

УДК 612.821.6+612.822.3

© 1990 г.

ГОРКИН А. Г., ШЕВЧЕНКО Д. Г.

## СТАБИЛЬНОСТЬ ПОВЕДЕНЧЕСКОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ НЕЙРОНОВ

Постоянство связи активности нейронов лимбической коры с пищедобывательным поведением анализировали на нейронах, специально отобранных по критерию длительности регистрации в экспериментах на кроликах. Сопоставление активности в первой и второй половинах периода регистрации нейрона проводили по средней частоте за время каждой половины регистрации, средней частоте в каждом из 10 выделенных актов циклического поведения, а также по вероятности наличия активации в этих актах. Показано, что поведенческая специализация, определяемая по критерию наличия 100%-ной активации клетки в специфических актах, не изменялась по ходу регистрации и является стабильной, содержательной характеристикой связи активности нейрона с поведением животного.

В исследованиях активности нейронов в свободном поведении животных получены данные о связи активности нейронов с поведением [1, 13, 14, 18 и др.]. Мы также обнаружили поведенческую специализацию нейронов различных областей мозга кролика при сопоставлении их активности с пищедобывательным поведением, когда кролик для получения пищи из кормушки должен был нажимать на одну из педалей, помещенных в соседних углах экспериментальной камеры [11]. При этом в лимбической коре (ретроспленальной области, находящейся на дорзальной поверхности полушарий) обнаружено относительно большое число нейронов, активность которых связана с подходом кролика к педали и ее нажатием. Каждый нейрон регистрировали в среднем 3—5 мин. При этом кролик совершал 8—10 побегов от педалей к кормушкам и, обратно на каждой стороне клетки. За критерий специализации нейрона в отношении поведенческого акта принималось наличие разрядов или активаций этого нейрона во всех реализациях «специфического» акта, а о степени активации судили по раграм, гистрограммам и видеозаписи активности нейрона; установление специализации носило в какой-то степени субъективный характер.

В настоящей работе мы решили проверить, постоянна ли поведенческая специализация нейрона при его длительной регистрации. Для устранения элемента субъективности при установлении специализации нейрона мы применяли специально разработанный математический анализ; для анализа отбирали нейроны с временем регистрации не менее 15 мин (в среднем 20—30 мин).

### МЕТОДИКА

Опыты проводили на кроликах при пищедобывательном поведении в клетке с двумя кормушками и двумя педалями по углам. Для получения пищи из кормушки кролик должен был нажимать на педаль, расположенную в соседнем углу экспериментальной клетки. Эффективность педалей меняли через 10—20 побегов кролика вдоль каждой стенки клетки от педали к кормушке и обратно. Спайковую активность одиночных нейронов лимбической области коры ( $P=8-10$ ,  $L=2-3$ ) регистрировали у предварительно обученных кроликов стеклянными микроэлектродами, заполненными 3 М 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 пневматически управляемого микроманипулятора, фиксированного на голове животного. Нейронную активность, а также по-

веденческие отметки регистрировали на магнитофоне «Нихон Кохден» (Япония) с последующим воспроизведением на бумагу. Поведенческие отметки получали с помощью светодиодов, помещенных в кормушке, у педали и в середине обеих боковых стенок камеры, и фотоэлектрических узконаправленных пластинок 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 видеомагнитофоне, что давало возможность более точного сопоставления нейронной активности с поведением. Полученные данные обрабатывали на ПЭВМ «Сера-3000» (Япония).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Из 150 зарегистрированных на одном кролике нейронов лимбической коры было отобрано 24 нейрона с длительным временем регистрации, т. е. при неоднократной смене эффективной педали (50—150 поведенческих циклов). Эти нейроны были зарегистрированы при восьми погружениях электрода в различных слоях лимбической коры на глубине 182—1745 мкм, считая от поверхности коры (момент касания).

