению фазной модели показан на рис. 11. Предположим, что некоторая группа клеток в R получает сенсорную или сенсомоторную информацию и что ее действие и хранение распознаются несколькими группами клеток в (R для R). Предположим одновременно, что тот же сенсорный входной приток в лимбические и ретикулярные центры обрабатывается и переключается таламусом в кору, чтобы стабилизировать данные группы (R для R) для нескольких немедленно следующих за этим событий. *Стабилизацией*, или *фиксацией*, я называю в этом контексте длительную импульсацию в этих группах с типичными для них последовательностями импульсов. Она составляет первую по времени фазу цикла обработки входных сигналов. Теперь предположим, что в следующей фазе этот обработанный сигнал повторно входит на более высоком уровне в проводящий путь информации $S \rightarrow R \rightarrow (R \text{ для } R)$ следующего цикла. Повторно вошедший сигнал и новые (R для R)-сигналы последующих входов считаются группами (R для R), которые образуют ассоциации со следами, хранящимися в (R для R) группах клеток второго ассортимента, а также с груп-

пами в первом ассортименте, если имеется какая-либо новизна. Это составляет вторую, или повторную, фазу входной активности. Такая система построена так, что сигнал, возникший внутри, входит повторно, как если бы он был внешним сигналом. Это основная черта модели,

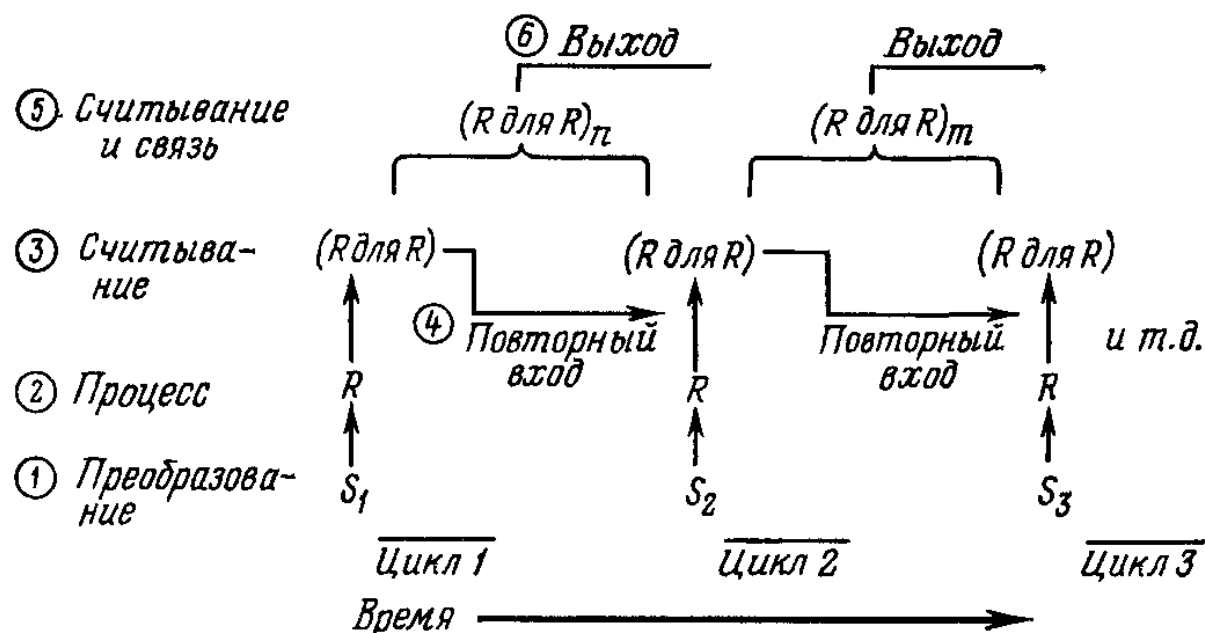


Рис. 11. Повторный вход сигналов в путь, идущий от входов S к «распознавателям» (R) и к «распознавателям для распознавателей» (R для R). На схеме показан повторный вход сигналов в последовательных циклах; порядок этих событий во времени в двух последовательных циклах обозначен цифрами. Ассоциативное значение повторного входа сигналов не показано (см. рис. 12). $(R$ для $R)_n$ и $(R$ для $R)_m$ означают ассоциативные нейронные группы высшего порядка, выходные сигналы которых могут повторно войти в других точках, активировать моторный выход, образовать ассоциации и т. п.

и она выполняет две функции: доставляет средство обработки новизны и создает соответствие и связь между внутренними состояниями и новыми сенсорными входными сигналами разных модальностей. В деталях она должна быть способна соотносить модальности и устанавливать кросс-корреляцию. Возможный способ выполнения этой задачи будет описан ниже.

Благодаря повторному входу эта модель обеспечивает непрерывность или связь между последовательными фазными входами. Поэтому не требуется никакого распознавания высшего порядка связи между состояниями пред-

метов по мере того, как они регистрируются во времени. Надо иметь в виду следующий существенный момент: при вырожденности селективной системы и наличии адреса отсутствие повторного входа сделало бы невозможным ассоциирование последовательных свойств, если они абстрагированы во времени. Повторный вход служит гарантией того, что непрерывность в нейронном построении является обязательным следствием пространственно-временной непрерывности предметов.

Второе чрезвычайно важное свойство этой системы состоит в способности обеспечивать последовательность или порядок ассоциированных событий (R для R) для последующего вызова. Хотя упорядоченная и точная последовательность не является обязательным условием для вызова, она должна быть принята во внимание. Мы полагаем, что порядок событий в контексте выражается в определенном порядке ассоциации, и таким образом вызов события 1 в структурах (R для R) необходим для вызова события 2 и т. д. Те же «состояния часов» системы, которые требуются для первоначальной интеграции и абстракции, затем используются для вызова этой последовательности в тех же величинах и масштабе реального времени. Ясно, однако, что эти часы создают лишь *основу* реального времени для данного процесса; вызов необязательно займет столько же времени, сколько первоначальные события. Истинную продолжительность цикла повторного входа в реальном времени мы рассмотрим ниже.

Новизна сигналов обрабатывается в этой системе путем сравнения повторных и новых сигналов цикла, а также благодаря наличию первичных и вторичных ассортиментов. Совершенно новая информация должна активировать первичный ассортимент. Соответствие и несоответствие сигнальной информации могут определяться путем различения между активацией вторичного и активацией первичного ассортиментов. Каким именно образом различаются ассортименты, не ясно, но параметров частоты или длительности латентных периодов может быть достаточно для различения нейронной активности каждого из них. Впрочем, нельзя пренебрегать еще одной возможностью, которая состоит в том, что для обнаружения новизны информация, заложенная во вторичном ассортименте, весь-

ма эффективно сравнивается с новыми входными сигналами.

Из-за отсутствия сведений об анатомических деталях трудно сделать выбор из разных цепей, согласующийся со схемой повторного входа сигналов. Но теория предполагает наличие некоторого минимального числа связей. Каждое место вхождения афферентации в головной мозг имеет преимущественно инвариантные связи прежде всего с ограниченным набором R , помещенным в первичной сенсорной коре. Затем происходит более или менее специализированная дивергенция на группы (R для R). В этом месте сенсорные этикетки исчезают, и ассоциативный вторичный вход ведет к тому, что высшие функции выражаются многими классами групп (R для R), которые больше не расположены последовательно. Важно, что таламо-кортикальные и кортико-таламические радиации содержат цепи, которые являются кандидатами на участие в схеме повторного входа (Mountcastle, 1974).

Здесь важно перечислить условия, необходимые для того, чтобы такая схема могла функционировать, и описать некоторые последствия ее работы. Примем на время, что для схемы имеются надлежащие анатомические отношения; тогда для схемы требуются следующие условия.

1. Распознавание R группами (R для R) в височной, лобной и префронтальной областях. При селективной схеме это, по-видимому, предполагает в качестве первой степени дивергенцию, а не конвергенцию нейронов.

2. Импульсная входная активность, соответствующая церебральным, таламо-кортикальным, гиппокампальным и лимбико-ретикулярным ритмам.

3. Подгруппы (R для R) во вторичном ассортименте со стабильно измененными синапсами и передаточными функциями, служащие выражением коммитированных комбинаций (pattern), которыми представлены в памяти прежние состояния.

4. Вырожденное распознавание (R для R)-групп клеток другими (R для R)-группами. На некотором уровне должна также иметь место конвергенция, чтобы осуществлялось «абстрактное суммирование» или превращение сложных комбинаций.

5. Стабилизация выбранных (R для R)-групп по мень-

шей мере на один цикл (согласно предлагаемой схеме, это происходит по лимбико-ретикулярным афферентам общим или специфическим образом).

6. Кратковременное хранение для удержания комбинаций (pattern) «внешних входов» (входное состояние 1) и потенциальная способность хранения повторных «внутренних входов» (входное состояние 2). Такое хранение делает возможным соответствие и ассоциацию, причем само оно является вырожденным и широко распределенным.

7. Связь выхода (R для R) с центральными состояниями и с комбинациями, хранящимися в памяти, участвующими в управлении движениями.

