

МОДИФИКАЦИЯ ТЕКУЩЕГО ПОВЕДЕНИЯ ПРИ АКТУАЛИЗАЦИИ ОПЫТА, СФОРМИРОВАННОГО НА ОСНОВЕ ПОЛОЖИТЕЛЬНОГО ПОДКРЕПЛЕНИЯ

© 2009 г. А. Т. Прошин*, З. И. Сторожева**, В. В. Шерстнев***, Ю. И. Александров****

*Научный сотрудник, Институт нормальной физиологии им. П.К. Анохина РАМН, Москва;

e-mail: proshin_at@mail.ru

**Кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, там же;

e-mail: storozheva_zi@mail.ru

***Доктор медицинских наук, профессор, там же;

e-mail: sherstnev_vv@inbox.ru

****Доктор психологических наук, профессор, Институт психологии РАН, Москва;

e-mail: yuraalexandrov@yandex.ru

Проверяли предположение о том, что предъявление светового сигнала, связанного с положительным подкреплением, будет эффективно влиять на динамику отрицательно эмоционального поведения “избегания” (*withdrawal*), сформированного действием звукового стимула. Исследования проводили на крысах ($n = 69$), регистрируя их отрицательно эмоциональное поведение “избегания” (“стартл-реакцию” – вздрагивание), ориентировочно-исследовательскую активность и замирание во время предъявления звуковых стимулов, после изменения освещенности, на фоне которой в экспериментальной группе предварительно вырабатывали положительно эмоциональное поведение “приближения” (*approach*). Полученные данные подтверждают предположение о том, что модификация отрицательно эмоционального поведения “избегания” в период актуализации поведения, которое было сформировано в ситуациях, характеризующихся эмоциями разной валентности, происходит за счет активации и взаимодействия разных доменов опыта.

Ключевые слова: индивидуальный опыт, обучение, эмоции, стартл-реакция, модификация поведения.

В теории функциональных систем научение новому поведенческому акту рассматривается как системогенез – формирование новой функциональной системы [4, 7], которая согласуется с системами, сформированными при научении на предыдущих стадиях индивидуального развития [9, 12].

Каждая функциональная система поведенческого акта характеризуется одновременной нейронной активностью различных структур мозга. Конкретный состав нейронов, активирующихся во время актуализации поведенческого акта, зависит от вида реализуемого поведения (“приближение” (ПП) или “избегание” (ПИ)) и его эмоциональной валентности (положительная или отрицательная) [5, 19, 22]. Упомянутые виды поведения реализуются с участием разных доменов опыта (*approach*, *withdrawal*) [15], актуализация которых сопряжена с несходными когнитивными процессами; эти домены различаются по степени дифференцированности и тем закономерностям, которые лежат в основе как пополнения данных доменов при научении, так и использования памяти, принадлежащей к ним, при реализации дефинитивного поведения [11, 12]. Говоря об этих доменах, мы понимаем под

ними наборы систем, объединенных общностью результатов – достижения желательных объектов-целей и избегания нежелательных объектов и воздействий.

Проблеме взаимодействия различных видов поведения, которые составляют индивидуальный опыт человека или животного, в условиях формирования нового поведения посвящено много экспериментальных работ [14, 31, 32], однако большинство из них связаны с анализом ассоциативного обучения (отрицательного или положительного) и не рассматривают проблему взаимодействия отдельных доменов опыта. Считается, что модификация вздрагивания, или акустической стартл-реакции (СР), в условиях ее изменения обстановочными стимулами является адекватной моделью для изучения поведения, связанного с эмоциональной памятью [18]. Исследования влияния навыков, сформированных в результате ассоциативного обучения с положительным подкреплением, на формирование нового поведения при других формах обучения, например привыкании реакции вздрагивания (РВ), или стартл-реакции, которая сопровождается отрицательными эмоциями, обу-

словливая формирование ПИ, немногочисленны. В большинстве исследований акцент сделан на влиянии отрицательного подкрепления на СР [17].

Акустическая стартл-реакция – это неспецифическая, “врожденная” форма поведения человека или животного, которая возникает при действии стимула большой интенсивности, например звуковой (>85 дБ) с высокой скоростью нарастания (<10 мс) в условиях отсутствия определенности об источнике потенциальной опасности. Данная реакция активирует организм для развития таких специфических форм поведения, как побег, замирание, атака и т.д. Изменение амплитуды СР свидетельствует о пластичности нервной системы. В основе пластических перестроек СР лежит процесс привыкания, который характеризуется снижением амплитуды реакции при повторении стимулов, не достигающей нулевых значений. У животных, в частности у крыс, интенсивность стартл-ответа оценивают, как правило, по возрастанию давления на пол камеры в результате экстензии задних лап при вздрагивании. У приматов и человека обычно регистрируют потенциал круговой мышцы глаза, т.е. мигательный компонент СР [13, 16].

Исследования показали, что звуковая стимуляция во время процедуры угашения СР вызывает изменение частоты сердечных сокращений (ЧСС), в которых можно выделить ориентировочный и эмоциональный компоненты: в ответ на первые предъявления стимулов доминирует ориентировочная составляющая – показатели ЧСС снижаются, т.е. наблюдается брадикардия, тогда как на последующие стимулы развивается в основном ответ с доминирующей эмоциональной компонентой (тахикардия) [6, 25].