В качестве характеристики активности нейрона были выбраны: средняя частота спайковой активности в конкретном акте и вероятность наличия активации в этом акте. Предварительно каждый поведенческий цикл на обеих сторонах клетки был разделен в соответствии с поведенческими отметками на пять этапов (как правило, каждому этапу соответствовал конкретный поведенческий акт). Так, в поведенческих циклах на левой стороне клетки были выделены следующие акты: № 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 педали), № 4 — нажатие педали, № 5 — подход к кормушке. Аналогичные этапы (акты № 6—10) были выделены в поведенческих циклах на правой стороне клетки. Длительность каждого акта составляла, с: № 1 — 2,2; № 2 — 1,4; № 3 — 1,5; № 4 — 0,9; № 5 — 1; № 6 — 1,9; № 7 — 1,7; № 8 — 1,5; № 9 — 0,8; № 10 — 1,2. Разработана программа графического представления параметров активности нейрона в актах изучаемого в клетке циклического пищедобывательного поведения (рис. 1). В нижней части рис. 1 для сравнения представлена активность того же нейрона в виде растра и гистограмм, совмещенных с усредненными отметками поведения.

Для каждого нейрона вычисляли среднюю частоту активности за все время его регистрации. Для отобранных нейронов она составила от 0,5 до 11,6 спайка в 1 с. За активацию принимали превышение частоты активности в одном или нескольких актах над средней частотой активности нейрона за все время его регистрации не менее чем в 1,5 раза. Нейрон считали специализированным относительно определенного поведенческого акта, если активация в этом акте наблюдалась во всех его поведенческих реализациях (100%). На рис. 1 представлен нейрон, у которого 100%-ная активация наблюдалась в акте № 3, т. е. он специализирован относительно подхода к левой педали.

Среди проанализированных 24 нейронов у 9 клеток не было обнаружено постоянных изменений активности ни в одном из актов наблюдаемого поведения, у одного нейрона происходило притормаживание активности при наклоне и захвате пищи кроликом из правой кормушки. Эти 10 нейронов отнесены нами к неспециализированным, т. е. не имеющим постоянных активаций ни в одном из актов изучаемого поведения (рис. 2, слева). У остальных 14 клеток обнаружены активации, постоянно связанные с каким-либо из выделенных актов циклического поведения (специализированные нейроны). У двух нейронов активации на-

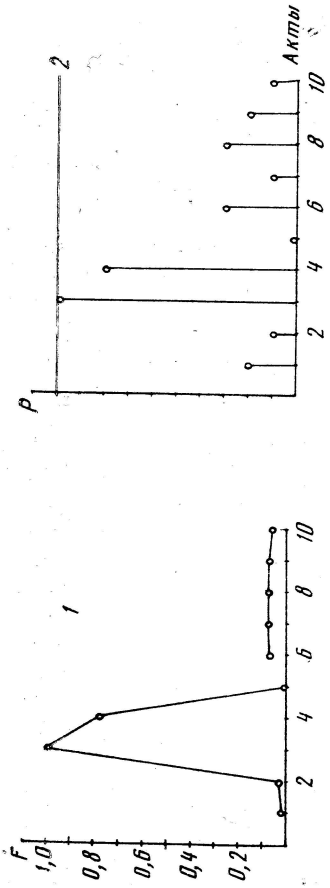
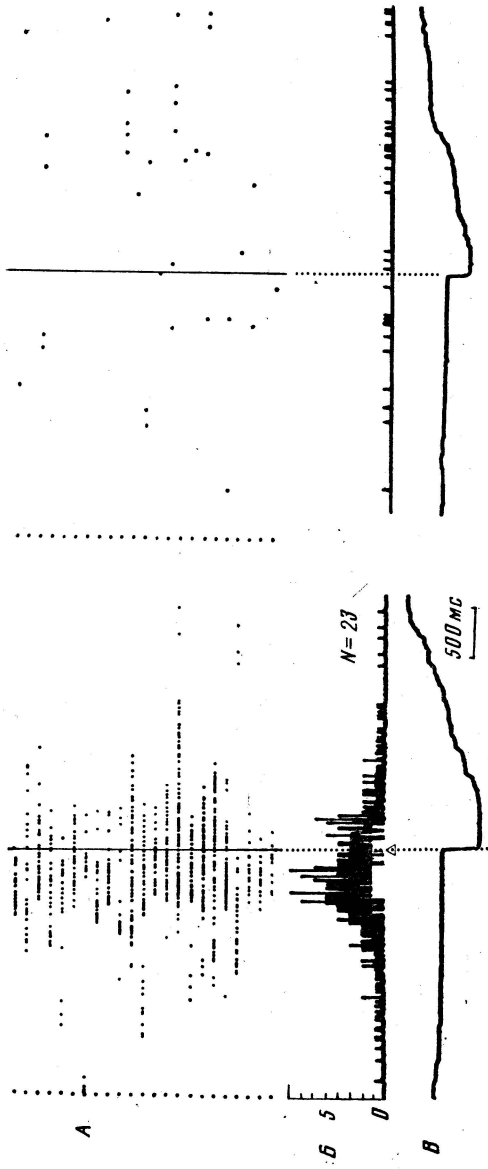