Эта модель не предполагает наличия бесконечного множества распознающих нейронных групп. Действительно, поскольку она зависит от сравнений между наличными входными сигналами и заложенными в память состояниями и поскольку предполагается наличие ассоциированных вырожденных групп со сходными распознающими свойствами, нет необходимости в том, чтобы в двух последовательных циклах входные сигналы распознавались одной и той же или одними и теми же группами (R для R). Вырожденность этих групп означает, что одно и то же входное состояние может быть распознано в разное время разными группами. Тем не менее важно, чтобы в пределах одного цикла использовались одни и те же (R для R)-группы, и перемена (R для R)-групп не должна прерывать выполнение двигательной выходной программы (pattern). Как будет подробнее рассмотрено ниже, предполагается, что осознание (awareness) возникает из ассортимента (R для R), имеющего доступ к R и к состояниям, заложенным в память и мультимодально порождаемым в нем самом. В свою очередь это обращение к памяти может привести к возникновению ассоциативно связанных сигналов, которые затем снова обрабатываются в тех же входных линиях, что и сигнал S ; иными словами, эта система является системой повторного входа. Цикл в целом создает возможность модификации выходом (R для R) сенсорного входа и его порогов, а также возможность изменения состояния активации (arousal), намерения или внимания. Основным априорным условием

сознательного состояния является способность обзирать внутреннее состояние посредством непрерывного повторного поступления заложенной в память информации. Очевидно, что этот обзор модифицируется способностью распознавать новизну и состояниями активации.

До сих пор я предполагал, что сознательное состояние требует фазного распознавания вырожденными (R для R)-группами сигналов, представляющих внутреннее состояние организма и вход. Обсуждение было сосредоточено на несколько искусственном примере — на единичном сенсорном сигнале одной модальности. Но при этом не было должным образом освещено одно свойство вырожденных сетей, необходимое для их активности, связанной с сознательными состояниями: ассоциативный характер взаимодействия между вырожденными группами клеток. Многие нейронные группы, вызываемые сигналом данной структуры, лишь более или менее удовлетворительно соответствуют этой структуре. Кроме того, эти группы могут содержать нейронные конфигурации, которые тоже способны так или иначе распознавать другие, посторонние структуры сигналов; быть может, эти другие структуры будут распознаваться даже с большей вероятностью (или лучшей «пригонкой»), чем данная структура. Этим создается возможность того, что благодаря их «неиспользованной» потенциальной информации такие клеточные группы будут обладать ассоциативными свойствами, которые позволят им взаимодействовать с разнообразными сигналами, исходящими или от поступающей информации, или от заложенных в памяти (R для R). Таким образом, группа клеток может быть использована неоднократно разными сигналами или же одновременно двумя сигналами. И действительно, получены данные о мультисенсорном входе в данный корковый нейрон (Eccles, 1966b), хотя это может быть связано скорее с установлением уровня, чем с ассоциацией.

Ассоциативный характер системы повторного входа приводит к считыванию групп нейронов (R для R), которые представляют мультимодальный прошлый опыт. Согласно одному из вариантов модели (рис. 12), именно считывание этих групп в связи с текущей входной активностью имеет существенное значение для формирования

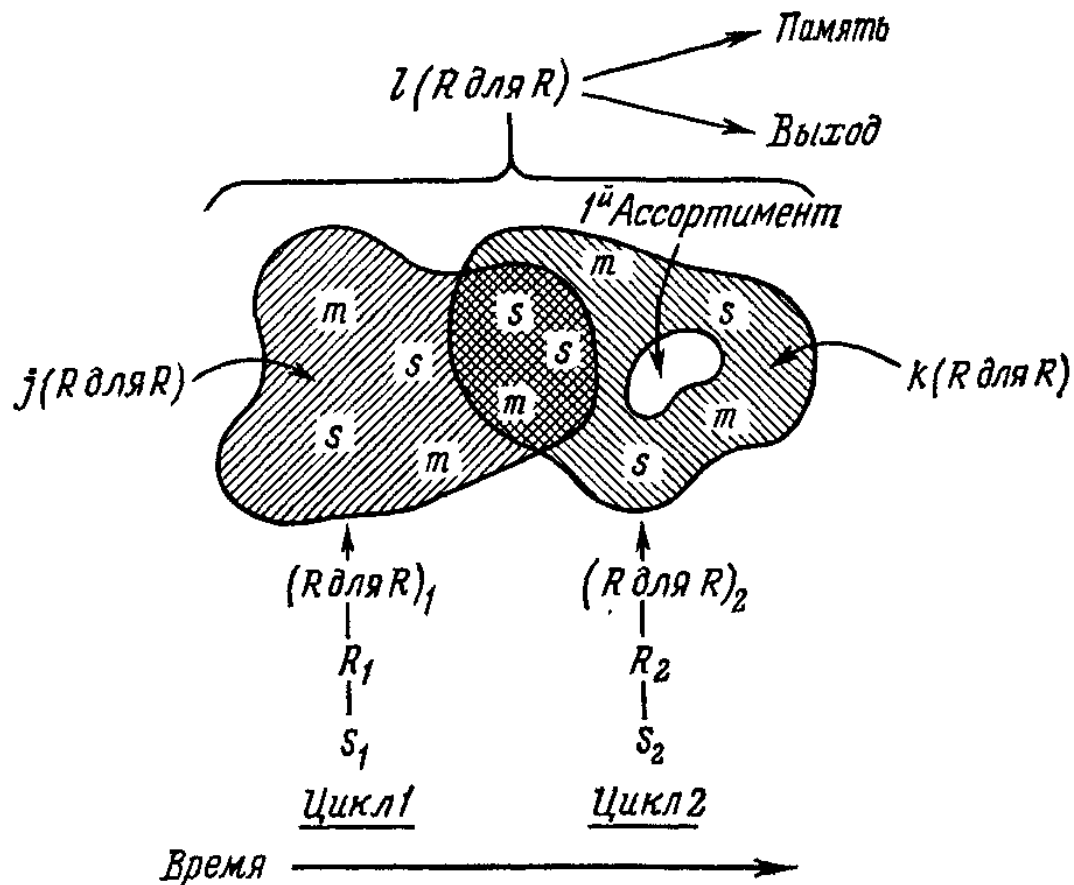


Рис. 12. На схеме показан повторный вход сигналов в двух последовательных циклах для иллюстрации ассоциативного мультимодального считывания совокупностей групп, содержащих заложенные в памяти следы прежних сенсорных входов (s) или сенсомоторных событий (m). Это считывание завершается после стадий повторного входа, связывая таким образом две последовательные совокупности групп (R для R), отвечающих на R . Здесь $j(R \text{ для } R)$ и $k(R \text{ для } R)$ означают разное число групп, участвующих в ассоциативном ответе на $(R \text{ для } R)_1$ и $(R \text{ для } R)_2$. Перекрывание этих групп связано со сходством S_1 и S_2 . Участок $1^{\text{й}} \text{ Ассортимент}$ означает ассоциативный приход к группам первичного ассортимента новой информации, содержащейся в S_2 . Нейроны $l(R \text{ для } R)$ могут сохранять результат, передавать его другим группам ($R \text{ для } R$) или вызывать центральные программы двигательных реакций. Непрерывность зависит от сочетанного считывания $(R \text{ для } R)_1$ и $(R \text{ для } R)_2$ и ассоциативных ответов в $j(R \text{ для } R)$ и $k(R \text{ для } R)$. Новизна может быть обнаружена отчасти дифференциальной реакцией при считывании нейронными группами первичных и вторичных ассортиментов.

сознания. По поводу таких ассоциативных групп возникает вопрос, каким образом заложенные в память «правильные» (R для R)-группы становятся доступными для сравнения с R -группами на выходе. Один из ответов на этот вопрос состоит в предположении, что (R для R)-группы вторичного ассортимента распознают состояния R

непосредственно. Это окажется возможным, если каждая такая группа будет обладать альтернативными конфигурациями, которые сделают возможными ответы на иные сигналы, кроме тех, для которых они были первоначально выбраны. Более специальная (и, как мне кажется, более привлекательная) альтернатива состоит в том, что (R для R)-группы, распознающие S через R , распознают также структуры других находящихся в памяти (R для R)-групп. Во всяком случае, извлечение из памяти и сравнение происходит никак не посредством случайной выборки; вернее, здесь играет роль густая сеть ассоциативных взаимодействий, которые усиливаются в вырожденной системе.

Этот ассоциативный потенциал, возможно, имеет большое значение также еще для одной характеристики интактного головного мозга в связи с сознанием — одновременной *параллельной переработки* разнообразных входных сигналов разных модальностей. Можно представить себе, что при наличии нескольких входных сигналов $S_1, S_2, S_3...$ с ними со всеми произойдет то же, что с одиночным входом. Весьма вероятно, однако, что некоторые из них будут перекрываться во времени, хотя и асинхронно. Важная функция ассоциативной памяти может состоять в вызове синэстетических компонентов, связанных одновременным возникновением ассоциативных сигналов, идущих от параллельных и перекрывающихся сенсорных входов. Вследствие ассоциативного характера вырожденных сетей высока вероятность того, что между (R для R)-группами установятся многочисленные взаимоотношения как на уровне хранения, так и на уровне считывания. Эти взаимоотношения создадут ряд выборочных ассоциаций между несколькими одновременно возникающими сигналами. Предполагается, что для состояния сознания имеет большое значение соотношение между этими мультимодальными взаимодействиями и заложенными в память мультимодальными абстрактными структурами.