Изменения обстановочной афферентации оказывают влияние на амплитуду СР и динамику ее изменения при повторных предъявлениях [16]. Эксперименты, проведенные с участием испытуемых, которым на фоне акустических стимулов предъявляли слайды, вызывающие разные эмоциональные переживания (положительные или отрицательные), демонстрировали различия в амплитуде и динамике угашения мигательного компонента СР [20]. Однако остается не выясненным, как будет изменяться амплитуда СР во время предъявления положительных эмоционально значимых стимулов после того, как в результате процедуры обучения амплитуда вздрагивания достигнет минимальных значений. Ответ на этот вопрос важен как для развития теоретических представлений о механизмах взаимодействия различных доменов индивидуального опыта при формировании новых его элементов, так и для диагностики патологических изменений, затрагивающих функционирование головного мозга и приводящих к нарушению психической деятельности.

Цель настоящего исследования – выявить закономерности, обуславливающие вовлечение опыта, лежащего в основе поведения приближения (ПП), в процессы формирования поведения избегания (ПИ).

Задача работы – изучить влияние опыта, полученного в результате действия положительного подкрепления на модификацию сформированного поведения у крыс на модели привыкания стартл-реакции на звуковой стимул.

В ходе исследования проверяли следующую гипотезу: воспроизведение ранее приобретенного поведенческого навыка на фоне вновь сформированного поведения приведет к модификации последнего, причем динамика изменений будет зависеть от эмоциональной валентности контекста.

МЕТОДИКА

Материалы и методы. В опытах использовали лабораторных животных (крыс-самцов линии “Вистар” весом 250–300 г, $n = 69$), из которых были сформированы четыре группы. Эксперименты проводили в течение 7 дней с 11.00 до 17.00. Две группы животных (№ 1 и 2) подвергали 48-часовой питьевой депривации. Затем депривированных крыс и одну группу недепривированных животных (№ 3) помещали в экспериментальные клетки (по четыре особи) и 30 мин. адаптировали к новой обстановке при освещенности 15 лк. Далее группу № 1 обучали потреблять воду на фоне освещенности 130 лк. Свет предъявляли 6 раз по 10 мин. с интервалом 10 мин. После включения света в каждую клетку ставили поилку, а после выключения – убирали.

Группа № 2 находилась в аналогичных экспериментальных условиях с той лишь разницей, что животные получали питье только по возвращении в домашнюю клетку в течение одного часа. Животные группы № 3 находились в клетке в условиях свободного доступа к воде без изменения освещенности. После двух дней обучения животные в течение 24 ч находились в домашних клетках со свободным доступом к пище и питью. Животные группы № 4 все время от начала эксперимента находились в стандартных условиях (свободный доступ к пище и питью).

Для того чтобы убедиться, что схема обучения для животных группы № 1 выбрана правильно, был поставлен дополнительный эксперимент, в котором выработанность навыка (питье при включении света) проверялась в день, когда предполагалось изменять освещенность во время подачи звуковых стимулов.

Тестирование животных проводили в экспериментальных клетках после суточной депривации. В период действия условного сигнала (освещенность 130 лк) воду не предъявляли и измеряли вре-

мая пребывания животного у того места, куда должна была ставиться поилка с водой.

На шестой день после начала эксперимента все животные после 5-минутной адаптации к камере (140 × 100 × 160 мм), расположенной на платформе со встроенным тензодатчиком [23], подвергались процедуре предъявления акустических стимулов, в ходе которой угашали вздрагивание (сеанс обучения). Звук предъявляли на фоне широкополосного шума в 72 дБ 20 раз с интервалом 20 с. Длительность стимула составляла 500 мс, а интенсивность – 110 дБ. Через 24 ч проводили повторную процедуру угашения (сеанс тестирования), причем 10 последних звуковых сигналов предъявляли при освещенности 130 лк. В период между сеансами животные находились в стандартных условиях. Подача звука осуществлялась усилителем мощности 100Y-101 (Россия) через динамик 1ГД-400Р (Россия). Во время проведения экспериментов при помощи самописца НЗ38-4П (Россия) фиксировали показания амплитуды вздрагивания (давление животного на платформу) в течение 100 мс после предъявления звука. Амплитуду вздрагивания оценивали по максимальному отклонению в положительную или отрицательную зону от нулевой линии пера самописца. Один миллиметр отклонения соответствовал 15 г давления на тензодатчик. При количественной оценке амплитуды вздрагивания один миллиметр отклонения пера принимали равным одной условной единице. Регистрацию времени ориентировочно-исследовательской активности (ОИА) и замирания между стимулами при повторной процедуре угашения вздрагивания осуществляли, используя компьютерную программу *Timer 2000* (Россия).