Рис. 1. Разные способы представления активности нейрона. Вверху — графическое представление активности нейрона. На графике 1 — картина распределения средних частот активности нейрона в актах циклического поведения. По оси абсцисс — номера актов, по оси ординат — нормированная средняя частота активности. На графике 2 — вероятности наличия активации в тех же 10 актах. По оси абсцисс — номера актов, по оси ординат — вероятность активации нейрона в соответствующем акте. Внизу: А — расстры активности того же нейрона, Б — гистограмма, В — усредненная отметка нажатия педали (слева — левой, справа — правой), относительно начала которой совмещены расстры и построены гистограммы



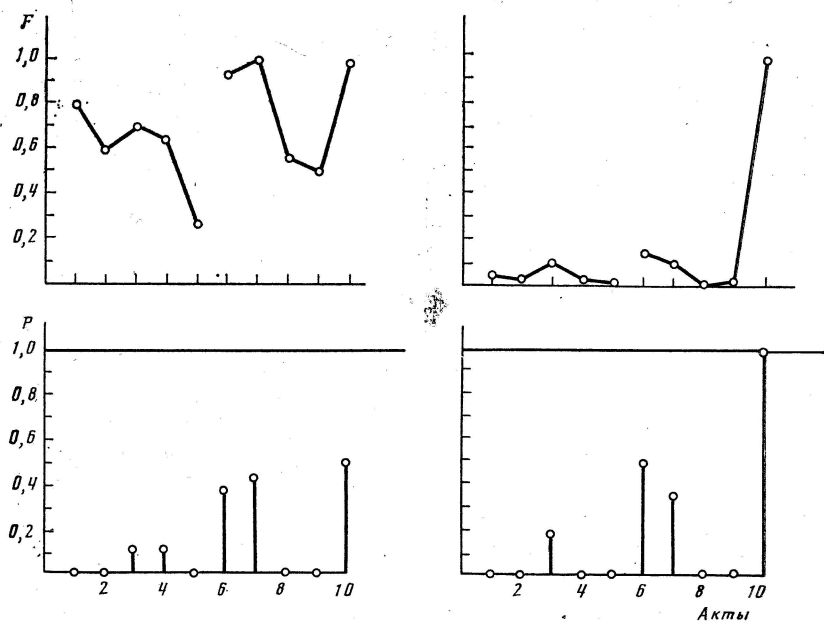


Рис. 2. Примеры графического представления активности неспециализированного (слева) и специализированного (справа) нейрона по акту № 10. На верхних графиках — распределение средней частоты активности в отдельных актах циклического поведения, на нижних — вероятности наличия активации в соответствующих актах (обозначения как на рис. 1)

блюдались при определенных движениях животного — у одного при движениях головы, у другого — при повороте кролика направо. Активность трех нейронов изменялась при подходе к любой кормушке (1 нейрон) или захвате пищи в ней (2 нейрона). Активность двух нейронов изменялась при подходе и захвате пищи в одной из кормушек, четырех нейронов — только при подходе к одной из кормушек. На рис. 2 (справа) представлена активность одного из нейронов этой группы. У трех нейронов активации наблюдались при подходе и нажатии одной педали (у одного из них активность изменялась и при нажатии кроликом другой педалью, но не в 100% случаев). Активность одного из нейронов этой группы представлена на рис. 1.