Выход к моторным системам и повторный вход из памяти непрерывно подтверждают или изменяют это соотношение. Наличие абстрактного представительства, которое, возможно, является следствием конвергенции афферентных путей на группах клеток в областях коры, выполняю-

щих лингвистические функции, могло бы служить конденсации и интеграции прошлого опыта. Группы клеток, которые обслуживают такую функцию, вызываются для интеграции состояний сознания, возникающих из текущей входной активности путем ассоциативного взаимодействия. Все эти факторы должны способствовать объединению описанных ранее вероятностных, параллельных и различных по фазе процессов в богатую ассоциациями сеть взаимодействий, которая непрерывно меняется при изменениях на входе. И действительно, это должно сглаживать и связывать реакции и состояния сознания, создаваемые активностью разных (R для R)-групп. Это должно также способствовать быстро изменяющемуся обращению к большим блокам памяти с новыми ассоциациями в каждом цикле. Кроме того, как было указано выше, поскольку обращение к памяти зависит от цикла и «часа», упрощается грандиозная задача генерации памяти о продолжительности во времени данной совокупности вызванных событий: для вывода и осознания используется одна и та же временная шкала.

Если такой анализ правилен, то субъект будет осознавать продолжительность, но не чередующиеся состояния цикла, так как состояния памяти, параллельная обработка других сигналов и асинхронность приведут к сглаживанию разных входов в течение больших периодов времени, чем единичный повторный цикл. Это подводит нас к критическому вопросу о периоде времени, отводимом для фазных состояний. Обнаружены гиппокампальные ритмы с частотами от 3 до 8 Гц, и можно представить себе, что длительность циклов составит до 300 мс. Однако между переработкой информации и тета-ритмами не отмечается четкой корреляции (Bennett, 1975). Возможно, что более подробные данные о взаимодействии во времени таламического пейсмекера с восходящей ретикулярной системой дадут нам самую важную информацию (Mountcastle, 1974). Здесь имеет значение также и тот факт, что минимальный «период активации» для осознания околопорогового стимула составляет около 200—500 мс (Libet, 1966). Мне представляется, что возможен гораздо более быстрый вход; исследования по экспериментальной психологии показывают, что для полного восприятия время внутрикор-

ковой переработки информации может не превышать 100 мс. Полезно было бы вычислить время, идущее на передачу и задержку, предполагаемые во всех частях постулированного здесь цикла, но сейчас из-за отсутствия подробных анатомических сведений такое вычисление невозможно. Впрочем, имеет смысл указать, что вслед за периодами такого порядка гиппокампи получает тормозные сигналы и происходит «стирание» (Pribram, Isaacson, 1975). Именно это и требуется в некоторых частях фазной схемы повторного входа. Кроме того, наличие такой кратковременной памяти, какую связывают с процессами в гиппокампе (Виноградова, 1975), также может иметь существенное значение для «подборки и удержания» фазной входной активности при описанной здесь обработке на высоком уровне.

При реакции на новизну головной мозг осуществляет центральную связь между приобретенным опытом и действием. Поскольку функция мозга в конечном счете состоит в том, чтобы управлять действием, то может показаться странным, что настоящее обсуждение не было сосредоточено на моторном выходе или функции. Однако понимание того факта (Evarts et al., 1971), что центральное программирование моторных действий, очевидно, преобладает над простыми рефлекторными актами, позволяет нам рассмотреть моторный репертуар почти так же, как это было сделано с сенсорным. Необходимо подчеркнуть то важное обстоятельство, что центральные состояния могут избирательно вызывать целые комбинации двигательной активности, ранее сформированные селективными процессами. Кроме того, по имеющимся данным (Vanderwolf, 1975), активность гиппокампа в состояниях внимания связана с осуществлением двигательных актов.

В сенсомоторном взаимодействии, которое сосредоточивается на входе в селективную систему, имеется одна особенно важная черта: моторный репертуар направляет дальше, ограничивает и помогает программировать встречи в сенсорной сфере. Поэтому выполнение некоторых двигательных актов способно изменять плотность и характер входных сигналов и помогать уточнению селекции такими способами, которые иначе были бы маловероятными. Глубокий анализ влияния двигательных функций на

парадигмы сознательного поведения можно найти у Мак-Кея (MacKay, 1966).

Подводя итог, стоит еще раз пересмотреть на примитивном уровне ту минимальную совокупность свойств, которые, согласно модели с повторным входом сигналов, абсолютно необходимы для состояния сознания. Требуются вырожденная селекция, взаимное рефлексивное распознавание нейронных (R для R)-групп, хранение (R для R), координированная обработка активации и сигналов S , ритмическая активность с фазовыми состояниями и соответствующие сети, удерживающие сигналы, что делает возможной повторную обработку и координацию с внешним сенсорным входом хотя бы на некоторый короткий период времени. Можно ожидать, что как устранение входных сигналов от высших уровней среднего мозга, так и исключение хранения (R для R) или устранение сенсорного входа вызовет обширные расстройства сознания. Ясно, однако, что через некоторое время эта система не будет так жестко зависеть от стимула: благодаря состояниям памяти и проприоцептивным входным сигналам она будет продолжать функционировать, хотя и с нарушениями (Jasper, 1966). Надо представить себе, что (R для R), заложенные в память, находятся в состоянии непрерывной активности. Разумеется, изменение или отмена фазных возбуждающих и тормозных сигналов попеременной переработки повторных входов тоже имели бы серьезные последствия. В самом деле, одно забавное предсказание этой модели состоит в том, что сознание преобразуется в цифровую форму и отстает: во время входного состояния 1 осознание содержания сигнала еще невозможно. В этот период тестирование, если бы оно было осуществимо, не обнаружило бы осознания содержания сигнала. «Сознание» возможно только в состоянии входа 2.

Условия, достаточные для сознательного восприятия

В нашем изложении мы до сих пор не касались всех условий, достаточных для состояния сознания и близкой к этому проблемы качества сенсорных модальностей. В некотором отношении вопрос качества субъективен и недоступен научному тестированию. Проверка возможна

в лучшем случае посредством отчетов, но прямое сравнение сенсорных качеств, одинаково определяемых двумя людьми, еще не может служить проверкой их качественного сходства или различия. Это представляется тем более вероятным, если принять во внимание большое разнообразие состояний двух сознательных субъектов. Но все же рассмотрение некоторых аспектов сенсорного качества в свете селективной теории функции мозга может принести определенную пользу.

Для начала стоит указать, что, поскольку сенсорные модальности передаются сигналами по «меченым линиям», в принципе не существует проблемы идентификации *разных* модальностей. Однако их распознавание группами R и (R для R) происходит посредством ряда иерархически упорядоченных абстрактных преобразований, возникающих в результате активности этих групп. Согласно селективной теории, одновременности входов $S_1, S_2, \dots, S_n$ достаточно, чтобы повысить возможность ассоциации высшего порядка между соответствующими результатами их преобразований; при этом необязательно, чтобы эти S были причинно связаны.

Если иметь это в виду, то весьма вероятно, что условия, достаточные для формирования сознания, возникают из исторического процесса в каждом индивидууме, причем все более абстрактные операции помещаются во вторичном ассортименте. Следует, однако, учитывать еще одну возможность, а именно что *ранние* ассоциации с теми областями мозга, которые связаны с эффективными состояниями, являются решающими для распределения в памяти ряда комбинаций (patterns) реакций, которые часто используются в жизни в дальнейшем. Эти распределенные «примитивы» могут состоять из модально связанных форм моторных и сенсорных реакций, которые первоначально осуществлялись, например, через посредство областей гипоталамуса и медиального пучка переднего мозга. Такие комбинации реакций могут приводить к происходящим при участии химических медиаторов изменениям многих соматических реакций. Хотя мы не в состоянии рассмотреть их «качество» в научных терминах, так как доступ к этим реакциям возможен только косвенный (посредством наблюдения за поведением) или вербальный (может

быть, в такое время, когда вербальное общение еще не развилось), позднее «качества», описываемые вербально, могут быть привязаны к своим реакциям посредством абстракции через (R для R)-группы. Способность различать модальности может играть в этом процессе главную роль, поскольку ассоциативные кросс-корреляции модальностей создаются благодаря одновременности разных входов S . Так или иначе выражение сенсорного качества представляет собой процесс в высшей степени абстрактный, на что указывали Миллер и Джонсон-Лэрд (Miller, Johnson-Laird, 1976). Принимая во внимание данные, полученные во многих работах (Piaget, 1950, 1954; Miller, Johnson-Laird, 1976), это также означает, что *осознание* качества является исторически развившимся процессом.

На рис. 13 показано последующее обращение к разным иерархиям (R для R) путем кросс-корреляции S и взаимодействия с «примитивами» в ассортименте. Из-за сложности таких взаимодействий этот рисунок и допущения, на которых он основан, надо принимать как весьма предварительную схему.

