

## ГЛАВА 1

### Формирование и «упрочение» памяти как системогенез: мозговые основы

**В** настоящей главе мы рассмотрим экспериментальные данные и концепции, описывающие мозговое обеспечение формирования памяти *de novo* (при научении) и процессы ее последующей реорганизации. Поскольку системно-эволюционные представления, которые служат методологической базой предлагаемого рассмотрения, существенно отличаются от хорошо известных традиционных, поговорим о первых подробнее.

#### 1.1. Теория функциональных систем

Системно-эволюционные представления сформулированы в системной психофизиологии, которая является развитием теории функциональных систем (ТФС). В ТФС было разработано понятие о системообразующем факторе, который ограничивает степени свободы элементов системы, создавая упорядоченность их взаимодействия, и оказывается изоморфным для всех систем, позволяя использовать понятие системы для анализа самых разных объектов и ситуаций. Этим фактором является результат системы – полезный приспособительный эффект в соотношении организма и среды, достигаемый при реализации системы. Таким образом, в качестве детерминанты поведения с точки зрения ТФС рассматривается не прошлое по отношению к нему событие (стимул), а будущее – результат.

Каким образом результат, событие, которое наступит в будущем, может детерминировать текущую активность, быть ее причиной? П. К. Анохин решил этот «временной парадокс», используя понятие цели (которая и выступает в качестве такой детерминанты) и разработав представление об акцепторе результатов действия, формируемом до реального появления результата и содержащем его прогнозируемые параметры (Анохин, 1968). Таким образом, П. К. Анохин устранил противоречие между каузальным и телеологическим

описанием поведения, сделал последнее приемлемым, в том числе и для «каузалистов», т. е. тех исследователей, которые считают, что наука имеет дело только с причинностью и без нее невозможны никакое объяснение, никакой закон (Бунге, 1962).

В ТФС утверждается, что для понимания активности индивида следует изучать не «функции» отдельных органов или структур мозга в их традиционном понимании (как непосредственных отправлений того или иного субстрата, в том числе нервного: сенсорная функция, моторная, мотивационная, когнитивная и пр.), а организацию целостных соотношений индивида со средой для получения конкретного результата. В последнее время авторы, по всей видимости, не знакомые с ТФС, сформулированной в первой половине прошлого века (см., например: Anokhin, 1974), приходят к убеждению, что активность всех структур мозга обеспечивает процессы, лежащие в основе реализации поведения: актуализацию наборов систем, их селекцию (Cisek, Kalaska 2010).

Рассмотрев функцию как достижение этого результата, П. К. Анохин определил *функциональную* систему как комплекс избирательно вовлеченных компонентов, у которых взаимодействие и взаимоотношение приобретает характер *взаимосодействия*, направленного на получение полезного результата. Подобная «системная» функция не может быть локализована. Она соотносима только с организмом как целым, взаимодействующим со средой.

## 1.2. Системная психофизиология

Многолетние исследования, проводимые нашим коллективом, привели к формированию научной школы (см.: Александров, Шевченко, 2004), системно-эволюционного подхода (Александров, 2009, 2020; Александров, Крылов, 2005; Швырков, 1988; Швырков, 2006) и новой дисциплины: системной психофизиологии. Одним из наиболее важных этапных результатов на этом пути явилось системное решение психофизиологической проблемы. Его суть в том, что психические явления, характеризующие организм и поведенческий акт как целое, и нейрофизиологические явления, протекающие на уровне отдельных элементов, сопоставимы только через информационные системные процессы, т. е. процессы организации элементарных «механизмов» в функциональную систему. Иначе говоря, психические явления не могут быть напрямую сопоставлены с локализуемыми

