

МИНИСТЕРСТВО ВЫСШЕГО И СРЕДНЕГО СПЕЦИАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
СССР

Редколлегия журнала "Биологические науки"

№ 2144-388.

УДК 612.8: 612.821.8: 612.84/88

Г.С.Воронков

К АНАЛИЗУ ПРИНЦИПОВ КОДИРОВАНИЯ В СЕНСОРНЫХ СИСТЕМАХ

Москва - 1988 г.

Является очевидным, что суть деятельности мозга, и сенсорных систем в частности, составляют информационные процессы. Эти информационные процессы реализуются главным образом в нейрофизиологических процессах и проявляются в конечном счете в разных формах поведения и изменения деятельности внутренних систем животного, а у человека еще в мышлении и речи.

Задача установления соответствия между информационными процессами и реализующими их нейрофизиологическими процессами как цель физиологических исследований деятельности мозга формулировалась и решалась, в соответствующих своему времени терминах и насколько это было возможно, уже в классических работах как отечественных, так и зарубежных авторов - физиологов, психологов, морфологов. Эта задача находится в поле зрения исследователей и в настоящее время; с развитием информационного подхода и достижениями нейрофизиологии она становится лишь более актуальной.

Одним из важных вопросов в рамках этой задачи является проблема кодирования. Отсутствие решения этого вопроса сдерживает развитие конструктивного подхода к описанию в нейрофизиологических терминах высших проявлений деятельности как сенсорных систем, так и мозга в целом.

Достаточно перечислить термины, встречающиеся в настоящее время в статьях и монографиях, чтобы сделать вывод о существовании различий в представлениях разных исследователей о механизмах кодирования в Ц.Н.С. и, следовательно, о том, что эта проблема еще только находится в стадии решения. Такими терминами, к примеру, являются: частотное кодирование, кодирование паттернами импульсных разрядов, временное кодирование; кодирование мечеными линиями, кодирование номером канала; про-

пространственно-временное кодирование, кодирование структурой распределения по волокнам; теория места, позиционное кодирование; наконец, в последнее время все больше употребляется термин "пространственное" кодирование. Этот список можно продолжить.

Данная статья не является обзором работ и гипотез по проблеме кодирования. В этом отношении мы опираемся на фундаментальные обзорно-аналитические работы /37,54/. Анализ принятый в этих работах позволяет выделить две крайние точки зрения, к которым в конечном итоге сводятся, по-видимому, при развитии все остальные гипотезы. Согласно одной из них в основе процесса кодирования лежит принцип кодирования мечеными линиями, согласно другой - принцип кодирования паттернами импульсных разрядов ("частотное" кодирование)^X. Подавляющее число авторов в настоящее время высказывается прямо или в неявном виде (то есть, когда об отношении автора можно судить только по контексту) в пользу гипотезы частотного кодирования.

В статье рассматриваются принцип кодирования мечеными линиями в сопоставлении его с частотным кодированием; другой за-

^X Термин "частотное" в наиболее прямом смысле означает "среднечастотное" кодирование, то есть когда принимается во внимание только частота импульсов за определенный отрезок времени. Тем не менее, ему часто придают более общее значение - кодирование паттернами импульсных разрядов, когда значимым принимается изменение интервалов между импульсами; при этом средняя частота импульсов может оставаться неизменной. "Среднечастотное" кодирование является частным случаем кодирования паттернами импульсных разрядов. Здесь, из-за краткости, будет также использоваться термин "частотное" кодирование, при этом - в его более общем значении.

дачей является показать возможность построения абстрактной сенсорной системы, обладающей свойствами реальных сенсорных систем, опираясь на принцип кодирования мечеными линиями и шеррингтоновский принцип конвергенции.

Рассмотрим принцип кодирования мечеными линиями. Ссылаясь на Буллока /44/ и Маунткласа /53/, введших термин "меченая линия", Сомьен /37/ дает следующее определение этого принципа: "Если сенсорные рецепторы чувствительны к одной определенной форме адекватного раздражения и если их центральные связи распределены как-то так, что обеспечивается их обособленность по качеству стимулов, тогда эта организация могла бы служить для кодирования качеств". Конкретно под этим обычно подразумевается существование проекций рецепторов по типу "точка в точку", изолированность меченых линий в центрах, как это изображено на верхней части рис. I, А. (Однако, как будет показано ниже, под это определение подходит и более широкое понимание).

С информационной точки зрения наиболее существенным в этом принципе кодирования то, что нейроны меченых линий являются по существу монофункциональными или, другими словами, они не несут, не передают никакой качественно другой информации, кроме одной - о наличии возбуждения в том типе рецепторов, с которым они связаны. Так, возбуждение центрального нейрона "А" (или группы нейронов "А"; рис. I, А) только лишь означает: в обонятельной системе, - что активированы обонятельные рецепторы А-типа; в соматосенсорной системе, - что активированы рецепторы кожи в точке (или участке) А, и т.п. В этом представлении схождение однотипных волокон (см. нижнюю часть рис. I, А) не вносит нового качества, и такая схема с гомогенной конвергенцией

является эквивалентной схеме "точка в точку" в верхней части рис. I, А.

Здесь следует подчеркнуть, что под словами "другая или новая информация" подразумевается качественно новая информация; при этом, естественно, принимается, что количественная характеристика (сила, интенсивность) сигнала отображается интенсивностью импульсации.

В соответствии с выше приведенным определением кодирования мечеными линиями естественно считать, что этот принцип кодирования реализуется в тех системах, где имеет место выраженная топическая проекция рецепторного поля. Таковыми, например, у высших позвоночных принято считать проекционные части зрительной (по крайней мере, до наружного коленчатого тела включительно), соматосенсорной и слуховой систем /см. 20,28,5/. Однако для ряда других систем и в особенности в тех случаях, когда явно обнаруживается конвергенция разнотипных волокон, принимается большей частью частотное кодирование /см.8/. Так, признается возможным частотное кодирование во вкусовом анализаторе /см.28/; еще сравнительно недавно иногда предполагалось, что одно обонятельное волокно может передавать информацию о запахах разного типа /51/, а предположение о сходимости разнотипных обонятельных волокон в отдельном обонятельном клубочке вызывало вопрос, не будет ли при этом теряться информация о качестве запаха (см. например, дискус. к докл./50/, стр.341). Высказано мнение /8/, что обеспечение высших проявлений деятельности мозга (мышление, память) невозможно кодированием по принципу меченых линий; при этом вопрос о форме представления информации в высших центрах мозга авторы оставляют открытым, допуская множественность различ-

ных кодов.

Конвергенция разнотипных волокон в сенсорных путях (рис.1,Б) является, по-видимому, одной из причин, почему принцип меченой линии, согласно выше приведенному определению которого меченные линии обособлены друг от друга, не принимается и не рассматривается в большинстве случаев. Проводимый ниже анализ показывает, что в действительности конвергенция не является препятствием к реализации этого принципа кодирования.

Концепция конвергенции как общий принцип для ц.н.с. была разработана Ч.Шеррингтоном /40/ на основе экспериментальных данных. Им было показано, что разные рефлекторные дуги, берущие начало от разных рецепторов (это могли быть разные рецепторы плеча собаки при чесательном рефлексе или даже рецепторы разных модальностей), могут конвергировать в конечном счете на одной и той же группе мотонейронов (или мотонейроне) - одном "общем конечном пути". Те из дуг, которые захватывают конечный путь, управляют им; "общий конечный путь" является пассивным инструментом в руках отдельных групп рефлекторных путей" /40, стр.152/. Таким образом, конечный путь (и/или отдельный мотонейрон) имеет "много степеней свободы", как писал А.А.Ухтомский /41/.