Как ясно из всего сказанного, если настаивать на том, что условия, достаточные для состояния сознания, должны включать объяснение качества в том смысле, что оно дается индивидууму в опыте путем непосредственного ознакомления, то в таком случае построение удовлетворительной научной теории невозможно. Поэтому предлагаемая теория не дает такого определения сознания, которое удовлетворяло бы требованиям достаточности подобного рода, как их предписывают философы. Но все же можно сказать, что в предлагаемой модели исключены некоторые условия, которые ранее вызывали трудности:

1. Необходимость в «думающем гомункулусе» отпадает, если постулируются связи между фазной обработкой повторных входов и абстрактной многомерной памятью, благодаря которым «я» и модель мира описываются в понятиях прошлого сенсорного и моторного опыта. В своих наиболее изощренных формах такие модели, вероятно, потребуют наличия элементов, способных к речи (Miller, Johnson-Laird, 1967), но речь, возможно, не всегда обязательна для их проявления.

2. Требование бесконечного регресса или иерархии

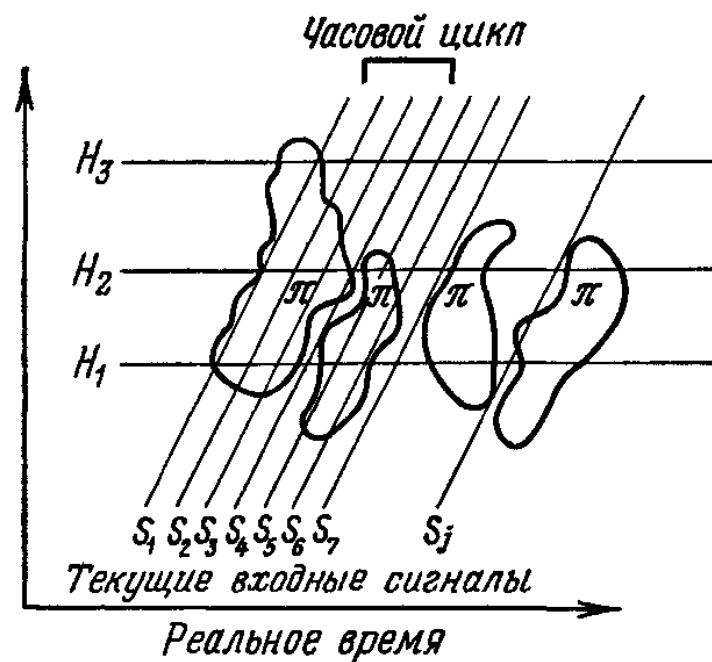


Рис. 13. Попытка показать, как последовательные циклы фазного повторного входа с ассоциативным считыванием могут направить вызов на иерархические уровни нейронов (R для R) возрастающих степеней абстрактного кодирования. Для «примитивов» Π , состоящих из распределенных заложенных в памяти следов прежнего опыта, ассоциированного в разной степени с различными иерархическими уровнями H_1 — H_3 , характерна высокая вероятность взаимодействия с текущим входом и считывания нейронами (R для R). Три произвольно выбранных иерархических уровня хранения состоят из групп нейронов (R для R), которые содержат все более абстрактную информацию, и поэтому они представляют собой разнообразные рутинные операции, накопленные в опыте. Более высокие уровни содержат более абстрактные стабильные представления, которые не в такой мере зависят от непосредственного изменения во времени. Например, H_1 может представлять мгновенное распознавание признака и образа; H_2 — ассоциативные и перцептивные рутинные схемы; H_3 — внутренние модели или «теории» личности, возможно базирующиеся на лингвистических рутинных операциях. Ассоциация текущего входа S_i на уровнях H_1 и H_2 , ведущая к корреляции модальности, может быть прочитана группами, которые ассоциированы с H_3 . Временные отношения, модальность и аффективные связи могут привести к разным двигательным реакциям, зависящим от доступа к «примитивам». Часовой цикл включает несколько одновременных, но не синхронизированных S_i .

устраняется вырожденностью и ассоциативными свойствами групп клеток. Далее, оно снимается фазным повторным характером сигнализации, который допускает «повторные старты» без утраты возможности обращения к долговременной памяти. Дивергентные (вырожденные) и конвергентные (абстрагирующие) свойства (R для R)-ансамблей позволяют думать, что с гнездами абстракций

высшего порядка может иметь дело *последовательный* процесс. Кроме того, благодаря ассоциативным свойствам вырожденной селекции групп ослабляется потребность в программе или «программисте». В этом смысле аналогия между высшей нервной деятельностью и компьютерами несостоятельна, хотя на высших уровнях такая система способна выполнять рутинные операции (Miller, Johnson-Laird, 1976).

3. К входным сигналам не предъявляются требования причинности: достаточно одновременности при условии соблюдения временных констант церебральных, ретикулярных и лимбических реакций.

Согласно этой точке зрения, сознательное восприятие требует временных процессов, которые и параллельны, и последовательны. Происходит непрерывное челночное движение кросс-коррелированных сигналов, которые по отдельным фазам обращаются к исторически сложившейся памяти. А в операциональном смысле если сконструировать машину с такими свойствами, то, согласно этой точке зрения, она будет описывать состояния сознания (или обнаруживать их при тестировании). Но выявляемое «путем ознакомления» качество, присущее ощущению или восприятию, не будет прямо доступно и его нельзя будет операционально определить, если только машина не будет соединена с нервной системой человека, что еще менее вероятно, чем само конструирование машины. О таких качествах машина могла бы сказать: «Если бы они не были такими, то были бы такими». Главное условие адекватного функционирования состоит в том, чтобы, получив сигналы меченых модальностей, машина не путала их.

Некоторые следствия и сравнения с другими точками зрения

Нужно указать на некоторые общие следствия, вытекающие из этой модели. Во-первых, нет нужды постулировать, что на молекулы головного мозга *непосредственно* влияют процессы сознания, как об этом говорит Сперри (Sperry, 1969, 1970), выдвигая представление о модифицированном ментализме. Помимо того, что эти допущения сформулированы в термодинамически неясных или сомни-

тельных терминах, они не нужны как и акцентирование особенных свойств «мозга» и холистские объяснения, лишённые механических деталей. Предлагаемая схема не требует также построения дуалистических или плюралистических моделей (Eccles, 1974; Popper, 1974) и не опирается на определенные состояния с психофизическим параллелизмом. В отличие от этого занятая нами позиция согласуется в основном с позицией так называемого материализма центрального состояния (Campbell, 1970) или с более сложными вариантами гипотезы «идентичности» (Feigl, 1967). Однако в качестве научной теории наши построения предлагают для объяснения высших функций мозга особый комплекс механизмов, и победа или поражение этой теории зависит от возможности их проверки, а не от ее философского альянса.

Было бы ошибкой сделать из приведенного описания вывод о том, что система с вырожденной селекцией групп и повторным входом сигналов работает по принципу часового механизма. Незначительная флуктуация внешнего сигнала порождает в активирующих системах или в (R для R) очень много изофункциональных, но неидентичных (R для R)-реакций на генерирующие состояния, из которых могут возникнуть новые селективные реакции. Селекция из клеточных групп, участвующих в этих состояниях, может идти без того, чтобы нужно было «говорить молекулам, что им делать». На этом уровне описания наиболее существенными элементами процесса сознания являются клеточные группы, их связи и генерируемый ими разнообразный репертуар. Поскольку существует огромный набор возможностей для сравнения состояний таких групп с последующими состояниями, особенно при небольших отклонениях внешних сигналов, нет необходимости обращаться к детерминированным «механическим» последовательностям реакций. Это представляется особенно верным, если принять во внимание, что два эквивалентных состояния могут представлять совершенно разные подгруппы (R для R)-ассортимента. Важнее то, что перекombинация таких состояний породит почти безграничное число возможных ассоциаций.

При наличии долговременной памяти в (R для R) и способности изменять степень обработки S и активирую-

щих сигналов, нетрудно представить себе, как можно было бы модулировать такую систему для планирования и программирования, для ограничения сигналов проприоцептивными входами или для акцентирования взаимодействий (R для R) при измененных состояниях внимания (Виноградова, 1975). В этой связи нужно снова подчеркнуть, что в любое время результат процесса, протекающего в системе вырожденных групп с фазным повторным входом, вероятностно предопределен. Так, конкурентная селекция между или среди групп первичного и вторичного ассортимента будет определяться: 1) процессом мобилизации, т. е. тем, *какую* достаточно «подходящую» группу или группы клеток первыми встретил данный сигнал; 2) наличием тормозных процессов, которые устраняют реакции групп с меньшей степенью распознавания, и 3) степенью коммитирования и эффективностью распознавания предварительно выбранной группы во вторичном ассортименте. Для зрелой системы это не исключает возможности внутренней генерации S . И действительно, замена «внешнего» S (или конкуренция с ним) внутренне генерируемым S важна для центрального планирования и программирования. Но я опасаясь, что для этого нужны значительный предварительный опыт селекции и обработка высшего порядка, которая связана в своих самых изощренных формах с приобретением речи (Miller, Johnson-Laird, 1976). Это требует а fortiori тонких различий между «я» и «не-я» (Piaget, 1950, 1954).

В любом случае главное состоит в том, что сознание предполагает избирательные фазные взаимодействия как с памятью, так и с внешними входными сигналами и что она полностью зависит от прошлого и настоящего опыта. Такая система обладает свободой («свободой воли» или «свободой действия») — свобода заложена в селективной грамматике нейронных групп, — но эта свобода не безгранична, она лимитирована различными запретами, которые налагаются свойствами групп нейронов.

