

## ФИЗИОЛОГИЯ ПОВЕДЕНИЯ ЖИВОТНЫХ

УДК 612.821.6+612.822.3+612.825

© 1995 г. ГОРКИН А. Г., ШЕВЧЕНКО Д. Г.

## РАЗЛИЧИЯ В АКТИВНОСТИ НЕЙРОНОВ ЛИМБИЧЕСКОЙ КОРЫ КРОЛИКОВ ПРИ РАЗНЫХ СТРАТЕГИЯХ ОБУЧЕНИЯ \*

У кроликов, обученных пищедобывательному поведению по двум разным стратегиям, которые различались последовательностью этапов обучения, регистрировали нейроны лимбической коры, а также временные характеристики поведенческих циклов. Показано, что в неспецифической активности нейронов, специализированных относительно одного из тех поведенческих актов, которым животное обучалось непосредственно в экспериментальной клетке, могут возникать дополнительные активации. В зависимости от стратегии обучения такие активации появлялись при различных типах поведения животного; изменялись также временные характеристики поведенческих циклов. Делается вывод об активирующем влиянии предшествующего опыта на формирующийся непосредственно за ним поведенческий опыт.

В последние годы в нейрофизиологических экспериментах как на животных, так и на человеке были обнаружены нервные клетки, активность которых вполне соответствует представлению Ю. Конорски [6] о гностических нейронах, т. е. нейронах, связанных с хранением и использованием элементов жизненного опыта. В частности, Е. Т. Роллс с соавторами [13, 16] продемонстрировали нейроны обезьян, специфически активировавшиеся только на слайды определенных лиц и, более того, на лицо определенного человека с разных углов зрения и с разного расстояния. Г. Хейт с соавт. [14, 15] обнаружили у человека нейроны, специфически активизирующиеся на определенные слова. Нейроны, специфически активировавшиеся при выполнении определенных поведенческих актов, были описаны в экспериментах многих авторов [8, 17, 18]. На наш взгляд, активация нейронов только при показе конкретного лица, проговаривания и прослушивания конкретного слова или при выполнении определенного поведенческого акта связана с их специализацией относительно элементов жизненного опыта и отражает использование этих элементов в определенном поведении [7, 4].

Активность всех типов приведенных выше специализированных нейронов независимо от различия поведенческих ситуаций может характеризоваться общими чертами, из которых определяющей является наличие ярко выраженной активации нейрона при использовании в поведении специфического для данного нейрона конкретного опыта (специфическая активация). По частоте импульсации специфическая активация в несколько раз превосходит активность в остальном поведении (неспецифическая активность). Последняя в свою очередь распределяется не монотонно, т. е. в ней выявляются дополнительные активации или тормозные паузы при использовании других элементов опыта, что видимо связано с существованием определенных отношений между элементами жизненного опыта.

В связи с полученными нами ранее результатами об отражении в неспецифической активности нейронов истории обучения животного [4, 5] мы попытались выявить, как влияют различные стратегии обучения на формирование паттерна неспецифической активности специализированных нейронов.

\* Работа поддержана Российским фондом фундаментальных исследований (проект № 93—06—10787).

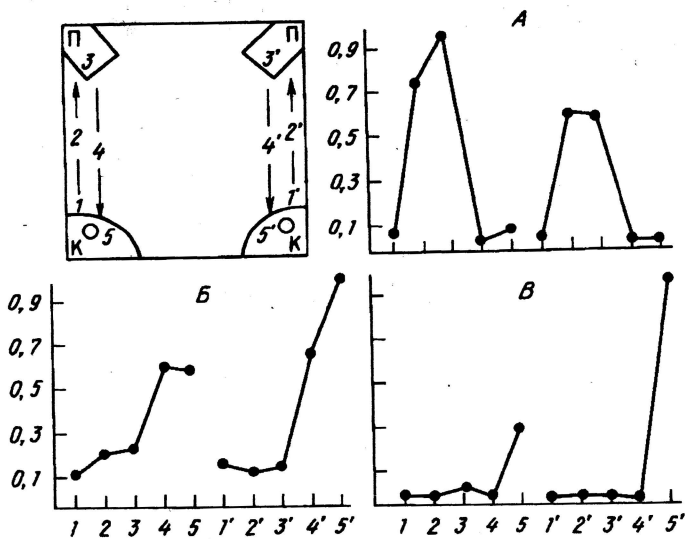


Рис. 1. Паттерны активности нейронов, демонстрирующие влияние фактора общности цели. Вверху слева — схема экспериментальной клетки, П — педали, К — кормушки; стрелки — передвижения животного при осуществлении пищедобывательных циклов, цифры — выделенные этапы поведения. А — усредненная активность нейрона, специализированного относительно подхода и нажатия на левую педаль, Б — относительно подхода и захвата пищи из правой и В — из левой кормушки. Здесь и на последующих рисунках: по оси абсцисс — номера этапов поведения (поведенческих актов); по оси ординат — нормированная по частоте импульсации в специфическом акте средняя частота активности

