

## ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

### ДИНАМИКА СИСТЕМНОЙ ОРГАНИЗАЦИИ ПОВЕДЕНИЯ В ЕГО ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫХ РЕАЛИЗАЦИЯХ<sup>1</sup>

© 1999 г. Ю. И. Александров\*, Д. Г. Шевченко\*\*, А. Г. Горкин\*\*\*, Ю. В. Гринченко\*\*\*\*

\* Доктор психол. наук, профессор, зав. лабораторией нейрофизиологических основ психики Института психологии РАН, Москва

\*\* Канд. мед. наук., ст. науч. сотр., там же

\*\*\* Канд. психол. наук., ст. науч. сотр., там же

\*\*\*\* Канд. мед. наук., ст. науч. сотр., там же

В системной психофизиологии под состоянием субъекта поведения (ССП) понимается совокупность функциональных систем (элементов субъективного опыта) разного фило- и онтогенетического "возраста", актуализированных во время осуществления конкретного поведенческого акта. В качестве показателя актуализации системы используется появление активности системоспецифичных нейронов - клеток, специализированных относительно этой системы. Ранее было обнаружено, что разным поведенческим актом соответствуют разные и специфические наборы актуализированных систем, т.е. разные СПП. В настоящем исследовании выясняли, остается ли СПП постоянным при осуществлении последовательных реализаций одного и того же (по критерию достигаемого результата) дефинитивного поведения. Для этого у животных сравнивали частоту активности нейронов в первой реализации сложного дефинитивного поведения с частотой в последующих реализациях этого поведения. Основным результатом настоящего исследования состоит в обнаружении достоверных различий сравниваемых частот. В связи с этим утверждается, что хотя специфический набор систем - стабильная характеристика СПП, свойственная всем реализациям данного поведения, однако его системная организация в последовательных реализациях не остается неизменной. Межсистемные отношения, динамика которых проявляется в изменчивости параметров активности нейронов - модифицируемая характеристика СПП, меняющаяся от реализации к реализации.

*Ключевые слова:* нейронная активность, системная организация поведения, функциональная система, динамика субъективного мира, субъект поведения.

#### ВВЕДЕНИЕ

Развертыванию поведенческого континуума соответствует динамика субъективного мира. Эта динамика в системной психофизиологии может быть описана как смена состояний субъекта поведения [1, 16]. Под состоянием субъекта поведения понимается совокупность функциональных систем (элементов субъективного опыта) разного фило- и онтогенетического "возраста", актуализированных во время осуществления конкретного поведенческого акта.

Об актуализации системы можно судить по появлению активности системоспецифичных нейронов - клеток, специализированных относительно этой системы. В многочисленных экспериментах с регистрацией активности системоспецифичных нейронов различных отделов мозга [4, 16, 18] были получены данные, демонстрирующие, что **разным** поведенческим актом соответствуют разные

(хотя и перекрывающиеся) наборы актуализированных систем - разные состояния субъекта поведения. Остается ли состояние субъекта поведения постоянным при осуществлении последовательных реализаций **одного и того же** (по критерию достигаемого результата) дефинитивного поведения? Иначе говоря, можно ли считать состояние субъекта поведения в этих реализациях одним и тем же?

Сомнения в адекватности представления о том, что использование имеющегося у субъекта опыта для осуществления поведения есть "вторичное возбуждение неизменных "следов", высказывал еще F. Bartlett [23]. Позже анализ двигательных характеристик поведения позволил заключить, что не только сложные, но и простые акты являются "повторением без повторения" [7, с. 241; 25].

Что касается нейронного обеспечения поведения, уже давно было показано, что активации нейронов в его повторяющихся реализациях вариabельны, причем предполагалось, что вариabельность - не "шум", а необходимая характеристика общемозговой организации активности, обеспечивающей осуществление поведения [5]. В

<sup>1</sup> Настоящее исследование поддержано Российским гуманитарным научным фондом (№ 99-06-00169а) и Российским фондом фундаментальных исследований (№ 96-15-98641; №98-06-80310).

настоящее время получены данные, вновь приводящие авторов к подобным предположениям [22, 26]. В пользу того, что вариации характеристик активаций нейронов в последовательных реализациях акта действительно связаны с вариациями поведения, свидетельствует, например, следующий факт. Обнаружена корреляция между варьирующими характеристиками активаций, появляющихся в латентном периоде поведенческого акта, и величиной латентного периода, изменяющейся от реализации к реализации [27]. Что же за факторы определяют, какова будет характеристика активации нейрона в конкретной реализации, входящей в последовательность повторяющихся актов дефинитивного поведения?