элементарными физиологическими явлениями (как это часто делается), а только с процессами их организации. При этом психологическое и физиологическое описание поведения оказываются частными описаниями одних и тех же системных процессов. Данное решение может классифицироваться как нейтральный монизм или двухаспектная теория (о преимуществах данного типа решения по сравнению с другими см. подробно: Прист, 2000). Следует подчеркнуть, что приведенное системное решение психофизиологической проблемы является принципиально антиредукционистским (подробнее см.: Александров, 2004б, 2005, 2021; Швырков, 2006). Антиредукционистский характер приведенного системного решения психофизиологической проблемы можно оценить как очень важную особенность последнего. Эта важность может быть продемонстрирована, например, при обращении к одной из ключевых проблем психологии – проблеме сознания. Утверждается, что именно потому, что «современная наука есть редукционистское, аналитическое представление о сложных явлениях, а субъективная природа сознания не поддается упрощению,...теория [сознания. – А. С., Ю. А.] находится для нас вне пределов досягаемости» (Кандель 2012, с. 551). Иначе говоря, логика этого решения позволяет избежать «теоретический редукционизм» (интерпретация закономерностей одного уровня в терминах теорий другого уровня; классификацию типов редукционизма см.: Dudai, 2002), проще говоря, сведения психического к физиологическому.

Специфические задачи системной психофизиологии состоят в изучении закономерностей формирования и реализации систем, их таксономии, динамики межсистемных отношений в поведении.

Поскольку системная психофизиология отвергает парадигму реактивности, формулируя в рамках парадигмы активности положение о направленной в будущее активности не только индивида, но и отдельных нейронов (см. ниже п. 1.2.2), постольку она обеспечивает возможность избавиться также и от «активно-реактивной» эклектики, часто появляющейся при привлечении для объяснения организации целенаправленного поведения представлений о рефлексивных механизмах (см.: Александров и др., 1999).

### *1.2.1. Парадигма активности*

Рассмотрение поведения как направленного в будущее включает понимание активности как принципиального свойства живой материи;

конкретная же форма проявления активности зависит от уровня организации этой материи (Анохин, 1978). Принцип активности утверждает, что действие индивида направлено в будущее, имеет свою цель (модель результата) и ею обусловлено. Детерминация действия имеет внутреннюю по отношению к индивиду природу.

Понятие активности и целенаправленности связано с понятием «опережающего отражения» (Анохин, 1978). Опережающее отражение появилось с зарождением на Земле жизни и является отличительным свойством последней. Тела мертвой природы отражают «запаздывающе», т. е. отвечают на стимулы – прошлые по отношению к реакции события. Живое же отражает мир «опережающе»: его активность в каждый данный момент – подготовка и обеспечение будущего.

Опережающее отражение неразрывно связано с субъективностью, поскольку появление целей обуславливает индивидуально специфичное деление ранее (до появления жизни) «нейтрального» мира на «хорошие» и «плохие» объекты и явления, способствующие и препятствующие достижению индивидуальных целей, а также потому, что планирование будущего (формирование целей) зависит от содержания индивидуально-специфичной памяти и от наличных мотиваций.

В классическом варианте ТФС включает понятие «пускового стимула». При этом предполагается, что вся организация процессов в системе определяется тем, какой результат достигается данной системой. А стимул лишь «запускает» интеграцию элементов, является своеобразным триггером. И лишь к этому сводится его значение. Кажущаяся необходимость использования понятия «стимул» отпадает при рассмотрении поведенческого акта не изолированно, а как компонента поведенческого континуума: последовательности актов, совершаемых индивидом на протяжении его жизни. Следующий акт в континууме реализуется после достижения и оценки результата предыдущего акта. Эта оценка – необходимая часть процессов организации следующего акта (афферентный синтез и принятие решения), которые, таким образом, могут быть рассмотрены как процессы перехода от одного акта к другому. Места для стимула в таком континууме нет. С теми изменениями среды, которые традиционно рассматриваются как стимул для данного акта, в дефинитивном поведении связано предыдущее поведение, в рамках которого эти изменения ожидалось, предвиделись в составе модели будущего

результата. Если же возникает неожиданное изменение среды, которое не предвиделось в рамках предшествующего ему поведения, данное изменение может обусловить разные варианты модификации континуума (Александров, 2004а), например, повтор прерванного акта или устранение возникшего рассогласования за счет ситогенеза (подробнее об этом см. п. 1.3.7).