Следует отметить, что трактовка термина "много степеней свободы" в современной литературе иногда отличается от таковой Шеррингтона-Ухтомского. Несколько упрощая, можно сказать, что в последней трактовке мотонейрон пропускает, выделяет частоту той дуги, которая захватывает конечный путь (мотонейрон); в первой трактовке, в частности в трактовке /4/, "много степеней свободы" это множество специфических паттернов

импульсации (нейрона), каждый из которых возникает в нейроне в результате его интегративной деятельности. В этой трактовке, как можно видеть, нейрон уже не "пассивный инструмент", а активный полифункциональный (полифункциональный в том смысле, что он может порождать и уже тогда передавать дальше разнокачественную информацию). По-видимому, вследствие такой трактовки с принципом конвергенции в настоящее время непременно связывается представление о полифункциональности (в указанном выше смысле) отдельного нейрона. Представлению о такой полифункциональности отвечает принцип кодирования паттернами импульсных разрядов. Таким образом с гетероген-
конвергенцией
ной ^{конвергенцией} как бы непременно оказывается связанным принцип частотного кодирования.

А.А.Ухтомский /41/ развил принцип конвергенции как всеобщий для ц.н.с., подчеркнув его распространение на сенсорные системы в частности (об этом писал и Шеррингтон). Это означает, что конвергенция разных по субмодальности ("интрамодальности" - в терминологии /1/) типов волокон - гетерогенная конвергенция - имеет место уже в самих сенсорных системах, до выхода на общий конечный путь.

Впоследствии гетерогенная конвергенция как отличительная особенность в организации сенсорных систем, по сравнению с простыми техническими коммуникационными системами, была отмечена в работах /54,8/; она признана как необходимый фактор в интегративной деятельности ц.н.с. /3,28/ и лежит в основе модельных представлений об организации и функционировании мозга большинства физиологических работ, более того, с гетерогенной конвергенцией как принципиальной особенностью организации ц.н.с., связывается дальнейший прогресс в развитии

этих представлений /9,45/.

Экспериментальные данные, показывающие гетерогенную конвергенцию на отдельном нейроне, многочисленны в отношении высоких этажей сенсорных систем. Так, конвергенция сигналов разных модальностей на нейронах в коре показана уже в 1964 /10/; имеются многочисленные данные о гетерогенной конвергенции в таламусе. Обзор данных такого плана сделан в 1971 году /12/. В монографии /8/ цитируются работы, свидетельствующие о мультимодальной конвергенции не только в "неспецифических" и "ассоциативных" структурах мозга, но и в классических центрах сенсорных систем: /2,32,52,42/.

В то же время имеется сравнительно небольшое количество работ по гетерогенной конвергенции субмодальностей на первых синаптических уровнях сенсорных систем. Это обусловлено, вероятно, как принципиальными трудностями изучения этой конвергенции на нижних уровнях - слабой селективностью рецепторов и связанных с ними нейронов, биохимической однородностью "релейных" нейронов, так и, возможно, тем, что актуальность таких исследований стала очевидной, как нам кажется, лишь в последнее время. Назовем некоторые известные данные такого рода, взятые, как правило, из работ самой разной направленности (более систематическое их изложение дано в /14,15/). Нет сомнения, что именно гетерогенная конвергенция обуславливает детекторные свойства ганглиозных клеток сетчатки лягушки и некоторых млекопитающих. На этом же, II-ом, синаптическом уровне имеет место гетерогенная конвергенция в соматосенсорной системе, именно на нейронах ядра Голля и Бурдаха /см.29 /; на биполярах сетчатки (I-ый синаптический уровень) конвергируют колбочки и палочки, то есть разночувствительные к спектральному

составу света элементы /см.21/. Получены предварительные данные /17/ в пользу гетерогенной конвергенции обонятельных рецепторов на вторичных нейронах в обонятельной луковице (I-ий синаптический уровень). Имеются данные о гетерогенности вкусовых рецепторов /35/. Ряд авторов предполагают гетерогенность обонятельных рецепторов /46,48/. Можно заключить, следовательно, что гетерогенная конвергенция на отдельном нейроне признана теоретически необходимой; экспериментальные данные также показывают гетерогенную конвергенцию.

Итак, с одной стороны, принцип меченой линии предполагает монофункциональность нейронов и обособленность линий; с другой стороны, доказана конвергенция на отдельных нейронах, с конвергенцией связывают, как правило, полифункциональность нейронов, предполагая принцип частотного кодирования. Таким образом, принцип конвергенции, казалось бы, исключает принцип меченой линии.

С нашей точки зрения, к изложению которой мы переходим, противоречие между принципом меченой линии и принципом конвергенции, якобы делающее их взаимоисключающими, является кажущимся и, следовательно, принцип кодирования мечеными линиями может рассматриваться (как лежащий в основе информационной деятельности сенсорных систем), по крайней мере, с не меньшими основаниями, чем принцип частотного кодирования. В обоснование этой точки зрения можно предложить следующие аргументы.

Во-первых, из концепции конвергенции не "вытекают" как следствие полифункциональность (в смысле, определенном на стр.7) и связываемое с ней частотное кодирование. Это относится как к мотонейронам, так и другим нейронам с интегративной функцией. Что касается мотонейронов, то, хотя он обладает

многими степенями свободы (в определении Ухтомского) и на нем в конечном счете сходятся разные рефлекторные дуги, он по сути не является интегрирующим (то есть порождающим на основе разнокачественной приходящей информации качественно новую информацию) элементом.

Действительно, согласно Шеррингтону /40/ "...рефлекторные дуги... конвергируют и встречаются несколько раньше, чем они достигают своего общего конечного пути (стр.148); "механизмы координации (Какой бы ни была интимная природа этого механизма...)" (стр.149) локализуются перед мотонейронами "в самом центральном нервном органе где-нибудь между двигательным нейроном, направляющимся к мышце, и рецепторным нейроном" (стр.82). Мотонейрон, как цитировалось выше /40, стр. 152/, пропуская разные частоты остается "пассивным инструментом". По-видимому, можно в этом аспекте провести аналогию между мотонейроном и рецептором. Рецептор тоже является "пассивным инструментом" (но уже "в руках" внешней среды); он реагирует на последовательные предъявления как одной и той же (простой или сложной) картины среды, так и на последовательности самых разных сложных картин, если в последних, как и в первых, имеются компоненты - составляющие (стимулы), адекватные к данному рецептору. Однако при этом рецептор практически всегда, насколько это известно, остается монофункциональным.

По отношению к мотонейрону в качестве внешней среды выступает ц.н.с. (Можно здесь вспомнить, что П.К.Анохин называл мотонейрон "рецептором, обращенным ^ввнутрь"). В качестве картин среды (двигательных образов) выступают комбинации проекций на мотонейроны. Компонентами-составляющими картины, на

которые реагирует данный мотонейрон, являются проекции-составляющие, оканчивающиеся на данном мотонейроне. Функцией отдельного мотонейрона будет активирование мышцы (или их группы), с которой (и только с ней) он постоянно связан. В силу последнего мотонейрон всегда монофункционален. (Сам временной характер последовательностей картин также может быть информативен; однако эта информативность уже более высокого порядка и соответственно требует рассмотрения с более "высокой" точки зрения; эта задача выходит за рамки статьи).

Что касается нейронов какого-либо сенсорного пути, на которых конвергируют разнородные рецепторы (афференты), то и здесь, видимо, нет необходимости предполагать полифункциональность. Гетерогенная конвергенция с информационной точки зрения может быть рассматриваемой как разновидность кодирования мечеными линиями, являющихся как указывалось выше, монофункциональными. Действительно, если понимать под кодированием, как это принято в технике, отображение одних сигналов другими, то меченые линии, в случае проекции "точка в точку", как показано на рис. I, А, реализуют однозначное кодирование ("одно-однозначное соответствие" в терминах теории множеств), а в случае гетерогенной конвергенции, как показано на рис. I, Б, меченые линии реализуют многозначное кодирование (много-однозначное соответствие). В обоих случаях нейрон любой меченой линии не несет никакой другой информации, кроме одной — о наличии возбуждения в рецепторах, с которыми он связан. Например, активность сложной линии АВС не несет, не передает никакой другой информации, кроме той, которую можно выразить словами: в случае активности нейрона АВС имеет место активность рецепторов А, В и С типов, т.е. что предь-

явлена картина, активирующая преимущественно рецепторы А, В и С типов. Различие между первым и вторым случаями состоит лишь в том, что в случае с гетерогенной конвергенцией (рис. I, Б) меченые линии короткие, они оканчиваются на нейронах, которыми начинаются качественно новые меченые линии. Самые короткие меченые линии — это линии от одного синаптического уровня до следующего.

