

СОВРЕМЕННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ РОЛИ ПАМЯТИ В РЕАКЦИЯХ ВЫБОРА

Г.Е.Григорян

*/Лаборатория мед.-биол. исследований Центра биофизики НАН РА/
375044 Ереван, ул. Асратяна, 7*

Ключевые слова: поведение, поиск, выбор, память, потребность

Современные исследования поведения проходят под знаком интеграции усилий психологов, этологов и физиологов в познании естественного поведения животных и его моделирования в лабораторных условиях [3, 12, 24, 26, 33, 35, 36, 39, 40, 42, 50]. Особый интерес в поведении животных представляют реакции выбора в многоальтернативной среде. Оценка результатов исследования стратегий оптимального пищедобывательного поведения в природе позволила найти оригинальное продолжение исследованиям, начатым еще Толмэном [22], и разработать экспериментальный подход для анализа роли обучения и памяти в формировании оптимальных стратегий поведения животных [48–50].

В исследованиях памяти происходит смещение акцента с проблем запоминания и сохранения информации на проблемы ее воспроизведения [1, 5, 8–10, 27, 28, 32, 35, 41]. Особое внимание уделяется изучению роли исследовательской мотивации в реакциях выбора и в процессе извлечения энграмм из памяти [6, 9, 10, 14, 16, 19, 21, 32, 35, 37, 51, 54]. Выход на эту проблематику усилил интерес к моделированию в экспериментах на животных ситуаций, психологически значимых для человека [12, 16, 18, 31, 34, 46, 54]. Проблема роли и динамики поиска в поведении животных и человека напрямую связана с такими характеристиками индивида, как способность к обучению, уровень рассудочной деятельности, стрессоустойчивость [12–14, 16, 18, 20, 46, 54].

Закономерности извлечения энграмм памяти при совершении выбора в условиях неопределенности, а также динамика развертывания поисковой активности стали предметом и наших исследований [9, 10, 20, 21, 37].

Подбор тестов для изучения реакции выбора у крыс. Одной из необходимых предпосылок для изучения динамичных форм поведения у высших животных является выбор адекватных тестов [7, 50]. Так, методические недостатки солнцобразного лабиринта Толмэна не позволили еще в 50-

е годы провести экспериментальное исследование рабочей памяти и динамических аспектов поведения [50]. Методические погрешности обусловили ошибочность выводов в работах ряда других исследователей реакций выбора у крыс [4]. Важнейшим условием успеха при подборе тестов является нахождение экологически адекватных раздражителей для данного вида животных [7, 24].

Применение любой новой экспериментальной модели для исследования реакций выбора требует анализа доминантных факторов ориентации животных. Мы первоначально использовали в своих экспериментах модель изучения реакций выбора у крыс, основанную на предъявлении визуальных сигналов-фигур на подвижных шторках лабиринта. Тогда эта методика широко применялась в некоторых лабораториях [4]. А еще раньше К.Лэшли, а затем Н.Сазерлэнд показали, что крысы способны к различению самых разных фигур [24]. Их данные послужили основой для разработки методик зрительного выбора, предназначенных для изучения способностей к переносу опыта у крыс. Однако при разработке методик не проводилось специального анализа доминантных факторов, определяющих решение задач животными [4, 7]. Между тем при решении задачи животные используют все сенсорные системы для нахождения решения: для крыс в условиях пищедобывательных методик это прежде всего обонятельные, проприоцептивно-кинестетическая и вестибулярная ориентации [7-9, 12, 25, 50, 53]. Роль зрения и обоняния в трехходовом пищедобывательном лабиринтном поведении крыс подробно описаны [7, 21].

Пространственно-двигательная ориентация крыс как модель для исследования памяти. В настоящее время пространственно-двигательная ориентация крыс представляет наибольший интерес с точки зрения лабораторного анализа механизмов памяти и реакции выбора у животных. Активное изучение пространственной ориентации было начато экологами и этологами [12, 42]. Разработанные ими теории оптимального пищедобывания в природной среде [42, 50] привлекли внимание физиологов и психологов, уже осознавших необходимость использования в лабораторных экспериментах экологически адекватных раздражителей. Парадигма поиска пищи в многоальтернативной среде нашла свою реализацию в экспериментах, проводимых в радиальном лабиринте [49, 50]. Эта методика позволила изучать недоступную ранее лабораторному анализу динамику пространственно-двигательной ориентации крыс в условиях наличия выбора. Использование радиального лабиринта дало возможность сосредоточить внимание не на стереотипном поведении и автоматизмах в поведении крыс, подробно описанных ранее, а на пластичности их поведения, способности учитывать каждый результат действия [27, 30, 35, 43, 44, 49, 50]. Было показано, что крысы способны обучиться находить пищу в 8- или даже 12-ходовом радиальном лабиринте, не повторяя ни разу пройденного пути. Быстрое обучение такому навыку можно объяс-