Статистическую обработку полученных экспериментальных данных проводили с использованием непараметрических критериев: *T*-критерия Вилкоксона и *U*-критерия Манна–Уитни в пакете статистических программ *STATISTICA 5.0*. Выбор непараметрических критериев обусловлен отсутствием нормального распределения значений исследуемых показателей. Проверялись статистические гипотезы о выраженности сдвигов в том или ином направлении по абсолютной величине показателей амплитуды СР, времени ОИА, а также времени замирания. У всех исследуемых групп сравнивали последнюю амплитуду СР до изменения освещенности (стимул № 10) с первой (стимул № 11) и последней (стимул № 20) амплитудами СР после увеличения освещенности во время сеанса тестирования. Сравнивали время ОИА и замирания до увеличения освещенности (стимул № 9) соответственно со временем ОИА и замирания после увеличения освещенности (стимулы № 10, 20). Анализировали различия ОИА непосредственно после увеличения освещенности (стимул № 10) группы № 1 с группами № 2, 3 и 4 соответственно. Различия считались достоверными при $p < 0.05$.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Полученные результаты показали, что увеличение освещенности при предъявлении звуковых сигналов во время повторного сеанса привыкания РВ немедленно (на первый сигнал после включения света) приводило к повышению амплитуды вздрагивания в группе № 2 (7.97 ± 2.42 до 12.77 ± 2.32 ; $p = .01$), т.е. у тех животных, которые не были обучены навыку (см. рис. 1,Б), а также у крыс, которые постоянно находились в своих домашних клетках при свободном доступе к корму и питью (3.63 ± 1.04 до 5.52 ± 1.31 ; $p = .01$) (см. рис. 2,Б). В группе № 1 (животные, обученные потреблять воду на световой сигнал) амплитуда вздрагивания непосредственно после изменения освещенности не модифицировалась ($p = .50$) (см. рис. 1,А). Отсутствие изменений в амплитуде вздрагивания наблюдалось и у группы № 3 – предварительно адаптированных к свету животных ($p = 0.41$) (см. рис. 2,А).

Последующее предъявление звуковых стимулов на фоне увеличенной освещенности вызывало разнонаправленные изменения амплитуды вздрагивания у животных разных групп. Так, амплитуда вздрагивания в конце сеанса угашения достоверно увеличивалась в группе № 1 (7.72 ± 2.73 до 11.65 ± 3.4 ; $p = 0.05$) (см. рис. 1,А). Напротив, к концу сеанса угашения амплитуда вздрагивания снижалась и не отличалась от значений СР до изменения освещенности в группе № 2 ($p = 0.22$) (см. рис. 1,Б), оставалась неизменной у животных группы № 3 ($p = 0.34$) (см. рис. 2,А) и продолжала увеличиваться в группе № 4 (3.63 ± 1.04 до 6.86 ± 1.76 ; $p = 0.01$) (см. рис. 2,Б).

Увеличение освещенности приводило к возникновению у крыс ОИА, время которой возрастало во всех группах. Однако в группе № 1, в отличие от остальных групп, инициация ОИА происходила не непосредственно после увеличения освещенности, а только после 11 звукового предъявления, т.е. первого звукового сигнала, предъявляемого при измененной освещенности. Снижение ОИА наблюдалось в группах № 1 и 2 после 18-го, в группе № 3 после 17-го, а в группе № 4 после 15-го звукового сигнала (см. табл. 1). Одновременно с увеличением ОИА животные всех групп демонстрировали достоверное снижение показателей поведения замирания, сохраняющегося в группе № 1 до 15-го, в группе № 2 до 19-го, в группах № 3 и 4 до 13-го звукового стимула (см. табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

У крыс, для которых привычно обитание в условиях сумерек, повышенная освещенность способна вызывать неприятные ощущения, которые сопровождаются появлением отрицательных эмоций, с последующим формированием ПИ [27–29]. По-видимому, именно поэтому в проведенных на-