Возникновение за счет гетерогенной конвергенции меченой линии с качественно новым информационным значением (образование нового символа) и есть в сущности интегративный процесс (элементарная интегративная деятельность).

В случае с гомогенной конвергенцией после перерыва на синаптическом уровне возобновляется качественно та же (т.е. с тем же информационным значением) меченая линия, что до перерыва.

Нейроны с гетерогенной конвергенцией отображают в свернутом виде, в символической форме, комбинации разнокачественных сигналов — картины-оригиналы среды данной модальности. Эти нейроны-символы будут селективно активироваться при предъявлении только соответствующих картин-оригиналов. В задачу настоящей статьи не входит анализ и описание свойств нейронов-символов, обусловленных гетерогенной конвергенцией. Попытка провести такой анализ предпринята ранее /14,15/.

Итак, гетерогенная конвергенция не обязательно приводит к полифункциональности. Таким образом оба принципа (конвергенции и меченой линии) с информационной точки зрения не противостоят друг другу. Гетерогенная конвергенция и меченые линии составляют единый механизм: за счет конвергенции качественно разных меченых линий (на нейроне) осуществляется много-одно-

значное кодирование (или, в физиологических терминах, - интегративная деятельность, или, в терминах лингвистики, - означивание, образование нового символа, или, в технических терминах, - свертка, укрупнение).

Другим аргументом является тот факт, что принцип частотного кодирования, который выступает как бы альтернативой принципу кодирования мечеными линиями, сам входит в противоречие с принципом конвергенции при учете того, что известно об основных физиологических механизмах работы отдельного нейрона. Как известно, на нейроне конвергирует большое количество волокон и, как правило, эффективность одного волокна сравнительно мала. Это справедливо как для мотонейронов, так и для других нейронов ц.н.с. Поэтому "... создается впечатление, что в ц.н.с. генерация нервной клеткой распространяющегося импульса возможна лишь при объединении действия очень большого количества отдельных терминалей, при котором всякая специфика сигналов, поступающих по одному пресинаптическому входу должна теряться. Такое положение... кажется абсурдным в случае участия нейронов в передаче каких-либо специализированных видов информации" /27/. Выход из этого положения предполагается в том, что нейрон способен к передаче специализированного сигнала, который характеризуется "высокочастотными импульсными посылками". Таким образом в этом представлении конкретизируется (с современных позиций) возможный механизм "борьбы за конечный путь" на мотонейроне, механизм подключения мотонейрона к "ведущей афферентации". Однако согласно Шеррингтону и Ухтомскому, как уже отмечалось, мотонейрону "предоставлена" роль только "пассивного инструмента". Таким образом, вопрос о том, как учитывает приходящие разные "частоты" нейрон, не яв-

ляющийся пассивным в интегративной деятельности, остается в этом представлении открытым.

Противоречивость сочетания частотного кодирования и конвергенции с точки зрения интегративной деятельности и известных физиологических данных о работе нейрона прямо признавалась П.К.Анохиным /3/: "При универсальной флуктуации частоты приходящих к нейрону возбуждений возбуждения различных синапсов нейрона должны с неизбежностью перекрывать друг друга по суммативному электрическому потенциалу, что также идет в разрез с точностью информативного кодирования и должно привести к информационному хаосу на нейроне". Разрешение этой проблемы П.К.Анохин связывал с перенесением механизмов интегративной деятельности на субклеточный и молекулярный уровни.

Из основных "трудностей" частотного кодирования можно выделить следующие: нет четких данных, прямо связывающих паттерн импульсного разряда центрального нейрона с качественной характеристикой сигнала; кодирование силы сигнала осуществляется интенсивностью импульсного разряда; во многих случаях сенсорный поток импульсов синхронизируется в ритмическую активность, что не способствует созданию специфических паттернов импульсных разрядов; способность нервной системы, и сенсорных систем в частности, передавать информацию на определенных этапах в аналоговой, неимпульсной форме (генераторный и рецепторный потенциалы, безимпульсная передача в сетчатке вплоть до ганглиозных клеток, ВПС), что указывает на то, что главным в передаче в большинстве случаев является сам факт активности, но не форма, в которой она реализуется.

Таким образом можно видеть, что принцип частотного кодирования встречается с очень многими трудностями как в теоре-

тическом, так и практическом планах.

Третий аргумент состоит в возможности построить абстрактную сенсорную систему, обладающую свойствами реальных сенсорных систем, в основу которой положены принципы конвергенции и кодирования мечеными линиями. Попытка построить такую систему приводится ниже.

При построении этой абстрактной сенсорной системы принимается, что нейроны (в ней) проявляют только известные для реальных нейронов физиологические и морфологические характеристики; при этом используется наиболее общепринятый подход, соответствующей нейронной доктрине, согласно которой сложность проявлений деятельности мозга в целом, и сенсорных систем в частности, определяется количеством нейронов и сложностью организации их связей /24,57/. Прежде, чем перейти к описанию этой системы, сделаем несколько поясняющих замечаний:

1) построить абстрактную систему значит попытаться увидеть общее, характеризующее все сенсорные системы; таким образом, абстрактная система есть обобщение основополагающих принципов устройства упрощенных до минимума реальных сенсорных систем. Можно отметить, что одной из реальных ближе всего стоящих к такой наиболее простой системе является, по нашему мнению, обонятельная система. При построении абстрактной системы мы опираемся в значительной степени на данные об обонятельной системе и проведенный их анализ в сопоставлении с данными о других системах /13,14,15/; при этом мы полагаем, что фундаментальные принципы являются общими для большинства систем;

2) согласно классическим данным для сенсорных систем характерно, что их пути от рецепторов до новой коры и в коре, образуют последовательность синаптических переключений (синапти-

ческих уровней), которые можно перенумеровать как I, II, III, IV и т.д. Мы принимаем, что эти синаптические уровни могут быть эталонными с точки зрения переработки сенсорной информации /см.15/;

3) принимается, что в сенсорных путях имеет место, наряду с гетерогенной конвергенцией, также канал с гомогенной конвергенцией. Прямых доказательств в отношении гомогенной конвергенции на синаптических уровнях столь же мало, как и в отношении гетерогенной конвергенции на первых синаптических уровнях (хотя сам факт конвергенции не вызывает сомнений). Здесь, при постулировании канала с гомогенной конвергенцией, мы опираемся скорее на косвенные данные, например такого характера: в новой коре, наряду с нейронами, реагирующими только на сложные биологические запахи, вкусовые вещества и т.п. (что обусловлено гетерогенной конвергенцией) встречаются нейроны реагирующие только на простые стимулы, нейроны с простыми рецептивными полями и т.п. (что, по-видимому, указывает на существование гомогенной конвергенции). Отметим также, что сходное представление о двух каналах в сенсорных системах фактически уже было развито с эволюционных позиций /34/; предположение о существовании основных двух каналов переработки информации также высказывалось /18/.

На рис. 2, А представлен остов такой абстрактной сенсорной системы. Рецепторное поле (РП) состоит из рецепторов, или групп рецепторов, разного типа: А, В, С и т.д. Каждый рецептор связан с двумя каналами сенсорного пути: в канале с гомогенной конвергенцией осуществляется однозначное кодирование; в канале с гетерогенной конвергенцией с помощью коротких меченых линий, образующих путем слияния на последующих синапти-

ческих уровнях качественно новые меченые линии, осуществляется многозначное кодирование.