нить большой емкостью и доминирующим положением рабочей памяти. Чтобы не повторить ни разу уже пройденного пути, необходимо запоминать уже пройденные или еще не пройденные пути.

По каким признакам животные ориентируются в радиальном лабиринте? Эксперименты по выявлению доминантных факторов ориентации показали, что в радиальном лабиринте важнейшую роль играют внелабиринтные стимулы. Обонятельные раздражители, такие как запахи пищи или следы крыс, определяющего значения не имели [49]. Объяснить второстепенную роль обоняния можно тем, что использовался эстакадный лабиринт. Этим же можно объяснить и значением зрительных внелабиринтных раздражителей, которые служили ориентиром для крыс. Разумеется, важную роль играет и проприоцептивно-вестибулярная афферентация. Анализируя вопрос, какие сенсорные системы определяют пространственную ориентацию крыс, O'Keefe [48] выделил три типа пространственной ориентации: эгоцентрическую, т.е. только относительно своего тела; ориентацию по когнитивным картам, т.е. ориентацию относительно местонахождения предметов; ориентацию по указателям, т.е. по зрительным ориентирам. Согласно автору, динамика перестройки поведения в зависимости от типа пространственной ориентации при внесении изменений в среду носит различный характер.

Эксперименты в радиальном лабиринте позволили оригинально подойти к проблеме врожденного и приобретенного поведения. Выяснилось, что крыс легче обучать не повторять пройденного пути при пищеводобывательном поведении, чем повторять [35, 43, 49, 50]. Olton [50] объяснил это наличием у крыс врожденной тенденции к перемещению, к поиску новых источников пищи вместо постоянного пользования одним и тем же (стратегия возвращения). Врожденная тенденция к перемещению облегчает обучение не повторять побежки и затрудняет обучение возвращению к одному и тому же месту. В то же время опыты в радиальном лабиринте показали пластичность поведения крыс, способных запомнить большое количество текущей информации и в соответствии с доминирующей стратегией извлечь ее, сделав правильный выбор.

Динамика выбора при внесении изменений в ситуацию после стабилизации поведения. В процессе изучения доминантных факторов ориентации в поведении крыс при выработке дифференцировки мы обнаружили упорядоченный характер реакций в перемещениях и возвращениях, коррелирующий не с наличным расположением подкрепления, а с местами получения подкрепления в предыдущих пробах [9, 37]. Предположение о том, что в данном случае у крыс имеет место выбор между перемещением и возвращением на основе пространственной рабочей памяти, подтвердилось в серии дальнейших экспериментов [10, 20]. Прежде всего мы определили исходное соотношение реакций возвращения и перемещения у крыс. Выяснилось, что даже при подкреплении только одного из трех направлений у них вначале преобладают реакции перемещений

[20]. Это подтверждало литературные данные о видоспецифичной тенденции к перемещениям при пищедобывательном поведении [35, 43, 49, 50]. Обучение реакции возвращения в центральный коридор показало зависимость обучаемости этому навыку от выраженности исходных стратегий перемещения и асимметрии. Говорить о существовании исходных стратегий у крыс нам позволяет тот факт, что они преобладали в поведении, хотя не подкреплялись. Выявились также индивидуальные различия в выраженности исходных стратегий и в способности крыс к обучению [20]. В конечном итоге выработка навыка возвращения оказалась возможной практически для всех крыс, что говорит о пластичности поведения этих животных, возможности приобретенного опыта существенно модифицировать исходные тенденции.

Ключевым вопросом в данной серии экспериментов было изучение динамики поведения крыс в ответ на однократное изменение места подкрепления в лабиринте. Эту процедуру проводили, когда у крыс устанавливалась доминирующая стратегия — возвращение к месту подкрепления. Были обнаружены три стадии в развитии поведения. Каждая стадия имеет свои особые свойства, исследование которых представляет большой интерес [20].