#### МЕТОДИКА

Кроликов (половозрелые шиншиллы массой около 3 кг) обучали пищедобывательному инструментальному поведению в клетке с двумя кормушками и двумя педалями по углам (рис. 1). Для получения пищи из кормушки кролик должен был нажимать на педаль в соседнем с ней углу экспериментальной клетки. Эффективность нажатия педали менялась экспериментатором через 10—20 побегов кролика вдоль каждой стенки клетки от педали к кормушке и обратно. При обучении животных использовали две различные стратегии. В соответствии со стратегией I кроликов № 1 и 2 сначала обучали получать пищу из правой кормушки, затем — нажимать на правую педаль для появления пищи в кормушке. Далее ту же процедуру повторяли на левой стороне экспериментальной клетки, т. е. обучали доставать пищу из левой кормушки, потом — нажимать на левую педаль для появления пищи в кормушке. Таким образом, кролик обучался сначала циклическому поведению вдоль правой стороны клетки, затем — вдоль левой. В соответствии со стратегией II обучение кролика № 3 производили в другой последовательности: сначала его обучали доставать пищу из левой кормушки, затем — из правой. Следующим этапом было обучение нажатию правой педали, затем — левой. Другую группу кроликов обучали по тем же стратегиям, но начинали обучение с противоположной стороны экспериментальной клетки. Так, кроликов № 5 и 6 обучали по стратегии I, начиная с левой кормушки, а кроликов № 7 и 8 — по стратегии II, но начинали с правой кормушки. Таким образом, в экспериментах использовано семь животных, обученных пищедобывательному поведению по двум стратегиям: кормушка 1 — педаль 1 — кормушка 2 — педаль 2 (стратегия I); кормушка 1 — кормушка 2 — педаль 2 — педаль 1 (стратегия II).

У обученных животных регистрировали спайковую активность одиночных нейронов лимбической области коры ( $P = 8-10$ ,  $L = 2-3$  по атласу [12]) стеклянными микроэлектродами, заполненными 3М раствором KCl, с диаметром кончика 1—3 мкм и сопротивлением 3—7 МОм на частоте 1000 Гц. Поиск нейронов осуществляли при дистанционном погружении микроэлектрода с

помощью микроманипулятора, фиксированного на голове животного. Нейронную активность, а также поведенческие отметки регистрировали на магнитофоне фирмы «Нихон Кохден» (Япония) с последующим воспроизведением на бумаге с редукцией в 10 раз. Параллельно поведение кролика регистрировали на видеомагнитофон. Статистическую обработку полученных данных производили на ПЭВМ «Сег 3000» (Япония).

Основным критерием отбора нейронов для анализа была длительность регистрации нейрона — отбирали те нейроны, которые удавалось регистрировать не менее чем в пяти поведенческих циклах животного на каждой стороне клетки.

В качестве характеристики активности нейрона были выбраны два независимых показателя: средняя частота спайковой активности нейрона в конкретном поведенческом акте и вероятность наличия активации в этом акте. Предварительно каждый поведенческий цикл, т. е. отрезок поведения между двумя последовательными захватами порции пищи из одной и той же кормушки, был разделен на пять поведенческих актов в соответствии с поведенческими отметками. Так, в поведенческих циклах на левой стороне клетки были выделены следующие акты: 1 — жевание пищи в удобной позе и/или начало поворота к педали (до отметки поворота); 2 — подход к педали (от отметки поворота до нажатия педали); 3 — нажатие на педаль; 4 — подход к кормушке; 5 — нахождение морды кролика в кормушке, захват пищи. Аналогичные акты (1'—5') были выделены в поведенческих циклах на правой стороне клетки (рис. 1). Соответствующие номера актов указаны по оси абсцисс на всех графиках, представляющих паттерны активности нейронов в поведенческих циклах (по оси ординат дана средняя частота активности нейрона в данном акте, нормированная относительно частоты активности в специфическом акте). Специфическим актом мы считаем тот поведенческий акт, относительно которого специализирован данный нейрон. Критерием специализации нейрона относительно поведенческого акта служило наличие активации нейрона при каждой реализации данного акта в поведении [3].

Такие графики, позволяющие оценивать активность нейрона в каждом акте изучаемого поведения в течение всего времени регистрации, были построены для всех проанализированных нейронов. Достоверность различий активности нейрона в актах определяли по *t*-критерию Стьюдента при сравнении средних частот активности для каждой пары актов.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Особенности поведения кроликов, обученных по разным стратегиям. С целью выявления возможной зависимости длительности пищедобывательного цикла животного вдоль каждой стороны клетки от стратегии обучения длительность всех поведенческих циклов на левой и правой сторонах усредняли для каждого кролика. Полученные данные представлены в табл. 1. Как видно из таблицы, достоверные различия длительности циклов на разных сторонах экспериментальной клетки были обнаружены у кроликов № 1 и 5, а у кролика № 6 была выявлена тенденция к достоверному увеличению длительности циклов на правой стороне клетки по сравнению с левой. Все эти кролики обучались по стратегии I, т. е. во время обучения пищедобывательному поведению у них сначала формировали полный поведенческий цикл на одной стороне клетки и лишь затем приступали к формированию поведения на второй стороне. Нетрудно заметить, что меньшая длительность циклов наблюдалась на стороне, с которой начинали обучение животного. Что касается кроликов, обученных по стратегии II, т. е. с чередованием обучения отдельным этапам на разных сторонах клетки, достоверных различий в длительности циклов на правой и левой сторонах клетки для них не обнаружено.

