

- Garcia A., Benjumea S.* The Emergence of Symmetry in a Conditional Discrimination Task Using Different Responses as Proprioceptive Samples in Pigeons // *Journal of the Experimental Analysis of Behaviour*. 2006. V. 86. № 1. P. 65–80.
- Jarvis E. D. et al.* Avian brains and a new understanding of vertebrate brain evolution // *Nature Reviews Neuroscience*. 2005. V. 6. № 2. P. 151–159.
- Lazar R. M., Davis-Lang D., Sanchez L.* The formation of visual stimulus equivalences in children // *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*. 1984. V. 41. № 3. P. 251–266.
- Matsuzawa T.* Symbolic representation of number in chimpanzees // *Current Opinions in Neurobiology*. 2009. V. 19. P. 92–98.
- Olkowicz S., Kocourek M., Lučan R. K., Porteš M., Fitch W. T., Herculano-Houzel S., Němec P.* Birds have primate-like numbers of neurons in the forebrain // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2016. 201517131.
- Pepperberg I. M.* Abstract concepts: date from a gray parrot // *Behavior process*. 2013. V. 93. P. 82–90.
- Pepperberg I. M.* Animal language studies: What happened? // *Psychonomic Bulletin & Review*. 2016. P. 1–5.
- Sidman M., Rauzin R., Lazar R., Cunningham S., Tailby W., Carrigan P.* A search for symmetry in the conditional discriminations of rhesus monkeys, baboons, and children // *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*. 1982. V. 37. № 1. P. 23–44.
- Swisher M., Urcuioli P. J.* Symmetry in the pigeon with sample and comparison stimuli in different locations. II // *Journal of the experimental analysis of behavior*. 2015. V. 104. №. 2. P. 119–132.
- Tomanari G. Y., Sidman M., Rubio A. R., Dube W. V.* Equivalence classes with requirements for short response latencies // *Journal of the Experimental Analysis of Behavior*. 2006. V. 85. P. 349–369.
- Tomonaga M., Matsuzawa T., Fujita K., Yamamoto J.* Emergence of symmetry in a visual conditional discrimination by chimpanzees (*Pan Troglodytes*) // *Psychological Reports*. 1991. V. 68. P. 51–60.

## **МЕТОДИКА ОБУЧЕНИЯ КРЫС МНОГОЗВЕНЬЕВЫМ ИНСТРУМЕНТАЛЬНЫМ НАВЫКАМ<sup>1</sup>**

*Е. А. Кузина*

Институт психологии РАН, Москва, Россия  
*ehofir@mail.ru*

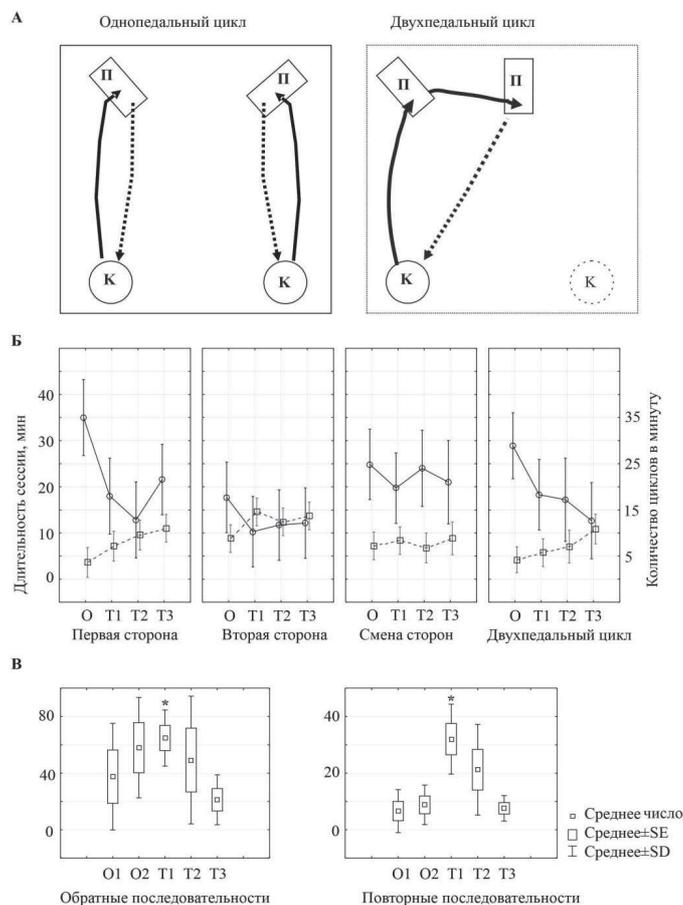
Исследования нейронных механизмов научения в основном проводятся на животных. Сложные формы научения, наиболее близкие к поведению человека, как правило, изучаются на приматах, однако использование обезьян в нейрофизиологических экспериментах по многим причинам осложнено (Goodman, Check, 2002), таким образом, поиск экологически валидных моделей научения на самых распространенных объектах – крысах и мышах остается актуальным