Для специализированных нейронов был проведен анализ вариативности частоты в каждом из 10 выделенных актов. В соответствии со значением коэффициента вариативности каждому из выделенных актов присваивался ранг от 1 до 10 (для каждого нейрона акту с минимальным коэффициентом вариативности присваивался ранг 1, акту с максимальным коэффициентом — 10). Оказалось, что для нейронов, специализированных относительно конкретных актов циклического пищевого поведения (т. е. за исключением двух нейронов, специализированных относительно движения), в специфических актах коэффициенты вариативности значительно ниже, чем у остальных актов ( $p < < 0,001$  по *t*-критерию Стьюдента). Средний ранг коэффициента вариативности у специфических актов составил 1,53. У 10 нейронов коэффициенты вариативности оказались минимальными в специфических актах (таблица).

Для анализа стабильности установленной поведенческой специализации нейронов время регистрации каждого нейрона разбивали на две половины — начало и конец регистрации, на протяжении которых наблюдали не менее чем по 10 поведенческих циклов на каждой из сторон клетки. Активность нейрона анализировали отдельно в каждой половине: вычисляли среднюю частоту активности за время соответствующей половины регистрации, а также среднюю частоту активности в каждом акте. На основе вычисления вероятности активации в отдель-



**Распределение по рангам коэффициентов вариативности частот разрядов специализированных нейронов в поведенческих актах кролика, совершаемых по левой и правой сторонам экспериментальной клетки**

Номера нейронов	Специализация (номера актов)	Левая					Правая				
		№ 1	№ 2	№ 3	№ 4	№ 5	№ 6	№ 7	№ 8	№ 9	№ 10
52	Подход к правой педали	9	5	3	8	6	10	4	1*	7	2
		8	9	2	5	4	7	6	1*	10	3
59	То же	9	5	3	4	8	7	10	1*	6	2
		10	6	5	4	2	8	7	1*	9	3
113	»	6	9	1	3	10	8	7	2*	5	4
		8	5	2	3	9	10	7	4*	1	6
57	Подход к правой кормушке	—	—	2	6	—	—	4	3	5	1*
		—	—	2	—	—	6	4	3	5	1*
98	То же	2	7	4	9	3	5	6	8	10	1*
		2	4	8	9	3	7	5	10	6	1*
62	Подход к левой кормушке	6	7	8	3	1*	4	5	10	9	2
		9	4	7	3	1*	6	8	10	5	2
136	То же	1	9	5	7	2*	6	8	4	3	10
		1	10	9	7	2*	3	5	6	4	9
104	Наклон, захват в правой кормушке	3	6	5	7	8	1*	4	9	10	2*
		3	7	5	9	6	2*	4	8	10	1*
127	То же	4	5	3	8	7	2*	9	6	—	1*
		7	6	9	4	8	2*	5	3	10	1*
66	Подход к любой кормушке	8	7	9	10	1*	3	4	5	6	2*
		10	4	9	7	2*	3	6	5	8	1*
67	Захват в любой кормушке	2*	8	6	—	5	1*	3	9	7	4
		1*	9	6	8	3	2*	4	10	7	5
132	То же	1*	7	6	10	8	2*	9	5	4	3
		2*	6	5	8	10	1*	7	4	9	3
49	Движение (подъем головы)	—	—	5	1*	2	3	6	7	4*	8
		6	9	1	5*	8	2	4	7	3*	10
50	Движение (поворот направо)	6	8	1*	5	10	2*	3	9	7	4
		4	8	1*	5	7	3*	2	10	9	6

*Примечание.* Прочерк — отсутствие активности в акте. Против каждого нейрона верхняя строка рангов — начало, нижняя — конец регистрации. \* — ранги специфических актов.

ных актах поведенческого цикла в начале и в конце регистрации определяли, не изменилась ли специализация данного нейрона за время его регистрации.

Анализ показал, что из 14 специализированных нейронов у 12 клеток 100%-ная активация наблюдалась в одних и тех же актах в начале и в конце регистрации. В качестве примера на рис. 3 представлен нейрон 59 (специализация — подход к правой педали). Из верхнего графика видно, что максимальная средняя частота и в начале, и в конце регистрации наблюдается в акте № 8; в этом же акте, как видно из нижнего графика, имеется 100%-ная активация и в начале, и в конце регистрации.

