

КОГНИТИВНАЯ НАУКА В МОСКВЕ: НОВЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ

2013

**МАТЕРИАЛЫ
КОНФЕРЕНЦИИ**



Под ред. Е.В. Печенковой, М.В. Фаликман

ГЕНЕРАЦИЯ КОГНИТИВНЫХ ПАТТЕРНОВ КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОБЛЕМА

Сахаров Д.А.

dant1930@gmail.com

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва

С начала 1960-х гг. в нейробиологии утвердилось представление о генераторе центрального паттерна (central pattern generator, CPG). Так называют нейронный ансамбль, способный эндогенно, без участия сенсорной и моторной периферии, создавать поведенческую программу — упорядоченную выходную активность, которая служит командой для мышц [1, 2]. В 1997 г. Энн Грэйбил ввела в научный оборот близкое по смыслу понятие «генератор когнитивного паттерна» (cognitive pattern generator, далее CogPG) и уподобила гипотетический CogPG реальному CPG [3]. Тем самым Грэйбил не только декларировала эндогенную (не-рефлекторную) природу когнитивных феноменов, но и высказала, пусть в неявной форме, ключевое соображение об универсальности нейронного субстрата, вырабатывающего и высвобождающего выходные последовательности.

Полтора десятилетия — срок, вряд ли достаточный для того, чтобы нетривиальная идея была основательно усвоена профессиональным сообществом. Напомню, что и генераторы моторного паттерна, экспериментально доказанные более полувека назад [1], все еще признаны лишь узким кругом специалистов; широкое признание означало бы решительную перестройку понятийного аппарата, восходящего к рефлекторным представлениям. Так или иначе, интерес к идее Грэйбил растет, о чем свидетельствуют материалы прошедшего осенью 2012 г. круглого стола, на котором среди иных предметов обсуждения обсуждали CogPGs [4].

В этом сообщении я рассматриваю два вопроса. Первый: плодотворно ли видеть в CPGs прототип CogPG? (Ответ — да.) Второй: настолько ли хорошо изучены и поняты моторные CPGs, чтобы знания о механизме их функционирования можно было экстраполировать на генераторы когнитивных паттернов мозга человека? (Ответ — нет.)

Замечу, что исходно идея Грэйбил увидела свет в специальном медицинском журнале и касалась нарушений целенаправленных действий при шизофрении, то есть частного случая ментальных расстройств. Филипп Либерман, авторитетный специалист по эволюции речи, решительно настоял на том, что представление о CogPG приложимо к нормальной когнитивной сфере. Согласно Либерману, «...the local motor sequencing operations in the subcortical basal ganglia... appear to be precursors for similar operations in cognitive domains. As we shall see, the basal ganglia can al-

ter a motor act when circumstances dictate by switching from one “motor pattern generator” to another more appropriate one. During a thought process they can switch from one “cognitive pattern generator” to another» [5].

Итак, плодотворно ли рассматривать CPGs как прототип CogPG? Психологи выражают сомнение (М.В. Фаликман в [4]). Для биолога здесь нет альтернативы. Неоспорима формула Теодосия Добжанского: «Nothing in biology makes sense except in the light of evolution». С эволюционной точки зрения, CogPG может быть продуктом исторического развития CPG, никакого другого предшественника сравнительная нейрофизиология предложить не может. Существенно, что между хорошо изученными простыми моторными CPGs низших животных и еще не изученными CogPGs человека лежат, удовлетворяя принципу непрерывности, промежуточные структуры, доступные экспериментальному анализу на клеточном уровне. Особое внимание нейроэтологов привлекают сегодня центры вокализации мозга певчих птиц. Генерируемые этими CPGs вокальные последовательности имеют, подобно языку человека, иерархическую организацию и формируются в структурах, которые гомологичны речевым центрам нашего мозга [6–8]. Возможно, какие-то дополнительные знания об эволюционных предпосылках когнитивных функций человека может дать изучение «когнитивных феноменов» у объектов, связанных с нами общностью природных механизмов, — у пчелы [9], муравья [10], моллюска [11]. Вместе с тем, очевидно, что занятия искусственными сетями и искусственным интеллектом, какими бы полезными они ни были сами по себе, не приблизят нас к пониманию механизмов естественного мозга.

