

© 1991 г.

А. Г. Горкин, Д. Г. Шевченко

ОТРАЖЕНИЕ СТРУКТУРЫ ПАМЯТИ В АКТИВНОСТИ СИСТЕМОСПЕЦИФИЧНЫХ НЕЙРОНОВ

Изучается структура памяти животного по активности нейронов, специализированных относительно поведенческих актов, сформированных в процессе обучения животного пищедобывательному поведению в экспериментальной клетке. Показано, что в активности системоспецифичных нейронов отражаются структура наблюдаемого поведения и история его формирования, т. е. субъективный опыт животного.

Ключевые слова: память, поведение, теория функциональных систем, межсистемные отношения, поведенческий акт, обучение, нейронная активность, специализация нейрона.

Развивая теорию функциональных систем П. К. Анохина [3], В. Б. Швырков обосновал предположение, состоящее в том, что элементами памяти, или субъективного опыта, являются функциональные системы поведенческих актов [8]. Функциональные системы отдельных поведенческих актов формируются в процессе обучения, и их реализация во внешне наблюдаемом поведении зависит, с одной стороны, от структуры поведения, которая определяет последовательность поведенческих актов, а с другой — от истории формирования поведения. Поэтому можно предполагать, что существуют различные отношения между элементами памяти. В психологии хорошо известны некоторые типы таких отношений, например разные виды ассоциаций.

Психофизиологическое изучение межсистемных отношений у человека возможно при сопоставлении суммарной электрической активности мозга с последовательностью поведенческих актов (или структурой поведения). ЭЭГ-исследования межсистемных отношений ведутся в рамках изучения «состояния субъекта поведения» [1, 6, 8], которое характеризуется как «конкретный состав функциональных систем, извлеченных из памяти в определенный момент времени, и их взаимоотношения» [6, с. 46]. Под «субъектом поведения» понимается «вся совокупность функциональных систем, из которых состоит видовая и индивидуально приобретенная память» [8, с. 13].

В то же время межсистемные отношения у животных можно изучать на нейрональном уровне, исходя из представления о системоспецифичности нейронов и регистрируя в свободном поведении активность нейронов, специализированных относительно функциональной системы определенного поведенческого акта [10]. Как показано в наших предыдущих исследованиях, такая специализация нейрона является стабильной характеристикой его активности [5] и может служить показателем извлечения из памяти (актуализации) данной системы в наблюдаемом поведении [7]. Нейроны коры больших полушарий специализированы как относительно систем отдельных поведенческих актов приобретенного в эксперименте поведения («новые системы»), так и относительно тех, которые были системами поведенческих актов на более ранних этапах онтогене-