В гомогенном канале информация передается без потерь (I:I); нейроны синаптических уровней этого канала последовательно повторяют картины, возникающие в рецепторном поле в виде мозаик из активированных рецепторов разного типа в результате предъявления картин-оригиналов. Это есть отображение среды данной модальности в конкретной форме (со всей текстурой), текущие конкретные модели оригиналов, то есть то, что животное обоняет, или видит, или осязает и т.д., то, что имеет отношение к опознанию, памяти, опосредует связь сенсорной системы с поведенческими программами, осуществляется гетерогенным каналом (и/или во взаимодействии последнего с гомогенным каналом). Часть информации в этом канале, в связи с ее укрупнением, теряется. Как отмечалось выше при кратком рассмотрении многозначного кодирования, в случае уже сформированных путем гетерогенной конвергенции связей (рис.2, А) каждому отдельному нейрону-символу на разных синаптических уровнях соответствует определенное сочетание разнокачественных внешних сигналов, ключевое для активирования каждого данного нейрона. В принципе, чем выше синаптический уровень, тем больше вероятность, что расположенные здесь нейроны-символы отображают более сложные "картины", чем таковые нижних синаптических уровней. (Это согласуется с физиологическими данными о повышении сложности биологических стимулов, к которым избирательны нейроны, по мере продвижения вверх по синаптическим уровням /см., например, II, 43/; сравнительно недавно описаны нейроны коры приматов, избирательно реагирующие на такие сложные объекты, как изображения лиц /55, 56/. Таким образом

каждая существенная экологически значимая для животного "картина" внешнего мира будет представлена в свернутом виде, в виде пирамиды из распределенных по разным синаптическим уровням нейронов-символов. Образы в виде отдельных нейронов-символов (вершин пирамид) более удобны для оперирования, чем образы в конкретной форме, представленные в гомогенном канале меняющимися (текущими) мозаиками из активности многих нейронов, и поэтому именно они (нейроны-символы) скорее, чем нейроны гомогенного канала, используются в сложных видах деятельности мозга, связанной с использованием образов, ассоциаций, памяти.

Совокупность нейронов-символов сенсорной системы является статичной нейронной моделью знакомой среды данной модальности. Какие именно запоминаются картины, насколько они полны, или, наоборот, насколько являются абстрактными, определяется, видимо, экологией вида и индивидуальными условиями существования животного /см. II/. Таким образом нейронные модели различаются у разных видов и являются индивидуальными. (Здесь можно отметить, что в литературе неоднократно высказывались предположения о представлении информации об окружающей среде в виде модели, существующей в мозгу в той или иной форме (например: в виде энграммы записи событий на гипотетическом носителе, образов циркуляции импульсов в нервных кругах /6/, клеточных ансамблях /47/). Высказано (и обосновывается) предположение об организации "содержания мышления" в форме модели окружающего нас мира" /19/. Развиваемое в настоящей работе /и ранее - 16, 14, 15/ представление о сенсорной системе как нейронной модели мира данной модальности, кажется, во многом отвечает этому предположению.)

На рис. 2 А и Б нейронная модель (гетерогенный канал) со-

стоит фактически, как можно видеть, из перевернутых объемных "кодовых" деревьев, процесс в которых направлен от ветвей к корням. Последние, представленные нейронами-символами, находятся на самых верхних синаптических уровнях. Нейроны-символы промежуточных синаптических уровней занимают узлы, где сходятся ветви (аксоны) предшествующих синаптических уровней при этом, как правило, узлы являются общими для многих разных деревьев, то есть деревьев, имеющих разные конечные нейроны-символы.

Предъявление сложного сигнала (картины-оригинала) автоматически, в силу селективности нейронов-символов, обусловленной гетерогенной конвергенцией, сопровождается активированием определенной группы нейронов-символов, распределенных по разным синаптическим уровням модели. Это избирательное активирование можно рассматривать как процесс отождествления картин-оригиналов с определенными, соответствующими, нейронами нейронной модели. С этой точки зрения описанный процесс подходит под определение понятия "опознавание" (точнее, под его начальную стадию - извлечение из памяти; см. ниже). Представление об избирательном активировании нейронов сенсорных систем определенными "раздражителями" как опознании ("унитарном восприятии") принято в концепции гностических нейронов Ю. Корнорски /26/. Хотя автор концепции гностических нейронов не анализировал процессы кодирования и гетерогенную конвергенцию и принимал существование гностических нейронов как факт, опираясь главным образом на известные данные Хьюбела и Визела /49/, мы находим, учитывая контекст изложения его концепции, полную идентичность описываемых в настоящей работе /и ранее - 15,14/ свойств нейронов-символов, обусловленных гетерогенной

конвергенцией меченых линий, свойствам гностических нейронов. Этот вывод дает основание считать, что к нейронам-символам в описываемой абстрактной системе приложимы все основные представления, развитые Ю.Конорски в отношении гностических нейронов: об участии их в ассоциативных функциях, о их связях с эмотивными и неспецифическими структурами и т.д.. Однако автор концепции гностических нейронов не выделял отдельного (гомогенного) канала для непосредственного, конкретного восприятия. Согласно его концепции конкретное восприятие (образы в конкретной форме) реализуется в виде активности гностических нейронов. Наличие двух каналов в описываемой в настоящей работе абстрактной сенсорной системе приводит к ряду других представлений об организации памяти, механизма воспроизведения и т.п., чем в концепции гностических нейронов, а также объясняет способность конкретного восприятия, что, видимо, невозможно с помощью гностических нейронов, являющихся многозначными символами (последнее справедливо, видимо, и по отношению к нейронам-детекторам в "концептуальной рефлекторной дуге" /38,36/.).

Механизмы формирования нейронов-символов - вопрос, обсуждение которого выходит за рамки настоящей статьи. С самых общих позиций можно лишь полагать, что процесс формирования нейронов-символов нейронной модели включает: 1) реализацию генетической программы образования жестких закрепленных эволюцией связей, 2) образование связей при обучении в онтогенезе (типа сенсорного, например), 3) образование связей при обучении у взрослого животного (и человека). Нейроны, сформированные генетически, скорее всего находятся на низших синаптических уровнях и, будучи связанными с управляющими состоя-

нием организма системами (двигательной, эндокринной и т.д.) участвуют в осуществлении простых реакций типа безусловных рефлексов. Нейроны, сформированные в процессе обучения в онтогенезе, находятся скорее на средних синаптических уровнях; их связи также сравнительно устойчивы. Нейроны (связи), образующиеся при обучении у взрослого животного, принадлежат скорее более высоким синаптическим уровням и являются наиболее пластичными.

Формирование нейронов-символов при сенсорном обучении можно рассматривать как запоминание, а саму нейронную модель из этих нейронов — как долговременную память. Нейрон-символ реализует свое информационное содержание через специфически разветвленную систему коллатералей своего аксона, оканчивающуюся на соответствующих нейронах "гомогенного" канала (канала конкретных образов; рис. 2, А). Любое "самопроизвольное" активирование нейрона-символа в такой схеме должно привести к появлению конкретного образа так же, как это происходит при активировании соответствующей комбинации рецепторов. Это есть в абстрактной системе воспроизведение из памяти. Таким образом реализуются в ней (системе) галлюцинации, сновидения, воспоминания.

С информационной точки зрения это воспроизведение есть процесс обратный многозначному кодированию — декодирование. Если много-однозначное соответствие (многозначное кодирование) реализуется с помощью гетерогенной конвергенции, то описываемое декодирование есть одно-многозначное соответствие, реализуемое путем дивергенции. Дивергенция обретает, таким образом, как и конвергенция, определенное толкование в информационных терминах. (Следует отметить, что речь идет в данном

случае о разветвлениях аксонов, оканчивающихся на нейронах гомогенного канала; направляющиеся в другие центры к другим нейронам коллатерали этих аксонов будут участвовать в других функциях. Заметим также, что термином "декодирование" обозначен здесь процесс, протекающий внутри сенсорной системы, именно, между гетерогенным и гомогенным каналами.)

Само активирование нейронов-символов нейронной модели ключевыми стимулами есть извлечение из памяти.