<sup>1</sup> Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (проект № 14-28-00229).

(см., например: Murphy et al., 2008; Poddar et al., 2013). Для приматов характерны многозвеньевые последовательные акты. Разработка методики обучения крыс многозвеньевым последовательностям позволяет совместить сложные формы поведения с нейрофизиологическими исследованиями, что поможет выявлению наиболее универсальных механизмов обучения (Александров и др., 2015; Никольская, 2010). Анализ ряда методик формирования навыков у крыс, состоящих из  $N > 2$  последовательных актов, которые применяются в поведенческих исследованиях и в экспериментах с регистрацией активности нейронов, показал, что, в отличие от процедур с не инструктированным поиском правильного решения у обезьян (Ргосук et al., 2000), у крыс выполнение каждого акта последовательности однозначно задается внешним сигналом-подсказкой (Рябчикова, Цитоловская, 1984; Ergorul, Eichenbaum, 2006; Ma et al., 2014). При многократном предъявлении серии различных сигналов в определенном порядке повышение вероятности «правильного» поведения также не связано с самостоятельной организацией активности животного относительно каждого из элементов последовательности (Blaisdell et al., 2006; Murphy et al., 2008). В сравнительном обзоре методов получения многозвеньевых навыков в отечественной физиологической школе в 1950–1980 гг., проведенном К. А. Никольской, отмечается, что временной и процедурный протокол в т. н. методиках «наращивания» и «сведения в цепь» препятствовал оптимизации выученного поведения и проявлению индивидуальных различий при его формировании (Никольская, 2010). Кроме того, крысы не могли обучиться сложным инструментальным навыкам самостоятельно, даже после предварительного обучения отдельным его этапам (но см.: Рябчикова, Цитоловская, 1984). Можно предположить, что, помимо особенностей процедуры обучения, одной из причин было небольшое фиксированное время сессии (15 минут), которое использовалось, в частности, для выявления индивидуальных различий при самостоятельном обучении крыс в пространственных и инструментальных задачах (Никольская, Хоничева, 2010). Если длительность ежедневного обучения составляла не менее 30 минут, то доля самостоятельно научившихся инструментальному навыку животных возрастала до 81% (Арутюнова и др., 2014). А при увеличении количества ежедневных сессий обучения крысы смогли обучиться сложным моторным навыкам, которые ранее изучались только у обезьян (Poddar et al., 2013). Основными задачами настоящего исследования было: 1) описать особенности самостоятельного обучения крыс инструментальному поведению нажатия на педаль без фиксированного времени сессии и оценить долю обучившихся животных, 2) проверить, смогут ли крысы, обучившиеся первой задаче, также самостоятельно научиться более сложной двухпедальной циклической последовательности (ЦП) без использования внешних подсказок (сигналов-переключателей) и фиксированного времени сессии, 3) выделить особенности и динамику обучения сложной последовательности при разном количестве этапов предшествующего обучения.

## **Методика**

*Животные.* Эксперименты были проведены на 27 взрослых (5–10 месяцев) самках беспородных крыс. В течение исследования животные были помещены в ин-



**Рис. 1А.** Схема обучения крыс циклическому поведению.

*Левый рис.* Последовательности актов подхода и нажатия на педаль, подхода к кормушке и захвата пищи из нее на левой и правой стороне экспериментальной клетки

*Правый рис.* Последовательность подхода и нажатия на первую (угловую) педаль, подхода и нажатия на вторую (среднюю) педаль и побежки к кормушке. Симметричная схема поведения (не показана) была также на правой стороне клетки

**Б.** Среднее время сессии и количество эффективных циклов в минуту при обучении (О) и тестировании (Т1–Т3) последовательно формируемых навыков.