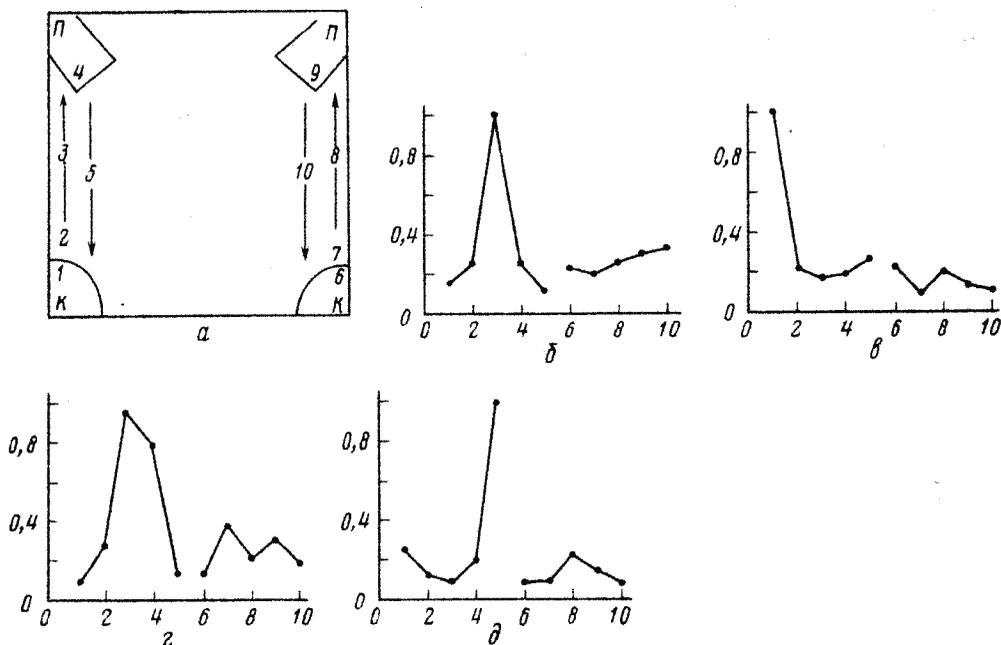


Рис. 1. Графическое представление активности системоспецифических нейронов в актах циклического поведения. а — схема экспериментальной клетки. П — педали, К — кормушки. Цифрами обозначены выделенные этапы поведения; б — нейроны «подхода к педали», $n=17$; в — нейроны «доставания пищи из кормушки», $n=14$; г — нейроны «подхода к педали и нажатия на нее», $n=12$; д — нейроны «подхода к одной из кормушек», $n=9$. На этом и всех последующих рисунках: по оси абсцисс — номера этапов поведения (поведенческих актов), по оси ординат — нормированная средняя частота активности

за («старые системы»), а в исследуемом поведении выступают в качестве субсистем поведенческих актов и могут присутствовать в нескольких актах реализующегося поведения [2, 4, 9, 11].

Активность специализированных нейронов можно разделить на специфическую, проявляющуюся при реализации функциональной системы того поведенческого акта, относительно которого специализирован данный нейрон, и неспецифическую, проявляющуюся при реализации других поведенческих актов. Поскольку активность отдельного нейрона связана с активностью всего мозга, то по активности системоспецифического нейрона вне времени реализации специфической системы можно судить об извлечении этой системы из памяти при реализации других поведенческих актов. В настоящей работе была поставлена задача — на основе изучения активности системоспецифических нейронов при реализации циклического пищедобывательного поведения выявить отношения между системой, относительно которой специализирован данный нейрон (специфической), и другими функциональными системами анализируемого поведения. Выявленные таким образом межсистемные отношения позволят составить представление о структуре памяти, приобретаемой в результате обучения.

МЕТОДИКА

В основу настоящей работы положен количественный анализ активности системоспецифических нейронов лимбической коры кролика в выделенных 10 актах циклического пищедобывательного поведения.

Активность нейронов была зарегистрирована у четырех кроликов при пищедобывательном поведении в клетке с двумя кормушками (рис. 1) и двумя педалями по углам (рис. 1, а). Для получения пищи из кормушки кролик должен был нажимать на педаль в соседнем с ней углу экспериментальной клетки. Эффективность нажатия на педаль менялась экспериментатором через 10—20 побегов кролика вдоль каждой стенки клетки от педали к кормушке и обратно. Слайковую активность одиночных нейронов лимбической области коры (Р 8—10, L 2—3 по атласу Ганглюэф.

Монье [13]) регистрировали у предварительно обученных кроликов стеклянными микроэлектродами, заполненными 3М раствором КСl, с диаметром кончика 1—3 мкм и сопротивлением 3—7 Мом на частоте 1000 Гц. Поиск нейронов осуществлялся автоматически при дистанционном погружении микроэлектрода с помощью микроманипулятора, фиксированного на голове животного. Нейронную активность, а также поведенческие отметки регистрировали на магнитофоне «Нихон Коден» с последующим воспроизведением на бумаге с редукцией скорости в 10 раз. Для поведенческих отметок использовались светодиоды, помещенные в кормушке, у педали и в середине обеих боковых стенок камеры, и фотоэлектрические узконаправленные пластинки на голове кролика, в кормушках и в педалях. Поэтому при воспроизведении активности нейрона мы имели отметки нахождения морды кролика в кормушке, нажатия на педаль (нахождения лапы на педали), а также момента прохождения кроликом середины боковой стенки, т. е. поворота к педали или к кормушке. Параллельно поведение кролика регистрировали на видеоманитофон. Статистическая обработка полученных данных производилась на ПЭВМ «Сега 3000» (Япония).

Обучение животных инструментальному поведению в клетке осуществлялось в двух различных последовательностях. Кроликов I и II 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, т. е. обучали получать 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 (кормушка — педаль — кормушка), а затем — вдоль левой стороны. Кроликов III и IV сначала обучали получать пищу из левой кормушки, затем — из правой. Следующим этапом было обучение нажатию на правую педаль, затем — на левую. Таким образом, схему обучения можно представить следующим образом для кроликов I—II: правая кормушка — правая педаль — левая кормушка — левая педаль; для кроликов III и IV: левая кормушка — правая кормушка — правая педаль — левая педаль.

Основным критерием отбора нейронов для анализа была длительность регистрации нейрона независимо от его специализации — отбирались те нейроны, которые удалось зарегистрировать не менее чем в пяти поведенческих циклах на каждой стороне клетки. Критерием специализации нейрона относительно функциональной системы поведенческого акта служило наличие активации данного нейрона при всех реализациях данного поведенческого акта.