### *1.2.2. Активный нейрон*

В парадигме активности кардинально меняется не только понимание функционирования целостного индивида, но и отдельной клетки многоклеточного организма. С позиции парадигмы реактивности в основе реакции лежит проведение возбуждения по рефлекторной дуге (или сети). Нейрон при этом оказывается элементом, входящим в рефлекторную дугу, а его функция – обеспечением проведения возбуждения. Тогда логично рассмотреть импульсацию нейрона так: ответ на стимул, подействовавший на некоторую часть поверхности нервной клетки, может распространяться дальше по клетке и действовать как стимул на другие нервные клетки.

Приведение представления о детерминации активности нейрона в соответствие с требованиями системной парадигмы было основано на дальнейшем развитии идей П. К. Анохина об «интегративной деятельности нейрона» (Анохин, 1975), достигнуто отказом от рассмотрения импульсации нейронов как реакции на синаптический приток и принятием положения о том, что нейрон, как и любая живая клетка, реализует генетическую программу, нуждаясь при этом в метаболитах, поступающих к нему от других клеток (Швырков, 2006). В связи с этим последовательность событий в функционировании нейрона становится аналогичной той, которая характеризует активный целенаправленный организм, а его импульсация – аналогичной действию индивида (Александров, 2008; Александров и др., 1999). Активность нейрона с этих позиций рассматривается как средство изменения соотношения со средой, направленное в будущее «действие», которое обуславливает устранение рассогласования между «потребностями» клетки и ее микросредой. Сам же нейрон предстает не как «проводник» или «сумматор», а как организм в организме, обеспечивающий свои «потребности» за счет метаболитов, поступающих от других элементов.

Нейрон обеспечивает «потребности» своего метаболизма, объединяясь с другими элементами организма в функциональную систему. Формирование подобных объединений выступает как метаболическая кооперация нейронов. Рассмотрение нейрона как организма в организме соответствует эволюционным представлениям о значительном сходстве между закономерностями обеспечения жизнедеятельности нейрона и одноклеточного организма. Показано, что одноклеточные организмы в колониях, как и клетки многоклеточного организма, обеспечивают дыхание, питание и другие функции сообщества за счет кооперации; метаболизмы отдельных организмов синхронизируются (см., например: Weber et al., 2012). Удовлетворение всего спектра метаболических «потребностей» клеток многоклеточного организма обеспечивается разнообразием реализуемых актов. Имеются аргументы в пользу того, что нейрон активен не только в процессе поддержания жизнедеятельности, но и при «альтруистическом суициде» — апоптозе (см. п. 1.3.9).

Импульсация нейрона прекращается, или ее частота снижается при достижении организмом результата, который на уровне отдельного нейрона выступает как получение последним потребных метаболитов из его микросреды, «ожидаемых» при генерации его активности. Новый подход к пониманию функционирования нейрона требует и нового подхода к исследованию нейронных механизмов обучения и памяти (Александров, 2020; Швырков, 1987). В последнее время появились данные и других авторов, подтверждающие представления, обоснованные теоретически и эмпирически десятилетия назад и кратко изложенные выше, о детерминации и метаболической обусловленности активности нейрона (Luczak et al., 2022; Mann et al., 2021).

### **1.3. Формирование памяти при научении и системная структура поведения**

Наряду с идеей системности, к основным идеям, лежащим в истоках ТФС, относится идея развития, воплощенная в концепции системогенеза, в соответствии с которой утверждается, что гетерохронии в закладках и темпах формирования отдельных морфологических компонентов организма на ранних этапах индивидуального развития связаны с необходимостью образования «общеорганизменных» целостных функциональных систем, которые требуют вовлечения

множества разных элементов из самых разных органов и тканей (Анохин, 1975).