У двух нейронов в процессе регистрации произошли некоторые изменения в активности. Так, у нейрона 113 (специализация — подход к правой педали) в начале регистрации наблюдалась 100%-ная активация в акте подхода к правой педали, а в конце регистрации в одном из поведенческих циклов соответствующей активации не наблюдалось. На основе анализа видеозаписи было установлено, что отсутствие активации при подходе кролика к правой педали в одном из циклов связано с нестандартным выполнением акта. У нейрона 132 (специализация — захват в любой кормушке) в начале регистрации 100%-ная активация наблюдалась при нахождении морды кролика в правой кормушке. В конце регистрации эта активация выявилась не в 100, а в 90% случаев. Дополнительный анализ активности этого нейрона по видеозаписи и нейрограмме показал, что активация происходит только до момента захвата кроликом пищи, а не в течение всего времени нахождения морды кролика в кормушке. Поэтому в одной из реализаций, при длительном нахождении морды кролика в кормушке, реальная частота «за-

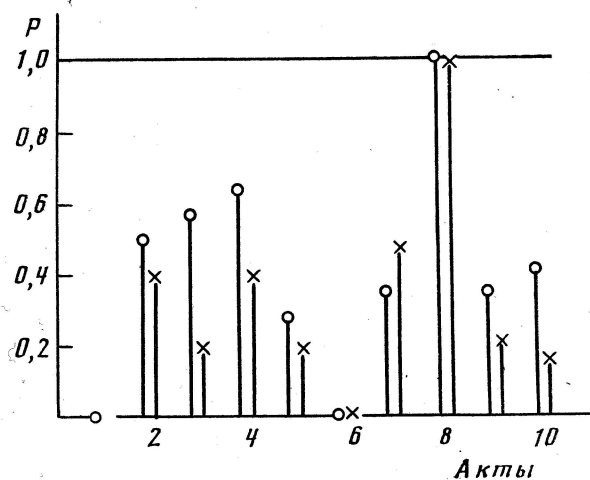
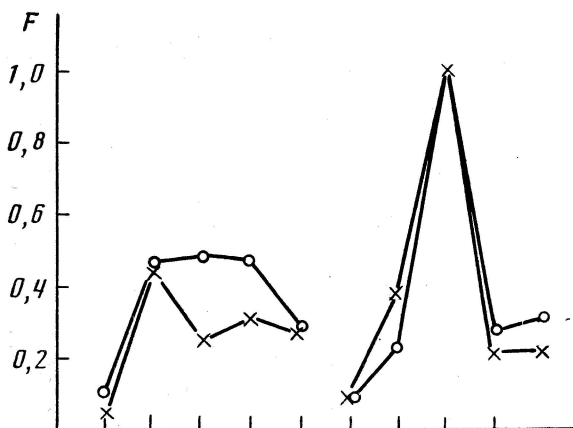


Рис. 3. Активность нейрона, специализированного относительно подхода к правой педали, в начале и в конце регистрации. На графиках совмещены картины активности нейрона № 59 в начале (кружки) и в конце (крестики) регистрации. Обозначения как на рис. 1

хватной» активации, отнесенная ко всему времени нахождения морды в кормушке, не достигла критерия активации. По той же самой причине и у нейронов движения вероятность активации в соответствующих актах могла не достигать 100%, так как по длительности движение занимает только часть акта.

Таким образом, у всех 14 специализированных нейронов поведенческая специализация в процессе регистрации не изменилась. У 10 нейронов, которые в начале регистрации были отнесены к неспециализированным, специализация не выявилась и в конце регистрации.

Для более тонкого анализа стабильности связи активности нейрона с поведением проводили сравнение картин распределения средних частот активности по актам циклического поведения в начале и в конце регистрации, а также средних частот активности за соответствующий период регистрации. Оказалось, что у 10 нейронов средняя частота активности за время регистрации достоверно возросла ( $p < 0,05$  по t-критерию Стьюдента). У остальных 14 нейронов изменения не достигали уровня достоверных различий (у 11 клеток наблюдался слабый рост, у 3 — некоторое снижение частоты). На этом основании мы выделили высоко стабильные (I) и относительно стабильные (II) условия регистрации (соответственно отсутствие различий или достоверное различие

средних частот за время регистрации), что оказалось весьма существенным в дальнейшем анализе постоянства связи активности нейрона с поведением.