Второй вопрос: достаточно ли хорошо изучены генераторы моторных паттернов? Сравнительные исследования CPGs ведутся широким фронтом. Особенно детально, на уровне индивидуальных идентифицируемых нейронов, описана организация и контекст-зависимая реорганизация CPGs у таких объектов нейроэтологии, как гастроподы [12, 13], пиявки [14, 15], ракообразные [16–18]. На хорошем нейронном уровне исследуются локомоторные CPGs низших позвоночных. В последние годы в понятиях CPGs переописаны моторные центры человека, эти знания широко используются клинической медициной. И все-таки, подводя предварительный итог, приходится заключить, что фундаментальные механизмы функционирования CPGs остаются существенно не расшифрованными. Время для их экстраполяции в когнитивные науки, на мой взгляд, еще не наступило. Однако оно может наступить в обозримом будущем.

Какие пробелы нужно ликвидировать, чтобы придать знаниям о CPGs необходимую полноту? Назову несколько задач, решение которых вполне назрело.

Нас, работающих с паттерн-генерирующими сообществами нейронов,

не покидает ощущение, что в основе организации ансамбля лежит способность нейронов к самоорганизации. Замечено, что предрасположенность к самосборке заложена в самом ассортименте нейронов, в их фенотипическом многообразии. Это касается как нейротрансмиттерного химизма (секреция и рецепция нейроактивных молекул), так и биофизики клеточной мембраны. Имеющийся опыт свидетельствует, в частности, о том, что функционирование CPG возможно только при наличии в его составе нейронов с разными, генетически детерминированными типами электрогенеза, на чем в упомянутой дискуссии настаивали Т.Л. Дьяконова и Ю.В. Панчин [4]. Однако механизм, посредством которого фенотипически разные нейроны «лепятся» друг к другу, формируя единый ансамбль, остается практически неизученным. Необходимо уделить этому специальное внимание.

По-прежнему актуальна проблема метастабильности CPGs, о чем уже говорилось на нашей первой конференции [19]. В условиях континуума нейроактивных составляющих межклеточной среды ансамбля — как возникает дискретизация, обеспечивающая ансамблю возможность выбора из ограниченного репертуара устойчивых состояний (например, выбор между локомоторными аллюрами)? Предварительные наброски свидетельствуют о важном значении уровня тонической активности транмиттер-специфических входов [4], но полного понимания еще нет.

Далее. Кризис синаптической доктрины породил серию компромиссных умозрительных конструкций. Synaptic transmission отделяют перегородкой от volume transmission, сигнальные молекулы произвольно делят на нейротрансмиттеры и нейромодуляторы. Это вряд ли реалистично. Химические посредники работают во всем диапазоне расстояний и условий, одна и та же сигнальная молекула, действуя в CPG на множественные мишени, может вызывать самые разные эффекты — фазические, тонические, метаболические. Имеется очевидная необходимость в концептуализации этих знаний. Полезной может оказаться концентрация усилий на общих модельных объектах. К примеру, изучением буккального генератора, управляющего моторикой эффекторов пищевого поведения у улитки *Lymnaea stagnalis* (прудовик), занято несколько исследовательских групп, при этом наши английские коллеги описывают этот CPG в понятиях синапса [13], тогда как нам кажутся предпочтительными альтернативные представления [2, 12]. Вот случай, когда валидность теоретических схем доступна предметной проверке.

Наконец, нужны реалистичные математические модели естественных нейронных ансамблей. Общеизвестно, что CPGs всегда гетерохимичны. Но гетерохимизм нейронных популяций остается той стороной реальности, которой традиционно пренебрегают при математическом моделировании. Возможно, дело в том, что качественные различия между объектами

(в нашем случае — транзиттерные различия между нейронами) плохо формализуются. Так или иначе, нужно что-то делать с этой сложностью, иначе теоретики будут по-прежнему топтаться на месте, подгоняя свойства естественных нейронов под искусственные сети.