Первая стадия начинается с момента, когда крысы обнаруживают изменения места подкрепления, и заканчивается, когда крысы начинают перемещение. Эта стадия характеризуется сохранением исходной доминантной стратегии, несмотря на ее неподкрепление. В свое время основное внимание многих ученых было направлено на изучение стереотипных и автоматизированных форм поведения — способности животных вырабатывать и сохранять навыки [46]. Был представлен большой материал о неоптимальном, "иррациональном" поведении людей и животных, сохраняющих неподкрепляемые и даже вредные стратегии [11, 16, 18, 29, 41, 42, 46, 54]. Модификации, преодолению иррационального поведения людей, переучиванию посвящена вся психотерапевтическая практика [14, 16, 18, 19, 29, 46, 54]. В то же время устойчивость неподкрепляемого поведения может иметь важное адаптивное значение. Она может быть проявлением стрессоустойчивости и в изменчивой среде привести в конечном итоге к приспособлению, к закреплению доминирующей стратегии.

Нами проводились только поведенческие исследования, которые позволили выявить наличие стадийности развития поведенческих перестроек. В дальнейшем многопараметрические физиологические исследования и системный анализ [5, 6] могли бы показать, является ли эта стадия однородной. Однако и теперь можно предположить, что она характеризуется двойственными тенденциями и состоит из двух фаз: фазы усиления исходной доминанты, несмотря на неподкрепление, и фазы возникновения ориентировочно-исследовательской активности при неизменном поведении. Допускается, что только наличие обеих фаз являет-

ся проявлением стрессоустойчивости особи. Отсутствие одной из них может означать пониженную стрессоустойчивость.

Повторные изменения места подкрепления, проводившиеся после стабилизации поведения, привели к уменьшению продолжительности стадии исходной доминанты у половины крыс [20]. Эти животные научились быстро приспосабливаться в ответ на однократные изменения в среде.

С перемещения начиналась вторая стадия поведенческой перестройки. Она характеризуется возрастанием роли рабочей памяти, активацией аппарата вероятностного прогнозирования и поисковой активности. Перемещения в трехходовом лабиринте носят избирательный характер и направлены главным образом к исходно подкреплявшемуся и новому подкрепляемому коридорам лабиринта. Кроме того, наблюдались посещения и третьего направления, а сами перемещения носили (при анализе от пробы к пробе) непредсказуемый характер. Не наблюдалось максимизации подкрепляемых реакций и минимизации неподкрепляемых. От пробы к пробе можно было наблюдать смещения после подкрепления и возвращения после неподкрепления. Формирование новой стратегии поведения сопровождалось также образованием кратковременных доминант возвращения. Их особенность состояла в том, что серии этих реакций прекращались, несмотря на продолжение подкрепления этого направления [20]. Все эти поведенческие особенности можно объяснить тем, что динамика выбора на этой стадии определяется доминированием поисковой активности, исследовательской мотивации. В наших опытах крысы получали пищевое подкрепление в каждой пробе независимо от местонахождения творожного шарика. В случае захода в коридор, в котором нет подкрепления, они могли выйти из него и зайти в другой коридор, и так до тех пор, пока не находили коридор с пищей. Однако после изменения места подкрепления через некоторое время у крыс возникла стадия перемещений. Чем вызваны эти перемещения? Ведь крысы и так получали подкрепление в каждой пробе. Стадия перемещений возникала как следствие нарастания неудовлетворенности исследовательской потребности, необходимости преодоления рассогласования между прошлым и текущим опытом и нахождения наиболее экономного пути к подкреплению. Динамика поведения в стадии перемещений определялась процессом удовлетворения исследовательской потребности, и с этим связаны посещения неподкрепляемых в данный промежуток времени направлений. Удовлетворением исследовательской потребности нахождения наиболее экономного пути к месту подкрепления заканчивается вторая стадия перестройки поведения.

Третья стадия, наступающая с окончанием исследования, состоит в установлении новой доминантной стратегии поведения. Новая доминанта отличается определенным уровнем устойчивости. В наших опытах она

не сохранялась от эксперимента к эксперименту (интервал между опытами 2–3 дня), однако повторно устанавливалась намного быстрее [20].

Вопрос об устойчивости нового поведения, особенно в изменчивой среде представляет большой интерес, и его теоретическое понимание важно для психотерапии [46].