В качестве характеристики активности нейрона были выбраны два независимых показателя — средняя частота спайковой активности нейрона на конкретном этапе поведения и вероятность наличия активации на этом этапе. Предварительно каждый поведенческий цикл, т. е. отрезок поведения между двумя последовательными захватами порции пищи из одной и той же кормушки, был разделен на пять этапов в соответствии с поведенческими отметками.

Каждый из этих этапов поведения соответствовал конкретному поведенческому акту, который формировался на определенной стадии обучения животного пищедобывательному поведению в экспериментальной клетке. Так, в поведенческих циклах на левой стороне клетки были выделены следующие этапы: 1 — нахождение морды кролика в кормушке, захват пищи; 2 — жевание пищи в комфортной позе или начало поворота к педали (до отметки поворота); 3 — подход к педали (от отметки поворота до нажатия на педаль); 4 — нажатие на педаль, 5 — подход к кормушке. Аналогичные этапы (6—10) были выделены в поведенческих циклах на правой стороне клетки (рис. 1, а). Активность каждого нейрона на выделенных этапах представлялась графически: по ординате — нормированная относительно частот активности в специфическом акте средняя частота активности в данном акте, по абсциссе — номера этапов (актов) (рис. 1, б—д). Такие графики, позволяющие оценивать активность нейрона в каждом акте изучаемого поведения в течение всего времени регистрации, были построены для всех проанализированных нейронов. При сопоставлении таких графиков активности разных нейронов, специализированных в отношении одних и тех же поведенческих актов, можно выявлять межсистемные отношения, определяющие активность данного типа нейронов в изучаемом поведении. Достоверное различие активности нейронов в актах пищедобывательного поведения определялось по *t*-критерию Стьюдента при сравнении средних частот активности для каждой пары актов.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Из 333 зарегистрированных нейронов для анализа было отобрано 180 (108 нейронов, зарегистрированных у кроликов I—II, 72 нейрона, зарегистрированных у кроликов III—IV).

Все проанализированные нейроны были распределены по группам со сходными специализациями. У 68 нейронов специализация проявлялась в отношении одного из выделенных поведенческих актов или двух последовательных актов (рис. 1, б—д). 35 нейронов были специализированы относительно поведенческих актов подхода к педали и/или нажатия на нее: 20 — относительно правой педали (10 нейронов, специализированных в отношении подхода к педали, 8 — подхода к педали и нажатия на нее, 2 — нажатия на правую педаль); 11 — относительно левой педали (7 — подхода к педали, 4 — подхода к левой педали и нажатия на нее). Для 4 нейронов специфическими были акты подхода к обеим

педалям и нажатия на них. В группу специализированных относительно поведенческих актов подхода к кормушкам и/или добывания пищи из них отнесено 28 нейронов. Из них 3 нейрона были специализированы относительно подхода, 5 — подхода и добывания пищи, 7 — добывания пищи из левой кормушки; 6 нейронов были специализированы в отношении подхода, 2 — добывания пищи из правой кормушки. Все эти нейроны отнесены в группу «нейронов новых систем». Сюда же вошло 5 нейронов, активность которых была связана с определенным местом экспериментальной клетки, а не с каким-либо из выделяемых нами актов.

Оставшиеся 37 нейронов, для которых удалось определить поведенческую специализацию, были отнесены к «нейронам старых систем»: 9 нейронов, специализированных в отношении актов подхода к обеим кормушкам и добывания пищи из них, 1 нейрон, специализированный в отношении грызения и жевания. Активность 27 нейронов была связана с каким-либо движением животного, совершаемым в процессе циклического пищедобывательного поведения в клетке. Для этих нейронов характерными являлись активации в поведенческих актах, совершаемых животным на разных сторонах экспериментальной клетки. Например, специализация нейрона «поворот налево» проявлялась на левой стороне клетки как активация при подходе к кормушке, а на правой — при подходе к педали, и на графиках их активности соответственно имеется по два типа активации. Паттерн активности этих нейронов в циклическом поведении определялся заданным структурой данного поведения использованием специфической для них системы при реализации новых актов циклического пищедобывательного поведения.

Индивидуальные паттерны активности нейронов даже одной и той же специализации сильно варьировали, поэтому для статистического сравнения активности по всем актам проводилось усреднение и строился усредненный паттерн активности всех нейронов данной специализации. Такой анализ проводился только для наиболее часто встречающихся специализаций.