В рамках ТФС уже довольно давно было обосновано представление о том, что системогенез имеет место и у взрослых, так как формирование нового поведенческого акта есть формирование новой системы (Судаков, 1979; Швырков, 1978), а также о том, что принципиальным для понимания различий роли отдельных нейронов в обеспечении поведения является учет истории его формирования (Alexandrov, Alexandrov, 1982; Александров, 1989), т. е. истории последовательных системогенезов. Разработаны системно-эволюционная теория и системно-селекционная концепция научения (Швырков, 2006; Shvyrkov, 1986). Этой концепции созвучны «нейродарвинистские» идеи Дж. Эдельмана о том, что в основе формирования нейронных объединений лежит селекция (отбор из множества клеток мозга нейронов с определенными свойствами), а не инструкция (изменение свойств, «инструктирование» клеток соответствующими сигналами-стимулами) (Edelman, 1987). Тот же принцип селекции, но с другой временной шкалой, лежит в основе макроэволюционных и иммунных процессов.

По Эдельману, селекция имеет место уже при созревании мозга в раннем онтогенезе, в процессе которого множество нейронов гибнет. Отобранные при этом клетки составляют первичный ассортимент. Вторичный ассортимент формируется в результате второго этапа селекции, происходящей при научении в процессе поведенческого взаимодействия со средой.

Ж.-П. Шанже также выделяет два этапа селекции: «нейронный дарвинизм» на самых ранних стадиях онтогенеза, включая пренатальный период, когда, по его мнению, происходит отбор синапсов, обеспечивающих связи между клетками, и «ментальный дарвинизм» у взрослого, связанный с изменением эффективности синапсов. Согласно этому представлению, единицами отбора служат не связи, а совокупности нейронов, способных к совместной согласованной активности, отобранные из элементов, прошедших первый этап селекции (Шанже, Конн, 2004).

В основе селекции как в индивидуальном развитии, так и в эволюции лежит достижение положительного результата. Мозгу индивида, как отмечает Р. Райт, нужен успех (положительный, адаптивный результат), а не «истина» (Wright, 1995). Также и эволюционные силы «ценят» не истину, а выживание вида (Cacioppo, Gardner, 1996).

В эволюции отбираются не признаки, а целостные организмы, фенотипы по критерию достижения/недостижения результатов, присущих данной фенотипической вариации. Только эти результаты и «видит» естественный отбор (Швырков, 2006; Шмальгаузен, 1982; Fodor, 2007). Отбор, успешность которого определяет качество достигаемых результатов, осуществляется через индивидуальное развитие, включающее формирование «преспециализированных» (см. ниже п. 1.3.1) и «специализированных» нейронов.

С системных позиций индивидуальное развитие, как уже отмечалось, есть последовательность системогенезов, развертывание которых обеспечивает появление новых соотношений со средой. Формирование системы в процессе системогенеза рассматривается как формирование нового элемента индивидуального (субъективного) опыта при научении (ср. с понятием гностической единицы: Соколов, Черноризов, 2019). В основе формирования новых функциональных систем при научении лежит селекция нейронов из «резерва» (предположительно низкоактивных или «молчащих» клеток). Эти нейроны могут быть сопоставлены с первичным ассортиментом и обозначены как преспециализированные клетки. Из набора этих клеток в процессе научения отбираются те, которые специализируются относительно системы формируемого поведенческого акта. Селекция нейронов зависит от особенностей их метаболических «потребностей». Эти нейроны могут быть сопоставлены со вторичным ассортиментом, по Эдельману. Специализация нейронов относительно формируемых систем – системная специализация – постоянна. Таким образом, новая система оказывается «добавкой» к ранее сформированным, «наслаиваясь» на них.