Онтогенез и развитие первого ассортимента

Одно из главных допущений предлагаемой теории состоит в том, что развитию сознательного восприятия предшествует (и для него необходимо) образование вырожден-

ного первичного ассортимента распознающих групп клеток. Поэтому следует задаться вопросом, как может развиваться такой первый ассортимент в онтогенезе и как возникают его специфические свойства в процессе эволюции. Здесь я коротко рассмотрю проблему онтогенеза, а ниже сделаю несколько сравнительных замечаний о филогенезе селективных систем распознавания.

Проблема эмбриогенеза, в особенности гистотипических взаимодействий, в настоящее время далека от своего решения на молекулярном уровне. Во всей сложности она поставлена развитием нервных систем высшего уровня — например, в развитии такой системы, как ретинотектальная проекция, проблема «схемы соединений» представляется грандиозной (Barondes, 1976). Один из способов решения этой проблемы очень прост — это постулирование для каждой пары клеток набора специфических дополнительных распознающих молекул, появление которых на соответствующем этапе развития запрограммировано генетически (Moscona, 1974). Однако все большее число данных говорит о том, что такого предварительного ассортимента фиксированных продуктов генетического процесса недостаточно. Как эмбриологические исследования (Hamburger, 1970), так и опыты по регенерации (Weiss, 1970) показывают, например, что нервно-мышечные взаимодействия не преддетерминированы, а формируются с течением времени.

Полученные данные показывают, что после начального множественного образования синапсов происходит их конкурентное исключение, в результате которого отношение между аксонами и мышечными концевыми пластинками обычно становится равным 1 : 1. Кроме того, имеются данные, что при образовании некоторых нервных сплетений конечностей ветвление происходит до возникновения нервно-мышечного взаимодействия (Landmesser, Pilar, 1970, 1972). После частичного удаления *tectum opticum* в нем сохраняется возможность образования соответствующих крупных проекций (Yoon, 1975), что свидетельствует об отсутствии заранее фиксированного кода взаимодействия между *отдельными* клетками и нервными волокнами. Наконец, химические анализы областей адгезии клеток сетчатки (Brackenbury et al., 1977; Thiery et al., 1977) свиде-

тельствуют о наличии одной или нескольких поверхностных белковых молекул, а не об обширном ретиноспецифическом или нейронспецифическом ассортименте молекул.

Поэтому остается в силе вопрос: как формируется первичный ассортимент? Я предлагаю здесь элементы предварительной гипотезы о развитии первичного ассортимента, свойства которого согласуются с последующей вырожденной селекцией групп для формирования вторичного ассортимента.

1. На ранних этапах онтогенеза группы клеток, или поликлоны, детерминированы генетически.

2. В эту систему встраивается высокая степень вырожденности — число клеточных групп значительно больше, чем в конечном счете используется для образования проекций и связей. Многие «неиспользуемые» клетки погибают (Prestige, 1970; Cowan, 1973).

3. Создается иерархия взаимодействий, причем на раннем этапе решения (например, ветвление нейронов в сплетениях конечностей) приписываются сравнительно редко и обуславливаются генетической программой.

4. Взаимодействия между группами клеток последовательные, избирательные и определяемые взаимным влиянием. Так, иннервация конечности тем или иным сегментом спинного мозга происходит при нервно-мышечных взаимодействиях и образовании синапсов, которое зависит от антероградных и ретроградных сигналов. Из нескольких первоначально сформированных синапсов обычно выживает только один. Это избирательное выживание согласуется с высказываниями Вайса (Weiss, 1970), а также Шанже и Денчина (Changeux, Danchin, 1976). Конечным результатом такого избирательного взаимодействия являются утрата синаптических связей и гибель многих нейронов ЦНС в процессе развития. Однако после такой селективной стабилизации (Changeux, Danchin, 1976) сохраняется высокая степень избыточности и вырожденности специфических изофункциональных клеточных групп.

5. Поэтому главное формирование окончательных связей на уровне синапсов рассматривается как избирательное взаимодействие, основанное на некоторых функциональных аспектах. После того как эти связи сформирова-

лись, они в общем не меняются. Но, несмотря на ее селективную природу, многое в этой системе все же генетически предопределено — положение ядер, путь их дифференцировки и общая локализация. Так, колонки доминирования правого или левого глаза в общем предетерминированы, но могут быть приведены в действие в критическом периоде (Blakemore, Van Sluyters, 1974), а конкуренция правого и левого глаз заканчивается на уровне формирования синапсов с отдельными нейронами стриарной коры.

Согласно предлагаемой гипотезе, первый ассортимент, как и второй, селективно формируется на уровне своей тонкой структуры. Но даже если это и правильно, то сначала многое должно быть детерминировано генетической программой, и последовательные этапы развития являются особо важными, критическими (Bodian, 1970). Отличительный элемент гипотезы состоит в том, что вырожденность и селекция в значительной степени присущи системе уже на ранней стадии, даже еще до того, как завершено формирование первичного ассортимента. Дальнейшее развитие, особенно в критические периоды, может уменьшить эту вырожденность селективной синаптической стабилизацией (Changeux, Danchin, 1976). По мере восхождения по нервной оси можно ждать все более поздних эффектов критической селекции и все больше и больше свидетельств вырожденности. В некоторых подсистемах вырожденность не столь уж необходима и эволюционный отбор, а также формирование во время критических периодов могут устранить ее почти полностью. Но в связи с необходимостью развития второго ассортимента для высших функций мозга требуется сохранность большей части вырожденности в корковых и лимбико-ретикулярных областях. С этой точки зрения для префронтальной, лобной и височной областей критический период длится непрерывно, а у некоторых счастливых индивидуумов — до самой смерти.

Эволюция вырожденных систем, коры и локальных нейронных цепей

Множество данных указывает на то, что у многих животных для нервной системы нет необходимости в вы-

рожденных ассортиментах. Так, весьма вероятно, что у насекомых (Bullock, Horridge, 1965) и моллюсков (Kandel, 1976) комбинация генераторов фиксированных форм (patterns) центральной активности, особые, но не необходимые нейроны, компенсаторные поведенческие акты и автономные рефлексy (Wilson, 1970) могли бы породить высокоадаптивные и сложные формы поведения и без участия такого рода системы, какая описана здесь. Однако на каком-то этапе эволюции определенное преимущество при отборе приобретает новая форма более пластичного поведения. Трудно установить происхождение нервных систем, способных к более тонкому обучению, но можно думать, что (за исключением таких высокоразвитых морских организмов, как осьминог и акула) основное дальнейшее развитие происходило после перехода позвоночных животных к наземному образу жизни.

Для некоторых видов выживание в этих условиях совершенно очевидно было связано с постепенным формированием глаза, конечности и головного мозга для выполнения сложных сепсомоторных актов. Более быстрые изменения выявляются при сравнении головного мозга птиц с мозгом млекопитающих и приматов; речь идет о развитии областей коры из наружного стриатума (Nauta, Karten, 1970). Во времени эволюции приматов и гоминид произошло чрезвычайно быстрое изменение, состоящее в том, что наступило преобладание других неокортикальных областей над обонятельной корой. С развиваемой теорией согласуется предположение о том, что одновременно с изменениями лимбической системы (Виноградова, 1975) и коры развилось начальное сознание. В защиту сознания у более современных форм животных очень красноречиво выступил Гриффин (Griffin, 1975); но самыми поразительными все же остаются развитие гоминид и связанное с ним возникновение речи и символики.

На клеточном уровне развитие новой коры сопровождалось увеличением численности ЛНЦ (Rakic, 1975; Schmitt, Dev, Smith, 1976). Но если делать акцент только на числе (например, на десятикратном увеличении), то это не объяснит массивного увеличения вырожденных связей, которое стало возможным благодаря развитию. Согласно предлагаемой теории, в этом и в связанном с

этим увеличении числа групп клеток коренится главным образом сознание высшего порядка с символикой и осознанием. В то время как лимбикокортикальные и таламо-кортикальные взаимодействия и повторный вход сигналов, возможно, уже развились постепенно, создав поведенческое преимущество при спаривании, защите или других фундаментальных механизмах выживания, появление вырожденного коркового ассортимента с обширными связями ЛНЦ, вероятно, произошло сравнительно внезапно и послужило большим преимуществом при отборе.

Если принять что развитие ЦНС «высших» млекопитающих определило появление селективной системы, то весьма целесообразным представится сравнение ее свойств со свойствами двух других биологических селективных систем — эволюционной и иммунной. Разумеется, эволюция служит основой всей биологии, а иммунная система является специальным приспособлением у разных видов позвоночных. Если предлагаемая теория правильна, то познавательные системы, которые широко функционируют в головном мозгу гоминид, представляют собой третье и самое позднее приспособление (табл. 1).

Первым различием, какое следует отметить, является временная шкала процесса селекции: годы и миллионы лет для естественного отбора, часы и дни для иммунных процессов, секунды и миллисекунды для селекции в нервной системе. Самой «сложной» системой является эволюция с ее великим множеством условий, видов и вариантов, и среди них — появление самого головного мозга. Следующая по сложности — нервная система с бесчисленным множеством типов клеток, абстрактных иерархий и селективных взаимодействий. Наименьшей сложностью характеризуется иммунная система, обладающая одним только видом молекулы-мишени (антителами) и сравнительно немногочисленными типами клеток.