В самую большую группу вошло 17 нейронов, объединенных по специализации «подход к педали» (сюда отнесены все нейроны, специализированные в отношении акта подхода к одной из педальей без учета стороны клетки). При анализе усредненной картины активности этих нейронов (рис. 1, б) было обнаружено помимо выраженной активации в «специфическом» акте подхода к педали (3) достоверное уменьшение активности в актах подхода к кормушке на стороне специфического акта и добывания пищи из нее (1, 5) по сравнению с актами нажатия на педали (4, 9) и подхода к педали и к кормушке другой стороны (8, 10).

Другая большая группа состояла из 14 нейронов со специализацией «доставание пищи из кормушки». При анализе усредненной картины активности этих нейронов (рис. 1, в) помимо активации в специфическом акте 1 удалось выявить достоверное увеличение активности в актах подхода к «своей» кормушке и доставании пищи из другой (5, 6) по сравнению с актами поворота от кормушки и подхода к ней (7, 10). 12 нейронов было объединено по критерию специализации «подход к педали и нажатие на нее». Анализ суммарной усредненной картины активности этих нейронов (рис. 1, г) выявил помимо активации в специфических актах 3 и 4 достоверное увеличение активности в актах поворота от кормушек и нажатия на педаль другой стороны (2, 7, 9) по сравнению с активностью в актах доставания пищи из кормушек и подхода к кормушкам своей стороны (1, 5, 6). Такой же анализ был проведен для активности 9 нейронов, специализированных относительно подхода к одной из кормушек (рис. 1, д). Кроме специфической активации в акте 5, достоверных различий между активностью в остальных актах обнаружить не удалось.

Анализ активности всех этих четырех групп нейронов в неспецифических актах показал, что достоверное различие наблюдается только между теми актами, которые занимают крайнее положение по частоте. При этом максималь-

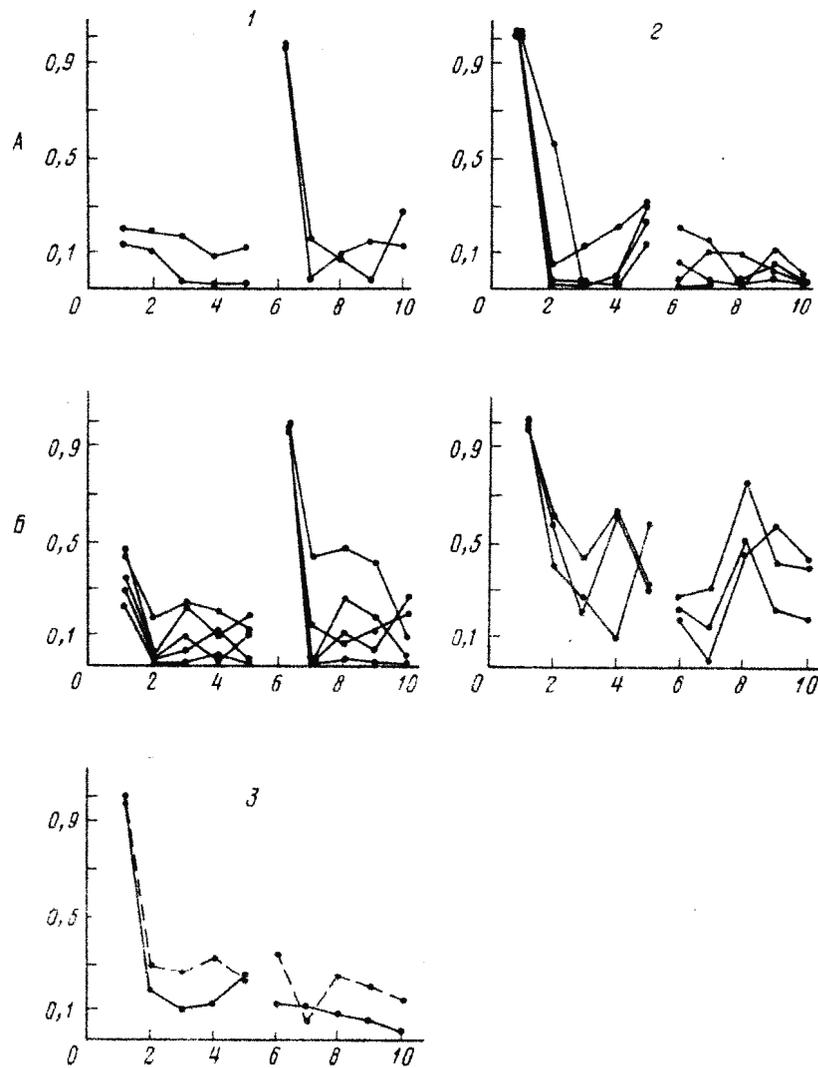


Рис. 2. Зависимость картины активности нейронов «добывания пищи из кормушки» от истории обучения кролика. А — добывание пищи из первой по порядку обучения кормушки; Б — добывание пищи из второй по порядку обучения кормушки. 1 — нейроны «добывания пищи из правой кормушки»; 2 — нейроны «добывания пищи из левой кормушки». 3 — усредненная картина активности нейронов «первой кормушки» (сплошная линия, $n=6$), нейронов «второй кормушки» (пунктир, $n=8$)

ная и минимальная активности выявляются только как тенденция, и практически невозможно разделить активность в этих актах на какие-либо выраженные подгруппы.