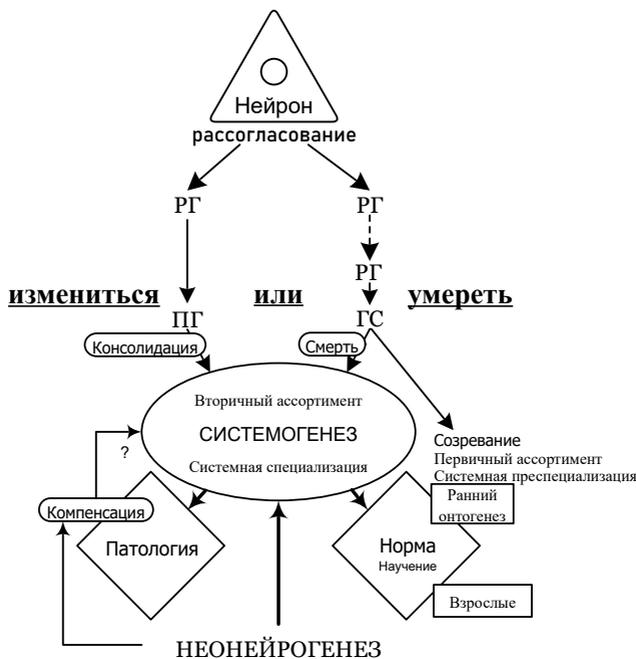
То, что при научении происходит скорее вовлечение новых нейронов, чем «переобучение» ранее «обученных», согласуется с данными, полученными в работах ряда лабораторий, о наличии в мозге животных разных видов большого числа «молчащих» клеток, об увеличении количества активных клеток при обучении, а также о том, что вновь сформированные специализации нейронов остаются неизменными (в эксперименте – в течение всего периода хронической регистрации, т. е. недели и даже месяцы) (Горкин, Шевченко, 1990; Brecht et al., 2005; Chestek et al., 2007; Fraser, Schwartz, 2012; Greenberg Wilson, 2004; Jackson et al., 2007; Schmidt et al., 1976; Swadlow, Hicks, 1997; Thompson, Best, 1990; Williams et al., 1999; Wilson, McNaughton, 1993).

К настоящему времени накоплены убедительные доказательства наличия неонейрогенеза у взрослых птиц и млекопитающих (Paton, Nottebohm, 1984; Carleton et al., 2003), а также связи нейрогенеза с обучением. Например, показано, что развертывание научения способствует не только выживанию вновь появившихся нейронов (принцип «используй, или потеряешь»; Kempermann et al., 1988), но и интенсификации пролиферации (Prickaerts et al., 2004), а искусственное угнетение нейрогенеза нарушает формирование памяти (Shors et al., 2001). Эти и другие сходные данные позволяют нам предполагать, что неонейрогенез вносит вклад в процессы системогенеза (см. рисунок 1) (Frankland et al., 2013). Аналогичную точку зрения высказывал Е. Н. Соколов (Соколов, 2004). Итак, по-видимому, наряду с рекрутированием клеток «резерва», и вновь появившиеся во взрослом мозгу нейроны специализируются относительно формируемых при обучении систем.

Неонейрогенез может иметь значение и для пополнения наборов нейронов первичного и/или вторичного ассортиментов в условиях патологии (см. рисунок 1) (Хуе, 1998). Пополнение, компенсирующее гибель нейронов, в том числе преспециализированных клеток, может происходить, возможно, и в норме. Гипотетичность этого предположения подчеркивается знаком вопроса на рисунке 1.

### *1.3.1. Формирование специализаций в индивидуальном развитии как продолжение филогенеза*

Появление нервной системы – «революционный» момент в эволюционном развитии (Александров, 2017) потому, что он связан с принципиальным возрастанием сложности и индивидуализированности поведения. При сопоставлении усложнения организмов в филогенезе и общей величины генома не выявляется очевидной, прямой связи (Gregory, 2001), во всяком случае, если не исключать из анализа ДНК «лишние», «мусорные» части (Марков и др., 2010). Филогенетическому усложнению организмов соответствует в большей степени нарастание у них числа типов клеток разной специализации (Bonner, 1988). При этом именно с появлением и развитием нервной системы, во-первых, принципиально возрастает число существенно различающихся клеточных специализаций. Разнообразие клеточных специализаций в развитой нервной системе трудноперечислимо и, видимо, огромно. Во-вторых, поскольку специализация нейронов устанавли-