### Нейронная активность. Типы специализаций.

Нами была зарегистрирована активность 808 нейронов на семи кроликах. Для последующего анализа были отобраны 543 нейрона; 285 из них оказались специфически связанными с осуществлением каких-либо актов данного

Средняя длительность поведенческих циклов кроликов вдоль правой и левой стороны экспериментальной клетки

Номер кролика	Сторона клетки, с которой начинали обучение	1 сторона $m \pm \sigma$	2 сторона $m \pm \sigma$	Значение t-критерия	p
1	Правая	7004,8 мс $\pm 2071,6$ мс	7680,4 мс $\pm 2407,6$ мс	2,3	0,024
2	»	6737,4 мс $\pm 2139,0$ мс	6599,3 мс $\pm 2266,5$ мс	-0,45	0,656
3	Левая	5758,8 мс $\pm 2182,9$ мс	5885,4 мс $\pm 2312,6$ мс	0,41	0,685
5	»	5579,3 мс $\pm 1631,4$ мс	6868,9 мс $\pm 1847,8$ мс	5,39	0,001
6	»	6079,7 мс $\pm 1608,6$ мс	6513,8 мс $\pm 1892,2$ мс	1,79	0,077
7	Правая	6395,3 мс $\pm 1277,3$ мс	6482,6 мс $\pm 1408,5$ мс	0,46	0,65
8	»	8221,2 мс $\pm 3326,8$ мс	8150,3 мс $\pm 3534,9$ мс	-0,15	0,88

Таблица 2

## Число нейронов разных типов специализации

Тип специализации	Число нейронов
«Педальные»	
Подход к конкретной педали	48
Подход и нажатие конкретной педали	23
Нажатие конкретной педали	15
Подход и нажатие обеих педалей	6
«Кормушечные»	
Подход к конкретной кормушке	24
Подход и захват пищи в конкретной кормушке	20
Захват пищи в конкретной кормушке	25
Подход и/или захват пищи в обеих кормушках	27
«Нейроны места», «нейроны движений»	
Различные движения головы	32
Разнообразные повороты тела кролика	47
Грызение и жевание	6
Всего специализированных нейронов	285

пищедобывательного циклического поведения; в активности 258 нейронов такой связи обнаружить не удалось. Число нейронов разных типов специализации приведено в табл. 2. Особый интерес для нас представляли нейроны, специализированные относительно тех поведенческих актов, которые были сформированы лишь в экспериментальной клетке при обучении животного пищедобывательному поведению. К таким поведенческим актам мы отнесли подход к педали и нажатие на педаль, а также доставание пищи из конкретной кормушки, так как впервые кролик увидел педали и научился различать кормушки в экспериментальной клетке. Нейронов таких «педальных» и «однокормушечных» специализаций оказалось более половины от всех проанализированных нами специализированных клеток (161 из 285), что

подтверждает сделанный нами ранее [8, 19] вывод о преимущественной представленности в лимбической коре нейронов, специализированных относительно самого нового поведенческого опыта. Большинство из них было специализировано относительно подхода и/или нажатия на одну из педалей, и несколько меньше относительно подхода и/или захвата пищи из конкретной кормушки.

### Паттерны неспецифической активности

Нейроны одинаковой поведенческой специализации имели довольно сходные паттерны активности в поведенческом цикле, содержащем специфический акт, и весьма разнообразные — в поведенческом цикле на другой стороне клетки. В то же время среди разных вариантов этой неспецифической активности можно выделить несколько наиболее типичных и выявить факторы, способствующие появлению дополнительной активации специализированного нейрона.

