

## КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

УДК 612.821.6 + 612.822.3

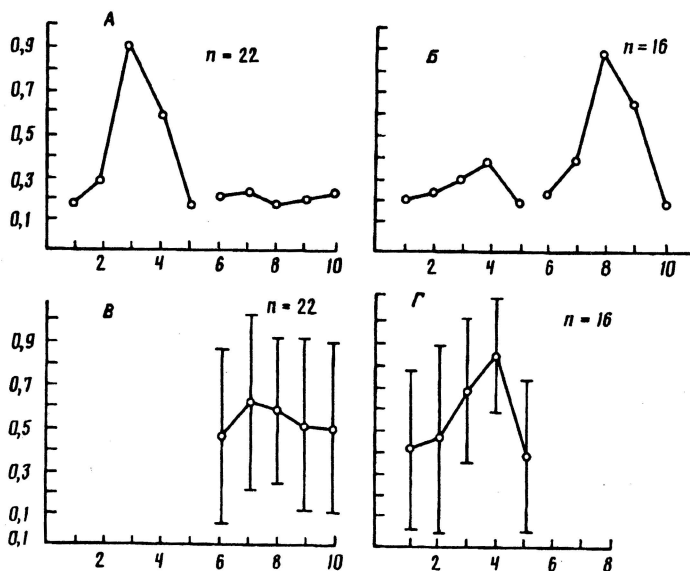
© 1993 г. ГОРКИН А. Г., ШЕВЧЕНКО Д. Г.

ОТРАЖЕНИЕ ИСТОРИИ ОБУЧЕНИЯ В АКТИВНОСТИ НЕЙРОНОВ  
ЛИМБИЧЕСКОЙ КОРЫ КРОЛИКОВ

Учитывая связь активности нейронов структур лимбической системы с поведенческой значимостью стимулов, а также ту роль, которая отводится этим структурам в процессах памяти и обучения [3], можно предположить, что в активности нейронов лимбической коры отражается приобретенный животным опыт поведения в экспериментальной ситуации. Как нами было показано в предыдущих исследованиях, этот опыт отражается в поведенческой специализации нейронов, которая является стабильной, содержательной характеристикой связи активности нейрона с поведением [1]. При этом активность нейрона оценивалась по ее средней частоте в каждом из десяти выделенных актов циклического пищедобывательного поведения кролика в экспериментальной клетке, а также по вероятности наличия активации в акте. В случае 100%-ного наличия активации во всех реализациях определенного поведенческого акта мы считали нейрон специализированным относительно этого акта.

Кроме специфической активности нейрона, соответствующей его специализации, наблюдается также и неспецифическая активность на других этапах поведения. Нами было обнаружено, что эта неспецифическая активность различна для нейронов, специализированных относительно сходных поведенческих актов. Так, у кроликов, обученных нажатию на две педали (левая и правая) для получения пищи из двух кормушек (соответственно левой или правой), усредненный характер активности нейронов, специализированных относительно захвата пищи из одной кормушки, достоверно отличался от характера активности нейронов, специализированных относительно захвата пищи из второй кормушки [2]. Эти различия оказались определенным образом связанными с порядком (историей) обучения животного поведению в экспериментальной клетке. Так, у нейронов, специализированных относительно добывания пищи из той кормушки, с которой начинали обучение (независимо от того, левая или правая это была кормушка), выраженность специфической активации оказалась выше по сравнению с нейронами, специализированными относительно добывания пищи из второй по порядку обучения кормушки. В то же время у нейронов, специализированных относительно добывания пищи из второй кормушки, был выявлен четкий характер активности в «неспецифических» актах: на том этапе, который по схеме обучения формировался непосредственно перед «специфическим» актом и совершался на противоположной стороне клетки, наблюдалась активация.

В отличие от поведения у кормушек поведение у педалей формировалось у всех кроликов в одинаковой очередности: подходу и нажатию правой педали всех кроликов обучали раньше, чем подходу и нажатию левой, поэтому мы не смогли сравнить характер активности нейронов, специализированных относи-



Суммарная активность нейронов, специализированных относительно подхода и нажатия первой (А, В) и второй (Б, Г) по порядку обучения педалей. А, Б — характер активности во всех выделенных актах, В, Г — характер активности тех же нейронов в неспецифических актах с доверительными интервалами. По горизонтали — номера выделенных в циклическом поведении поведенческих актов, по вертикали — нормированная средняя частота активности в акте.  $n$  — число нейронов

только первой и второй по порядку обучения педалей, не исключив возможного влияния нахождения животного в определенном месте клетки [4, 5].

В данной работе мы решили проверить, проявляется ли выявленная для «кормушечных» нейронов закономерность в активности «педальных» нейронов. С этой целью мы провели дополнительную серию экспериментов с обучением животных по новой схеме, с тем чтобы правая педаль стала второй по порядку обучения, а левая первой.

Кроликов обучали пищедобывательному поведению в той же экспериментальной клетке с расположенными по углам двумя кормушками и двумя педалями, эффективность которых менялась экспериментатором через каждые 10–20 побегов вдоль одной из сторон клетки. Обучение проводили по схеме: правая кормушка — левая кормушка — левая педаль — правая педаль. Подробно методика обучения и регистрации нейронной активности описана в других работах [1, 2]. Как и прежде, нейронную активность регистрировали в ретроспленальной области лимбической коры кролика.