Извлечение из памяти при сенсорном активировании происходит практически одновременно с появлением конкретного образа в гомогенном канале, поскольку число синаптических уровней для прохождения импульсов в обоих параллельных каналах одинаковое. При правильном извлечении соответствующего (картине-оригиналу) нейрона-символа (т.е., его активировании) в сформированной нейронной модели происходит автоматически, с небольшой задержкой усиление активности нейронов гомогенного канала, и именно тех нейронов, мозаика активности которых отображает эту картину, за счет дополнительного прихода импульсов из гетерогенного канала (рис. 2, А). В свою очередь по обратной положительной связи (см. рис. 3, Б) усиливается активность правильно извлеченных нейронов-символов. Такого усиления не произойдет при неправильном извлечении. Таким образом с помощью описываемого процесса сравнения извлеченной из памяти картины с конкретной текущей картиной гомогенного канала (этот процесс можно назвать компараторным) в абстрактной системе происходит выделение (в виде усиления активности) знакомой картины, которая представлена определенными нейронами-символами нейронной модели. В целом этот процесс в абстрактной системе есть опознание, идентификация.

Синаптические уровни гомогенного канала (на схеме рис. 2, А) можно рассматривать как последовательное повторение рецепторного поля; при этом на каждом синаптическом уровне происходит обработка "изображения" в плане его улучшения (контрастирование, усиление). Вспомогательные связи - латеральное торможение и другие, осуществляющие эти операции, существуют и в гетерогенном канале; они не изображены на схеме в целях упрощения. Нейроны-"рецепторы" этих квази-рецепторных полей на последовательных синаптических уровнях могут использоваться для формирования нейронов-символов соответствующих синаптических уровней гетерогенного канала. Таким образом конвергенция меченых линий может начаться, в принципе, с любого синаптического уровня (на рис. 2, А это не отображено). Более того, можно допустить прерывистость гомогенного канала на верхних синаптических уровнях; это изображено на рис. 3, А. Здесь показан вариант сенсорной системы, в которой гетерогенная конвергенция начинается после 2-го синаптического уровня. Каждый последующий после 2-го синаптический уровень гомогенного канала представлен короткими линиями, берущими начало от предшествующего синаптического уровня гетерогенного канала. В таком варианте конкретные образы синаптических уровней гомогенного канала будут становиться все более абстрактными по мере продвижения вверх по синаптическим уровням. Положительная связь между синаптическими уровнями в гомогенном канале (рис. 3, А, Б) позволяет реализовать, путем распространения активности в нем сверху вниз, образ в конкретной форме в полном виде.

Здесь также заметим, что нейроны-символы содержат абстрагированную информацию (то есть, какую-то выделенную) из

полной предъявленной для запоминания картины. Однако в процессе многократного сенсорного обучения данный нейрон-символ может все больше увеличивать за счет спрутинга число разветвлений своего аксона, проецирующихся на соответствующие нейроны гомогенного канала, реализующие данный конкретный образ. Таким образом происходит накопление нейроном конкретной информации. При этом может оказаться, что картина-ключ к данному нейрону-символу беднее, чем картина, воспроизводимая данным нейроном после обучения. Феноменологически это проявление одного из свойств голограммы (когда по части предъявляемой картины воспроизводится вся картина /23/).

С информационной точки зрения установление определенных связей нейрона-символа с нейронами гомогенного канала есть то же, что облегчение в определенных окончаниях разветвленного аксона из множества уже имевшихся связей с этими нейронами (формирующихся, допустим, случайным образом). В основе избирательности механизма облегчения может лежать принцип, предложенный Хеббом /47/, все более широко используемый в представлениях о работе мозга /36,23,22,39,31,19,30,25/ и состоящий в том, что увеличение эффективности данной связи (облегчение) происходит в условиях совпадения во времени активностей пре- и постсинаптических структур. В данном конкретном случае — активности волокон нейрона-символа и активности соответствующих нейронов гомогенного канала (совпадение активностей тех и других при сенсорном активировании будет обеспечиваться, как уже отмечалось, практически одновременным приходом к ним афферентного потока).

Механизм облегчения, охватывающий пре- и/или постсинаптические элементы может рассматриваться в таком случае как

механизм элементарной двух, или более, градационной ячейки памяти. Такая ячейка может быть также наделена всеми известными свойствами пластичности, проявляемыми реальными нейронами при активировании их входов. В таком случае абстрактная система и ее локальные части, в том числе некоторые отдельные нейроны, будут проявлять общие (для системы и части) свойства типа сенситизации или привыкания.

Заметим также, что в принципе кодирования мечеными линиями не заложены ограничения в отношении образования полимодальных нейронов-символов, то есть, слияния разных сенсорных систем. Через такое слияние может быть реализовано объединение верхних уровней всех сенсорных систем.

Нейронная модель, состоящая из нейронов-символов, распределенных по синаптическим уровням гетерогенного канала, может быть рассмотрена с точки зрения такого понятия как язык. Фундаментом любого языка является, как известно, словарь. Слово языка складывается из более простых элементов; обычный наглядный пример - звуковые слова речи, составленные из фонем; другой более общий и более адекватный нашему контексту пример - слова-понятия толкового словаря. В любом языке между словами-понятиями существуют определенные отношения, отображающие реальности среды, которую моделирует данный язык; оперирование словами - понятиями определяются правилами соответствующей грамматики. Нейроны-символы, как можно видеть (рис. 2, А, В; 3, А), представляют собой слова, образованные из элементов предшествующего синаптического уровня. Каждая пара синаптических уровней образует, таким образом, свой язык; при этом элементами слов каждого последующего уровня являются слова предшествующего уровня. Очевидно, что отношения

между словами и грамматикой языков должны быть реализованы в виде определенных связей между нейронами-символами (рис.2,В).

С рассмотренной выше точки зрения сенсорная система позвоночного животного, именно ее часть, состоящая из нейронов-символов, отражает знакомую среду данной модальности в виде нейронной семиотической (знаковой) модели.

Здесь следует заметить, что у человека, имеющего, помимо первой, вторую "сигнальную систему", последнюю можно сконструировать так же, как и первую (сенсорную), опираясь на принцип кодирования мечеными линиями, гетерогенную конвергенцию и механизм Хебба, с помощью которого устанавливаются специфические связи. Нейроны-символы разных уровней в такой системе будут соответствовать словам коммуникационного языка (речи и письма); с помощью возбуждающих нисходящих связей между нейронами-символами разных уровней может быть реализовано представление информации по фреймовому типу /33/: нейрон-символ верхнего уровня выступает как имя по отношению к нейронам-символам предшествующего уровня - элементам, составляющим понятие (сцену), обозначаемое этим именем; в горизонтальных связях между этими нейронами-символами будет отражена грамматика языка. Через установленные взаимные связи между нейронами-символами первой и второй сигнальных систем, то есть между сенсорной и языковой (коммуникационной) нейронными моделями среды, реализуется в таком случае перевод слов коммуникационного языка в образы-"слова" (в символической форме с возможной реализацией в конкретную форму) сенсорной модели и обратно, т.е., образов в слова языковой модели.

Можно добавить, что если принять, что все многообразие движений животного (и человека) состоит из конечного числа основ-

ных двигательных образов, то, вероятно, можно аналогичным образом, то есть так же в принципе, как и абстрактную сенсорную систему, построить нейронную модель мира движений. В отличие от сенсорной такая система будет обращена корнями кодовых деревьев наружу от ц.н.с.; роль конкретных образов в ней будут играть мотонейроны, точнее - мозаики из определенных активных мотонейронов. Между нейронами-символами синаптических уровней нейронной сенсорной модели с одной стороны и нейронами-символами нейронной модели мира движений, организованной в виде иерархии "уровней построения движений" /7/, должны быть установлены соответствующие связи: нейроны-символы высоких уровней сенсорных систем - с нейронами-символами высоких уровней двигательной системы, низких - с низкими. В такой абстрактной системе элементы рефлекторной дуги (или кольца), проходящей через один синаптический уровень, соответствуют элементам "концептуальной рефлекторной дуги" /36,38/.