Использованная нами разная последовательность этапов обучения животного в экспериментальной клетке позволяет сравнить активность нейронов, специализированных относительно одних и тех же актов (например, подход к педали), но сформированных на разных этапах обучения. Из приведенной в разделе «Методика» схемы обучения животных ясно, что основные отличия между историями обучения кроликов двух групп состояли в том, что обучение первой группы кроликов (кролики I—II) начиналось с правой кормушки, и обучение добыванию пищи из левой кормушки следовало за обучением нажатия на правую педаль. Обучение же второй группы кроликов (кролики III—IV) начиналось с левой кормушки, после чего следовало обучение добыванию пищи из

правой кормушки и лишь затем — нажатую на правую педаль. В обоих случаях завершающим этапом было обучение нажатую на левую педаль.

При сопоставлении паттернов активности специализированных нейронов у кроликов первой и второй групп были обнаружены элементы сходства в картинах активности нейронов, специализированных относительно добывания пищи из первой по порядку обучения кормушки, т. е. «нейронов правой кормушки» кроликов первой группы и «нейронов левой кормушки» кроликов второй группы (рис. 2А). Характерными для них является ярко выраженная специализация, т. е. активность в специфическом акте (акт 6 у кроликов первой группы и акт 1 у кроликов второй группы) значительно превосходит (в среднем в 8,9 раза) активность в остальных актах, в которых активность таких нейронов достоверно не различалась. На той стороне клетки, где наблюдалась специфическая активность нейронов, можно отметить слабую активацию в акте подхода к кормушке (5 и 10 соответственно). Активность на другой стороне относительно равномерна во всех актах.

В паттернах активности нейронов, специализированных относительно второй по порядку обучения кормушки, т. е. «нейронов левой кормушки» первой группы кроликов и «нейронов правой кормушки» второй группы кроликов, также обнаружено сходство (рис. 2Б). Выраженность специализированной активности в них значительно меньше. Она превышает активность в остальных актах лишь в 3,9 раза, что по сравнению с выраженностью специализации в предыдущем случае оказалось достоверно меньше ($p < 0,05$). В то же время для этих нейронов выявлен разный паттерн активности на стороне, противоположной стороне специализации. Для «нейронов левой кормушки» (кролики первой группы) этот паттерн характеризуется достоверным повышением активности в актах подхода к правой педали и нажатия на нее (8, 9) по сравнению с другими актами на этой стороне клетки. Для нейронов второй группы кроликов («нейроны правой кормушки») паттерн активности на левой стороне характеризуется увеличением активности в акте доставания пищи кроликом из кормушки (1) по сравнению с другими актами на этой стороне клетки.

В отличие от поведения у кормушек поведение у педалей формировалось у всех кроликов одинаково — подходу к правой педали и нажатую на нее все кролики обучались раньше, чем подходу к левой педали и нажатую на нее. Статистическое сравнение усредненной активности 10 нейронов, специализированных в отношении подхода к правой педали, показало, что помимо выраженности специфической активации (8) выявляется достоверно более высокая активность в актах подхода к педали на левой стороне клетки (3) по сравнению с актами подхода к кормушке, расположенной на правой стороне (10, 6) (рис. 3, а), и добывания пищи из нее. Анализ суммарной картины активности 8 нейронов, специализированных в отношении подхода к правой педали и нажатия на нее (рис. 3, б), показал, что помимо специфической активации в актах 8, 9 выявляется достоверно более высокая активность в актах поворота головы к левой педали и нажатия на нее (2, 4) по сравнению с актами добывания пищи из кормушек и подхода к правой кормушке (1, 6, 10). Относительно акта нажатия на правую педаль было специализировано всего два нейрона, поэтому на рис. 3, в приводятся индивидуальные паттерны их активности; статистического сравнения не проводилось. При визуальном анализе выявляется на общем фоне только активация в специфическом акте (9).