**Общность цели.** Появление этого фактора в активности нейрона характеризуется тем, что в аналогичном специфическому поведенческому акте на другой стороне клетки наблюдалась слабая активация нейрона. Так, у нейронов, специализированных относительно захвата пищи из правой кормушки, наблюдается слабая дополнительная активация при захвате пищи из левой, а у клеток, специализированных относительно подхода и нажатия на правую педаль, — дополнительная активация при подходе и нажатии на левую. Примеры такого типа паттернов активности нейронов различных специализаций приведены на рис. 1. В верхней левой части рисунка представлена схема экспериментальной клетки, на которой стрелками показаны передвижения животного при осуществлении пищедобывательных циклов и обозначены номера актов, используемые при построении графиков. На трех графиках приведены усредненные паттерны активности конкретных нейронов разных специализаций, в активности которых проявляется действие фактора общности цели. Так, на *A* представлен паттерн активности нейрона, специализированного относительно подхода и нажатия на левую педаль (акты 2 и 3). Видно, что на другой стороне наблюдается активация при подходе и нажатии на правую педаль (акты 2' и 3'), но частота импульсной активности в этих актах достоверно ниже. На *B* представлен паттерн активности нейрона, специализированного относительно подхода и захвата пищи в правой кормушке (акты 4' и 5'), у которого на левой стороне клетки также наблюдается активация при подходе к кормушке и захвате пищи (акты 4 и 5). Сходство рисунка паттерна активности на обеих сторонах клетки видно и из графика *B*, где представлен паттерн активности нейрона, специализированного относительно захвата пищи из правой кормушки (акт 5'). В представленных паттернах активности проявление фактора общности цели выглядит как одинаковая форма кривой в левом и правом циклах с разницей в амплитуде пика активности. Наиболее ярко этот фактор проявляется в активности нейронов, которые были специализированы относительно обоих аналогичных актов циклического поведения (две педали, две кормушки).

**Общность движений.** Кроме нейронов, высоко специализированных относительно определенных движений животного, нами было зарегистрировано большое число клеток, у которых в неспецифической активности проявлялась дополнительная активация при движении животного, сходном с его движением при осуществлении специфического поведенческого акта. Так, некоторые нейроны, специализированные относительно подхода к правой педали, дополнительно активировались при подходе кролика к левой кормушке, т. е. при аналогичном повороте налево, так же как клетки, специализированные относительно похода к правой кормушке, при подходе к левой педали (поворот направо). Общим параметром этих актов было направление поворота тела животного. Примеры паттернов активности отдельных нейронов, для которых существенным оказалось влияние этого фактора, приведены на рис. 2. В активности нейрона, представленного на рис. 2, *A*, специфическая активация наблюдается в акте 2' (подход к правой педали), а дополнительная активация —

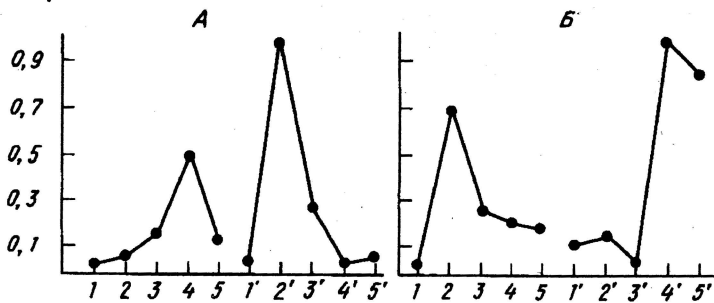


Рис. 2. Паттерны активности нейронов, демонстрирующие влияние фактора общности движения. А — усредненная активность нейрона, специализированного относительно подхода к правой педали, В — относительно подхода к правой кормушке и захвата пищи из нее

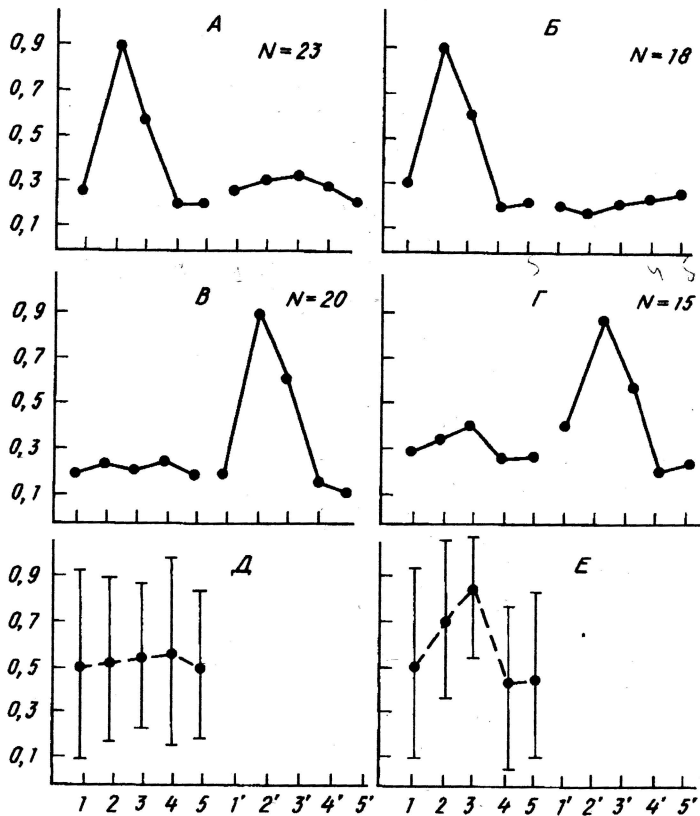


Рис. 3. Паттерны активности «педальных» нейронов в зависимости от истории обучения. Суммарная активность нейронов, специализированных относительно нажатия на первую (А, В) и вторую (В, Г) по порядку обучения педаль у кроликов, обученных по стратегии I (А, В) или II (В, Г). Д — суммарная активность нейронов, представленных на В, в неспецифических актах, нормированная по максимальной частоте активности на своей стороне, с доверительными интервалами; Е — то же для нейронов, представленных на Г, N — число нейронов в усреднении