Описанная схема абстрактной сенсорной системы есть, как уже отмечалось, лишь возможный остов, принцип реальной сенсорной системы. Чтобы вдохнуть в нее жизнь, нужно снабдить ее вспомогательными связями и механизмами. Это должны быть: связи, реализующие отношения между нейронами-символами (грамматика), латеральные тормозные связи, способствующие селективному активированию нейронов-символов гетерогенного канала и контрастированию "картин" (конкретных образов) гомогенного канала, а также, видимо, облегчающие связи; механизмы пресинаптического и постсинаптического торможения, особенно на первых синаптических уровнях, которые, образно говоря, ограничивают входы и удерживают уровень активности нейронов в рамках их рабочих диапазонов; связи между синаптическими уровнями, управ-

ляющие входами в сенсорную систему (центрифугальная система); связи синаптических уровней с ретикулярной системой и лимбическими структурами, обеспечивающими необходимый уровень возбудимости нейронов разных синаптических уровней; связи-выходы нейронов-символов на управляющие состоянием организма системы и, вероятно, другие связи.

Можно назвать некоторые наиболее "заметные" свойства, теоретически проявляемые абстрактной сенсорной системой, помимо уже описанных выше, характерные для реальных систем, например: опознание, производимое нейронами-символами, будет инвариантным к изменениям в некоторых физиологических пределах силы и качественных характеристик предъявляемых картин-оригиналов (это свойство обусловлено гетерогенной конвергенцией; /см. 15,14/); распределенность нейронов-символов по иерархически расположенным синаптическим уровням обуславливает такой эпифеномен как кажущаяся эквипотенциальность мозга, наблюдаемая при экстирпациях частей коры у животных; распределение нейронов-символов по коре обуславливает разного рода агнозии при локальных поражениях коры у человека; способность нейронов-символов (при избирательном повышении их возбудимости через ретикулярную систему) активироваться при предъявлении части оригинала или воспроизводить более полную картину, чем ключевой стимул, есть феноменологически свойство голограммы (это также характерно для реальных сенсорных систем); также феноменологически нейроны-символы, особенно нижних синаптических уровней, и нейроны гомогенного канала проявляют кажущуюся полифункциональность, так как они вовлекаются в активность при предъявлении многих разных стимулов. Таким образом можно видеть, что принцип меченой линии и

принцип конвергенции (принимаемой не только как фактор, но и как инструмент интегративной деятельности) являются вполне конструктивными; опираясь, на них можно построить абстрактную сенсорную систему, обладающую многими свойствами реальных сенсорных систем. В такой абстрактной системе гетерогенная конвергенция и принцип меченой линии не противоречат, а наоборот, дополняют друг друга; нейроны выступают как основные элементарные единицы, хотя и сложно устроенные, а сложность проявлений деятельности системы определяется степенью организации связей между этими единицами, системами из них и их количеством, а это, как уже отмечалось, является одной из основных идей нейронной доктрины.

Показанная возможность построить, опираясь на принцип кодирования мечеными линиями абстрактную сенсорную систему, обладающую (теоретически) функциями реальных систем, в том числе обеспечивающими высшие проявления деятельности мозга, связанные с памятью, а также другие рассмотренные выше аргументы в пользу принципа кодирования мечеными линиями, расширяют, как кажется, рамки рассмотрения последнего как "кандидатного" /54/ кода вплоть до самых верхних этажей ц.н.с.

ЛИТЕРАТУРА

1. Айрапетьянц Э. Ш., Батуев А.С. Принцип конвергенции анализаторных систем. Л., "Наука", 1969.
2. Альтман Я.А. Локализация движущегося источника звука. Л., "Наука", 1983.
3. Анохин П.К. Системный анализ интегративной деятельности нейрона и понятие о его степенях свободы. - В сб.: "Системный анализ интегративной деятельности нейрона", "Наука", 1974, стр.3-10.
4. Анохин П.К. Очерки физиологии функциональных систем. М. "Наука", 1975.
5. Батуев А.С., Куликов Г.А. Введение в физиологию сенсорных систем. М. "Высш. школа", 1983.
6. Беритов И.С. Структура и функции коры большого мозга. М. "Наука", 1969.
7. Бернштейн Н.А. О построении движений. "Медгиз". 1947.
8. Бехтерева Н.П., Гоголицын Ю.Л., Кропотов Ю.Л., Медведев С.В. Нейрофизиологические механизмы мышления. Л., "Наука", 1985.
9. Буллок Т.Х. Новые попытки оценить специализацию функций в нервной системе. - Ж. эвол. биохим. и физиол., 1979, т. 15, № 5, стр. 449-458.
10. Бэзер П., Эмбер М. Сенсорные проекции в моторной коре кошки. - В кн.: Теория связи в сенсорных системах, "Мир", 1984, стр. 214-231.
11. Василевский Н.Н. Экологическая физиология мозга. Л. "Медицина", 1979.

12. Воронин Л.Л., Скребицкий В.Г., Шаронова И.Н. Микроэлектродные исследования конвергенции сигналов разных сенсорных модальностей на нейронах головного мозга. - Успехи физиол. наук, 1971, т.2, № 1, стр. 116-143.

13. Воронков Г.С. Некоторые представления о работе и организации периферической части обонятельной системы. - Биол. науки, 1979, № 5, стр. 5-23.

14. Воронков Г.С. Обонятельный анализатор позвоночных животных в сравнении с другими сенсорными системами: морфофизиологические и информационные аспекты. I. Прямой путь и его синаптические уровни. II. Продольные и поперечные преобразования в прямом пути. III. Поперечные и продольные взаимодействия на первых синаптических уровнях прямых путей. М., 1983, ВИНТИ, № 242-83 Деп., 26 с.; № 243-83 Деп., 36 с.; № 244-83 Деп., 26 с.

15. Воронков Г.С. Гетерогенная конвергенция и принцип меченой линии в организации сенсорных систем. М., 1983, ВИНТИ, № 6940-83 Деп., 27 с.

16. Воронков Г.С. К анализу принципов гетерогенной конвергенции и меченой линии в организации сенсорных систем. - Материалы Всесоюзной конференции "Бионика и биомедицинская-85", Л., 1986, с. 22.

17. Воронков Г.С. Один из подходов к изучению гетерогенной конвергенции в обонятельной луковице. - Биол. науки, 1986, № 8, с. 53-61.

18. Глезер В.Д. Механизмы опознания зрительных образов. М.-Л., "Наука", 1966.

19. Глезер В.Д. Зрение и мышление. Л., "Наука", 1985.

20. Глезер В.Д., Дудкин К.Н., Куперман А.М., Леушина Л.И., Невская А.А., Подвигин Н.Ф., Праздников Н.В. Зрительское опознание и его нейрофизиологические механизмы. Л., "Наука", 1975.

21. Гусельников В.И., Сидоров А.С. Взаимодействие между фоторецепторами сетчатки позвоночных и их функциональная роль. - Успехи физиол. наук, 1976, т. 7, № 4, стр. 92-119.
22. Дудкин К.Н. Зрительное восприятие и память. Л., "Наука", 1985.
23. Дунин-Барковский В.Л. Информационные процессы в нейронных структурах. М., "Наука", 1978.
24. Кахаль С.Р. Автобиография. М., "Медицина" 1985.
25. Коган А.Б. Чораян О.Г. Вероятностные механизмы нервной деятельности. " Ростовский университет", 1980.
26. Конорски Ю. Интегративная деятельность мозга. М., "Мир", 1970.
27. Костик П.Г. Некоторые общие свойства нейронной интеграции. - В сб.: Механизмы объединения нейронов в нервном центре. "Наука", 1974, стр. 6-12.
28. Костик П.Г. Физиология центральной нервной системы. Киев, 1977.
29. Костик П.Г., Преображенский Н.Н. Механизмы интеграции висцеральных и соматических афферентных сигналов. Л., "Наука", 1975.
30. Котляр Б.И. Пластичность нервной системы. М., "МГУ", 1986.
31. Кохонен Т. Ассоциативная память М., " Мир", 1980.
32. Лыбимов Н.Н. Об отражении в электрических реакциях соматосенсорной коры головного мозга афферентного проведения в лемнисковой и спино-таламической системах у хищных и приматов. - Успехи физиол. наук, 1980, т. 11, № 2, с.3-25.