Результаты экспериментов, в которых выявляется влияние предшествующего действия (или действий) на параметры текущего, такие как латентный период, точность и т.п. [12, 24], позволяют предположить, что к упомянутым факторам относятся характеристики поведения, предшествующего данному акту. Для того чтобы проверить это предположение, следовало выяснить, существует ли зависимость активности нейронов, специализированных относительно систем текущего поведения, от характеристик предшествующего.

Наиболее выраженное изменение упомянутых характеристик имеет место в ситуации смены одного поведения (А) на другое (Б). В этом случае первой и последующим реализациям поведения Б непосредственно предшествуют реализации разного поведения: А и Б соответственно. Задача исследования состояла в том, чтобы проверить, имеются ли различия активности нейронов в первой после смены поведений реализации, по сравнению с последующими реализациями.

В качестве поведения А рассматривали циклическое пищедобывательное поведение, совершаемое животным у одной из стенок экспериментальной камеры, в качестве поведения Б - у противоположной. В двух углах камеры располагались кормушки, подаваемые автоматически при нажатии на педали, расположенные в двух противоположных углах. Подача кормушки осуществлялась при нажатии на педаль, которая располагалась у той же стенки, что и данная кормушка. Дефинитивное поведение было организовано так, что животное, совершив около 10 циклов поведения у одной стенки, переходило к реализации поведения у противоположной стенки. Хотя циклы поведения у обеих стенок включали одинаковую последовательность актов (подход к педали, нажатие на педаль, подход к кормушке и захват пищи, снова подход к педали и т.д.), они не могут рассматриваться как одно и то же поведение. В пользу этого утверждения прежде всего свидетельствует необходимость после обучения животного циклу у одной стенки обучать его циклу у другой. Кроме того, одноименные акты (напри-

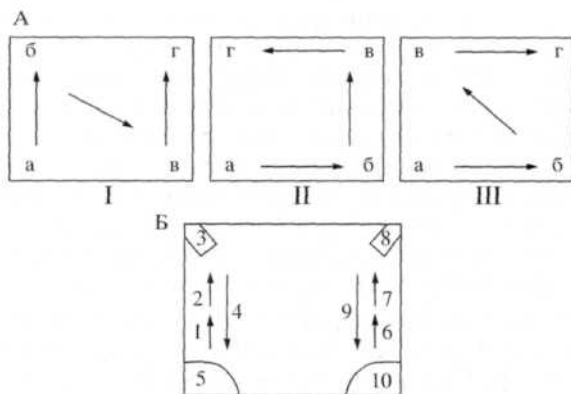
мер, подход к педали), совершаемые в разной среде (в циклах у противоположных стенок), различаются как по внешним характеристикам, так и по критерию нейрональной активности. Так, перемещения от педали к кормушке и обратно характеризуются в них оппонентными движениями. Анализ активности специализированных нейронов показал, что наборы актуализированных систем, т.е. состояния субъекта поведения, в сравниваемых циклах различаются [4, 10, 16, 20].

В активности нейрона могут быть выделены "специфические" и "неспецифические"<sup>7</sup> активации [8, 9]. Первые появляются в 100 % реализаций в "специфическом" для данного нейрона акте. Появление такой активации в соответствующем акте, например акте подхода к педали, означает, что нейрон специализирован относительно системы, сформированной при обучении животного данному акту. Процесс специализации нейронов относительно вновь формируемой системы (системогенез) лежит в основе научения акту подхода к педали, включения его в структуру индивидуального опыта. Неспецифические активации появляются в других, "неспецифических" актах. Их выраженность и вероятность появления значительно ниже, чем у специфических активаций. Появление неспецифической активации свидетельствует о том, что система, к которой принадлежит данный нейрон, в определенной степени актуализирована в данном акте. Эта актуализация определяется связями между системами (межсистемными отношениями), характеризующими структуру индивидуального опыта.

Теперь мы можем конкретизировать сформулированную выше задачу. Она состояла в том, чтобы выяснить, имеются ли статистически достоверные различия специфических и неспецифических активаций, появляющихся в актах данного цикла в первой его реализации, по сравнению с актами последующих реализаций.