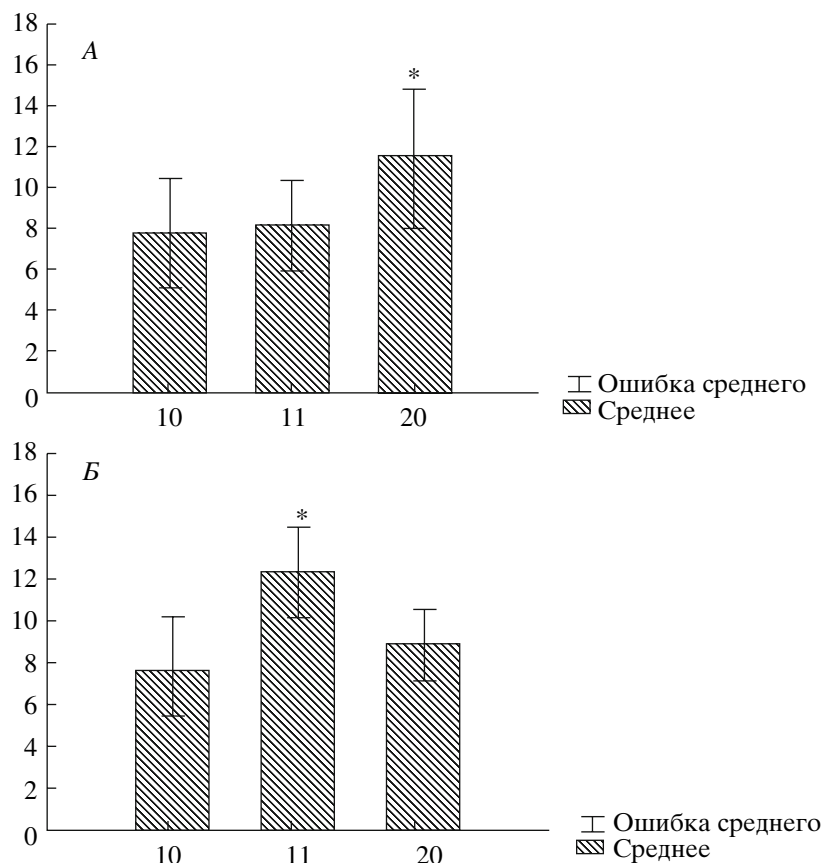


Рис. 1. Изменение амплитуды вздрагивания до и после увеличения освещенности во время сеанса тестирования у депривированных животных. Ось абсцисс – номер звукового стимула; ось ординат – амплитуда вздрагивания (усл. ед.); А – группа животных, подвергавшихся питьевой депривации и обучавшихся потреблять воду при увеличении освещенности ($n = 18$); В – группа животных, подвергавшихся питьевой депривации и адаптированных к свету ($n = 18$); *значимые различия относительно 10-го стимула (T -критерий Вилкоксона).

ми опытах отмечается увеличение амплитуды вздрагивания на предъявление звука после увеличения освещенности, которое сохраняется до конца сеанса угашения вздрагивания у животных группы № 4, содержащихся в условиях свободного доступа к пище и питью, без депривации, не адаптированных к свету и не подвергавшихся ассоциативному обучению. При этом первоначальное увеличение времени ОИА постепенно снижается, уступая место условному замиранию, время которого увеличивается к концу сеанса экспозиции звука. Эти результаты согласуются с исследованиями, в которых показан сенситизирующий эффект света на амплитуду вздрагивания у крыс [30]. Такой вид модификации поведения, вероятно, связан с тем, что у животных отсутствует память о связи светового стимула с каким-либо значимым для животного событием.

Учитывая отрицательное действие стресса на эмоциональный статус [8, 24], можно предположить, что в нашем эксперименте питьевая депривация формирует эмоционально негативное ПИ, которое выражается в повышении реакции на зву-

ковой сигнал при изменении освещенности. Однако предварительное обучение за счет ассоциации с удовлетворением потребности позволяет не только снизить выраженность отрицательных эмоций, но и изменить валентность эмоций, делая их положительными, поскольку удовлетворение потребности связано с чувством удовольствия и даже наслаждения [1].

По-видимому, это является ключевым фактором при модификации ранее сформированного опыта, актуализированного включением света. Нами показано, что к моменту включения света регистрируемые поведенческие показатели имеют определенный паттерн – отсутствует ОИА, увеличивается время замирания между стимулами и амплитуда вздрагивания снижается до стабильного минимума. Эти факты позволяют полагать, что произошло формирование приспособительного ПИ, характеризующегося оптимальной величиной реакции на интенсивные звуковые сигналы.

Увеличение освещенности приводит к усилению отрицательного эмоционального состояния у животных (тревожности), вследствие чего изменя-

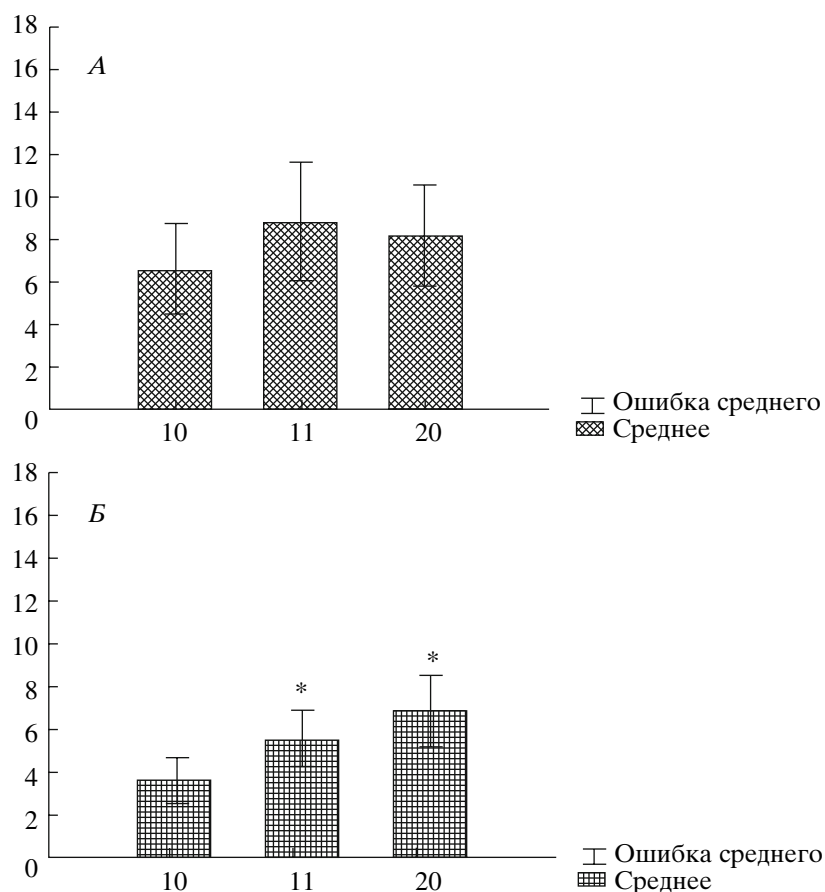


Рис. 2. Изменение амплитуды вздрагивания до и после увеличения освещенности во время сеанса тестирования у не-депривированных животных. Ось абсцисс – номер звукового стимула; ось ординат – амплитуда вздрагивания (усл. ед.); А – группа животных, не подвергавшихся питьевой депривации и адаптированных к свету ($n = 15$); Б – группа животных, не подвергавшихся питьевой депривации и не адаптированных к свету ($n = 18$); *значимые различия относительно 10-го стимула (Т-критерий Вилкоксона).