Объем изменений в картине активности нейрона в процессе регистрации оценивали по количеству актов циклического поведения, в которых изменялись средние частоты активности. Обнаружено, что достоверные изменения затрагивали от 0 до 8 актов (из выделенных 10). В условиях регистрации II изменения затрагивали большее число актов (в среднем 4,1), чем в условиях регистрации I — в среднем 2,57 ( $p < 0,05$  по критерию Стьюдента).

Кроме того, оказалось, что в условиях регистрации II было зарегистрировано достоверно больше неспециализированных нейронов, чем в условиях регистрации I. Так, в условиях регистрации II из 10 зарегистрированных нейронов было 7 неспециализированных, в условиях регистрации I — из 14 зарегистрированных 2 неспециализированных ( $p < 0,05$  по Хи-квадрат).

У специализированных нейронов отношение средней частоты активности в специфическом акте к средней частоте за время регистрации в условиях регистрации II оказалось достоверно выше, чем при регистрации I ( $p < 0,05$ ). В качестве примера небольшой разницы между частотой в специфическом акте и остальных актах может служить нейрон, представленный на рис. 3; высокое отношение этих частот иллюстрирует график, представленный на рис. 2 (справа).

Таким образом, полученные результаты свидетельствуют о постоянстве связи активности специализированных нейронов со специфическим актом циклического пищедобывательного поведения как по вероятности наличия активации в специфическом акте, так и по картине распределения средних частот в актах. В то же время некоторые характеристики активности нейрона в поведении зависят от условий его регистрации.

### ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Постоянство поведенческой специализации в настоящей работе исследовали на 24 нейронах лимбической коры, отобранных из 150 зарегистрированных по принципу длительности регистрации. Репрезентативность этой выборки позволяют оценить данные, полученные в наших предыдущих исследованиях [6, 10], где классификацию нейронов лимбической коры проводили по их принадлежности к функциональным системам различного «возраста». Среди 132 проанализированных нейронов было выделено 57 (43%) неспециализированных в данном поведении, 30 (22,7) специализированных в отношении старых систем, «прасистем» (сюда относились нейроны «движения» и «захвата в двух кормушках») и 45 (34%) специализированных в отношении функциональных систем новых поведенческих актов, приобретенных животным непосредственно при обучении в экспериментальной камере (нейроны «захвата в одной кормушке», «подхода и нажатия педали», «нейроны места»). Из отобранных в настоящем исследовании 24 нейронов неспециализированные в данном поведении составили 10 (41%), специализированные в отношении «прасистем» — 5 (20,8%) и специализированные относительно новых систем — 9 (37,5%). Между количеством нейронов в каждой из трех групп различия незначительны, поэтому данную выборку можно считать достаточно репрезентативной.

Основной результат, полученный в работе, о постоянстве поведенческой специализации нейронов согласуется и с литературными данными. Так, в работах Б. Н. Безденежных по изучению ионофоретического воздействия на нейроны зрительной и соматосенсорной областей коры было показано, что структура активации нейрона сохраняется и после изменения общего уровня его активности под воздействием  $\alpha$ -глутамата или ацетилхолина [4]. В целом ряде работ по изучению нейрональной активности в различных структурах мозга в поведении сообщается о неизменности связи активности нейрона с поведением в течение не-

скольких часов регистрации [16, 17]. В результате анализа многочисленных экспериментальных данных В. Б. Швырков [8] считает, что все нейроны являются системоспецифичными относительно поведенческих актов различного фило- и онтогенетического возраста, и эта специализация постоянна в течение всей жизни клетки.