## МЕТОДИКА

Активность нейронов лимбической коры регистрировалась у 10 кроликов после предварительного обучения их циклическому пищедобывательному поведению в описанной выше экспериментальной клетке с двумя кормушками и двумя педалями по углам. Обучали животных поэтапно, используя три различные стратегии (подробно см. [10]). Одну группу кроликов (кролики 2, 5, 6) обучали циклическому поведению на одной стороне клетки (т.е. захвату пищи из кормушки, подходу и нажатию на педаль), затем на другой (стратегия I); другую группу (кролики 3, 7, 8) - захвату пищи из кормушки на одной стороне клетки, затем циклическому поведению на другой стороне, и потом - подходу и нажатию на педаль на первой стороне (стратегия II); третью группу (кролики 4, 11, 9, 10) - захвату пищи из



**Рис. 1.** Стратегии обучения и акты поведенческого цикла (схема). Стрелками, буквами и цифрами обозначены: А – порядок обучения при каждой стратегии обучения (I, II, III слева направо); Б – выделенные поведенческие акты в циклическом пищедобывательном поведении.

кормушки на одной стороне клетки, затем на другой, и после этого - подходу и нажатию на педаль сначала на первой стороне клетки, потом на второй (стратегия III) (см. рис. 1).

Как уже говорилось, нажатие кроликом педали вызывало появление пищи в кормушке на той же стороне клетки, после ее захвата кролик снова нажимал педаль и т.д.; совершалось циклическое поведение вдоль одной стороны клетки. Эффективность педали менялась экспериментатором после 10 поведенческих циклов (кормушка-педаль-кормушка) на одной стороне клетки, после чего кролик переходил на другую сторону. В процессе регистрации активности одного нейрона можно было наблюдать несколько таких смен, причем переходу на другую сторону обычно предшествовало нажатие уже неэффективной педали.

Поведенческий цикл на каждой стороне клетки мы разделили на пять этапов (актов) - начало поворота от кормушки к педали, подход к педали, нажатие на педаль, подход к кормушке и захват пищи из кормушки, и пронумеровали их: 1-5 на левой стороне клетки, 6—10 на правой (рис. 1, позиция Б).

В работе анализировалась активность специально отобранных 233 нейронов лимбической коры из зарегистрированных нами ранее 800 ( $P = 9 \pm 1$ ,  $L = 2 \pm 0.5$ ). Специализации нейронов относительно систем текущего поведения определялись по критерию наличия активации (не менее чем 1.5-кратное повышение частоты активности на данном этапе по сравнению со средней частотой на всех этапах поведения за период регистрации) во всех реализациях одного из выделенных актов пищедобывательного поведения. Такие активации мы считали специфическими, в отличие от всех остальных нерегулярных активаций, которые рассматривались как неспецифические [8, 9].

Все отобранные для решения задач настоящего исследования нейроны были специализированы относительно "новых" систем, т.е. систем тех актов, которым животное обучалось непосредственно в экспериментальной клетке при формировании инструментального пищедобывательного поведения [16]. Чтобы выяснить, имеются ли различия в динамике активности нейронов новых и старых систем при переходе от первой к последующим реализациям поведенческого цикла, в настоящем исследовании была проанализирована также динамика активности нейронов антеролатеральной области коры ( $A = 3.6 \pm 0.7$ ;  $L = 3.9 \pm 0.6$ ), в которой почти все нейроны принадлежат к "старым" системам [4, 19, 21], сформированным до обучения животных инструментальному поведению.

При анализе активности нейронов лимбической коры было выделено 8 типов специализаций - специализации относительно подхода к левой или правой педали, нажатия на левую или правую педаль, подхода к левой или правой кормушке, захвата пищи из левой или правой кормушки. В отличие от "захватных" нейронов лимбической коры, активных при захвате пищи в специфической поведенческой ситуации (только из правой или только из левой кормушки), "захватные" нейроны антеролатеральной коры активны при захвате пищи в любой ситуации: из обеих кормушек, с пола экспериментальной камеры, с руки экспериментатора. Из общего числа нейронов антеролатеральной коры, активность которых была нами проанализирована (291), "захватные" нейроны составили 67% [21]. При анализе активности 65 таких нейронов антеролатеральной коры было выделено 4 типа специализаций: относительно подхода к любой кормушке и захвата пищи из нее; захвата пищи из любой кормушки; захвата с последующим жеванием; грызения пищи и жевания.

В качестве первой реализации поведенческих актов мы рассматривали акты, составляющие первый цикл после перехода животного от циклического пищедобывательного поведения на одной стороне клетки к поведению на противоположной стороне (смена циклов), а также после отдыха животного в любом месте клетки или поискового поведения (смена поведений). Для выяснения возможных отличий нейронной активности в актах первой реализации поведенческого цикла от последующих мы сопоставляли частоту активности в каждом акте первого цикла со средней для этого акта в последующих реализациях. Все частоты нейронной активности нормировались относительно средней в каждом соответствующем акте для возможности сопоставления результатов, полученных при анализе активности всех нейронов.