В результате экспериментов на двух кроликах проанализировано 145 нейронов. Поведенческую специализацию удалось выявить у 85, среди которых активность 60 нейронов была связана с новыми системами, т. е. с теми, которым кролик обучился непосредственно в экспериментальной клетке. Из них у 22 нейронов активность изменялась при подходе к одной из кормушек или доставании пищи из нее. Активность 27 нейронов была связана с поведением у педалей: 12 нейронов изменяли активность при подходе, подходе и нажатии или только при нажатии левой педали, 12 — правой. У трех нейронов активность изменялась при подходе и нажатии обеих педалей. Для каждого нейрона строили паттерн активности по десяти актам циклического пищедобывательного поведения, нормированный по частоте активности в «специфическом» акте.

Для решения поставленной задачи мы отобрали из предыдущих серий экспериментов «педальные» нейроны тех животных, которых обучали циклическому

пищедобывательному поведению в экспериментальной клетке в такой же последовательности (кормушка — кормушка — педаль — педаль), как и в настоящей серии, но начинали с противоположной педали, т. е. первой по порядку обучения была правая педаль и затем сразу следовало обучение подходу и нажатию левой педали. В дальнейшем эти кролики называются «первыми» в отличие от «вторых» в настоящей серии.

Мы сопоставили характер активности нейронов, специализированных относительно первой по порядку обучения педали (т. е. 10 «правопедальных» нейронов у первых кроликов и 12 «левопедальных» у вторых кроликов) с активностью нейронов, специализированных относительно второй по порядку обучения педали (4 «левопедальных» нейрона у первых и 12 «правопедальных» у вторых кроликов). На рисунке представлены суммарные паттерны активности этих нейронов (А, Б). В характере активности «нейронов первой педали», помимо специфической активации в актах 3 и 4, никаких дополнительных активаций нет (А). Достоверных различий между активностью в остальных актах не обнаружено. В то же время в активности «нейронов второй педали», помимо специфической активации в актах 7 и 8, выявляется повышение в актах 3 и 4 — подхода и нажатия противоположной педали (Б). При этом активность в акте 4 была достоверно выше, чем в актах 1, 2 и 5. Чтобы выяснить, носит ли это повышение активности характер дополнительной активации, мы провели специальный анализ активности этих нейронов в неспецифических актах (рисунок, В и Г). Для этого нами были построены паттерны активности «нейронов первой педали» в актах 6—10 (правосторонних на рисунке) и «нейронов второй педали» в актах 1—5 (левосторонних на рисунке), нормированные по максимальной частоте в этих актах. Такой прием позволяет выявить дополнительную активацию вне зависимости от соотношения частоты в специфическом акте и неспецифических. Анализ показал, что активность нейронов «второй педали» в актах 3 и 4 достоверно выше ( $p < 0,05$  по *t*-критерию Стьюдента), чем во всех остальных актах на той же стороне, активность в которых не различалась между собой.

Таким образом, можно говорить о наличии у нейронов, специализированных в отношении второй по порядку обучения педали (независимо от того, левая это педаль или правая), дополнительной активации в актах подхода и нажатия педали на противоположной стороне клетки. Из истории обучения первых и вторых кроликов известно, что этапы обучения подходу и нажатию второй педали (левой у первых кроликов и правой у вторых) следовали сразу за обучением подходу и нажатию первой педали (соответственно правой у первых кроликов и левой у вторых). Отсюда следует, что выявленная дополнительная активации происходит в актах, непосредственно предшествующих в истории обучения тем, в отношении которых специализирован данный нейрон. Необходимо отметить, что эта закономерность действительно только для тех актов поведенческих циклов, которые совершаются животным на разных сторонах клетки. Так, у нейронов, специализированных в отношении первой по порядку обучения педали, не обнаружено дополнительной активации на предшествующем по порядку обучения этапам, каковым является получение пищи из левой кормушки для первых кроликов и из правой — для вторых.

Выявленная дополнительная активация, по-видимому, является отражением той же закономерности, которая была обнаружена нами ранее для «нейронов второй кормушки», а именно: появление дополнительной активации на том этапе поведения на противоположной стороне клетки, который при обучении формировался непосредственно перед специфическим актом. Поскольку этот феномен получен как для «кормушечных», так и для «педальных» нейронов, можно предположить, что он отражает общую закономерность появления облегчающих связей между последовательно формирующимися системами поведенческих актов в разных поведенческих циклах. Эти связи могут играть определенную роль в обеспечении смены систем в реальном поведении.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Горкин А. Г., Шевченко Д. Г. Стабильность поведенческой специализации нейронов//Журн. высш. нерв. деят. 1990. Т. 40. № 2. С. 291—300.
2. Горкин А. Г., Шевченко Д. Г. Отражение структуры памяти в активности системоспецифических нейронов//Психол. журн. 1991. Т. 12. № 2. С. 60—69.
3. *Da Silva F. H. L., Witter M. P., Boeijinga P. H., Lohman A. H. M.* Anatomic organization and physiology of the limbic cortex//*Physiol. Rev.* 1990. V. 70. No 2. P. 453—511.
4. *O'Keef J.* A review of the hippocampal place cells//*Progr. Neurobiol.* 1979. V. 13. No. 2. P. 419—430.
5. *Wiener S. I., Paul C. A., Eichenbaum H.* Spatial and behavioral correlates of hippocampal neuronal activity//*J. Neurosci* 1989. V. 9.(8). No. 12. P. 2737—2763.

Институт психологии  
РАН, Москва

Поступила в редакцию  
23.III.1992  
Принята в печать  
20.V.1992

### MANIFESTATION OF LEARNING HISTORY IN THE LIMBIC CORTEX UNIT ACTIVITY IN RABBITS

GORKIN A. G., SHEVCHENKO D. G.

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