**Рис. 1.** Умереть или измениться? Теоретическая схема процессов, определяющих жизнь и смерть нейрона.

*Обозначения:* РГ – «ранние» гены, ПГ – «поздние» гены, ГС – гены «смерти». Пояснения см. в тексте

ливается в отношении элементов индивидуального опыта – систем, формируемых в индивидуальном развитии, в том числе в отношении индивидуально-специфических систем<sup>1</sup>, постольку число различающихся наборов клеточных специализаций становится равно числу индивидов. Иначе говоря, у каждого индивида – свой набор, «индивидуальный», хотя и культуроспецифичный (см.: Александров, Александрова, 2009, 2010). Спектр принципиально возможных типов специализации зависит от того, к какому виду принадлежит данный индивид, и задается преспециализацией нейронов (образование первичного ассортимента), формирующихся в процессе ран-

1 Подчеркнем, что индивидуально-специфичными чертами обладает и свойственное всем особям данного вида поведение, формирующееся в конкретных условиях жизни данного индивида, – например, сосание (см.: Александров, 1989).

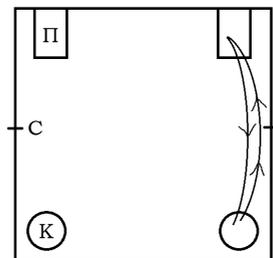
него онтогенеза. Как было уже отмечено, нейроны в составе первичного ассортимента делают индивида способным к реализации целых классов соотношений со средой («потенциальная психика», по А. Н. Северцову) (Северцов, 1922). Эти классы представляют собой детерминированные особенностями первичного ассортимента диапазоны разных поведенческих возможностей, а не комплекты конкретных актов. Какой именно акт в границах возможностей данного класса будет сформирован в процессе системогенеза индивидом, определяется обстоятельствами его неповторимого индивидуально-го развития. Набор системных специализаций нейронов (вторичный ассортимент) у каждого индивида уникален.

В рамках рассмотрения индивидуального развития как формирования все новых системных специализаций онтогенез может быть оценен как продолжение в течение жизни индивида филогенетической линии развития, состоящей в нарастании числа типов клеточной специализации, т. е. как продолжение филогенеза (ср. с филэмбриогенезом: Северцов, 2012).

### *1.3.2. Паттерны специализаций нейронов у представителей разных видов, обученных внешне одинаковому поведению*

В исследованиях, проводимых в нашей лаборатории, осуществляется регистрация спайков отдельных нейронов в ходе выполнения животными циклического поведения (см. рисунок 2, подробнее об этом в конце данной главы), сформированного в процессе научения. Специализация нейрона относительно системы определяется путем вычисления вероятности активации нейрона в одном или нескольких актах циклического поведения. Если эта вероятность для одного или нескольких актов оказывается равна единице, данный нейрон считается специализированным, а его активация – «специфической» (подробнее см., например: Alexandrov et al., 2013). Пример такой активации специализированного нейрона, появляющейся при повороте животного от педали в сторону кормушки, представлен на рисунке 3. Вероятность активации этого нейрона при повороте животного равна единице.

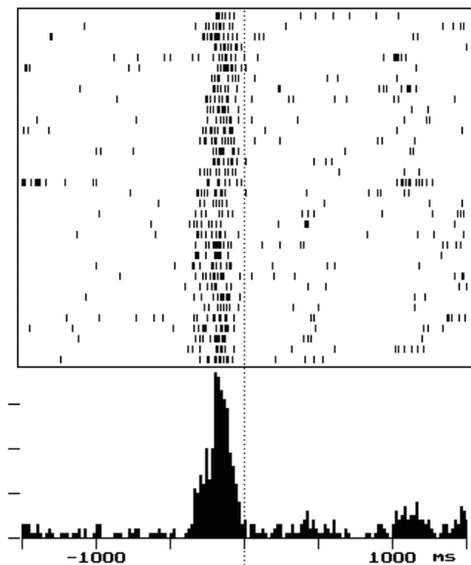
С одной стороны, как это было сказано выше, нейроны специализированы относительно систем, реализация которых направлена на достижение результатов. С другой – индивид отражает не физический мир как таковой, а свое с ним соотношение. Это отражение