Относительно поведенческих актов у левой педали было специализировано 11 нейронов. При анализе усредненной активности 7 нейронов, специализированных в отношении акта подхода к левой педали (рис. 3, г), обнаружено, что помимо специфической активации в акте 3 имеется достоверно более высокая активность в акте поворота головы к левой педали (2), а также нажатия на правую педаль и подхода к правой кормушке (9, 10) по сравнению с активностью при подходе к левой кормушке (5). Анализ усредненной активности 4 нейронов, специализированных в отношении подхода к левой педали и нажатия на

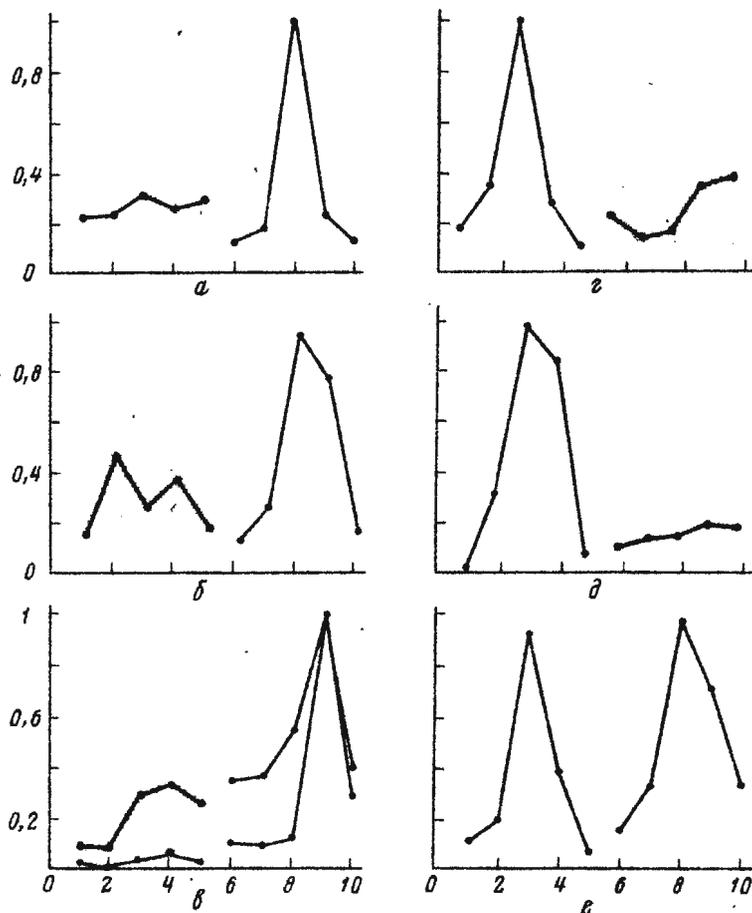


Рис. 3. Картина активности нейронов, специализированных в отношении актов подхода или нажатия педалей. *a* — нейроны «подхода к правой педали», $n=10$; *b* — нейроны «подхода к правой педали и нажатия на нее»; $n=8$; *в* — нейроны «нажатия на правую педаль», $n=2$; *г* — нейроны «подхода к левой педали», $n=7$; *д* — нейроны «подхода к левой педали и нажатия на нее», $n=4$; *е* — нейроны «подхода к обеим педалям», $n=4$

нее (рис. 3, *д*), не выявил достоверных различий между активностью в каких-либо актах, кроме специфической активации в актах 3, 4.

Наконец, 4 нейрона были специализированы в отношении актов подхода к обеим педалям. При анализе усредненной активности этих нейронов (рис. 3, *е*) удалось выявить помимо специфических активаций в актах 3, 8 достоверно более высокую активность в актах нажатия на обе педали и поворота головы к правой педали (4, 9 и 7) по сравнению с актами подхода к левой кормушке и добывания пищи из нее (1, 5).

Полученные результаты свидетельствуют о том, что в активности каждой группы специализированных нейронов, как правило, можно выявить межсистемные отношения, характерные для специфической системы, т. е. той системы, относительно которой специализирован данный нейрон. Так, в активности всех нейронов, специфически активирующихся в актах подхода к педали (рис. 1, *б, г*), выявляется снижение импульсации при подходе к кормушке и добывании пищи из нее на той же стороне клетки, на которой находится и «специфическая» педаль. Такая закономерность отражает оппонентные отношения в памяти систем подхода к педали и нажатия на нее, с одной стороны, и систем добывания пищи на той же половине клетки — с другой. Эта оппонентность несимметрична, т. е. если на стороне специализации активность «педальных» нейронов при

подходе кролика к кормушке и добывании пищи из нее достоверно ниже, чем в других актах, то активность «кормушечных» нейронов при подходе к педали и нажатии на нее достоверно не отличается от активности в остальных актах (рис. 1, а). Эта несимметричность связана, видимо, с большим влиянием состояния субъекта поведения как целого (через межсистемные отношения) на системы, отставленные от конечного результата циклического поведения, каковым можно считать получение порции пищи («пища во рту»). Косвенно это подтверждается тем, что при насыщении животного (снижении мотивации) или при ухудшении его самочувствия в первую очередь страдает (перестает реализовываться) поведение подходе к педали и нажатия на нее. О том же свидетельствует и большее количество конкретных актов с достоверно различающейся в них активностью у «педальных» нейронов по сравнению с «кормушечными».