И в нервной системе, и в иммунных системах могут существовать неиспользуемые варианты, и вырожденность в таких соматических системах действительно требует присутствия множества несущественных нейтральных вариантов, которые никогда не будут использованы. При естественном отборе нейтральных мутаций бывает мало или не бывает вовсе. Таким образом, если при есте-

Таблица 1

Некоторые характеристики селективных систем

	Эволюция	Иммунная реакция	Селекция групп в ЦНС
Шкала времени для фиксации селективной единицы	Годы, до 10^6 лет	Часы, дни	Миллисекунды, секунды, часы
Сроки	$3 \cdot 10^9$ лет	$600 \cdot 10^6$ лет	Птицы ($160 \cdot 10^6$ лет) Млекопитающие ($200 \cdot 10^6$ лет)
Общая сложность системы	Наибольшая	Наименьшая	Средняя
Основа вариационного процесса	Мутация в клетках зародышевого пути	Соматическая мутация	Соматическая комбинация
Уровень усложнения ассортимента	Мутация, поток генов	Соматическая мутация V-генов	Эмбриогенез, рекомбинация клеточных групп
Единица отбора	Фенотип	Отдельный лимфоцит	Нейрон и группа нейронов
Селективные взаимодействия	Среда (общая) и фенотип путем естественного отбора	Взаимодействие антигенов и клетки с клеткой	Среда (сенсорная) путем взаимодействия клеточных групп
Нейтральные варианты	Отсутствуют	Имеются	Имеются
Обновление	Имеется	Имеется	Отсутствует для клеток Имеется для синапсов
Новизна	Имеется	Встречается редко или отсутствует	Имеется

ственном отборе большинство выживающих геномов адаптивно полезны и жизнеспособны, то в ЦНС и в иммунной системе формы селекции необязательно адаптивны.

Как обстоит дело с «творческими возможностями» в таких системах? Из-за ограниченности входа клональная селекция в иммунной системе фиксирована и представляет собой своего рода «вариации на тему»; при естествен-

ном отборе и вырожденной селекции групп возможны совершенно новые «темы». Иммунная система и эволюция представляют собой обновляющиеся системы: в первичном ассортименте всегда создаются новые варианты. В ЦНС это не всегда верно для клеток, но верно для синапсов. С методологической точки зрения проблемы анализа двух соматических систем селекции различны: в иммунной системе об ассортименте известно гораздо больше, чем о регуляции; в ЦНС отношения обратные.

Еще одно последнее замечание: если высший отдел головного мозга представляет собой селективную систему, то эффективность ее должна быть почти такой, какая только возможна, учитывая природу молекул, которые при этом используются. Это значит, что временные константы ионных токов и проведения импульсов, а также нейронная упаковка настолько эффективны, насколько это допускает их организация, чем создаются высокое отношение сигнал — шум и лишенное ошибок распространение возбуждения при чрезвычайно низких порогах. Встреча в селективных высших отделах ЦНС не составляет проблемы; проблема состоит в развитии богатых первичного и вторичного ассортиментов.

Некоторые предсказания и следствия

Перечислим главные предсказания теории вырожденных групп.

1. Основными единицами селекции в функциях высших отделов головного мозга являются группы клеток, а не отдельные клетки.

2. Такие группы многократно повторяются, они являются вырожденными и изофункционально перекрывают друг друга. Взаимодействия по принципу связи многих элементов с одним осуществляются через ЛНЦ, а также через связующие аксоны и широко дивергируют, что является свидетельством вырожденности.

3. В то же время множество входов от нейронов R и (R для R) конвергирует на одну и ту же группу клеток (R для R), чем создаются абстрактные коды из клеточных групп.

4. Хотя отдельные нейроны иногда могут функциони-

ровать как группы, на высших уровнях системы, обладающей большой пластичностью, никогда не будет обнаружен какой-либо главенствующий нейрон или «решающие элементы» из отдельных нейронов (Bullock, 1961).

5. Селекция играет большую, но не исключительную роль в формировании первого ассортимента в эмбриогенезе. Положение и наличие синапсов не определяется комплементарными взаимодействиями белков поверхности, специфическими для каждого отдельного синапса. Таким образом, не существует сколько-нибудь значительного заранее сформированного молекулярного ассортимента, которым объяснялось бы взаимодействие между клетками в развивающейся нервной системе.

6. Имеются корреляции, указывающие на наличие фазного повторного входа сигнализации на вырожденных нейронных группах с периодами 50—200 мс. Наиболее вероятны корреляции между кортикальными, таламо-кортикальными и лимбико-ретикулярными сигналами.

Теория будет опровергнута, если окажется правильным любое из следующих положений:

1. Одиночные клетки сами способны к «абстракции» сенсорных входных сигналов в височной или лобной коре.

2. Высшая функция утрачивается при удалении любой связанной с ней одиночной клетки или комбинации одиночных клеток, не образующих группы.

3. Группы клеток в ЦНС лишь изоморфно и изофункционально избыточны, но не вырождены.

4. Вырожденные группы клеток встречаются, но в столь малом числе или на таких ограниченных участках, что их наличием нельзя объяснить существование ассортимента, обладающего одновременно широким диапазоном и специфичностью. Так, если для обработки на высшем уровне сенсорных модальностей группами (R для R) имелось бы всего только 10^3 таких групп, то весьма сомнительно, чтобы они могли выполнять весь широкий диапазон различных опознавательных функций.

5. Функция внутренней связи в клеточных группах в коре и лимбических (а возможно, и в таламических) областях полностью фиксирована и определена.

6. Получены данные, исключаяющие наличие фазного повторного входа сигналов.

Резюме

Рассмотрение свойств центральной нервной системы у высших млекопитающих и особенно у человека говорит о том, что удовлетворительная теория функций головного мозга должна учитывать распределенный характер обучения, ассоциативный характер вызова из памяти, адаптивную реакцию на новизну и способность к весьма абстрактным представлениям в модели мира. Этим условиям, очевидно, удовлетворяет селективная теория функции головного мозга, в которой единицей отбора (селекции) служит группа нейронов.

Теория предполагает, что в эмбриогенезе и во время развития образуются группы нейронов с определенной структурой, содержащие до 10 000 клеток. Внутренние связи в группе и внешние связи между группами определяются генетической программой и синаптической селекцией. В результате этого процесса образуются первичные ассортименты (наборы), состоящие из групп нейронов различного строения и с различными связями, из которых более чем одна способна реагировать на данную форму (pattern) сигнала или распознавать ее. Такая реакция по принципу отношения «много к одному» означает, что все ассортименты являются вырожденными. Мобилизация таких вырожденных первичных ассортиментов сигналами приводит к ассоциативному распознаванию. Кроме того, в результате повторения сигналов, взаимодействующих с отобранными нейронными группами, создаются вторичные ассортименты групп с более высокой вероятностью реакции. Такой процесс селективен в том смысле, что сигналы не играют роли в образовании анатомических связей в группах первичного ассортимента, а лишь отбирают соответствующие группы из ранее образованного ассортимента.

Эта селективная теория высших функций мозга не требует специальных термодинамических допущений и свободна от менталистических представлений. Но поскольку предлагаемая система селективная и вырожденная, она не детерминирована механистически в том смысле, в каком детерминирована машина с часовым механизмом. На основе теории вырожденной селекции групп сделана по-

пытка объяснить свойства сознания при помощи феноменологической теории, согласующейся с нейроанатомическими и нейрофизиологическими фактами. К требующим объяснения свойствам сознания относятся: 1) способность оценивать или различать разные события; 2) способность реагировать критически на внутренние и внешние состояния и обновлять информацию; 3) способность накапливать следы в памяти и вызывать их посредством ассоциаций во временных последовательностях и 4) способность отличать «я» от «не-я» (осознание себя). Удовлетворительная гипотеза, объясняющая эти свойства, должна избегать бесконечной регрессии иерархических состояний и должна создавать возможность предварительного планирования и моторного выхода без программиста, т. е. должна снижать потребность в программировании.

Предложенная здесь гипотеза заключается в том, что состояние сознания возникает в результате фазного повторного входа сигналов, происходящего в параллельных процессах, которые включают в себя ассоциации между заложенными в память формами (patterns) сигналов и текущей сенсорной или внутренней входной сигнализацией. Каждый фазный процесс делится на две стадии. Первая стадия состоит из входа обработанных входных сигналов и удержания возникших в результате и ассоциированных сигналов для повторного входа на второй стадии. На этой стадии последующий обработанный входной сигнал соединяется с повторными входными сигналами и ассоциируется с реакциями групп как в первичном, так и во вторичном ассортиментах. Этот цикл завершается в течение миллисекунд. Предполагается, что осознание возникает в результате обращения групп нейронов высшего порядка к богатым мультимодальным ассоциативным структурам, заложенным в долговременную память в результате прошлого опыта.

В этой теории сделано допущение, что временная основа повторного входа и временная основа вызова одни и те же. В сочетании с последовательным маркированием заложенных в памяти событий это дает возможность вызова по надлежащей временной шкале и в надлежащем порядке. Благодаря селективному, вырожденно-групповому и фазному характеру циклов повторного входа и способ-

ности нейронов высшего порядка к абстракции последовательности событий может быть создана непрерывная сдвинутая комбинация ассоциаций. После достаточного развития и опыта такая система может приобрести способность различать абстрактные комплексы, т. е. отличать «я» от входных сигналов окружающей среды. Хотя такая система не зависит от фиксированной программы или программиста, ее свойства согласуются со способностью головного мозга к выполнению сложных операций.