ется текущее поведение, что выражается в увеличении амплитуды вздрагивания, возникновении ОИА, а также снижении времени замирания между подачей звука (см. рис. 1,Б и табл. 1), свидетельствуя об актуализации активной стратегии поведения для избегания усилившегося негативного воздействия.

В то же время предварительный опыт, сформированный ассоциацией светового сигнала с положительным подкреплением (см. рис. 1,А), так же как и двухдневная адаптация к данной освещенности (см. рис. 2,А), нивелирует негативное анксиогенное влияние света. Возможно, что у животных группы № 1 (см. рис. 1,А) отсутствие увеличения вздрагивания связано с адаптацией к свету, поскольку в процессе обучения потреблению воды на включение света может происходить латентная адаптация. Однако нами обнаружены факты, подтверждающие отсутствие увеличения вздрагивания, ОИА и замирания, которое является результатом того, что одновременно с реализацией ПИ актуализируется память, относящаяся к *approach*

домену опыта. Эта актуализация лежит в основе ПП, сформированного в ходе удовлетворения потребности, сопровождающегося положительным эмоциональным состоянием. Во-первых, данного эффекта не наблюдается у животных группы № 2, где амплитуда вздрагивания возрастает непосредственно после увеличения освещенности. Во-вторых, показано, что между необученными и обученными потреблять воду на включенный свет животными, существует достоверная разница во времени их пребывания в месте подачи поилки с питьем (см. рис. 3) – это свидетельствует о прочной ассоциативной связи, а следовательно, об устойчивом положительном эмоциональном состоянии, возникающем при удовлетворении питьевой потребности, которое формирует ПП. В-третьих, ОИА появляется у крыс группы № 1 не сразу после увеличения освещенности, как в других группах, а только после предъявления звукового сигнала.

Вместе с тем у животных, подвергавшихся ассоциативному обучению, недавно сформированный опыт, извлеченный световым стимулом и связан-

Таблица 1. Показатели ориентировочно-исследовательской активности после увеличения освещенности во время сеанса тестирования вздрагивания у крыс

Номер стимула	Группы животных							
	1		2		3		4	
	(n = 18)		(n = 18)		(n = 15)		(n = 18)	
	$M \pm m$	p	$M \pm m$	p	$M \pm m$	p	$M \pm m$	p
9	0.0 ± 0.0	—	0.23 ± 0.16	—	0.0 ± 0.0	—	.94 ± .53	—
10	1.73 ± .86	.067	7.47 ± 1.60	.002	8.76 ± 1.94	.005	9.56 ± 1.13	.001
11	7.09 ± 1.87	.001	10.96 ± 1.76	.001	11.39 ± 1.86	.001	10.36 ± 1.24	.001
12	5.7 ± 1.87	.011	9.46 ± 1.90	.002	7.05 ± 2.37	.017	7.72 ± 1.37	.001
13	4.02 ± 1.36	.011	4.24 ± 1.55	.027	4.66 ± 1.65	.017	4.26 ± 1.32	.05
14	4.83 ± 1.64	.001	4.37 ± 1.41	.002	3.59 ± 1.22	.017	4.07 ± 1.21	.01
15	2.47 ± .90	.027	2.38 ± .67	.011	3.21 ± 1.04	.017	.97 ± .32	.67
16	.88 ± .60	.52	1.66 ± .58	.027	2.62 ± 1.18	.043	.67 ± .25	.87
17	1.42 ± .82	.011	1.03 ± .36	.002	.96 ± .58	.18	1.46 ± .42	.19
18	1.3 ± .89	.13	.33 ± .22	1	.93 ± .63	.44	.66 ± .45	.46
19	1.11 ± .94	.36	.64 ± .44	.46	1.4 ± .96	.10	0.0 ± 0.0	.067
20	1.22 ± .92	.46	.55 ± .38	.46	.65 ± .52	.77	0.0 ± 0.0	.067

Примечание. 1 – животные, обученные потреблять питье на световой сигнал; 2 – животные, адаптированные к свету в другом контексте после питьевой депривации; 3 – животные, адаптированные к свету без предварительной депривации в другом контексте; 4 – животные, не депривированные и не адаптированные к свету. Полуширные цифры показывают значимость различий относительно времени ОИА после 9-го звукового стимула (T -критерий Вилкоксона); цифры, выделенные курсивом, указывают на значимость различий времени ОИА группы № 1 с другими группами после 10-го звукового стимула (U -критерий Манна–Уитни); M – среднее арифметическое; m – ошибка средней.