Литература

1. Mulloney B., Smarandache C. (2010). Fifty years of CPGs: two neuroethological papers that shaped the course of neuroscience. *Front. Behav. Neurosci.* 4:45.
2. Сахаров Д.А. (2012). Биологический субстрат генерации поведенческих актов. *Журн. общ. биологии.* 73(5):334–348.
3. Graybiel A.M. (1997) The basal ganglia and cognitive pattern generators. *Schizophr. Bull.* 23(3):459–469.
4. Балабан П.М., Воронцов Д.Д., Дьяконова В.Е., Дьяконова Т.Л., Захаров И.С., Коршунова Т.А., Орлов О.Ю., Павлова Г.А., Панчин Ю.В., Сахаров Д.А., Фаликман М.В. (2013). Центральные генераторы паттерна (CPGs). *Журн. высш. нерв. деят.* 63 (в печати).
5. Lieberman P. (2006) *Toward an Evolutionary Biology of Language.* Cambridge, MA: Harvard Univ. Press. 427 p.
6. Fee M.S., Scharff C. (2010) The songbird as a model for the generation and learning of complex sequential behaviors. *ILAR Journal* 51(4): 362–377.
7. Aronov D., Veit L., Goldberg J.H., Fee M.S. (2011). Two distinct modes of forebrain circuit dynamics underlie temporal patterning in the vocalizations of young songbirds. *J. Neurosci.* 31(45):16353–16368.
8. Sakata J.T., Vehrencamp S.L. (2012). Integrating perspectives on vocal performance and consistency. *J. Exp. Biol.* 215(2):201–209.
9. Menzel R. (2012). The honeybee as a model for understanding the basis of cognition. *Nature Rev. Neurosci.* 13:758–768.
10. Резникова Ж.И. (2006). Исследование орудийной деятельности как путь к интегральной оценке когнитивных возможностей животных. *Журнал общ. биол.* 67(1):3–22.
11. Arshavsky Y.I (2003). Cellular and network properties in the functioning of the nervous system: from central pattern generators to cognition. *Brain Res. Revs.* 41(2–3):229–267.
12. Дьяконова В.Е. (2012). Нейротранзиттерные механизмы контекст-зависимого поведения. *Журн. высш. нерв. деят.* 62(6):1–17.
13. Benjamin P.R. (2012). Distributed network organization underlying feeding behavior in the mollusc *Lymnaea*. *Neural Systems & Circuits* 2:4.
14. Lamb D.G., Calabrese R.L. (2011). Neural circuits controlling behavior and autonomic functions in medicinal leeches. *Neural Systems & Circuits* 1(1).

15. Palmer C.R., Kristan W.B. (2011). Contextual modulation of behavioral choice. *Curr. Opin. Neurobiol.* 21(4): 520–526.
16. Harris-Warrick R.M., Marder E., Selverston A.I., Moulins M. (eds). (1992). *Dynamic Biological Networks: The Stomatogastric Nervous System*. Cambridge, MA: MIT Press.
17. Hooper S.L., DiCaprio R.A. (2004). Crustacean motor pattern generator networks. *Neurosignals*. 13(1-2):50–69.
18. White RS, Nusbaum MP. (2011). The same core rhythm generator underlies different rhythmic motor patterns. *J. Neurosci.* 31(32):11484–94.
19. Сахаров Д.А. (2011). Биология мозга накануне смены парадигм. В сб.: *Когнитивная наука в Москве: новые исследования*. М., БукиВеди. С. 220-224.

Исследования нашего коллектива поддержаны РФФИ (грант 11-04-00674).

СПОСОБНОСТЬ К СИМВОЛИЗАЦИИ У ПТИЦ (ВРАНОВЫЕ И ПОПУГАИ): УСВОЕНИЕ СИМВОЛОВ ДЛЯ ОБОЗНАЧЕНИЯ ПРИЗНАКОВ «СХОДСТВО» И «РАЗЛИЧИЕ»

Смирнова А.А.*, Обозова Т.А., Самулеева М.В., Зорина З.А.

annsmirn@mail.ru

МГУ имени М.В. Ломоносова, биологический факультет

К настоящему времени установлено, что высокоорганизованные животные способны оперировать разнообразными понятиями, а также использовать знаки-символы для их обозначения (Смирнова и др., 2002; Fouts, Waters, 2001; Lasareva, Wassteman, 2008; Pepperberg, 1999; Zentall, 2008). Так, нами ранее было показано, что серые вороны усваивают символы для обозначения множеств 1–8 (Смирнова и др., 2002; Смирнова, 2011). Последнее время в подобных исследованиях особое внимание уделяется механизмам, лежащим в основе формирования отношений эквивалентности. Эквивалентным называют такой тип иерархических двунаправленных отношений между объектами, при которых один объект может заменить другой (Sidman et al., 1982). Эквивалентные отношения обладают свойствами рефлексивности, симметричности и транзитивности.

Основным методическим подходом для исследования механизмов установления эквивалентных отношений служит задача выбора по образцу (ВПО). В одном варианте этой методики животное обучают выбирать