Поисковая активность при внесении изменений в ситуацию до стабилизации поведения. Ориентировочно-исследовательское поведение животных в настоящее время вызывает особый интерес. Оно является основным предметом исследования целого направления — когнитивистской психологии [14, 39, 45, 51]. Его роли в обеспечении жизненно важных функций организма посвящена большая серия исследований [2, 14, 15, 19, 23, 35, 46, 54]. Одним из самых сложных вопросов остается вопрос изучения динамики поисковой активности, ее предсказуемости в условиях выбора. Есть попытки строить математические модели, описывающие поведение в вероятностно-детерминированной среде [38, 42, 47]. Это, безусловно, перспективное направление изучения динамических процессов поиска и формирования оптимальной стратегии поведения. Можно ожидать, что в этом плане окажется полезным категориальный и математический аппарат, используемый теорией неравновесных систем Пригожина [15].

Важнейшим источником данных о динамике поиска является физиологический эксперимент, предоставляющий объективные данные о состоянии вегетативных систем организма и нервной активности в процессе приспособления к вероятностной среде [2, 3, 12, 16, 19]. Сдвиги в физиологических функциях при изучении динамики выбора в многоальтернативной среде следует ожидать, поскольку процесс протекает в условиях неопределенности, дефицита прагматической информации, а поэтому носит эмоциональный характер и сопровождается стрессом. Сопоставление динамики физиологических сдвигов с динамикой изменений в поведении — актуальная задача современной физиологии.

Не исчерпали себя, однако, и методы качественного поведенческого анализа. Ранее нами при изучении поведения "опытных" крыс в изменчивой среде был найден феномен избирательных перемещений к месту получения подкрепления в предшествующих пробах, предполагающий высокий уровень рассудочной деятельности [9, 37]. Подобной избирательности перемещений не было обнаружено в опытах в радиальном лабиринте [17, 50]. Мы исследовали природу избирательных перемещений, сравнив поведение "наивных", "малоопытных" и "опытных" крыс в однотипно меняющейся среде [10]. Примененный режим изменений места подкрепления являлся для крыс неразрешимой задачей, исключающей возможность выработки устойчивого навыка. В то же время он позволял изучать стратегии адаптации крыс в ситуации дефицита прагматической информации. Периодические изменения места подкрепления в каждой пробе ставили крыс перед выбором: возвращаться или перемещаться. Сравнение поведения крыс с различным исходным опы-

том в однотипно меняющейся среде позволило рассмотреть различия, связанные с переносом опыта, в динамике приспособления различных групп крыс. Это в свою очередь позволяло анализировать — как и когда крысы используют свой прошлый опыт и явилось одним из методов анализа динамики поведения до его стабилизации.

Исследования показали, что при периодических изменениях места подкрепления эффект избирательных перемещений к месту добывания пищи в предшествующих пробах наблюдался только у "опытных" крыс. Из общего количества смещений направления побежки в сторону места предшествующего подкрепления было $70,6 \pm 6\%$ побегов. Это достоверно ($P < 0,05$) превышало количество смещений у "малоопытных" ($55,5 \pm 5,8\%$) и у "наивных" ($36,9 \pm 13,6\%$) крыс [10]. У последних преобладали перемещения в сторону от места предыдущего подкрепления или побежки по боковым путям лабиринта, вне связи с местом предыдущего подкрепления. Уровень точного выбора наиболее экономного пути к подкреплению у всех трех групп достоверно не различался ($P < 0,05$) и колебался в пределах 25–35%. Однако в отличие от "опытных" и "малоопытных" крыс у "наивных" в изменчивой среде устанавливался однонаправленный устойчивый стереотип, не связанный с преимущественным подкреплением данного направления [10]. У "опытных" и "малоопытных" крыс также наблюдались периоды однонаправленности, но они носили временный характер [9, 10, 37].

Различия в стратегиях адаптации разных групп крыс к меняющейся среде прежде всего связаны с их различиями в исходном опыте. Мы полагаем, что у "опытных" крыс после серии одноразовых (вплоть до стабилизации поведения) изменений места подкрепления формировалась установка возвращения к месту получения подкрепления и смещения после неподкрепления. Другими словами, получение подкрепления в данном месте становилось сигналом возвращения к нему, а исчезновение подкрепления — сигналом смещения в сторону от него. В какую, однако, сторону? Появление подкрепления в новом месте сигнализирует о том, куда именно следует смещаться.