в акте 4 (подход к левой кормушке), который, так же, как и специфический акт, осуществлялся при повороте туловища кролика налево. Нейрон, представленный на рис. 2, В, был специализирован относительно подхода к правой кормушке и захвата пищи в ней (акты 4', 5'). У него также наблюдалась дополнительная активация при нахождении животного на другой стороне и повороте тела направо (акт 2 — подход к левой педали), как и в специфическом акте. У каждого из этих нейронов в активности присутствует дополнительная активация при повороте в ту же сторону, что в специфическом акте. Однако в отличие от клеток, специализированных

относительно поворота в определенном направлении, у данных нейронов активность при подходе к педали и подходе к кормушке достоверно различалась.

**Фактор истории обучения.** Мы сопоставили паттерны активности нейронов, специализированных относительно поведенческих актов, сформированных при обучении в экспериментальной клетке, при разных стратегиях обучения животных.

На рис. 3 представлены усредненные паттерны активности нейронов, специализированных относительно подхода и нажатия на конкретную педаль в зависимости от очередности формирования данного акта в истории обучения (первая или вторая педаль в последовательности формирования этапов поведения) и в зависимости от стратегии обучения животного (кролики № 1, 2, 5, 6 и № 3, 7, 8). Паттерны активности нейронов, специализированных относительно подхода и нажатия на первую по порядку обучения педаль представлены на рис. 3 при обучении животного по стратегии I (А) и II (Б). Видно, что активность в неспецифических актах приблизительно одинакова (активность в актах 1' — 5' достоверно не различалась). Ниже представлены паттерны активности нейронов, специализированных относительно подхода и нажатия на вторую по порядку обучения педаль при обучении по стратегии I (В) и стратегии II (Г). В отличие от равномерной активности в актах 1—5 на В, в тех же актах на Г виден выраженный пик активности в акте 3. Для более точного сравнения паттерна неспецифической активности этих нейронов мы усреднили активность на «неспецифической» стороне (акты 1—5), предварительно пронормировав ее по пику активности на этой стороне для каждого из нейронов. Полученные таким образом усредненные паттерны неспецифической активности изображены на Д и Е для тех же нейронов, которые представлены на В и Г соответственно. Видно, что на Е наблюдается выраженная активация в актах 2 и 3 (подход и нажатие на первую педаль). При этом активность в акте 3 достоверно отличается от активности в актах 1, 4 и 5, а активность в акте 2 — от активности в актах 4 и 5. В то же время на Д различий в активности в разных актах не наблюдается.

Для нейронов, специализированных относительно захвата пищи в конкретной кормушке, усредненные паттерны активности в зависимости от очередности формирования аналогичных актов в истории и стратегии обучения представлены на рис. 4. Вверху представлены нейроны, специализированные относительно захвата пищи в первой по порядку обучения кормушке у кроликов, обученных по стратегии I (А) и II (Б). На обоих графиках активность в неспецифических актах 1' — 5' довольно монотонна. В то же время в паттернах активности нейронов, специализированных относительно захвата пищи из второй по порядку обучения кормушки у кроликов, обученных по стратегии I (В) и II (Г), неспецифическая активность на стороне, противоположной специфическому акту, далеко не однообразна (акты 1 — 5). На Д и Е представлена неспецифическая активность тех же, что и нейронов В и Г, но нормированная не по частоте в специфическом акте (5'), а по пику активности в неспецифических актах 1 — 5. На Д достоверно отличается активность в акте 2 (подход к первой педали) от активности в акте 1 (жевание и поворот головы к педали). В представленной на Е активности средняя частота в акте 5 (захват в первой кормушке) отличается от активности в остальных актах с высокой достоверностью.

Как видно из представленных рисунков, если животное находилось на той стороне клетки, где осуществлялся специфический акт, паттерн активности всех нейронов одинаковой специализации оказался сходным независимо от порядка формирования и стратегии обучения. Подобную активность нейронов в неспецифических актах, входивших вместе со специфическим актом в один поведенческий цикл, можно считать отражением существования жесткой структуры отношений элементов памяти внутри одного поведенческого цикла.