*Слева направо:* 1) обучение первой педали, 2) обучение второй педали, 3) обучение смене правой и левой сторон после каждых 20 эффективных циклов, 4) обучение новому двухпедальному циклу. Вертикальными линиями обозначены 0,95% доверительные интервалы ( $K-S d = 0,2, p > 0,2$ )

**В.** Динамика двух типов пробных последовательностей актов у крыс, обучавшихся новому двухпедальному циклу в течение 2–3 дней. О1 и О2 – дни обучения, Т1–Т3 – дни тестирования

*Левый рис.* Среднее количество циклов в обратной последовательности (от средней к угловой педали); \* –  $p < 0,05$  по критерию Вилкоксона при сравнении последним днем тестирования.

*Правый рис.* Среднее число повторных нажатий на педали (например, 1–2–1... или 2–1–2...); \* –  $p < 0,05$  при сравнении с остальными днями обучения и повторения

дивидуальные клетки с постоянным доступом к воде и содержались на частичной пищевой депривации (потеря веса не превышала 15% от первоначального).

*Экспериментальная клетка.* Стандартная схема расположения педалей и кормушек показана на рисунке 1А слева. При нажатии на левую или правую педаль автоматически подается кормушка, расположенная вдоль той же стороны клетки, что и педаль. На правом графике приведена схема циклического поведения, когда кормушка (левая или правая) подается только после того, как крыса нажмет сначала на угловую (левую или правую), а потом на среднюю педали. Нажатие только на угловую или среднюю педаль, а также обратная последовательность (от средней к угловой педали) не приводили к появлению пищи.

*Обучение.* В *первой серии* экспериментов крыс ( $n = 21$ ) ежедневно сажали в клетку с двумя педалями и кормушками по углам (левый график на рисунке 1А) на 30–70 минут. Время окончания сессии определяли по смене активного поискового или пищедобывательного поведения на длительную иммобилизацию или сон (не менее 10–12 минут). У 10 животных эффективной была правая сторона, а у 11 – левая. Отметки о нажатии на педаль и опускании головы в кормушку, а также особенности поискового поведения крыс фиксировали в протоколе и на магнитофонную пленку (Nihon Kohden, Япония) с последующей записью на компьютер (IBM PC). Критерием обучения было выполнения не менее 2 эффективных циклов в минуту (Ma et al., 2014). После обучения первой педали крысы в течение 3 дней повторяли выученное ЦП, а затем эффективную сторону меняли, и животные должны были также самостоятельно обучиться второму циклу. Рассчитывали количество дней/сессий обучения и суммарное время, которое крысы проводили в клетке до достижения критерия (см. выше) на первой и второй стороне.

Во *второй серии* экспериментов одна группа крыс ( $n = 7$ ), так же, как описано выше, самостоятельно обучалась нажимать на первую и вторую педали (первый и второй этапы). После обучения каждой педали они в течение 3 дней повторяли выученный навык. На третьем этапе эффективную сторону меняли после получения 20–25 порций пищи, так что животные должны были обучиться переходить на другую сторону после нескольких проверочных циклов на уже неэффективной стороне. После 3 дней повторения навыка переходов между сторонами педали устанавливали так, как показано на рисунке 1А справа, и начинали обучение 4-му этапу, на котором крысы должны были сначала нажать на первую угловую (левую или правую), а потом на вторую педаль, расположенную ближе к середине задней стенки клетки (далее – среднюю) для получения сыра (из левой или правой кормушки соответственно). Так же, как и на предыдущих этапах обучения, животные должны были самостоятельно обнаружить новую закономерность. Четыре крысы обучались на левой стороне клетки, и три – на правой. После появления повторяющихся циклических побегов от педалей к кормушке новый навык тестировали в течение последующих 3 дней. Вторая группа крыс ( $n = 2$ ) была обучены тем же 4 этапам, но в другом порядке: сначала они обучались нажимать на первую педаль, а на следующий день вводили новую двухпедальную последовательность, как в первой группе. После 3-дневного повторения этой последовательности они обучались простому циклическому навыку на второй стороне и смене сторон. Оценивали показатели среднего времени сес-

сии, количества пробных и эффективных циклов, числа результативных циклов в минуту, отношения правильных циклов к пробным, количества пробных актов в минуту, а также общей скорости побегов, которая рассчитывалась как суммарное число эффективных и пробных циклов в минуту. При обучении двухпедальной последовательности анализировали также динамику «ошибочных» актов разного типа на этапах обучения и тестирования. Применяли непараметрические критерии Манна–Уитни, Вилкоксона,  $\chi^2$  и точный критерий Фишера.