Длительность каждого акта первого цикла также сопоставляли с усредненной для этого акта во

всех его реализациях в течение всего эксперимента; такой анализ был проведен для 7 кроликов.

Результаты сравнения активности в первом и последующих актах представлялись в виде таблиц. Число клеток таблицы определялось переменными, в качестве которых выступали конкретные животные, конкретные поведенческие акты или конкретные специализации; в зависимости от этого таблица по лимбической коре включала либо 100 сравнений (10 поведенческих актов у 10 кроликов), либо 80 (8 специализаций в 10 поведенческих актах); а по моторной коре либо 60 (10 поведенческих актов у 6 кроликов), либо 40 (4 специализации в 10 поведенческих актах). В каждую ячейку таблицы заносились результаты сравнений по критерию Стьюдента; общие числа случаев достоверных различий сопоставлялись по критериям  $\chi^2$  или точному критерию Фишера. Различия считались достоверными при  $p < 0.05$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Сопоставление частоты активности всех проанализированных нейронов как лимбической, так и антеролатеральной коры у всех кроликов, в актах первых циклов со средней частотой активности в них не выявило статистически достоверных различий ни в одном из 10 актов.

При дальнейшем анализе нейронные данные группировались либо по конкретным животным, либо по конкретным специализациям. При анализе нейронной активности отдельно у каждого кролика, в лимбической коре обнаружено 13 случаев достоверных отличий (из 100 сравнений; 13%), а в антеролатеральной - 3 (из 60 сравнений; 5%). Во всех случаях частота активности в актах первых циклов оказалась меньше средней частоты. Учет принадлежности нейрона к конкретной системе путем группировки нейронов, специализированных в отношении одноименных поведенческих актов, при анализе у всех кроликов вместе привел к выявлению в лимбической коре уже 17 случаев достоверных отличий активности в актах первых циклов (из 80 сравнений; 21%), а в антеролатеральной - лишь одного случая (из 50 сравнений; 2.5%), что достоверно меньше, чем в лимбической коре ( $\chi^2 = 5.95$ ;  $p < 0.05$ ). При этом только в одном случае частота в акте первого цикла превышала среднюю, во всех остальных была меньше.

Поскольку организация нейрональной активности в поведении зависит от истории его формирования [9, 10], мы провели анализ, объединив кроликов в группы с одинаковой историей обучения. В зависимости от стратегии обучения количество обнаруженных достоверных различий активности нейронов лимбической коры варьировало от 6 (при стратегии III) до 15 (при стратегии I).

Во всех случаях частота в актах первых циклов оказалась меньше средней.

Сравнительный анализ количества случаев обнаружения достоверных различий в частоте активности нейронов, зарегистрированных у кроликов с различной историей обучения (по трем различным стратегиям), показал, что одна совокупность достоверно отличается от каждой из двух других. В таблице показано общее число достоверных различий, обнаруженных в частоте активности проанализированных нейронов, в каждом поведенческом акте первых циклов при каждой стратегии обучения. В клетке таблицы представлено число случаев достоверных различий, полученных при сравнении активности нейронов, сгруппированных по каждой специализации; в каждой клетке содержится результат 8-ми сравнений для каждого кролика, т.е. 24 сравнения для I и II стратегий (по 3 кролика) и 32 сравнения для III стратегии (4 кролика). В левой части (I стратегия) имеется 22 достоверных отличия (из 240 сравнений, т.е. у 3 кроликов в 10 поведенческих актах при 8-ми возможных специализациях), в центре (II стратегия) - 8 случаев (из 240 сравнений); справа (III стратегия) - 6 случаев из 320 сравнений. Совокупность, относящаяся к стратегии I, достоверно отличается и от совокупности стратегии 2 ( $\chi^2 = 5.45$ ;  $p < 0.05$ ), и от совокупности стратегии 3 ( $\chi^2 = 12.9$ ;  $p < 0.001$ ), и от их суммы ( $\chi^2 = 14.7$ ;  $p < 0.001$ ). Совокупности стратегий 2 и 3 между собой не различаются. Все 6 кроликов, у которых была зарегистрирована активность нейронов антеролатеральной коры, были обучены по I стратегии, поэтому для этих нейронов подобный анализ не проводился.

Из таблицы видно также, что достоверные различия имеются в каждом поведенческом акте.