В то же время в неспецифической активности нейронов при нахождении кролика на другой стороне клетки нами были обнаружены различия, связанные с разными стратегиями обучения животного. Так, из рис. 3 видно, что у кроликов, обученных по стратегии II, в активности нейронов, специализированных относительно второй по порядку обучения педали, выявляется дополнительная

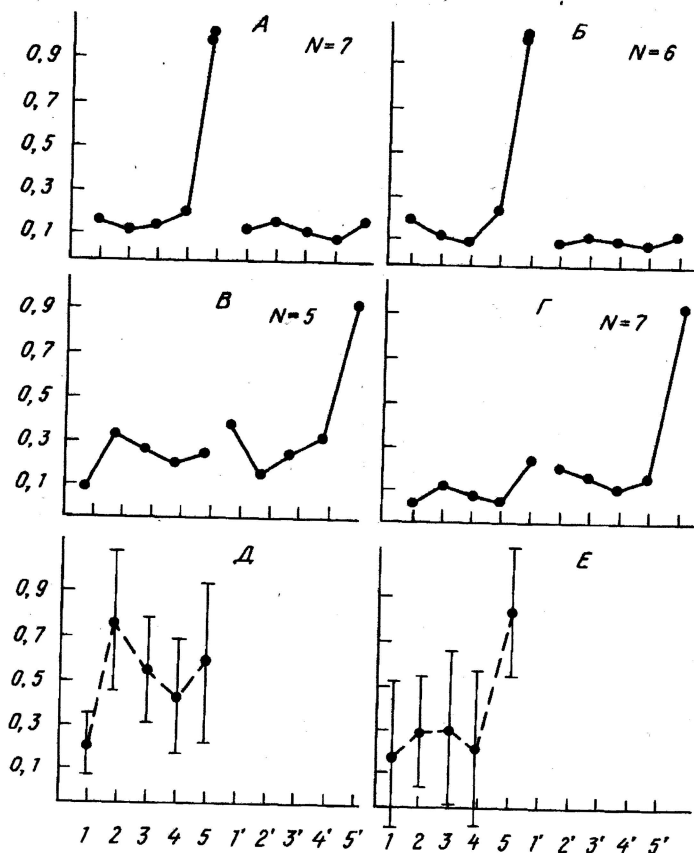


Рис. 4. Паттерны активности «кормушечных» нейронов в зависимости от истории обучения. Суммарная активность нейронов, специализированных относительно захвата пищи из первой (А, Б) и второй (В, Г) по порядку обучения кормушек у кроликов, обученных по стратегии I (А, В) или II (Б, Г), Д — суммарная активность нейронов, представленных на В, в неспецифических актах, нормированная по максимальной частоте активности на своей стороне, с доверительными интервалами; Е — то же для нейронов, представленных на Г.

активация в актах, связанных с поведением у другой педали (2, 3), а у кроликов, обученных по стратегии I, дополнительная активация нейронов не обнаружена. В то же время у всех нейронов, специализированных относительно первой по порядку обучения педали, при нахождении животного на «неспецифической» стороне достоверных различий в активности в разных поведенческих актах выявлено не было. Аналогично этому, как видно из рис. 4, у нейронов, специализированных относительно захвата пищи из первой по порядку обучения кормушки, при нахождении животного на другой стороне в неспецифической активности достоверных различий не обнаружено. У нейронов, специализированных относительно захвата пищи из второй по порядку обучения кормушки, для кроликов, обученных по стратегии I, выявляется дополнительная активация при акте нажатия на педаль на другой стороне, а у кроликов, обученных по стратегии II, дополнительная активация выявляется в акте захвата пищи из другой кормушки.

Нужно отметить, что в том случае, когда связанная с историей обучения дополнительная активация наблюдалась в акте, аналогичном специфическому, она была более выраженной (рис. 3; Е и 4, Е по сравнению с 4, Д). На наш взгляд, это связано с суммацией факторов общности цели и истории обучения. В то же время наличие активации «кормушечных» нейронов кроликов, обученных по стратегии I, при подходе к педали (рис. 4, Д) свидетельствует о независимости этих двух факторов. Такую активацию нельзя связать и с влиянием фактора общности



движения, так как движения животного при наклоне головы в кормушку и захвате пищи принципиально отличаются от движений при подходе к педали.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Приведенные результаты свидетельствуют о различии временных характеристик пищедобывательного поведения кролика в зависимости от использованных стратегий обучения. Так, длительность пищедобывательного цикла на разных сторонах экспериментальной клетки может быть одинаковой или различаться. Надо отметить, что этот факт не зависит от средней длительности поведенческого цикла каждого кролика, которая сильно варьирует у разных животных и, видимо, отражает индивидуальные особенности кроликов. Различие в длительности поведенческих циклов на левой и правой сторонах клетки было обнаружено только у тех кроликов, стратегия обучения которых предполагала формирование всего поведенческого цикла сначала на одной стороне клетки, и только затем на второй стороне (стратегия I). В то же время при обучении по стратегии II, предполагающей поочередное формирование отдельных этапов поведенческого цикла (обучение «вразбивку»), длительность поведенческих циклов на разных сторонах экспериментальной клетки не различалась.