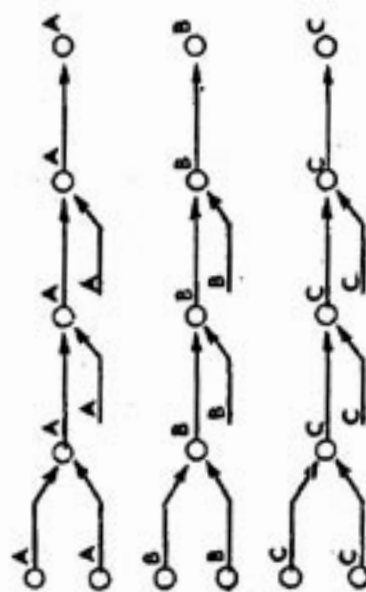
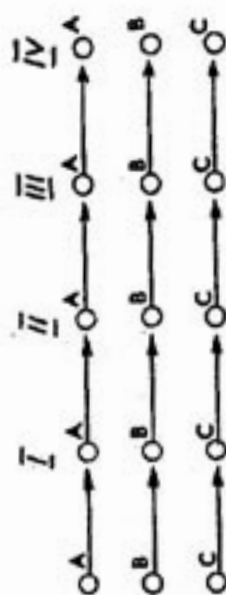
33. Минский М. Фреймы для представления знаний. М., "Энергия", 1979.
34. Поляков Г.И. О принципах нейронной организации мозга. М., "МГУ", 1965.
35. Самойлов В.О. Гетерогенность хемосенсорных систем. Л., "Наука", 1983.
36. Соколов Е.Н. Нейронные механизмы памяти и обучения. М., "Наука", 1981.
37. Сомьен Дж. Кодирование сенсорной информации в нервной системе млекопитающих. М., "Мир", 1975.
38. Фомин С.В., Соколов Е.Н., Вайтязвичус Г.Г. Искусственные органы чувств. М., "Наука", 1979.
39. Фролов А.А., Муравьев И.П. Нейронные модели ассоциативной памяти. М., "Наука", 1987.
40. Шеррингтон Ч. Интегративная деятельность нервной системы. Л., 1969.
41. Ухтомский А.А. Собрание сочинений. Лекция 25. Л., 1954.
42. Avanzini G., Broggi G., Franceschetti S., Spreafico R. Multisensory convergence and interaction in the pulvinar lateralis complex of the cat's thalamus.- *Neurosci. Lett.*, 1980, vol. 19, p. 27-32.
43. Barlow H.B. The twelfth Bartlett memorial lecture: the role of single neurons in the psychology of perception.- *Quart. J. Exp. Psychol.*, 1985, A 37, N 2, p. 121-145.
44. Bullock T.H. Mechanisms of integration.- In: "Structure and function in the nervous systems of invertebrates", San Francisco, Freeman, 1965, vol. 1, p. 257-361.

45. Bullock T.H. Some principles in the brain analysis of important signals: mapping and stimulus recognition.- Brain Behav. and Evol., 1986 (1987), vol.28, N 1, p. 145-156.
46. Gesteland R.C., Lettvin J.G., Pitts W.H., Rojas A. Odor specificities of the frog's olfactory receptors.- Olfaction and Taste, vol.1, 1963, p. 19-34.
47. Hebb D.O. The organization of behaviour. New York, 1949.
48. Holley A., Duchamp A., Reviol M.P., Juge A., MacLeod P. Qualitative and quantitative discrimination in the frog olfactory receptor: analysis from electrophysiological data.- Ann. N. Y. Acad. Sci., 1974, vol. 237, p. 102-114.
49. Hubel D.H., Wiesel T.H. Receptive fields and functional architecture in two nonstriate visual areas (18 and 19) of the cat.- J. Neurophysiol., ¹⁹⁶⁵ vol. 28, p. 229-289.
50. MacLeod P. Quality coding through neural response patterns.- In: Transduction mechanism of chemoreception. London, 1974.
51. Meredith M., Moulton D.G. Olfactory coding single unit response to amino acids goldfish.- Fed. Proc., 1974, vol.33, N 3, part 1, p. 416.
52. Morrell F. Visual system's view of acoustic space.- Nature, 1972, vol. 238, p. 44-46.
53. Mountcastle V.B. The problem of sensing and the neural coding of sensory events.- In: The Neurosciences; A Study Program, p. 393-408, New York, Rockefeller University Press, 1967.
54. Perkel D.H., Bullock T.H. Neural coding.- Neurosciences Res. Symp. Summ., 1969, vol.3, p. 405-527.
55. Perrett D.I., Rolls E.T., Caan W. Visual neurons responsive to faces in the monkey temporal cortex.- Exp. Brain Res., 1982, vol. 47, p. 329-342.

56. Rolls E.T. Neuronal activity in relation to the recognition of stimuli in the primate.- Pontif. acad. sci. ser. var., 1985, N 54, p. 203- 213.

57. Szentagothai J. Introductory remarks.- In: Neuron concept today, symposium, Tihany, 1976.

A



B

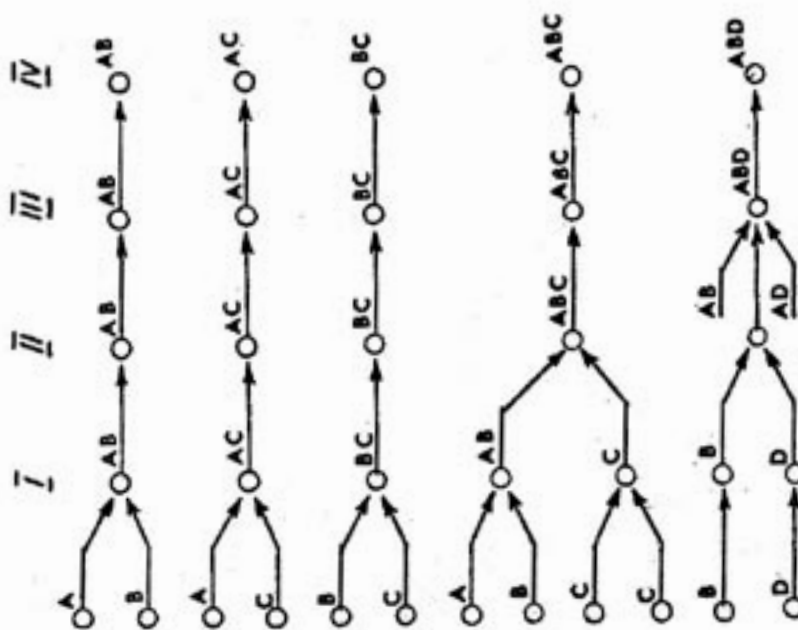


Рис. I.