Выявляемые по активности всех «педальных» нейронов межсистемные отношения характеризуют только поведение на той стороне клетки, на которой осуществляется специфический акт. На наш взгляд, это может быть связано с тем, что жесткая структура поведения животного на каждой стороне клетки определяет однозначные отношения между системами отдельных актов пищедобывательного цикла, в то время как связь между актами на разных сторонах клетки не определяется структурой поведения и варьирует для нейронов с различными специализациями.

Отношения же систем поведенческих актов, совершаемых на другой стороне клетки, к «однопедальным» системам более разнообразны. Характерной для всех «педальных» нейронов является актуализация специфической системы при реализации систем подходе к педали другой стороны и нажатия на нее, что можно рассматривать как проявление фактора общности цели. Наряду с ним в межсистемных отношениях проявляется и фактор сходства движения. Более четко влияние этих факторов можно увидеть при анализе индивидуальных картин активности специализированных нейронов в исследуемом поведении. Так, общность цели определяла сходную активность 4 нейронов, активировавшихся при подходе кролика к любой педали, и 9 нейронов с активациями при подходе к любой кормушке и/или добывании пищи из нее. Кроме того, у 8 нейронов, специализированных относительно подходе к одной педали, наблюдалась слабая активация при подходе животного ко второй педали. У других 8 нейронов, специализированных относительно добывания пищи из одной кормушки, сходство цели определяло слабую активацию при добывании пищи из другой кормушки.

Сходство движений как фактор актуализации системы при поведении на другой стороне клетки определило активацию в актах подходе к кормушке 5 «предпедальных» нейронов и активацию при подходе к педали 5 других «предкормушечных» нейронов. Различная степень влияния факторов сходства цели и движения на разные нейроны и значительное разнообразие остальных индивидуальных картин активности позволяет утверждать, что проявления межсистемных отношений в активности разных нейронов, даже имеющих одинаковую поведенческую специализацию, различны.

Другой тип межсистемных отношений, обнаруженный при анализе активности зарегистрированных нейронов, связан с определенной историей формирования поведения кролика в клетке. Так, нейроны, специализированные относительно добывания пищи из какой-либо одной кормушки, имели разный паттерн активности в зависимости от того, какое порядковое место в истории обучения животного поведению в клетке занимала данная кормушка и какова была схема обучения. Для нейронов, специализированных относительно добывания пищи из той кормушки, с которой начинали обучение, выраженность специфической активации (т. е. отношение активности в специфическом акте к активности в остальных актах) была выше по сравнению с нейронами, специализированными относительно добывания пищи из второй по порядку обучения кормушки.

Это, возможно, связано с тем, что поведение у первой кормушки формировалось в самом начале обучения и является базовым по отношению ко всем актам, сформированным позже. Характерной чертой этой специализации (относительно добывания пищи из первой по порядку обучения кормушки) является равномерная активность во всех остальных актах. В то же время у нейронов, специализированных относительно добывания пищи из второй кормушки, выявляется четкий паттерн активности в остальных, «чужих», актах, который зависит от схемы (истории) обучения: наблюдается закономерная дополнительная активация на том этапе поведения, который по схеме обучения формировался непосредственно перед специфическим актом.

Можно отметить следующие характерные особенности дополнительных активаций, обусловленных историей обучения в клетке: во-первых, они выявляются только в тех поведенческих актах, которые совершались животным на стороне клетки, противоположной стороне специализации, т. е. в «чужом» пищедобывательном цикле; во-вторых, они наблюдаются только в тех актах, которые формировались непосредственно один за другим. Обе эти особенности, на наш взгляд, свидетельствуют об относительно слабой связи соответствующих систем по сравнению со связью, заданной принадлежностью к одному пищедобывательному циклу. Очевидно, поэтому и не наблюдается появления таких дополнительных активаций в активности клеток, специализированных относительно поведения кроликов у правой педали, которому в обучении всегда предшествовало обучение добыванию пищи у правой кормушки. Клеток же, специализированных относительно поведения у левой педали, у кроликов, обучавшихся по второй схеме обучения (т. е. нажатие на левую педаль сразу после нажатия на правую), было зарегистрировано недостаточно, чтобы выявить какой-то закономерный паттерн. Таким образом, можно утверждать, что между системами, которые формировались непосредственно одна за другой, но принадлежащими к разным поведенческим циклам, в процессе обучения устанавливается связь. Эта связь проявляется в том, что позже формировавшаяся система актуализируется при реализации предшествовавшей ей в истории обучения.