Результаты сравнения числа обнаруженных статистически достоверных различий у нейронов, сгруппированных по специализациям, представлены на рис. 2. Каждой специализации соответствует столбик, отражающий число достоверных различий относительной частоты нейронов в каждом из 10 поведенческих актов у каждого из 10 кроликов; таким образом, весь столбик отражает число достоверных различий, выявленных в результате 100 сравнений. Оказалось, что наибольшее число различий выявляется у нейронов, специализированных относительно захвата пищи из левой кормушки. У этих нейронов число различий (14 случаев из 100 сравнений) достоверно больше, чем у нейронов, специализированных относительно любого другого акта циклического поведения на левой и правой сторонах клетки, кроме подхода к этой же кормушке и подхода к правой педали. В сумме у нейронов, специализированных относительно левой кормушки (подхода к ней и захвата пищи) число различий (24 случая из 200 сравнений) достоверно больше, чем у суммы нейронов, специализированных относи-

Достоверные различия, обнаруженные в относительной частоте нейронной активности при различных стратегиях обучения

Поведенческие акты	Стратегии обучения		
	I	II	III
1	***		*
2	***	*	**
3	**	*	
4	*		
5	***		
6	*	**	
7	***		*
8	**		*
9	***	***	*
10	*	*	

тельно всех остальных актов (12 случаев из 600 сравнений) ( $\chi^2 = 32.6$ ;  $p < 0.00001$ ).

Мы различили выключены как для специфической, так и для неспецифической активности нейронов лимбической коры. Достоверной разницы между частотой обнаружения этих различий не выявлено: было обнаружено 5 различий в специфической активности (из 80 сравнений: у 10 кроликов на каждую из 8 специализаций по одной специфической активности; 6%) и 31 различие в неспецифической (из 720 сравнений: поскольку мы выделяем 8 специализаций, то в 10 поведенческих актах у 10 кроликов - 800 сравнений, но в 80 из них активность специфическая; 4%). При подобном анализе активности нейронов антеролатеральной коры выявлено лишь одно различие - для неспецифической активности.

Чтобы выяснить, не связано ли изменение частоты нейронной активности в актах первых циклов с длительностью этих актов, мы провели сопоставление длительности всех актов первых циклов с усредненной для каждого акта во всех его реализациях в течение всего эксперимента. Достоверные различия выявлены в 14 случаях (из 70 сравнений). Во всех этих случаях время реализации актов первого цикла оказалось меньшим, чем среднее. За исключением одного случая, достоверные различия в длительности получены не в тех поведенческих актах, в которых обнаружены достоверные изменения частоты нейронной активности.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Для решения поставленной задачи мы сравнивали частоту активности нейронов в поведенческих актах, составляющих первую реализацию цикла поведения (которой предшествовала реализация другого поведения), с частотой в актах

последующих реализаций данного цикла. Основным результатом настоящего исследования состоит в обнаружении достоверных различий сравниваемых частот.

Поведенческий акт в теории функциональных систем должен быть рассмотрен не изолированно, а как компонент поведенческого континуума, последовательности поведенческих актов, совершаемых индивидом на протяжении его жизни. При этом оказывается, что следующий акт в континууме реализуется после достижения и оценки результата предыдущего акта. Эта оценка - необходимая часть процессов организации следующего акта, которые могут быть рассмотрены как трансформационные, или процессы перехода от одного акта к другому.

Во время переходных процессов отмечается "перекрытие" активаций нейронов, обеспечивающих реализацию предыдущего и последующего актов, а также активация "лишних" нейронов, не активирующихся в упомянутых актах [11, 13, 15, 17]. Перекрытие может быть рассмотрено как "коактивация" нейронов, во время которой происходит согласовывание состояний одновременно активных клеток, принадлежащих к системам разных актов, связанным логикой межсистемных отношений. Вероятно, это согласовывание лежит в основе системных процессов, которые включают оценку индивидом достигнутого результата, зависимость от данной оценки организацию следующего акта, и реорганизацию отношений между системами только что реализованного акта. Наличие активаций "лишних" нейронов показывает, что данные процессы происходят с вовлечением и, возможно, модификацией также и остальных элементов опыта, представителями которых являются "нелишние" в деятельности нейроны [2]. Поэтому, а также в связи с тем, что параметры полученного результата не "математически точно соответствуют заданным", но "всегда имеют множественный разброс около ... предсказанного акцептором результатов действия эталона" [6, с. 275], кажется очевидным следующее положение. Даже при повторении внешне одного и того же акта переходные процессы, которыми задается конкретная структура межсистемных отношений в данной реализации, не могут быть точной копией предыдущих процессов. Поэтому каждый последующий акт отличается от предыдущего.