**Рис. 2.** Общая схема экспериментальной камеры, используемой в исследованиях с регистрацией активности нейронов мозга животных в нашей лаборатории.

*Обозначения:* буквами обозначены источники электрических отметок границ актов поведения. К – кормушка (отметки о погружении и вынимании головы), С – середина стенки клетки (отметка о пересечении), П – педаль (отметка о нажатии и отпускании; также в этом месте экспериментальной камеры вместо педали может быть кольцо для потягивания животным). Эффективные стороны камеры чередуются: эффективна либо левая сторона (нажатие левой педали приводит к подаче пищи в левой кормушке), либо правая. Поведение выполняется по семь или более циклов на каждой стороне камеры. Стрелками показаны перемещения головы животных при выполнении циклического инструментального пищедобывательного поведения (на примере правой стороны)

субъективно, оно зависит от целей индивида, особенностей его индивидуальной истории развития и может быть охарактеризовано через индивидуальную структуру памяти (см. п. 1.3.12). Любой индивид независимо от его видовой принадлежности является «сгустком» фило- и онтогенетической памяти. Отсюда логично предполагать, что структура памяти разных индивидов (манифестируемая паттерном специализации нейронов разных областей мозга), а тем более представителей разных видов, обучаемых в условиях одинаковой «результативной» среды (одно и то же инструментальное пищедобывательное поведение), окажется как сходной, так как будет связана с одинаковой результативной средой, так и различающейся – в связи с видовыми особенностями. Под паттерном системной специализации нейронов данной области мозга понимается конкретный состав систем, по отношению к которым специализированы нейроны данной структуры, выражающийся в количественном соотношении нейронов, принадлежащих к разным системам.



**Рис. 3.** Растры и гистограмма импульсной активности нейрона, демонстрирующие его последовательные активации при многократном выполнении акта поведения.

*Обозначения:* сверху – растры спайковой активности (вертикальная черточка – спайк; ряд спайков по горизонтали – спайковая активность в отдельной реализации) в последовательных циклах поведения, построенные относительно момента перемещения головы животного вдоль середины стенки камеры при движении к кормушке (обозначен вертикальной пунктирной линией). Внизу: гистограмма активности нейрона; по оси ординат – число спайков в бине, ширина бина 20 миллисекунд, горизонтальные штрихи слева отмечают десятки спайков

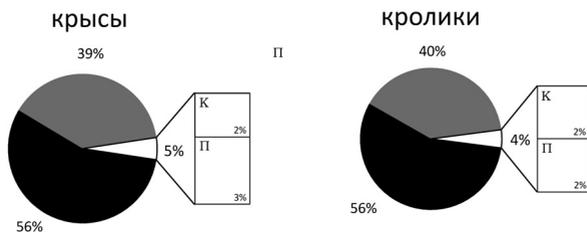
В экспериментах В. В. Гаврилова и др. в нашей лаборатории сопоставляли у крыс и кроликов паттерны поведенческой специализации нейронов цингулярной (кролики: заднее цингулярное поле, 29d; Vogt et al., 1986; крысы: ретросплениальная кора; Paxinos, Watson, 1997) и моторной областей коры (Gavrilov et al., 1998). Сопоставление паттернов специализации нейронов в гомологичных областях мозга животных разных видов может помочь в определении общих и различных характеристик структуры их памяти и тем самым послужить проверкой указанного выше предположения (Vogt et al., 1986; Vogt, Paxinos, 2014). Животные были обучены сходным