## Результаты

В *первой серии* экспериментов было обнаружено, что все крысы смогли за разное время самостоятельно обучиться нажимать на педаль. Время обучения у индивидуальных животных варьировало от 2 до 11 дней при длительности ежедневной сессии 30–75 минут. Но большинство крыс ( $n = 15$  из 21, (Fisher exact)  $p = 0,013$ ) обучалось не более 4 дней (Медиана и Мода = 4 дня). Причем циклические побегки от кормушки к педали возникали в первые 10–15 минут после начала активного поискового поведения (вместо других форм активности: поиска выхода из клетки, затаивания, грумминга и т. д.), связанного с обнаружением правила подачи кормушки (сравнение доли среднего числа пробных циклов в сессиях до и после достижения критерия:  $\chi^2 = 6462$ ,  $df = 20$ ,  $p < 0,0001$ ). Суммарное время обучения нажатия на первую педаль изменялось в пределах от 86 до 500 минут (среднее –  $202,14 \pm 95,7$  мин.), в то время как второй стороне все животные обучались за 1 сессию (среднее время –  $30 \pm 9,64$  мин). При этом скорость выполнения эффективного поведения в первый день обучения второй педали была значимо выше по сравнению с днем обучения первой стороне (2,1 цикла в минуту (ц/мин) на первой стороне и 8,79 ц/мин на второй, Вилкоксон  $z = 2,36$ ,  $p = 0,017$ ) (см. рисунок 1Б). Сходные результаты были получены и в исследовании Арутюновой и коллег (Арутюнова и др., 2014), где обучившиеся животные проводили в экспериментальной клетке от 4 до 11 дней. Небольшой процент крыс, которые не смогли научиться нажимать на педаль, может объясняться фиксированным временем сессии (30 минут), которое для малоактивных животных могло становиться просто «временем ожидания» попадания в домашнюю клетку (Арутюнова и др., 2014; Никольская, Хоничева, 1999). Так, в исследовании Никольской и Хоничевой время сессии было еще меньше – 13–15 минут, а процент крыс, не обучившихся циклическому пищедобывательному поведению в лабиринте, соответственно, больше – 43,3%. С другой стороны, применение методики обучения до 3 сессий в день показало, что крысы способны обучаться сложным моторным навыкам, ранее наблюдавшихся лишь у приматов (Poddar et al., 2013).

Во *второй серии* экспериментов проверяли гипотезу о возможности обучения более сложной двухпедальной последовательности без использования внешних подсказок и фиксированного времени сессии. Все 9 крыс смогли обучиться этому навыку за 1–3 дня. На рисунке 1Б приведены средние оценки времени сессии и количества эффективных циклов в минуту в течение 4 этапов обучения и тестирования в первой группе крыс ( $n = 7$ ). Хотя на каждом этапе соотношение этих параметров было разным, можно видеть, что увеличение скорости результативного поведения и уменьшение времени сессии (в связи с быстрым