Как нам кажется, полученные данные позволяют приблизиться к ответу на вопросы, стоящие в рамках современных подходов к обучению [12, 14, 15 и др.]. Так, обнаруженная нами зависимость паттерна активности системоспецифичных нейронов от истории обучения в какой-то мере отвечает на вопрос о том, «как разный опыт взаимодействует при формировании поведения» [14, с. 134]. Кроме того, выявленные нами межсистемные отношения являются отражением тех самых функциональных взаимодействий нейрональных ансамблей, которые выделяются в качестве главного предмета исследования нейрофизиологии обучения и являются основой памяти [12].

ВЫВОДЫ

По активности системоспецифичных нейронов можно судить о структуре субъективного опыта животного, приобретаемого в результате обучения.

Межсистемные отношения, выявляемые по активности всех специализированных нейронов определенного типа, характеризуют отношения функциональных систем поведенческих актов только внутри одного пищедобывательного цикла (включающего поведение на одной стороне клетки) и отражают его жесткую структуру, т. е. инвариантную последовательность смены поведенческих актов в цикле.

Проявление отношений систем, не связанных жестко структурой поведения, например систем тех поведенческих актов, которые животное совершает на разных сторонах клетки, в активности нейронов одной и той же специализации различно.

В паттерне активности отдельных нейронов могут проявляться факторы общности цели или общности движения, которые определяют сходство активаций нейрона в разных актах пищедобывательного поведения.

По активности нейронов можно выявить отношения элементов субъективного опыта, не проявляющиеся в поведении, которое реализуется в данный момент. В паттерне активности специализированных нейронов в циклическом пищедобывательном поведении отражается история обучения этому поведению. При этом обнаруживается качественное отличие формируемых в самом начале обучения базовых поведенческих актов (акт добывания пищи из первой кормушки, с которой начинается обучение) от других актов, формируемых при последующем обучении.

Между системами поведенческих актов, которые формировались при обучении непосредственно один за другим и совершались животным на разных сторонах клетки, обнаружены облегчающие связи, проявляющиеся в повышенной степени актуализации позже сформированной системы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Александров И. О., Максимова Н. Е.* Функциональное значение колебания R_{300} // Психол. журн. 1985. Т. 6. № 3. С. 86—95.
2. *Александров Ю. И.* Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении. М.: Наука, 1989.
3. *Анохин П. К.* Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Медицина, 1975.
4. *Горкин А. Г.* Поведенческая специализация нейронов коры на разных этапах обучения // ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 73—81.
5. *Горкин А. Г., Шевченко Д. Г.* О стабильности поведенческой специализации нейронов // Журн. ВНД. 1990. Т. 40. Вып. 2.
6. *Максимова Н. Е., Александров И. О.* Типология медленных потенциалов мозга, нейрональная активность и динамика системной организации поведения // ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях. М.: Наука, 1987. С. 44—73.
7. *Швырков В. Б.* На пути к психофизиологической теории поведения // Психол. журн. 1982. Т. 3. № 2. С. 70—79.
8. *Швырков В. Б.* Изучение активности нейронов как метод психофизиологического исследования поведения // Нейроны в поведении: системные аспекты. М.: Наука, 1986. С. 6—25.
9. *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—24.
10. *Швырков В. Б., Возник С.* Изучение структуры пищедобывательного поведения кролика // системные механизмы мотиваций. М., 1982. С. 31—37.
11. *Шевченко Д. Г.* О поведенческой специализации нейронов коры и гипоталамуса у кроликов // Журн. ВНД. 1987. Т. 7. № 5. С. 914—921.
12. *Dudai Y. et al.* On Neuronal Assemblies and Memories // Neural and molecular bases of learning / Eds J.-P. Changeux, M. Konishi. 1987. P. 399—410.
13. *Gangloff H., Monnier M.* Rabbit brain research Atlas for stereotaxic brain research on the conscious rabbit. Amst.—L.—N. Y.: Princeton, 1961.
14. *Johnston J. D.* Contrasting approaches to a theory of learning // The behavioral and brain sciences. 1981. № 4. P. 125—173.
15. *Rolls E. T.* Information representation, processing, and storage in the brain: analysis at the single neuron level // Neural and molecular bases of learning / Eds J.-P. Changeux, M. Konishi. 1987. P. 503—540.