ный с положительным эмоциональным состоянием, при последующей звуковой стимуляции модифицируется в ходе рассогласования, которое вызвано несоответствием ключевого стимула и ситуации. Результатом такого рассогласования оказывается новый профиль поведения с активацией поведения пассивного избегания (животное в

ответ на звуковой стимул начинает вздрагивать сильнее). Так как в группе животных, которых только адаптировали к свету (№ 3), рассогласования не возникает, то амплитуда вздрагивания остается неизменной до окончания сеанса угашения.

Дальнейшая звуковая стимуляция на фоне тонического светового сигнала в группе, не имевшей

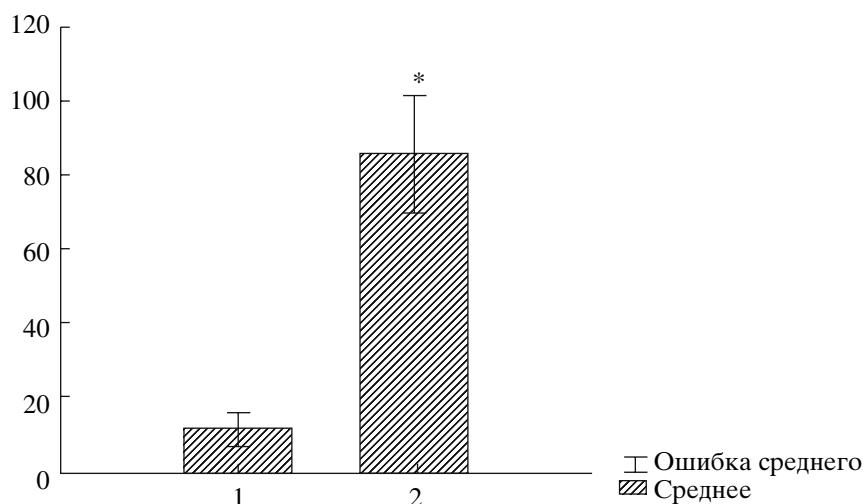


Рис. 3. Время пребывания животных у места подачи поилки после увеличения освещенности в боксах для обучения. Ось абсцисс – номер группы; ось ординат – время (с); 1 – группа животных, подвергавшихся питьевой депривации и обучавшихся потреблять воду при увеличении освещенности ($n = 5$); 2 – группа животных, подвергавшихся питьевой депривации и адаптированных к свету ($n = 5$); $*p = .014$ – значимые различия относительно группы 1 (U -критерий Манна–Уитни).

Таблица 2. Показатели замирания после увеличения освещенности во время сеанса тестирования вздрагивания у крыс

Номер стимула	Группы животных							
	1		2		3		4	
	(n = 18)		(n = 18)		(n = 15)		(n = 18)	
	$M \pm m$	p	$M \pm m$	p	$M \pm m$	p	$M \pm m$	p
9	16.8 ± 1.57	–	19.02 ± .67	–	17.33 ± 1.81	–	14.5 ± 1.62	–
10	13.87 ± 1.52	.012	12.06 ± 1.67	.002	9.43 ± 2.02	.009	7.73 ± 1.15	.001
11	11.33 ± 1.84	.022	8.41 ± 1.86	.001	7.8 ± 1.73	.003	7.66 ± 1.32	.001
12	13.52 ± 1.86	.15	9.97 ± 1.98	.002	12.47 ± 2.31	.027	9.17 ± 1.44	.005
13	14.0 ± 1.40	.074	15.1 ± 1.47	.011	14.85 ± 1.62	.29	12.84 ± 1.48	.42
14	14.22 ± 1.56	.019	14.2 ± 1.56	.002	14.04 ± 1.43	.10	14.05 ± 1.33	.71
15	16.1 ± 1.07	.69	17.28 ± .83	.036	13.98 ± 1.57	.26	15.48 ± 1.33	.77
16	17.86 ± 1.01	.57	17.33 ± .80	.036	14.64 ± 1.61	.31	15.75 ± 1.24	.59
17	17.79 ± .85	.46	16.28 ± 1.04	.002	18.44 ± .83	.91	16.45 ± .88	.74
18	18.47 ± .88	.57	16.44 ± 1.01	.011	18.55 ± .81	.68	17.55 ± .84	.15
19	17.42 ± 1.46	1	17.28 ± .92	.32	18.4 ± 1.09	.46	17.92 ± .88	.074
20	17.46 ± 1.47	.46	17.37 ± .91	.32	19.14 ± .72	.28	18.1 ± .86	.074

Примечание. 1 – животные, обученные потреблять питье на световой сигнал; 2 – животные, адаптированные к свету в другом контексте после питьевой депривации; 3 – животные, адаптированные к свету в другом контексте без предварительной депривации; 4 – животные, не депривированные и не адаптированные к свету. Полужирные цифры показывают значимость различий относительно времени замирания после 9-го звукового стимула (T -критерий Вилкоксона); M – среднее арифметическое; m – ошибка средней.

опыта ассоциативного обучения (см. рис. 1,Б), приводит к снижению амплитуды вздрагивания, ОИА и увеличению времени замирания крыс в новых условиях.

Таким образом, формирование нового опыта – вздрагивания животного на акустический стимул в условиях освещенности, которая использовалась при проявлении эмоций разной валентности, – приводит к изменению ранее приобретенного опыта, что выражается в разнонаправленном профиле вздрагивания.