Конечно, в дополнение к сказанному необходимо учитывать и наличие срочных реорганизаций межсистемных отношений, осуществляемых по ходу реализации поведения и связанных с внезапно возникающими изменениями среды, "принципиальной неопределенностью" "механики живого организма" [7, с. 29] и тому подобными факторами. Однако в рамках настоящего обсуждения нам важно отметить, что уже исходя из приведенных выше теоретических положений можно бы-

ло предположить, что вариативность, обнаруживаемая на разных уровнях анализа организации поведения {электрическая активность мышц и движения [3], нейронная активность (см. введение)}, в значительной степени определяется изменчивостью переходных процессов, зависящих от характера предшествующего поведения и задающих организацию следующего. Результаты настоящего исследования, в котором проверялось, существует ли связь между характером предшествующего поведения и активностью специализированных нейронов в следующем поведении, позволяют подтвердить это предположение. Причем оказывается, что различие частоты активности нейронов, вовлекаемых в обеспечение изученного поведения в первом (по сравнению с остальными циклами поведения) обнаруживается для всех актов, составляющих цикл. Этот факт дает основание думать, что отмеченная динамика характеризует системную организацию сложного поведения как целого.

Частота активности в актах первой реализации цикла была ниже, чем в последующих реализациях. Можно полагать, что уменьшенная частота активности нейронов в первом цикле свидетельствует об уменьшенной "яркости" актуализации систем, относительно которых эти нейроны специализированы. Данная особенность актуализации может быть обусловлена спецификой межсистемных отношений на этапе перехода от цикла к циклу, возникающей за счет одновременной актуализации множества оппонентных систем: обеспечивающих поведение в разных циклах, поведение перехода от цикла к циклу, поисковое, возможно, ориентировочное поведение т.д.

Отношения между системами (в том числе, отношения оппонентности) устанавливаются в процессе формирования индивидуального опыта и зависят от истории обучения [4, 10]. Поэтому не вызывает удивления, что выраженность выявленного нами эффекта зависела от истории обучения.

Рассматриваемый эффект не ограничивается только специфическими системами соответствующих актов. Вероятно, он сказывается на всех актуализируемых системах. Во всяком случае достоверные различия выявлены как для специфических, так и для неспецифических активаций. В то же время он не одинаков для всех систем. С одной стороны, число достоверных различий, обнаруженных при анализе активности нейронов лимбической коры с разной системной специализацией, различается. С другой, - оно оказывается значительно меньшим для нейронов антеролатеральной коры, которые специализированы относительно более старых систем, чем нейроны лимбической. Эти системы, сформированные на ранних этапах индивидуального развития, обеспечивают реализацию захвата и потребления пищи [4].

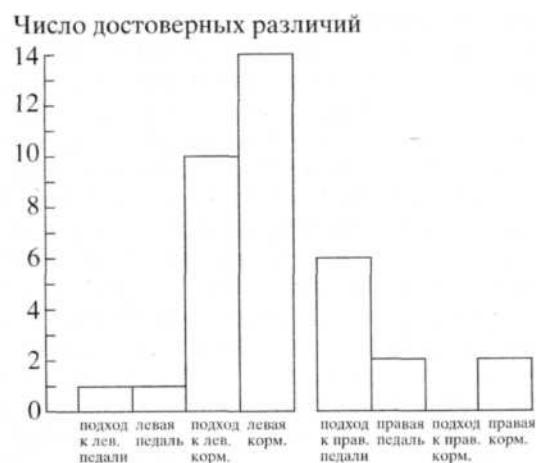


Рис. 2. Число достоверных различий относительной частоты нейронной активности, обнаруженных у нейронов различной специализации.

Итак, хотя модификациям подвержены все уровни системной организации поведения от старых до новых систем, но с выделенной в настоящей работе переменной - сменой поведенческих циклов - связаны закономерные модификации преимущественно на уровне наиболее новых систем. Возможно, старые системы, одной из отличительных особенностей которых является их вовлечение в реализацию самых разных поведенческих актов [1], в меньшей степени зависят от контролируемого фактора - смены состава актов поведенческого континуума, и в большей - от общих для разных поведений "неспецифических" факторов, в том числе и упомянутых выше ("неопределенность живой механики", изменчивость среды и т.п.).

Таким образом, полученный экспериментальный материал свидетельствует о том, что вариативность организации поведения, отражающаяся в вариативности активности нейронов - не шум, а феноменологическое проявление процессов модификации системной организации поведения. Направленность и выраженность этой модификации в каждой из последовательных реализаций зависят от характеристик предшествующего поведения.