Очевидно, что выявление специализированных нейронов в значительной степени определяется критерием специализации. В нашей работе был применен критерий обязательного (100%) наличия активации нейрона во всех реализациях специфического поведенческого акта. В то же время в работах других авторов в качестве критерия специализации применяется достоверное изменение частоты импульсации нейрона на соответствующем этапе поведения [2, 3, 15 и др.]. Однако проведенный Л. В. Бобровниковым [5] математический анализ показал, что такой критерий при применяемых в биологии для принятия гипотез уровнях значимости (0,05—0,01) не достаточен для утверждения об обязательности одновременной активации всех специфических нейронов на соответствующем этапе поведения. Определенная на основе нашего критерия (100% наличия активации) специфическая активность удовлетворяет рассчитанному в работе Л. В. Бобровникова уровню значимости (0,001), что позволяет говорить о синхронной активации всех специализированных нейронов при реализации соответствующего поведенческого акта.

В то же время значительную группу среди специализированных нейронов составляют так называемые нейроны движения [12 и др.], активность которых связана не с одним из выделенных поведенческих актов, а с определенным движением животного, которое по длительности может составлять разную часть акта. Активации таких нейронов оказываются вариативными по отношению к конкретному акту и не всегда достигают установленного критерия. Как видно из представленной таблицы, у этих нейронов коэффициент вариативности в актах, в которых наблюдается специфическая активация, не является минимальным, как у большинства других специализированных нейронов. Именно такие клетки, относящиеся к «прасистемам», сформированным в раннем онтогенезе [9], составляют, на наш взгляд, вариативную часть интеграции, обеспечивающей реализацию конкретного поведенческого акта.

Коэффициент вариативности средней частоты в специфических для данного нейрона актах достоверно ниже, чем в других актах. На наш взгляд, это означает, что активация специализированного нейрона в конкретном специфическом акте необходима для реализации функциональной системы этого поведенческого акта, и, наоборот, вариативная активность в остальных актах означает ее необязательность для реализации функциональных систем соответствующих актов. Таким образом, поведенческая специализация нейрона является содержательной, стабильной характеристикой связи активности нейрона с поведением и означает принадлежность данной клетки к функциональной системе соответствующего акта [8, 9].

При сопоставлении нейронов, активность которых регистрировалась в условиях I и II, обнаружено различие по трем исследованным параметрам. 1) Различие по классификационному параметру — изменение средней частоты активности за время регистрации. Мы связываем достоверное увеличение средней частоты активности нейрона за время регистрации в условиях регистрации II не с функциональными изменениями работы мозга [7], а с механическим раздражением тела нейрона кончиком микроэлектрода. В пользу этого свидетельствуют наблюдавшиеся сразу после регистрации ряда таких клеток резкие изменения частоты разряда и формы спайков нейрона. 2) Изменение средней частоты активности в большом количестве актов в условиях регистрации II, что означает большую вариативность активности нейрона в каждом конкретном акте в процессе регистрации в этих условиях. 3) Большая величина отношения средней частоты активности в специализированном акте к средней частоте активности за время регистрации, обнару-

женная в условиях регистрации II. Обнаруженные различия свидетельствуют о неблагоприятном влиянии условий регистрации II на выявление специализированных нейронов. Это подтверждается тем фактом, что в условиях относительно стабильной регистрации (II) обнаружено достоверно большее количество нейронов с неустановленной специализацией. Механизм этого влияния может быть следующим: если представить специализированную клетку, которая в условиях высоко стабильной регистрации (I) имеет небольшую величину отношения средней частоты активности в специализированном акте к средней частоте активности в поведении, то в условиях регистрации II ввиду роста средней частоты активности в поведении и большей вариативности в акте специфическая активность этой клетки не будет удовлетворять критерию наличия 100%-ной активации.

#### ВЫВОДЫ

1. Поведенческая специализация нейрона является стабильной, поддерживающей характеристикой связи активности нейрона с поведением.

2. Объем изменений в картине связи активности нейрона с поведением в процессе регистрации в значительной мере обусловлен условиями регистрации; при постоянной средней частоте активности нейрона в течение всего времени регистрации объем этих изменений минимален.

3. При изменении средней частоты активности нейрона по ходу регистрации оказывается возможным обнаружить только наиболее яркие специализации, что приводит к уменьшению относительного количества специализированных нейронов в выборке зарегистрированных.