Возможность выработки у крыс такой схемы ориентации представляет немалый интерес, поскольку возвращение к месту подкрепления при пищедобывании не является экологически адекватной тенденцией у крыс [17, 25, 43, 49, 50]. Она позволяет углубить наши представления о рассудочной деятельности этих животных, а также о подходах к ее изучению. Мы разделяем точку зрения о том, что для исследования рассудочной деятельности животных следует обучать их решению не только экологически типичных, но и экологически нетипичных задач [40]. Такой подход позволяет оценить соотношение врожденных и приобретенных тенденций в поведении животных, способность к переносу и использованию приобретенного опыта, а также предпочтение использования тех или иных сенсорных стимулов с точки зрения экологической

специфики вида. Вместе с тем, способность к рассудочной деятельности не является экологически специфичной.

Исследования на крысах показывают, что приобретенные формы поведения могут в значительной степени определять их выбор. Кроме результатов наших экспериментов этот вывод подтверждают данные об отсутствии у крыс преобладания перемещений в знакомой среде [17, 35], о возможности выработки установки возвращения после подкрепления [56], об избирательном выборе коридоров с разным качеством подкрепления в радиальном лабиринте [27].

Таким образом, "опытные" крысы в изменчивой среде, в которой стратегия возвращения не утратила своей роли, приспосабливались к ней на основе выработанной ранее установки. Если сопоставить условия проведения экспериментов при одноразовом изменении места подкрепления и при режиме многократных его изменений за опыт, то выяснится, что новые изменения места подкрепления происходят в тот момент, когда у крыс заканчивается стадия исходной доминанты и начинается стадия перемещений, которая характеризуется нестабильностью поведения в неизменной обстановке [20]. В данной же ситуации животные с неустановившимся поведением должны приспособиться к новым переменам. Чтобы понять способ приспособления крыс в таких условиях, необходимо учитывать особенности их прошлого опыта и свойства поведения животных в стадии перемещений.

Как описывалось выше, стадия перемещений характеризуется неудовлетворенностью исследовательской потребности, активацией рабочей памяти и поиском наиболее экономного пути к пищевому подкреплению. В условиях периодических изменений активность рабочей памяти приводит к кратковременному запоминанию мест появления и исчезновения пищи. В дальнейшем в зависимости от предварительного опыта разные группы крыс по-разному решали, возвращаться к месту получения подкрепления или перемещаться в сторону от него и в какую сторону. У "опытных" крыс под влиянием установки на возвращение к месту получения подкрепления в предыдущей пробе возникал феномен избирательных перемещений. Можно полагать, что "опытные" крысы адаптировались к переменам за счет ускорения процессов рассудочной деятельности. Если при однократном изменении места подкрепления поведение изменялось в соответствии с переменами лишь после нескольких рассогласований между ожидаемым эффектом и реальными результатами действий, то при режиме многократных перемен каждый результат в определенные периоды оказывал влияние на последующий выбор [9, 10, 37]. Но, несмотря на ускорение процессов анализа и переработки информации, в отличие от опытов с однократным изменением места подкрепления полного удовлетворения исследовательской потребности в этих опытах не происходило. Поэтому у "опытных" крыс периоды избирательных перемещений чередовались с периодами однонаправленных ре-

акций независимо от места подкрепления. Периоды прекращения перемещений, т.е. колебания уровня мотивации к поиску наиболее экономного пути и связанные с ними изменения поведенческих стратегий, были обусловлены, на наш взгляд, неразрешимостью предъявляемой задачи для крыс, что и приводило к торможению поиска оптимального пути. Поведение "малоопытных" крыс отличалось от поведения "опытных" в условиях многократных перемен только тем, что избирательных перемещений у них было достоверно меньше [10]. Объясняется это тем, что в отличие от "опытных" крыс у "малоопытных" установка на возвращение к предыдущему месту подкрепления не доминировала над другими тенденциями. Поэтому выбор — возвращаться или перемещаться и куда, у этих крыс в значительной мере определяли исходные стратегии.