Как было указано во введении, состояние субъекта поведения, соответствующее данному поведенческому акту, определяется через специфический набор систем разного "возраста". Однако специфичность набора не означает, что системная организация этого поведенческого акта остается неизменной. Анализ активности специализированных нейронов показывает, что процессам реализации одиночного акта поведения соответствует сложная и динамичная системная структура, представленная как специализированными нейронами, неизменно вовлекающимися в его осуществление, так и нейронами, набор которых может модифицироваться от реализации к

реализации данного акта. В настоящем исследовании показано, что не только набор активных нейронов, но и частота активности как первых (специфические активации), так и вторых (неспецифические активации) закономерно варьирует. Поэтому, рассматривая межсистемные отношения в качестве характеристики состояния субъекта поведения и отвечая на вопрос, сформулированный во введении, мы можем заключить, что состояние субъекта поведения изменяется от реализации к реализации одного и того же (по критерию достигаемого результата) поведения. Рассматриваемое изменение есть проявление согласования, приведения в соответствие системной организации данного и предшествующего поведения, а также проявление срочных модификаций этой организации в зависимости от динамики свойств среды, биомеханических переменных и т.д.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Специфический набор систем - стабильная характеристика состояния субъекта поведения, свойственная всем реализациям данного поведения и позволяющая сравнивать внутренний мир субъекта в разных поведенческих актах. Межсистемные отношения, динамика которых проявляется в изменчивости параметров активности нейронов - модифицируемая характеристика состояния субъекта поведения, позволяющая сравнивать внутренний мир субъекта как в разных поведенческих актах, так и в разных реализациях данного поведения.

### ВЫВОДЫ

1. Частота активности нейронов в первой реализации дефинитивного поведения, состоящего из последовательности поведенческих актов (которой предшествовала реализация другого поведения), достоверно отличается от частоты в последующих реализациях данного поведения. Выявленность различий у данного индивида различий зависит от того, в какой последовательности он обучался актам данного поведения.

2. На основании этого результата делается вывод о том, что межсистемные отношения, динамика которых проявляется в изменчивости параметров активности нейронов, - модифицируемая характеристика состояния субъекта поведения. Состояние субъекта поведения изменяется от реализации к реализации одного и того же (по критерию достигаемого результата) поведения. Степень этой изменчивости зависит от истории формирования поведения. Для формулировки вывода используются развитые в системной психофизиологии представления об активности системоспецифических нейронов - клеток, специализированных относительно данной системы, - как о показателе ее актуализации, и о совокупности

функциональных систем разного фило- и онтогенетического "возраста", актуализированных во время осуществления конкретного поведенческого акта, как о характеристике состояния субъекта поведения, специфичного для этого акта.

3. Различия частоты активности нейронов, вовлекаемых в обеспечение изученного поведения, в первой, по сравнению с остальными реализациями поведения, обнаруживаются в каждом из актов, составляющих данное поведение. Этот факт дает основание полагать, что отмеченная динамика характеризует системную организацию сложного поведения как целого.

4. Частота активности нейронов, специализированных относительно систем текущего поведения, в актах первой реализации цикла ниже, чем в последующих реализациях. Можно полагать, что уменьшенная частота активности нейронов в первом цикле свидетельствует об уменьшенной "яркости" актуализации систем, относительно которых эти нейроны специализированы.

5. Число достоверных различий, обнаруженных при анализе активности нейронов, специализированных относительно более "новых" систем, значительно больше, чем таковое для нейронов, специализированных на ранних этапах индивидуального развития. Следовательно, хотя модификациям подвержены как старые, так и новые системы, но с контролируемым в настоящей работе изменением поведенческой ситуации - сменой одного поведения на другое - связаны закономерные модификации преимущественно на уровне наиболее новых систем.

### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров Ю.И. Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении. М.: Наука, 1989.
2. Александров Ю.И. Системная психофизиология // Основы психофизиологии. М.: Инфра-М. 1997. С. 266-313.
3. Александров Ю.И., Гринченко Ю.В. Иерархическая организация элементарного поведенческого акта. Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: Наука, 1979. С. 170-234.
4. Александров Ю.И., Греченко Т.Н., Гаврилов В.В., Горкин А.Г., Шевченко Д.Г., Гринченко К.В., Александров И.О., Максимова Н.Е., Безденежных Б.Н., Бодунов М.В. Закономерности формирования и реализации индивидуального опыта // Журнал высш. нервн. деят. 1997. Т. 47. № 2. С. 243-260.
5. Александров Ю.И., Швырков В.Б. Латентные периоды и синхронность разрядов нейронов зрительной и соматосенсорной коры в ответ на условную вспышку света // Нейрофизиология. 1974. Т. 6. №5. С. 551-553.
6. Анохин П.К. Философские аспекты теории функциональной системы. М.: Наука, 1978.