Обнаруженная нами разница в длительности поведенческих циклов, сформировавшихся в начале и конце обучения, свидетельствует о том, что ранее приобретенный опыт реализуется легче по сравнению с более поздним. Эти результаты согласуются с данными, полученными в работе Ю. И. Александрова с соавт. [10], о большей чувствительности к введению алкоголя элементов нового опыта по сравнению с более старым. Кроме того, зависимость длительности поведенческих циклов от конкретной стратегии обучения, на наш взгляд, свидетельствует о формировании в памяти животного не только элементов, соответствующих отдельным поведенческим актам, но и объединений этих элементов, приобретающих свойства целого. Данное явление хорошо известно из экспериментов, проводившихся на людях (печатание текста и игра рэндзю) [1, 9] или на животных (пищедобывательное поведение в лабиринте) [2] и показывающих, что при многократном выполнении одной и той же фиксированной последовательности актов формируются группировки актов, которые выступают в качестве целостной единицы памяти.

Из результатов, полученных нами при исследовании нейронной активности, следует, что в неспецифической активности специализированных нейронов в циклах поведения при нахождении животных на другой стороне клетки (т. е. противоположной той стороне, где выявляется специфическая активность) могут быть обнаружены дополнительные активации. У нейронов определенной специализации дополнительная активация выявлялась на том этапе, который в процессе обучения формировался непосредственно перед специфическим актом. Так, у нейронов, специализированных относительно доставания пищи из конкретной кормушки, могут быть обнаружены дополнительные активации в актах подхода и нажатия на педаль на другой стороне, если кролики обучались по схеме: кормушка-педаль-кормушка-педаль. У тех животных, которые обучались по иной схеме (кормушка-кормушка-педаль-педаль), дополнительная активация нейронов той же специализации (доставание пищи из конкретной кормушки) выявлялась на этапе доставания пищи из первой кормушки, т. е. на этапе, который формировался в процессе обучения непосредственно перед специфическим актом. У нейронов, специализированных относительно подхода и нажатия на конкретную педаль, дополнительная активация в неспецифической активности наблюдалась в актах подхода и нажатия на педаль на другой стороне. Эта активация выявлялась только у кроликов, обученных по схеме: кормушка-кормушка-педаль-педаль, т. е. дополнительная активация была также обнаружена на этапе, предшествующем формированию специфического акта в ходе обучения.

По-видимому, дополнительная активация, выявленная нами в неспецифической активности у специализированных нейронов, отражает активирующее влияние предшествующего опыта на опыт, формирующийся впоследствии. Эффект предыдущего опыта был обнаружен только для непосредственно следующих друг за другом этапов формирования поведения животного в экспериментальной клетке. В то же время для нейронов, специализированных относительно подхода и нажатия на вторую педаль у кроликов, обученных по схеме кормушка-педаль-кормушка-педаль, дополнительной активации в неспецифической активности не выявлено. Это связано с тем, что данный этап формировался сразу после обучения кроликов доставанию пищи из кормушки на той же стороне клетки. По-видимому, отношения актов, связанных в единый поведенческий цикл, в первую очередь подчинены логике этого цикла и отражают существование жесткой структуры связей элементов памяти внутри него, что не позволяет выявить влияние, связанное с фактором истории обучения.

Дополнительным аргументом в пользу существования жесткой структуры отношений между отдельными актами, входящими в единый поведенческий цикл, может служить обнаруженная нами высокая повторяемость паттернов активности в цикле, включающем специфический акт, для всех нейронов одинаковой специализации.

Выявленное нами в этой работе влияние истории обучения на паттерн активности нейронов лимбической коры соответствует данным Е. Бостока с соавт. [11] о зависимости активности нейронов гиппокампа крыс от опыта, приобретаемого животным в экспериментальной клетке. В то же время полученные результаты подтвердили сделанный нами ранее [4, 5] вывод об активирующем влиянии предшествующего опыта на формирующийся непосредственно за ним поведенческий опыт. Можно предположить, что такое же влияние существует между всем опытом, на базе которого формируется новый акт, и самим актом. Однако из-за относительной слабости влияния предшествующего опыта его трудно выявить. Тем не менее, оно может оказаться определяющим в некоторых ситуациях (поисковая активность, проблемные ситуации).

## ВЫВОДЫ

1. У кроликов, обученных инструментальному пищедобывательному поведению двумя разными стратегиями, которые отличались последовательностью этапов обучения, обнаружено различие во временных характеристиках поведенческих циклов, а также в картине активности нейронов лимбической коры.

2. Различие временных характеристик поведенческих циклов на правой и левой сторонах экспериментальной клетки обнаружено у тех животных, при обучении которых сначала формировался полный поведенческий цикл сначала на одной, а потом на другой стороне. Меньшая длительность циклов наблюдалась на той стороне, с которой начинали обучение.

3. В неспецифической активности нейронов, специализированных относительно одного из тех поведенческих актов, которым животное обучалось непосредственно в экспериментальной клетке, могут возникать дополнительные активации. Их появление зависит от факторов общности цели, общности движения и истории обучения.