Исходя из этого представления, сознание рассматривается как форма ассоциативного воспоминания с обновлением, основанном на текущей повторной входной сигнализации, которая непрерывно подтверждает или изменяет «модель мира» или «теорию я» посредством параллельных моторных или сенсорных выходов. Весь процесс зависит от свойств селекции групп и повторного входа сигналов в нервную систему, которая уже специализирована в эмбриогенезе и в эволюции.

Благодарность

Я благодарен Ф. Шмитту за его великодушную поддержку и ценную критику, без которой эта статья не была бы написана. Приношу также благодарность В. Маунт-каслу за просмотр работы и бесценные советы во время ее написания. Но я полностью несу ответственность за основные высказанные здесь мысли и за возможные ошибки, ускользнувшие от их внимания.

ЛИТЕРАТУРА

- Barondes S.*, ed., 1976. *Neuronal Recognition*, New York, Plenum Press.
- Bennett T. L.*, 1975. The electrical activity of the hippocampus and the process of attention. In: *The Hippocampus: Neurophysiology and Behavior*, Vol. 2, R. L. Isaacson and K. H. Pribram, eds., New York, Plenum Press.
- Blakemore C., Van Sluyters R. C.*, 1974. Reversal of the physiological effects of monocular deprivation in kittens: Further evidence for a sensitive period, *J. Physiol.*, 237, 195—216.
- Bodian D.*, 1970. A model of synaptic and behavioral ontogeny. In: *The Neurosciences: Second Study Program*, F. O. Schmitt, ed., New York, The Rockefeller University Press, pp. 129—140.

- Bodian D.*, 1962. The generalized vertebrate neuron, *Science*, 137, 323—326.
- Brackenbury R., Thiery J.-P., Rutishauser U., Edelman G. M.*, 1977. Adhesion among neural cells of the chick embryo. I. An immunological assay for molecules involved in cell-cell binding, *J. Biol. Chem.*, 252, 6835—6840.
- Brodal S.*, 1975. The "wiring patterns" of the brain: Neuroanatomical experiences and their implications for general views of the organization of the brain. In: *The Neurosciences: Paths of Discovery*, F. G. Worden, J. P. Swazey and G. Adelman, eds., Cambridge, Mass., MIT Press, pp. 123—140.
- Bullock T. H.*, 1959. Neuron doctrine and electrophysiology, *Science*, 129, 997—1002.
- Bullock T. H.*, 1961. The problem of recognition in an analyzer made of neurons. In: *Sensory Communication*, W. A. Rosenblith, ed., Cambridge, Mass., MIT Press, pp. 717—724. [Имеется перевод: Буллок Т. Проблема узнавания в нейронном анализаторе. — В кн.: Теория связи в сенсорных системах. М., Мир, 1964, с. 100—106.]
- Bullock T. H., Horridge G. A.*, 1965. *Structure and Function in the Nervous Systems of Invertebrates*, Vols. I and II, San Francisco, W. H. Freeman.
- Campbell K.*, 1970. *Body and Mind*, New York, Anchor Books, Doubleday and Co.
- Changeux J.-P., Danchin A.*, 1976. Selective stabilization of developing synapses as a mechanism for the specification of neuronal networks, *Nature*, 264, 705—712.
- Chow K. L., Leiman A. L.*, 1970. The structural and functional organization of the neocortex, *Neurosci. Res. Program Bull.*, 8, No. 2.
- Cooper L. N.*, 1973. A possible organization of animal memory and learning, *Nobel Symposium*, 24, 252—264.
- Cowan W. M.*, 1973. Neuronal death as a regulative mechanism in the control of cell number in the nervous system. In: *Development and Aging in the Nervous System*, M. Rockstein and M. L. Sussman, eds., New York, Academic Press, pp. 19—41.
- Eccles J. C.*, ed., 1966a. *Brain and Conscious Experience*, New York, Springer-Verlag.
- Eccles J. C.*, 1966b. Cerebral synaptic mechanisms. In: *Brain and Conscious Experience*, J. C. Eccles, ed., New York, Springer-Verlag, pp. 24—50.
- Eccles J. C.*, 1974. Cerebral activity and consciousness. In: *Studies in the Philosophy of Biology — Reduction and Related Problems*, F. J. Ayala and T. Dobzhansky, eds., London, Macmillan, pp. 87—105.
- Edelman G. M.*, 1974a. The problem of molecular recognition by a selective system. In: *Studies in the Philosophy of Biology — Reduction and Related Problems*, F. J. Ayala and T. Dobzhansky, eds., London, Macmillan, pp. 45—56.
- Edelman G. M.*, 1974b. Origins and mechanisms of specificity in clonal selection. In: *Cellular Selection and Regulation in the Immune Response*, G. M. Edelman, ed., New York, Raven Press.

- Edelman G. M.*, 1975. Molecular recognition in the immune and nervous systems. In: *The Neurosciences: Paths of Discovery*, F. G. Worden, F. G. Swazey and G. Adelman, eds., Cambridge, Mass., MIT Press, pp. 65—74.
- Evarts V., Bizzi E., Burke R. E., DeLong M., Thach W. T., Jr.*, 1971. Central control of movement, *Neurosci. Res. Program Bull.*, 9, No. 1.
- Feigl H.*, 1967. *The "Mental" and the "Physical": The Essay and a Postscript*, Minneapolis: University of Minnesota Press.
- Griffin D.*, 1977. *The Question of Animal Awareness*, New York, Rockefeller University Press.
- Grüsser O.-J., Grüsser-Cornehls U.*, 1976. Neurophysiology of anuran visual system. In: *Frog Neurobiology, A Handbook*, R. Llinás and W. Precht, eds., Berlin, Springer-Verlag, pp. 297—385.
- Hamburger V.*, 1970. Embryonic motility in vertebrates. In: *The Neurosciences: Second Study Program*, F. O. Schmitt, ed., New York, The Rockefeller University Press, pp. 141—151.
- Herrnstein R. J., Bornig E. G.*, 1965. *A Source Book in the History of Psychology*, Cambridge Mass., Harvard University Press.
- Hubel D. H., Wiesel T. N.*, 1974. Sequence regularity and geometry of orientation columns in the monkey striate cortex, *J. Comp. Neurol.*, 158, 267—294.
- Isaacson R. L., Pribram K. H.*, eds., 1975a. *The Hippocampus: Structure and Development*, Vol. 1, New York, Plenum Press.
- Isaacson R. L., Pribram K. H.*, eds., 1975b. *The Hippocampus: Structure and Development*, Vol. 2, New York, Plenum Press.
- Jasper H. H.*, 1966. Pathophysiological studies of brain mechanisms in different states of consciousness. In: *Brain and Conscious Experience*, J. C. Eccles, ed., New York, Springer-Verlag, pp. 256—282.
- Jerne N. K.*, 1967. Antibodies and learning: Selection versus instruction. In: *The Neurosciences: A Study Program*, G. C. Quarton, T. Melnechuk and F. O. Schmitt, eds., New York, The Rockefeller University Press, pp. 200—208.
- Kandel E.*, 1976. *Cellular Basis of Behavior*, San Francisco, W. H. Freeman. [Имеется перевод: Кэндел Э. Клеточные основы поведения. — М.: Мир, 1980.]
- Kuffler S. W., Nicholls J. G.*, 1977. *From Neuron to Brain*, Sunderland, Mass., Sinauer Associates, Inc. [Имеется перевод: Кюфлер С., Николс Дж. От нейрона к мозгу. — М.: Мир, 1979.]
- Landmesser L., Pilar G.*, 1970. Selective reinnervation of two cell populations in the adult pigeon ciliary ganglion, *J. Physiol.*, 211, 203—216.
- Landmesser L., Pilar G.*, 1972. The onset and development of transmission in the chick ciliary ganglion, *J. Physiol.*, 222, 691—713.
- Lashley K.*, 1950. In search of the engram. In: *Physiological Mechanisms in Animal Behavior (Society of Experimental Biology Symposium, No. 4)*, New York, Academic Press, pp. 454—482.
- Lenneberg E. H.*, 1970. Brain correlates of language. In: *The Neurosciences: Second Study Program*, F. O. Schmitt, ed., New York, The Rockefeller University Press, pp. 361—371.
- Libet B.*, 1966. Brain stimulation and the threshold of conscious experience.