образом добывать пищу в одной и той же экспериментальной клетке, при этом в экспериментах с крысами, учитывая меньшие размеры крыс, клетка была уменьшена на треть за счет перемещения стенки и приближения педалей к кормушкам. Животных обучали нажимать на педали, расположенные в двух углах четырехугольной экспериментальной клетки. Поведение выглядело как циклическая многократно повторяющаяся последовательность актов. В каждом цикле нами выделялись акты захвата пищи в кормушке, подход к педали, нажатие на педаль и подход к кормушке. Выделение данных актов связано с процедурой обучения, поскольку именно в этой последовательности происходило обучение животных. В цингулярной области коры мозга как кроликов, так и крыс наибольшее число нейронов оказалось связано с реализацией систем «нового» поведения (сформированного при обучении добывать пищу нажатием на педали), в то время как в моторной области коры мозга преобладали нейроны «старых» систем (активирующиеся, например, в таких актах, как любой захват пищи и непищевых объектов или при движениях). Оказалось, что и у кроликов, и у крыс доля «новых» нейронов в цингулярной коре достоверно (примерно в 7 раз) превышает такую в моторной коре (см. рисунок 4).

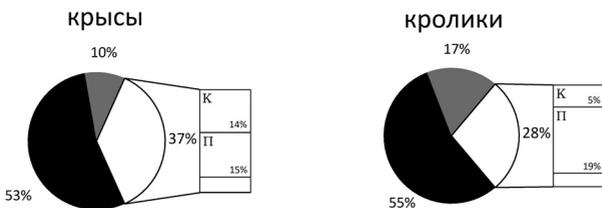
Сходство паттернов специализации соответствующих областей у кроликов и крыс заключается в том, что моторная и цингулярная области коры мозга у этих животных достоверно и однонаправленно различны по количеству нейронов, относящихся к «старым» и «новым» системам. На основании этого можно предположить, что у обоих видов вклад данных областей мозга в формирование новых актов поведения различается сходным образом. Отмеченное сходство является выражением гомологичности исследованных структур «в терминах» системной специализации нейронов, активация которых обеспечивает актуализацию памяти.

В то же время обнаружено, что в особенностях паттернов отражаются, по-видимому, и межвидовые различия. Различия в установленных нами паттернах поведенческой специализации нейронов цингулярной области коры мозга у крыс и у кроликов заключались в том, что у крыс в группе «новых» нейронов было сравнительно больше клеток, связанных с захватом пищи в кормушках. Если количество «кормушечных» (имеющих специфическую активацию в акте подхода к кормушке и/или захвате пищи из нее) и «педальных» (имеющих специфическую активацию при подходе и/или нажатии на пе-

## Моторная область коры мозга



## Цингулярная область коры мозга



**Рис. 4.** Паттерны поведенческой специализации нейронов моторной и цингулярной областей коры мозга кроликов и крыс.

*Обозначения:* в круговых диаграммах доля нейронов с неустановленной специализацией (черный сектор); нейронов «старых» систем (серый); нейронов «новых» систем (белый); в столбцах — доли нейронов «новых» систем «кормушечных» (К); нейронов «новых» систем «педальных» (П); нейронов других «новых» систем (без подписи). Показаны различия паттернов специализации «новых» нейронов мозга крыс и кроликов (Gavrilov et al., 1998)

даль) нейронов у крыс было примерно одинаковым, то у кроликов «педальных» нейронов было в четыре раза (и достоверно) больше, чем «кормушечных». Учитывая, что и доля нейронов «новых» специализаций от числа зарегистрированных была выше у крыс, можно предположить, что наблюдаемые различия в наборах нейронов являются следствием различий используемых крысами и кроликами способов захвата пищи и манипуляторных движений, которые у крыс гораздо более дифференцированы (Whishaw et al., 1998). По-видимому, с большей дифференциацией соотношений крыс со средой вообще, с большей сложностью их поведения (Крушинский, 1986)