насыщением животного) было характерно только при обучении и повторении первого навыка и двухпедальной последовательности ( $r^2 = 0,14-0,094$ ,  $df = 131$ ,  $F = 13,6-21,45$ ,  $p < 0,001$ ). Поскольку во всех ранее проведенных исследованиях с крысами и кроликами появление новых элементов опыта (на основе реконструкции активности групп специализированных нейронов) было обнаружено как при обучении первой, так и второй стороне поведенческого цикла, то сходный замедленный темп формирования самой первой и двухпедальной циклической последовательности, по-видимому, может отражать больший объем перестроек между компонентами прошлого опыта животного на этих этапах, по сравнению с теми модификациями, которые происходят при использовании уже имеющихся последовательностей актов в новом контексте во время обучения второй педали или смене эффективных сторон (Александров и др., 2015). При анализе особенностей обучения двухпедальной последовательности были также выделены типы пробных циклов, соотношение и динамика которых на разных стадиях обучения и тестирования у индивидуальных животных была разной. Наиболее часто встречались одиночные нажатия на угловую или среднюю педали, которые составляли до 50% всех циклов ( $\chi^2 > 23$ ,  $p < 0,0001$ ). Циклы в обратном порядке (от средней к угловой педали) и повторные последовательности нажатий без подходов к кормушке (например, нажатия на первую, среднюю и опять первую педали или наоборот) встречались реже (в среднем в 5–6% всех циклов) и в наибольшей степени различались у крыс с разным количеством этапов до начала обучения сложному навыку. Так, у двух крыс, предварительно обученных только одной педали, было меньше всего обратных и повторных нажатий (не более 2% всех циклов) (Манн–Уитни при попарных индивидуальных сравнениях,  $p < 0,05$ ). Животные, обученные до нового поведения еще 3 этапам, разделились по количеству сессий до достижения критерия обученности (2 правильных цикла в минуту): 3 крысы обучились за 2–3 сессии, а 4 – за 1 сессию. Сравнение переменных скорости и доли правильных и пробных циклов разного типа (всего 8 параметров) между выделенными подгруппами (всего 3 подгруппы) животных показало, что 1) между ними не было достоверных различий при обучении первой педали (Манн–Уитни  $p > 0,1$ ), 2) у крыс, обученных новой последовательности после первой педали, было значимо больше эффективных циклов в минуту, возросла доля результативных циклов на этапах обучения второй педали и смене сторон (M–U,  $p < 0,05$ ), и достоверно уменьшилось число «ошибочных» последовательностей по сравнению с медленно обучавшимися животными (M–U,  $p < 0,05$ ), 3) медленно обучавшиеся новой последовательности крысы значимо чаще использовали вариант нажатия только на среднюю педаль, по сравнению с обучившимися за 1 сессию животными. На рисунке 1В приведены усредненные по 5 животным оценки динамики обратных и повторных циклов в течение 5 дней обучения и тестирования нового поведения. Доля циклов этого типа достигала максимума на 3 день и значимо снижалась только к последнему – 5 дню повторения (Вилкоксон,  $z = 2$ ,  $p = 0,43$ ). Таким образом, более медленное обучение сложной двухпедальной последовательности было связано с большим количеством и разнообразием вариантов актуализации ранее сформированных компонентов опыта, проявляющимися в поведении в виде повторяющихся последовательностей пробных циклов разного типа. Интересно,

что средняя длительность двухпедального цикла ( $2,29 \pm 0,43$  с) в дефинитивном поведении (на 3-й день тестирования) у всех крыс не отличалась значимо от времени реализации простого цикла после обучения первому ( $2,5 \pm 0,12$  сек) и второму этапу ( $2,17 \pm 0,46$  с) (Вилкоксон,  $z < 1$ ,  $p \geq 0,3$ ), в то время как на стадии обучения минимальная длина циклов была на второй педали ( $2,42 \pm 0,59$  с) (что значимо отличалось от времени цикла на других этапах обучения: Вилкоксон,  $p < 0,05$ ). Анализ динамики времени отдельных актов при обучении и тестировании показал, что для всех крыс был характерен свой паттерн изменения длительности последовательно реализуемых актов: у некоторых животных значимо уменьшалось время подхода и нажатия на педали, у других – только подхода к педалям или кормушке и т. п. Полученные результаты соответствуют обнаруженной при пространственном и моторном научении закономерности, согласно которой, если в процедуре обучения сложному поведению выполнение отдельных актов или их групп не определяется внешним временным регламентом, то в процессе его усвоения и оптимизации может происходить «укрупнение» отрезков пути (Dragoi, Vuzsaki, 2006), или объединение отдельных актов в последовательности, которые реализуются как единое целое (Hermez-Vazquez et al., 2009).