#### Список литературы

1. Александров Ю. И., Гринченко Ю. В., Швырков В. Б., Самс М. О детерминации активности нейронов моторной коры в поведении//Психол. журн. 1983. Т. 4. № 2. С. 74—86.
2. Андрианов В. В., Фадеев Ю. А. Импульсная активность нейронов зрительной коры головного мозга на последовательных этапах инструментального поведения//Журн. высш. нерв. деят. 1976. Т. 26. № 5. С. 916—924.
3. Батуев А. С., Орлов А. А., Пирогов А. А., Шефер В. И. Реакции нейронов моторной и лобной областей коры мозга обезьян при выполнении целенаправленного движения//Журн. высш. нерв. деят. 1981. Т. 31. № 1. С. 40—49.
4. Безденежных Б. Н. Организация функциональных синаптических полей и метаболизма корковых нейронов, вовлеченных в сложное поведение: микроионофоретический анализ//Нейроны в поведении. Системные аспекты. М.: Наука, 1986. С. 229—241.
5. Бобровников Л. В. Вероятностно-статистические критерии оценки поведенческой специализации нервных клеток//Психол. журн. 1989. Т. 10. № 2. С. 90—98.
6. Горкин А. Г. Специализация нейронов в обучении: Автореф. дис. ... канд. психол. наук. М.: ИП АН СССР, 1988.
7. Котляр Б. И., Тимофеева Н. О. Условный рефлекс и тоническая активность нейронов мозга//Нейроны в поведении. Системные аспекты. М.: Наука, 1986. С. 73—81.
8. Швырков В. Б. Психофизиологическое изучение структуры субъективного отражения//Психол. журн. 1985. Т. 6. № 3. С. 22.
9. Швырков В. Б. Изучение активности нейронов как метод психофизиологического исследования поведения//Нейроны в поведении. Системные аспекты. М.: Наука, 1986. С. 6—25.
10. Шевченко Д. Г. О поведенческой специализации нейронов коры и гипоталамуса у кроликов//Журн. высш. нерв. деят. 1987. Т. 37. № 5. С. 914—921.
11. 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—35.
12. Evarts E. V. Contrasts between activity of precentral and postcentral neurons of cerebral cortex during movement in the monkey//Brain Res. 1972. V. 40. No. 1. P. 25.
13. Niki H., Watanabe M. Cingulate unit activity and delayed response//Brain Res. 1976. V. 110. No. 2. P. 381—386.
14. Nishino H., Ono T., Fukuda M. et al. Single unit activity in monkey coudate nucleus during operant bar pressing feeding behavior//Neurosci. Lett. 1981. V. 21. No. 1. P. 105—109.
15. O'Keefe J. A review of the hippocampal place cells//Progr. Neurobiol. 1979. V. 13. P. 419—439.
16. Ono T., Nishino H., Sasaki K. et al. Long-term behavior hypothalamic single unit analysis and feeding behavior in freely moving rats//Neurosci. Lett. 1981. V. 26. No. 1. P. 79—83.

17. *Ranck J. B.* Behavioral correlates and firing repertoires of neurons in the dorsal hippocampal formations and septum of unrestrained rats//Hippocampus. V. 2. N. Y., 1975. P. 207.
18. *Thorpe S., Rolls E., Maddison S.* The orbitofrontal cortex: neuronal activity in the behaving monkey//Exptl Brain Res. 1983. V. 49. P. 93—115.

Институт психологии  
АН СССР, Москва

Поступила в редакцию  
13.IV.1989

Принята в печать  
13.IX.1989

## STABILITY OF BEHAVIOURAL SPECIALIZATION OF NEURONES

*GORKIN A. G., SHEVCHENKO D. G.*

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

Constancy of connection between the activity of limbic cortex neurones and food-procuring behaviour was studied on rabbits during prolonged unit records. Comparison of activity in the first and the second halves of records was conducted according to the mean frequency during each stage of recording, the mean frequency in each of 10 selected acts of cyclic behaviour and also the probability of activation presence in these acts. It was shown, that behavioural specialization, determined by the criterion of presence of 100% cell activation in specific acts, did not change during recording. The volume of changes in the connection of neurone activity to behaviour in the process of record greatly depended on conditions of recording; at constant mean frequency of neurone activity during the whole time of recording the volume of these changes was minimal.