Вероятно, при взаимодействии систем, принадлежащих к разным доменам, могут наблюдаться весьма неоднородные психологические последствия. Эта неоднородность может быть следствием того, что в одних ситуациях, подобных нашей, доминирует эмоциональный компонент, поэтому сравнительно велик “вес” систем низкой дифференцированности, а в других (например, ситуация категоризации слов с семантической преднастройкой, в которой слова “мишень” и “прайм” относятся к разным доменам [3]) повышается вклад более дифференцированных систем, сопоставимых с сознанием (см. [10]).

В настоящее время обнаружены молекулярно-биологические закономерности реконсолидации памяти, лежащие в основе ее модификации после повторной актуализации [26]. Активация памяти, как и ее формирование, требует синтеза белка для реконсолидационных процессов. В связи с этим предлагается связывать протеинзависимые консо-

лидационные процессы не с “новой”, а шире – с “активной” памятью [21]. Ранее нами были приведены данные, свидетельствующие в пользу того, что нейроны, принадлежащие данной системе и вовлекающиеся в обеспечение одного поведения, при включении этой системы в обеспечение другого поведения не меняют системной специализации, но перестраивают свою активность [2]. В последнее время на основании данных, полученных в экспериментах с определением системной специализации нейронов при последовательном формировании разных поведенческих актов, был сделан вывод об изменении ранее сформированной системы поведенческого акта после обучения следующему акту. Реконсолидационная модификация, претерпеваемая ранее сформированной (“старой”) системой при появлении связанной с ней новой системы, была названа *аккомодационной* реконсолидацией [9, 12].

Возможно, в основе изменения приобретенного опыта лежит аккомодационная реконсолидация. Поскольку профили реконсолидации различны при актуализации разного поведения, можно предположить, что нейрохимически в наших условиях реконсолидации различны.

Таким образом, можно полагать, что реализация ПП или ПИ на фоне актуализации систем “противоположного” домена приводит к реорганизации памяти ранее сформированного поведения. Исследование закономерностей, вариантов и устойчивости подобных модификаций является

интересной и перспективной задачей будущих исследований.

ВЫВОДЫ

1. Реализация поведения приближения или поведения избегания на фоне актуализации систем “противоположного” домена приводит к реорганизации памяти ранее сформированного поведения.

2. Динамика замирания имеет единую направленность независимо от того, системы какого домена поведения – только “избегания” или “приближения” – активируются во время реализации поведения вздрагивания на звуковой сигнал.

3. Актуализация поведения приближения на условный стимул, ассоциированный с питьевым подкреплением, в ситуации реализации поведения вздрагивания временно тормозит ориентировочно-исследовательскую активность.