## Выводы

1. Было обнаружено, что при отсутствии фиксированного времени сессии все животные за разное время смогли самостоятельно обучиться циклическому пищедобывательному навыку нажатия на педаль. Увеличение доли эффективных циклов происходило в пределах одной сессии и было связано с возникновением активного поискового пищедобывательного поведения вместо альтернативных форм активности в предшествующие дни.
2. Обучение последовательному поведению нажатия на первую и вторую педали в модели самостоятельного обучения без внешних сигналов-переключателей по среднегрупповым формально-динамическим показателям соответствовало этапам обучения и консолидации навыка нажатия на первую педаль, что, как мы предполагаем, может быть связано с большим объемом реорганизацией ранее сформированных компонентов опыта.
3. Вероятность более длительного обучения двухпедальной циклической последовательности возрастала при увеличении количества сходных навыков, сформированных на предыдущих этапах обучения. Для медленно обучавшихся крыс было характерно повышенное число актуализированных альтернативных вариантов пробных актов, которое значимо снижалось только при переходе к дефинитивному поведению.

## Литература

- Александров И. О. Формирование структуры индивидуального знания. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2006.
- Александров Ю. И., Горкин А. Г., Созинов А. А., Сварник О. Е., Кузина Е. А., Гаврилов В. В. Консолидация и реконсолидация памяти: психофизиологический анализ // Вопросы психологии. 2015. №3. С. 1–13.

- Арутюнова К. Р., Гаврилов В. В., Александров Ю. И. Научение и поведение в отсутствие зрительного контакта со средой у крыс // Экспериментальная психология. 2014. Т. 7. З. С. 31–43.
- Никольская К. А. Системно-информационные аспекты познавательной деятельности позвоночных: Дис. ... докт. биол. наук. М.: МГУ им. М. В. Ломоносова, 2010.
- Никольская К. А., Хоничева Р. М. Особенности обучения крыс в условиях свободного выбора // Журнал высшей нервной деятельности. 1999. Т. 49. № 3. С. 664–674.
- Рябчикова Н. А., Цитоловская Л. А. Новая форма образования систем пищедобывательных условных рефлексов у животных // Журнал высшей нервной деятельности. 1986. Т. 36. № 1. С. 182–185.
- Blaisdell A. P., Sawa K., Leising K. J., Waldmann M. R. Causal reasoning in rats // Science. 2006. V. 311. № 5763. P. 1020–1022.
- Dragoi G., Buzsaki G. Temporal encoding of place sequences by hippocampal cell assemblies // Neuron. 2006. V. 50. P. 145–157.
- Goodman S., Check E. Animal experiments: The great primate debate // Nature. 2002. V. 417. P. 684–687.
- Ergorul C., Eichenbaum H. Essential role of the hippocampal formation in rapid learning of higher-order sequential associations // Journal of Neurosci. 2006. T. 26. № 15. P. 4111–4117.
- Hermer-Vazquez L. Rats' learning of a new motor skill: insight into the evolution of motor sequence learning // Behav. process. 2009. V. 81. № 1. P. 50–59.
- Ma L., Hyman, J. M., Lindsay A. J., Phillips A. G., Seamans J. K. Differences in the emergent coding properties of cortical and striatal ensembles // Nature neurosci. 2014. Online Publication. doi:10.1038/nn.3753.
- Murphy R. A., Mondragón E., Murphy V. A. Rule Learning by Rats // Science. 2008. V. 319. P. 1849–1851.
- Poddar R., Kawai K., Ölveczky B. P. A fully automated high-throughput training system for rodents // PloS one. 2013. V. 8. № 12. P.e83171.
- Procyk E., Tanaka Y. L., Joseph J. P. Anterior cingulate activity during routine and non-routine sequential behaviors in macaques // Nature Neurosci. 2000. V. 3. № 5. P. 502–508.

**ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ РЕАКЦИИ ОБЫКНОВЕННЫХ УЖЕЙ  
(NATRIX NATRIX) В Т-ОБРАЗНОМ ЛАБИРИНТЕ,  
СВЯЗАННЫЕ С РАЗЛИЧЕНИЕМ ЗЕЛЕННОГО И КРАСНОГО ЦВЕТОВ**

Р. В. Желанкин

НОЧУ ВО Московский институт психоанализа  
zhelankin86@mail.ru

**Проблема исследования**

Известно, что активность рептилий регулируется как температурным, так и световым режимами, что было показано на среднеазиатских эфах (Черлин, 2012). Показана способность водяных ужей (*Natrix tessellata*) и поперечнополосатых полозов (*Coluber carelini*) к выработке условных рефлексов на свет и цвет лампы при сочетании условного светового раздражителя с безусловным тепловым под-