- rience. In: *Brain and Conscious Experience*, J. C. Eccles, ed., New York, Springer-Verlag, pp. 165—176.
- Longuet-Higgins H. C., Willshaw D. J., Berneman O. P.*, 1970. Theories of associative recall, *Quart. Rev. Biophys.*, 3, No. 2.
- Luria A. R.* (Лурья А. Р.), 1973. *The Working Brain: An Introduction to Neuropsychology*, New York, Basic Books.
- MacKay D. M.*, 1966. Cerebral organization and the conscious control of action. In: *Brain and Conscious Experience*, J. C. Eccles, ed., New York, Springer-Verlag, pp. 422—445.
- MacKay D. M.*, 1970. Perception and brain function. In: *The Neurosciences: Second Study Program*, F. O. Schmitt, ed., New York, The Rockefeller University Press, pp. 303—316.
- Miller G. A., Johnson-Laird P. N.*, 1976. *Language and Perception*, Cambridge, Mass., Harvard University Press.
- Moscona A.*, 1974. Surface specification of embryonic cells: Lectin receptors, cell recognition and specific cell ligands. In: *The Cell Surface in Development*, A. Moscona, ed., New York, John Wiley and Sons.
- Mountcastle V. B.*, 1957. Modality and topographic properties of single neurons of cat's somatic sensory cortex, *J. Neurophysiol.*, 20, 408—434.
- Mountcastle V. B.*, 1967. The problems of sensing and the neural coding of sensory events. In: *The Neurosciences: A Study Program*, G. C. Quarten, T. Melnechuk and F. O. Schmitt, eds., New York, The Rockefeller University Press, pp. 393—408.
- Mountcastle V. B.*, 1974. Sleep, wakefulness and the conscious state: Intrinsic regulatory mechanisms of the brain. In: *Medical Physiology*, Vol. 1, V. B. Mountcastle, ed., St. Louis, C. V. Mosby Co., pp. 254—281.
- Mountcastle V. B.*, 1976. The world around us: Neural command functions for selective attention, *Neurosci. Res. Program Bull.*, 14, Supplement.
- Nauta W. J. H., Karten H. J.*, 1970. A general profile of the vertebrate brain with sidelights on the ancestry of the cerebral cortex. In: *The Neurosciences: Second Study Program*, F. O. Schmitt, ed., New York, The Rockefeller University Press, pp. 7—26.
- Penfield W.*, 1975. The mind and the brain. In: *The Neurosciences: Paths of Discovery*, F. G. Worden, J. P. Swazey and G. Adelman, eds., Cambridge, Mass., MIT Press, pp. 437—454.
- Peters A., Palay S. L., de Webster H. F.*, 1976. *The Fine Structure of the Nervous System*, Philadelphia, Saunders.
- Piaget J.*, 1950. *Psychology of Intelligence*, New York, Harcourt, Brace and World.
- Piaget J.*, 1954. *The Construction of Reality in the Child*, New York, Basic Books.
- Popper K. R.*, 1974. Scientific reduction and the essential incompleteness of all science. In: *Studies in Philosophy of Biology — Reduction and Related Problems*, F. J. Ayala and T. Dobzhansky, eds., London, Macmillan, pp. 259—283.
- Prestige H. C.*, 1970. Differentiation, degeneration and the role of the periphery. In: *The Neurosciences: Second Study Program*,

- F. O. Schmitt, ed., New York, The Rockefeller University Press, pp. 73—82.
- Pribram K. H., Isaacson R. L., 1975. Summary. In: *The Hippocampus: Neurophysiology and Behavior*, Vol. 2, R. L. Isaacson and K. H. Pribram, eds., New York, Plenum Press, pp. 429—441.
- Quarton G. S., Melnichuk T., Schmitt F. O., eds., 1967. *The Neurosciences: A Study Program*, New York, The Rockefeller University Press.
- Rakic P., 1975. Local circuit neurons, *Neurosci. Res. Program Bull.*, 13, No. 2.
- Russell W. R., Espir M. L. E., 1961. *Traumatic Aphasia*, London, Oxford University Press.
- Ryle G., 1949. *The Concept of Mind*, New York, Barnes and Noble.
- Schmitt F. O., ed., 1970. *The Neurosciences: Second Study Program*, New York, The Rockefeller University Press.
- Schmitt F. O., Worden F. G., eds., 1974. *The Neurosciences: Third Study Program*, Cambridge, Mass., MIT Press.
- Schmitt F. O., Dev P., Smith B. H., 1976. Electrotonic processing of information by brain cells, *Science*, 193, 114—120.
- Seckel H. P. G., 1950. *Bird Headed Dwarfs*. Springfield, Ill., Charles C Thomas.
- Shepherd G. M., 1972. The neuron doctrine: A revision of functional concepts, *Yale J. Biol. Med.*, 45, 584—599.
- Sherrington C. S., 1941. *Man on His Nature*, Cambridge, England, Cambridge University Press.
- Skinner B. F., 1966. The phylogeny and ontogeny of behavior, *Science*, 153, 1205—1213.
- Sperry R. W., 1969. A modified concept of consciousness, *Psychol. Rev.*, 76, 532—536.
- Sperry R. W., 1970a. Perception in the absence of the neocortical commissures. In: *Perception and Its Disorders*, D. A. Hamburg, K. H. Pribram and A. J. Stunkard, eds., Baltimore, William and Wilkins, pp. 123—138.
- Sperry R. W., 1970b. An objective approach to subjective experience, *Psychol. Rev.*, 77, 585—590.
- Thiery J.-P., Brackenbury R., Rutishauser U., Edelman G. M., 1977. Adhesion among neural cells of the chick embryo. II. Purification and characterization of a cell adhesion molecule from neural retina, *J. Biol. Chem.*, 252, 6841—6845.
- Vanderwolf C. H., Krassies R., Gillespie L. A., Blond B. H., 1975. Hippocampal rhythmic slow activity and neocortical low voltage fast activity: Relations to behavior. In: *The Hippocampus: Neurophysiology and Behavior*, Vol. 2, R. L. Isaacson and K. H. Pribram, eds., New York, Plenum Press, pp. 101—128.
- Виноградова О. С., 1975. Functional organization of the limbic system in the process of the registration of information: Facts and hypotheses. In: *The Hippocampus: Neurophysiology and Behavior*, Vol. 2, R. L. Isaacson and K. H. Pribram, eds., New York, Plenum Press, pp. 3—69.
- von Neumann J., 1956. Probabilistic logics and the synthesis of reliable organisms from unreliable components. In: *Automata Stu-*

dies, C. Shannon and J. McCarthy, eds., Princeton, Princeton University Press. pp. 43—98.

Weiss P., 1970. Neural development in biological perspective. In: The Neurosciences: Second Study Program, F. O. Schmitt, ed., New York, The Rockefeller University Press, pp. 53—61.

Wilson D. M., 1970. Neural operations in arthropod ganglia. In: The Neurosciences: Second Study Program, F. O. Schmitt, ed., New York, The Rockefeller University Press, pp. 397—409.

Wilson H. R., Cowan J. D., 1973. A mathematical theory of the functional dynamics of cortical and thalamic nervous tissue, *Kybernetik*, 13, 55—80.

Winograd S., Cowan J. D., 1963. Reliable Computations in the Presence of Noise, Cambridge, Mass., MIT Press.

Yoon M. G., 1975. Topographic polarity of the optic tectum studied by reimplantation of the tectal tissue in adult goldfish. In: Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. Vol. XL, New York, Cold Spring Harbor Laboratory, pp. 503—519.

Young J. Z., 1975. Sources of discovery in neuroscience. In: The Neurosciences: Paths of Discovery. F. G. Worden, J. P. Swazey and G. Adelman, eds., Cambridge, Mass., MIT Press, pp. 15—46.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие редактора перевода	5
Введение. Ф. Шмитт	7
Литература	14
Организирующий принцип функции мозга — элементарный модуль и распределенная система. В. Маунткасл . . .	15
Филогенез неокортекса	18
Онтогенез новой коры	20
Существует ли причинная связь между цитоархитектоническими и функциональными различиями разных областей коры?	22
Колончатая организация коры больших полушарий . .	26
Внутренняя организация новой коры	45
Внешние связи новой коры	48
Общие положения	52
Литература	59
Селекция групп и фазная повторная сигнализация; теория высших функций головного мозга. Дж. Эделмен	68
Введение	68
Селекция и ее предпосылки	70
Требования к селекции групп; вырожденность	74
Вырожденная селекция групп в головном мозгу . . .	81
Повторный вход селективной сигнализации и нервные субстраты сознания	97
Условия, достаточные для сознательного восприятия . .	109

Содержание

133

Некоторые следствия и сравнения с другими точками зрения	113
Онтогенез и развитие первого ассортимента	115
Эволюция вырожденных систем, коры и локальных нейронных цепей	118
Некоторые предсказания и следствия	122
Резюме	124
Благодарность	126
Литература	126

Джералд Эделмен, Вернон Маунткнсл

РАЗУМНЫЙ МОЗГ

Ст. научн. редактор Е. А. Яновская

Мл. научн. редактор О. А. Горгун

Художник Ю. С. Урманчеев

Художественный редактор Л. Е. Безрученков

Технический редактор З. И. Резник

Корректор В. И. Киселева

ИБ № 2493

Сдано в набор 13.02.81. Подписано к печати 16.04.81. Формат 84×108/32.
Бумага кн.-журн. № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Объем
2,13 бум. л. Усл. печ. л. 7,14. Усл. кр. отт. 7,24. Уч.-изд. л. 7,19. Изд.
№ 4/1024. Тираж 20 000 экз. Зак. 120. Цена 50 коп.

Издательство «МИР».

Москва, 1-й Рижский пер., 2.

Ярославский полиграфкомбинат Союзполиграфпрома при Государственном
комитете СССР по делам издательств, полиграфии и книжной торговли.
150014, Ярославль, ул. Свободы, 97.