4. Модификация вновь сформированного поведения вздрагивания на звуковой сигнал во время актуализации поведенческого навыка потребления воды на световой стимул зависит от эмоциональной валентности контекста, при котором вырабатывался навык потребления воды на световой стимул.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Анохин П.К. Системные механизмы высшей нервной деятельности. М.: Наука, 1979.
2. Александров Ю.И. Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении. М.: Наука, 1989.
3. Марченко О.П., Безденежных Б.Н. Категоризация слов как способ изучения межсистемных отношений // Психол. журн. 2008. Т. 29. № 3. С. 77–85.
4. Швырков В.Б. Нейрональные механизмы обучения как формирование функциональной системы поведенческого акта // Механизмы системной деятельности мозга. Горький, 1978. С. 147.
5. Швырков В.Б. Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М.: Наука, 1978. С. 125–134.
6. Сторожева З.И., Прошин А.Т. Изучение латентного ситуационного торможения сердечного компонента реакции вздрагивания на звуковой стимул у крыс // Высшая нервная деятельность. 1999. Т. 49. № 6. С. 999–1007.
7. Судаков К.В. Системогенез поведенческого акта // Механизмы деятельности мозга. М.: Госнахтехизд, 1979. С. 88–89.
8. Судаков К.В. Системные механизмы эмоционального стресса. М.: Наука, 1983.
9. Alexandrov Yu.I., Grinchenko Yu.V., Shevchenko D.G. et al. A subset of cingulate cortical neurons is specifically activated during alcohol-acquisition behaviour // Acta Physiol. Scand. 2001. V. 171. P. 87–97.
10. Alexandrov Yu.I., Sams M.E. Emotion and consciousness: ends of a continuum // Cogn. Brain Res. 2005. V. 25. № 2. P. 387–405.
11. Alexandrov Yu.I., Klucharev V., Sams M. Effect of emotional context in auditory-cortex processing // International Journ. of Psychophysiology. 2007. V. 65. P. 261–271.
12. Alexandrov Yu.I. How we fragment the world: the view from inside versus the view from outside // Social Science Information. 2008. V. 4. № 3. P. 419–457.
13. Berg W.K., Balaban M.T. Startle elicitation: stimulus parameters, recording techniques, and quantification // Startle modification/Eds. M.E. Dawson, A.M. Schell, A.H. Bohhmelt. Cambridge University Press, 1999. P. 21–50.
14. Delgado M.R., Frank R.H., Phelps E.A. Perceptions of moral character modulate the neural systems of reward during the trust game // Nat. Neurosci. 2005. V. 8. № 11. P. 1611–1618.
15. Davidson R.J., Ekman P., Friesen W.V et al. Approach-withdrawal and cerebral asymmetry: emotional expression and brain physiology // Journ. of Personality and Social Psychology. 1990. V. 58. P. 330–341.
16. Davis M., File S.E. Intrinsic and extrinsic mechanisms of habituation and sensitization: Implication for the design and analysis of experiments // Habituation, Sensitization and Behavior / Eds. H.V.S. Peeke, L. Petrinovich. San Diego, C.A.: Academic Press, 1984. P. 287–323.
17. Davis M., Schlesinger L.S., Sorenson C.A. Temporal specificity of fear conditioning: effects of different conditioned stimulus-unconditioned stimulus intervals on the fear-potentiated startle effect // Journ. Exp. Psychol. Anim. Behav. Process. 1989. V. 15. № 4. P. 295–310.
18. Frijda N.H. Emotions and action // Feeling and emotions: The Amsterdam symposium. Cambridge University Press, 2004. P. 158.
19. Koyama T., Kato K., Tanaka Y.Z., Mikami A. Anterior cingulate cortex activity during pain-avoidance and reward tasks in monkeys // Neuroscience Research. 2001. V. 39. P. 421–430.
20. Lang P.J., Bradley M.M., Cuthbert B.N. Emotion, attention, and the startle reflex // Psychol. Rev. 1990. V. 97. № 3. P. 377–395.
21. Nader K. Response to Arshavsky: Challenging the old views // Trends Neurosci. 2003. V. 26. P. 466–468.
22. Nishijo H., Yamamoto Y., Ono T. et al. Single neuron responses in the monkey anterior cingulate cortex during visual discrimination // Neuroscience Letters. 1997. V. 227. P. 79–82.
23. Pletnikov M.V., Storozheva Z.I., Sherstnev V.V. Relationship between memory and fear: developmental and pharmacological studies // Pharmacol. Biochem. Behav. 1996. V. 54. № 1. P. 93–98.
24. Rasmussen D.D., Crites N.J., Burke B.L. Acoustic startle amplitude predicts vulnerability to develop post-traumatic stress hyper-responsivity and associated plasma corticosterone changes in rats // Psychoneuroendocrinology. 2008. V. 33. № 3. P. 282–291.
25. Richardson R., Wang P., Campbell B.A. Delayed development of conditioned heart rate responses to auditory stimuli in the rat // Dev. Psychobiol. 1995. V. 28. № 4. P. 221–238.
26. Sara S.J. Retrieval and reconsolidation: toward a neurobiology of remembering // Learn. and Mem. 2000. V. 7. P. 73–84.

27. *Spielhofen A.J., Raaijmakers W.G.* The influence of adult handling and social isolation on dark preference in albino rats // *Anim. Behav.* 1974. V. 22. № 4. P. 987–990.
28. *Stratton L.O., Kastin A.J., Coleman W.P.* Activity and dark preference responses of albino and hooded rats receiving MSH // *Physiol. Behav.* 1973. V. 11. № 6. P. 907–909.
29. *Walker D.L., Davis M.* Double dissociation between the involvement of the bed nucleus of the stria terminalis and the central nucleus of the amygdala in startle increases produced by conditioned versus unconditioned fear // *Journ. Neurosci.* 1997. V. 17. № 23. P. 9375–9383.
30. *Walker D.L., Davis M.* Anxiogenic effects of high illumination levels assessed with the acoustic startle response in rats // *Biol. Psychiatry.* 1997. V. 42. № 6. P. 461–471.
31. *van den Bos W., McClure S.M., Harris L.T. et al.* Dissociating affective evaluation and social cognitive processes in the ventral medial prefrontal cortex // *Cogn. Affect. Behav. Neurosci.* 2007. V. 7. № 4. P. 337–346.
32. *Wittmann B.C., Schiltz K, Boehler C.N., Duzel E.* Mesolimbic interaction of emotional valence and reward improves memory formation // *Neuropsychologia.* 2008. V. 46. № 4. P. 1000–1008.

MODIFICATION OF THE CURRENT BEHAVIOR DURING ACTUALIZATION OF MEMORY BASED ON POSITIVE REINFORCEMENT

A. T. Proshin*, Z. I. Storozheva, V. V. Sherstnev***, Yu. I. Alexandrov******

*Research assistant, Institute of Normal Physiology named after P.K. Anokhin, RAMS, Moscow

**PhD, senior research assistant, the same place

***M.D., professor, the same place

****Sc.D. (psychology), professor, Institute of Psychology RAS, Moscow

The assumption that presentation of visual signal associated with positive reinforcement affected the dynamics of emotional negative withdrawal behavior formed by sound stimulation was checked. The research was conducted on rats; emotional negative withdrawal behavior (“startle-reaction”), exploratory activity and freezing during sound stimuli presentation after light intensity changing were recorded and compared with previously formed in experimental group emotionally positive approach behavior. Received data confirm the assumption that modification of emotional negative withdrawal behavior during actualization of behavior formed under situations characterizing by different valence of emotions takes place is due to activation and interaction of different domains of memory.

Key words: individual experience, learning, emotions, startle-reaction, modification of behavior.