4. Обнаружено влияние истории обучения на паттерн активности нейронов лимбической коры. Оно состоит в том, что у нейронов определенной (одинаковой) специализации дополнительная активация выявляется на том этапе, который в процессе обучения животного формировался непосредственно перед специфическим для этого нейрона поведенческим актом.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Безденежных Б. Н., Пашина А. Х.* Структура ЭЭГ-активности при печатании предложения на пишущей машинке//ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 85.
2. *Ворохин Л. Г., Никольская К. А., Картаев С. Д.* Процесс переработки информации при обучении в зависимости от уровня мотивации//Журн. высш. нерв. деят. 1983. Т. 33. № 2. С. 221.
3. *Горкин А. Г., Шевченко Д. Г.* Стабильность поведенческой специализации нейронов//Журн. высш. нерв. деят. 1990. Т. 40. № 2. С. 291.
4. *Горкин А. Г., Шевченко Д. Г.* Отражение структуры памяти в активности системоспецифичных нейронов//Психол. журн. 1991. Т. 12. № 2. С. 60.
5. *Горкин А. Г., Шевченко Д. Г.* Отражение истории обучения в активности нейронов лимбической коры кроликов//Журн. высш. нерв. деят. 1993. Т. 43. № 1. С. 172.
6. *Конорски Ю.* Интегративная деятельность мозга. М.: Мир, 1970. 412 с.
7. *Швырков В. Б.* Что такое нейрональная активность и ЭЭГ с позиций системно-эволюционного подхода// ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 5.
8. *Шевченко Д. Г., Александров Ю. И., Гаврилов В. В. и др.* Сопоставление активности нейронов различных областей коры в поведении//Нейроны в поведении: системные аспекты. М.: Наука, 1986. С. 25.
9. *Alexandrov I. O., Maksimova N. E.* Cognition, subjective experience and slow brain potentials: a preliminary report//Psychophysiology of cognitive processes/Ed. V. B. Shvyrkov. Moscow, 1988. P. 32.
10. *Alexandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V., Laukka S. et al.* Acute effect of ethanol on the pattern of behavioral specialization of neurons in the limbic cortex of the freely moving rabbit//Acta Physiol. Scand. 1990. V. 140. P. 257.
11. *Bostock E., Muller R. U., Kubie J. L.* Experience-dependent modifications of hippocampal place cell firing//Hippocampus. 1991. V. 1. P. 193.
12. *Gangloff H., Monnier M.* Rabbit brain research atlas for stereotaxic brain research on the conscious rabbit. Amst.—L.—N. Y.: Princeton, 1961.
13. *Hasselmo M. E., Rolls E. T., Baylis G. C., Nalwa V.* Object-centered encoding by face-selective neurons in the cortex in the superior temporal sulcus of the monkey//Exptl Brain Res. 1989. V. 75. P. 417.
14. *Heit G., Smith M. E., Halgren E.* Neural encoding of individual words and faces by the human hippocampus and amygdala//Nature. 1988. V. 333. P. 773.
15. *Heit G., Smith M. E., Halgren E.* Neuronal activity in the human medial temporal lobe during recognition memory//Brain. 1980. V. 113. P. 1093.
16. *Perrett D. I., Rolls E. T., Caan W.* Visual neurons responsive to faces in the monkey temporal cortex//Exptl Brain Res. 1982. V. 47. P. 329.
17. *Ranck J. B.* Behavioral correlates and firing repertoires of neurons in the dorsal hippocampal formations and septum of unrestrained rats//Hippocampus. 1975. V. 2. P. 207.
18. *Rizzolatti G., Scandolara C., Matelli M., Camarda R.* Response properties and behavioral modulation of «mouth» neurons of the postarcuate cortex (area 6) in macaque monkey//Brain Res. 1981. V. 255. P. 421.
19. *Shevchenko D. G., Gavrilov V. V., Gorkin A. G.* Behavioral specialization peculiarity of limbic cortex neurons in rabbit//Proc. Int. Union Physiol. Sci. 1989. V. 17. P. 214.

Институт психологии  
РАН, Москва

Поступила в редакцию  
25.I.1994  
Принята в печать  
2.III.1994

### DISTINCTIONS IN ACTIVITY OF NEURONS OF THE LIMBIC CORTEX DEPENDING ON DIFFERENT STRATEGIES OF TRAINING

GORKIN A. G., SHEVCHENKO D. G.

*Institute of Psychology, Russian Academy of Sciences, Moscow*

Rabbits were trained to perform a food-procuring behavioural reaction which consisted in pressing one of the two pedals to get food from one of the two feeders, located in the corners of the cage. Activity of limbic cortex neurons and duration of behavioural cycles varied according to different strategies of learning the same final behavioural act. Neurons which were specifically activated while performing one of the trained behavioural acts could be additionally activated. For neurons of similar specificity these activation appeared at different behavioural acts in accordance with the applied strategy, but always at the stage which in the training sequence preceded specific activation. It is concluded that preceding experience activates the following behaviour. Such kind of activation might play an important role in behavioural act sequence, especially in searching behaviour.