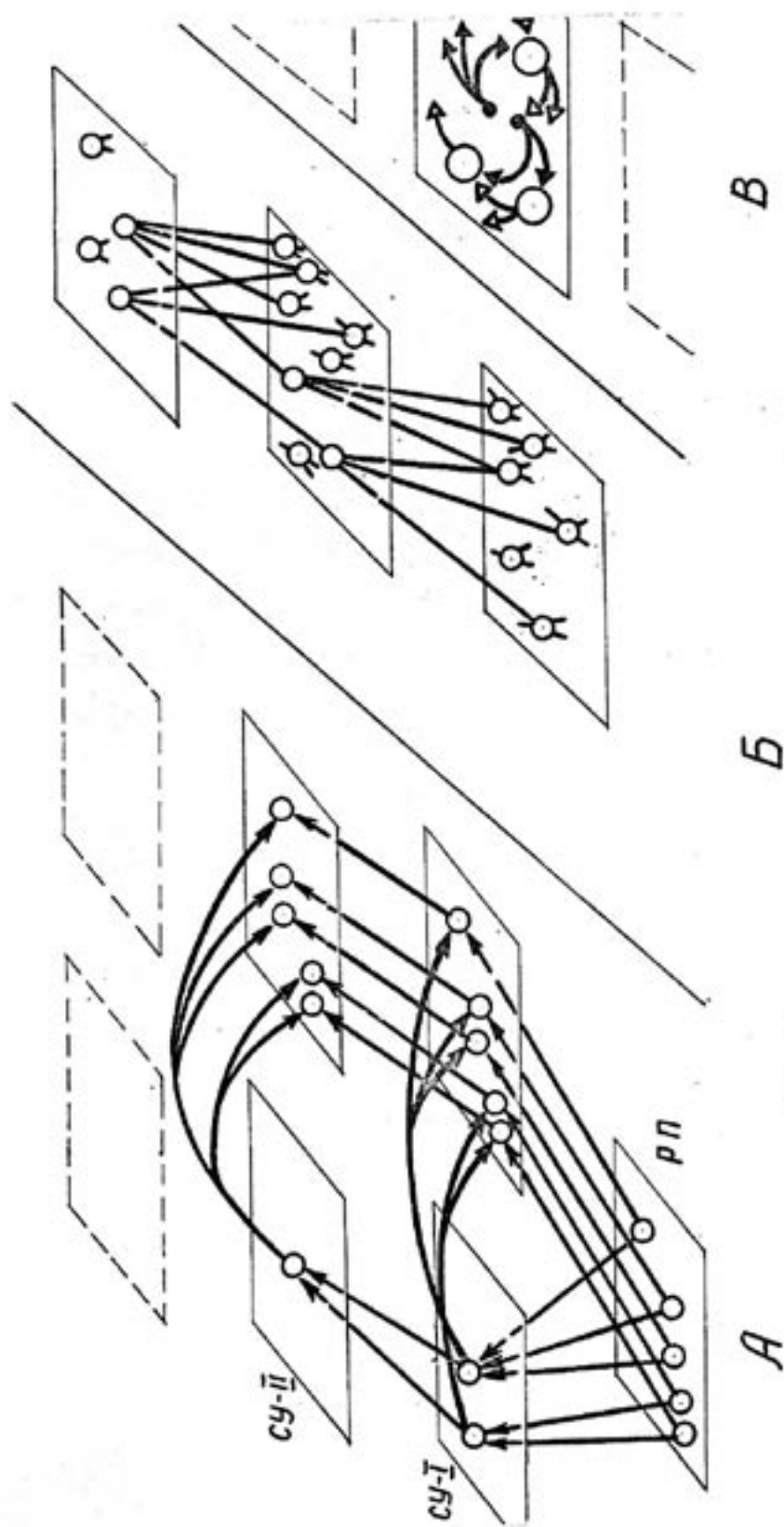


Рис. 2.

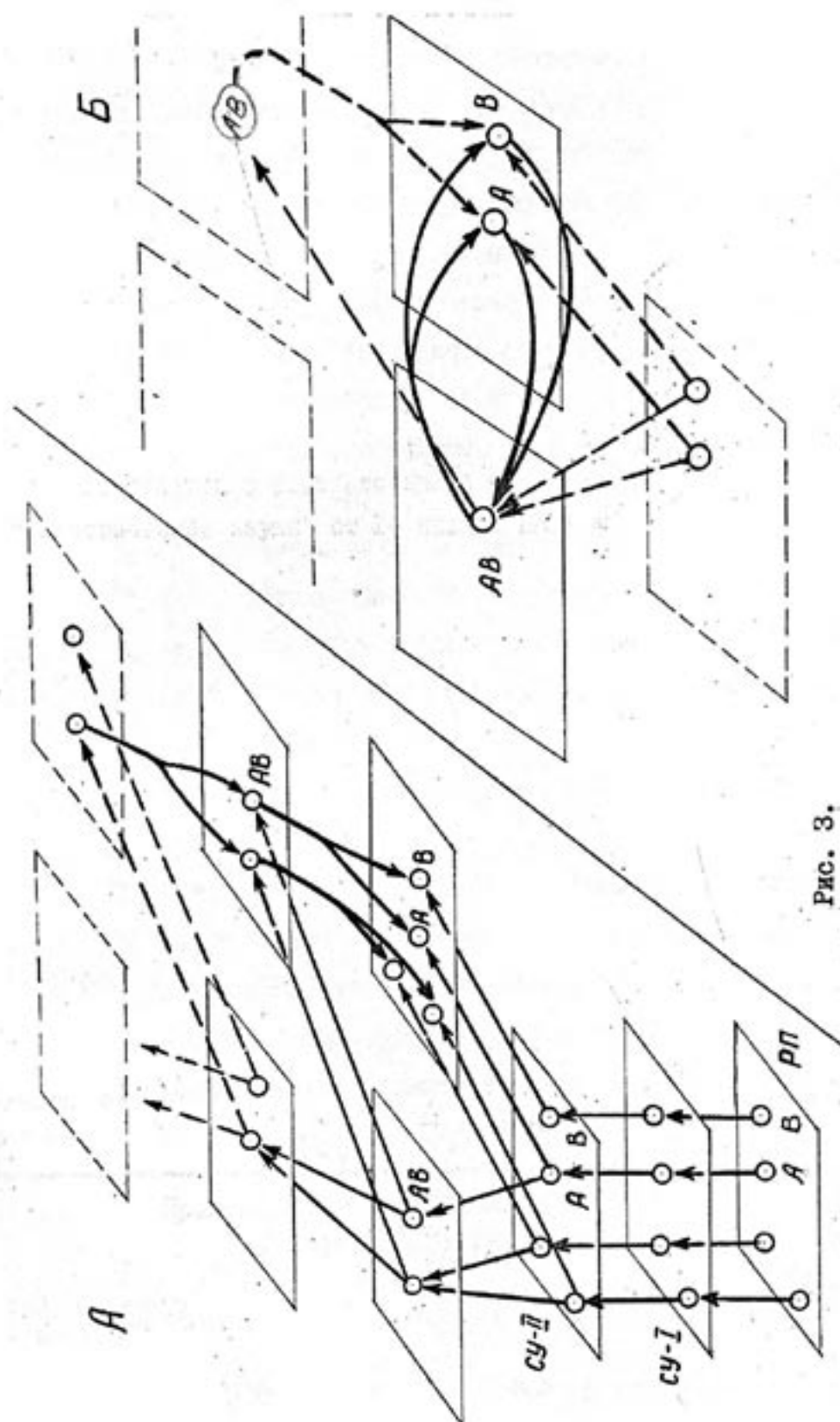


Рис. 3.

Подписи к рисункам

Рис. 1. Гомогенная (А) и гетерогенная (Б) конвергенции.

Рис. 2. Остов абстрактной сенсорной системы.

- А. Два канала абстрактной системы. РП - рецепторное поле; СУ (I, II, ...) - синаптические уровни. Левые СУ - канал с гетерогенной конвергенцией; правые СУ - канал с гомогенной конвергенцией. Нейроны-символы гетерогенного канала проецируются также на соответствующие нейроны квазирецептивных полей гомогенного канала.
- Б. Гетерогенная конвергенция лежит в основе образования нейронов-символов гетерогенного канала.
- В. Отношения между нейронами-символами "внутри" каждого СУ реализуются через их прямые и опосредованные интернейронами связи.

Рис. 3. Один из возможных вариантов абстрактной сенсорной системы.

- А. Остов абстрактной системы с гомогенными первыми двумя СУ и с последующими гетерогенным каналом и прерывистым гомогенным каналом. Показаны также нисходящие связи между нейронами СУ гомогенного канала.
- Б. Связь нейронов одноименных СУ гетеро- и гомогенного каналов.

- 40. -

Печатается в соответствии с решением редколлегии журнала
"Биологические науки" от 14 января 1988 г.

В печать от 12.02.88.

Тир. 1

Цена

4 руб.

Зак.

32792

Производственно-издательский комбинат ВИНТИ
Люберцы, Октябрьский пр., 403