7. Бернштейн И. А. Очерки по физиологии движений и физиологии активности. М.: Медицина, 1966.
8. Горкин А.Г., Шевченко Д.Г. Стабильность поведенческой специализации нейронов // Журнал высш. нервн. деят. 1990. Т. 40. № 2. С. 291-300.
9. Горкин А.Г., Шевченко Д.Г. Отражение структуры памяти в активности системоспецифичных нейронов // Психол. журн. 1991. Т. 12. № 2. С. 60-69.
10. Горкин А.Г., Шевченко Д.Г. Различия в активности нейронов лимбической коры кроликов при разных стратегиях обучения // Журнал высш. нервн. деят. 1995. Т. 45. № 1. С. 90-100.
11. Гринченко Ю.В. Нейрофизиологические механизмы смены отдельных актов в сложном поведении // Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: Наука, 1979. С. 19-71.
12. Конопкин О.А. Психологические механизмы регуляции деятельности. М.: Наука, 1980.
13. 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. 44-103.
14. Швырков В.Б. Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М.: Наука, 1978.
15. 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. 5-33.
16. Швырков В.Б. Введение в объективную психологию. Нейрональные основы психики. М.: Институт психологии РАН. 1995.
17. Шевченко Д.Г. Активность нейронов зрительной коры в системных процессах смены поведенческих актов // Нейрофизиологические механизмы поведения. М.: Наука, 1982. С. 371-381.
18. Шевченко Д.Г., Александров Ю.И., Гаврилов В.В., Горкин А.Г., Гринченко Ю.В. Сопоставление активности нейронов различных областей коры в поведении // Нейроны в поведении: системные аспекты. М.: Наука, 1986. С. 25-35.
19. Alexandrov Yu.I., Grinchenko Yu.V., Jarvilehto T. Change in the pattern of behavioral specialization of neurons in the motor cortex of the rabbit following lesion on the visual cortex // Acta Physiol. Scand. 1990. V. 139. P. 371-385.
20. Alexaiulrov Yu.I., Grinchenko Yu.V., Laukka S., Jarvilehto T., Maz V.N., Svetlaev LA. 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. 257-268.
21. Alexandrov Yu.I., Grinchenko Yu.V., Laukka S., Jarvilehto T., Maaz V.N. Acute effects of alcohol on unit activity in the motor cortex of freely moving rabbits: Comparison with the limbic cortex // Acta Physiol. Scand. 1991. V. 142. P. 429-435.
22. Arieli A., Sterkin A., Grinvald A., Aertsen A. Dynamics of ongoing activity: explanation of the large variability in evoked cortical responses // Science. 1996. V. 237. P. 1868-1871.
23. Bartlett F. Remembering. Cambridge. Cambridge Univ. Press. 1932.
24. Bertelson P. Sequential redundancy and speed in a serial twochoice responding task // Quarterly J. of Experimental Psychol. 1961. V. 13. P. 90-102.
25. Gottlieb G.L., Corcos DM., Jaric S. Practice improves even the simplest movements // Exp. Brain Res. 1988. V. 73. P. 436-441.
26. Faster D. Is neural noise just a nuisance? // Science. 1996. V. 237. P. 1812.
27. Hanes DP., Schall J.D. Neural control of voluntary movement initiation // Science. 1996. V. 274. P. 427-430.

## THE DYNAMICS OF THE SYSTEMIC ORGANIZATION OF BEHAVIOR DURING ITS CONSEQUENT REALIZATIONS

Yu. I. Alexandrov, D. G. Shevchenko, A. G. Gorkin, Yu. V. Grinchenko

In the framework of system psychophysiology notion "state of the subject of behavior" (SSB) stands by the set of functional systems (elements of subjective experience) of various ontogenetic ages, actualized during performance of concrete behavioral act. As an indicator of system actualization appearance of activity of system-specific neurons (cells which are specialized in relation to that system) is used. It was found earlier that different behavioral acts correspond different and specific sets of actualized systems, i.e., different SSB. In the current research it was investigated whether the SSB is stable during subsequent realizations of the same (by the result criterion) definitive behavior. For this purpose the neuronal activity frequency during the first realization of complex definitive behavior was compared to the one during the subsequent realizations of the same behavior. The main result consists of the finding of significant difference among the compared frequencies. In the relation to this finding it was stated that although a specific set of systems—the stable feature of SSB, characterises all realizations of the behavior, its systemic organization in consequent realizations varies. Intersystemic relations, the dynamic of which is revealed by variability of neuronal activity-modified feature of SSB, changing from realization to realization.

**Key words:** neuronal activity, systemic organization, functional system, the dynamics of the subjective world, subject of behavior.