Полностью определялось исходными стратегиями поведение группы "наивных" крыс. У них среди перемещений преобладали ненаправленные реакции в виде смещения в сторону от места подкрепления и чередования выбора боковых путей трехходового лабиринта. Но наибольший интерес вызывает формирование у них в изменчивой среде однонаправленного стереотипа. В литературе имеются данные о возникновении пространственно-двигательной асимметрии у крыс в различных условиях [7, 17, 25]. Асимметрия может возникать в многоходовом лабиринте, когда вероятность получения пищи равна единице [7, 17], а также при адаптации к изменчивой среде [7, 25]. Возникновение асимметрии связывают либо с переходом организма на экономное осуществление однообразных реакций, либо с возникновением нарушений в межполушарных отношениях [17]. Мы полагаем, что в различных ситуациях происхождение асимметрии различно. В наших опытах формирование однонаправленности в одних случаях явилось результатом обучения и удовлетворения исследовательской потребности [20], в других — в результате невозможности нахождения наиболее экономного пути к подкреплению [9, 37].

В условиях перемен ориентировочно-исследовательское поведение лишь на короткое время приводит к обнаружению наиболее экономного пути, после чего место подкрепления меняется. Удовлетворения исследовательской потребности не происходит, несмотря на постоянный поиск. Это приводит к прекращению избирательных перемещений у опытных крыс. Однако если у "наивных" формируется стереотип однонаправленности уже через несколько опытов приспособления к периодически меняющейся среде, то у "опытных" он формируется значительно позднее и чередуется с избирательными перемещениями [9, 10, 37]. Устойчивость поискового поведения опытных крыс определяется наличием у них опыта удовлетворения исследовательской потребности с помощью реакций возвращения к месту подкрепления в предшествующей пробе. Следовательно, отличие "опытных" крыс от "наивных" — в наличии у них дополнительных поведенческих стратегий и установок, адекватных данной

среде. И поскольку был выбран режим неразрешимой задачи, "резервные" стратегии приводят не к окончательному приспособлению, а к продлению стадии поиска. При этом возникает возможность изучить факторы, определяющие динамику выбора.

Роль мотивационно-эмоциональных факторов и стресса в стадийном развитии поведенческих перестроек. Неопределенность и изменчивость — это наиболее существенные признаки среды, в которой живут высшие животные и особенно человек. Способность адаптироваться к переменам является одной из основных характеристик индивидуальности, уровня ее интеллекта. Уровень рассудочной деятельности в условиях перемен зависит не только от врожденных способностей и темперамента [3, 14, 18, 41, 52, 54]. Внутреннее функциональное состояние организма может существенно модифицировать способность к адаптации в условиях перемен. Мы полагаем, что в зависимости от характера доминирующей мотивации, а также от степени подверженности организма стрессу, уровень рассудочной деятельности может значительно меняться в сторону понижения или повышения.

Есть основания полагать, что стадии развития поведенческих перестроек в наших опытах тесно связаны со стадиями развития стресса, вызванного переменной ситуацией. Г. Селье, как известно, выделил три стадии стресса: тревоги, сопротивления и истощения [3, 16, 18].

Стадия истощения наступает в том случае, если сопротивление не приводит к приспособлению. Анализируя возможную роль стресса в наших экспериментах, можно предположить, что первая стадия тревожности соответствует стадии исходной доминанты, а стадия сопротивления — второй стадии доминирования поискового поведения. При однократном изменении места подкрепления стадии истощения не наступает, потому что происходит обучение, исследовательская потребность удовлетворяется, и таким образом снимается напряжение. При многократных переменам мы наблюдали два основных этапа в развитии поведения у "наивных" крыс и волнообразные изменения у "опытных". Возникновение избирательных перемещений у "опытных" крыс можно рассматривать как ускорение процессов рассудочной деятельности, соответствующее повышенному сопротивлению, интенсификации всех процессов, характерных для второй стадии стресса. Неразрешимость задачи, низкий процент выбора наиболее экономного пути приводит к смене этого поведения на однонаправленные реакции как наиболее адаптивной формы поведения, предохраняющей организм от истощения. Переход на стереотипное поведение у "опытных" крыс в отличие от "наивных" не является долговременным. Мы полагаем, что это связано с важной биологической ролью поисковой активности. Поисковое поведение, процесс обучения, по мнению ряда авторов, являются главным противовесом негативным последствиям стресса [16, 46, 54, 55]. Так, согласно стадийной модели депрессии П.Вонга [55], депрессия наступает тогда, когда

начинается стадия проб и ошибок, а цель остается недостигнутой. Повышение стрессоустойчивости, удлинение исследовательской стадии проб и ошибок задерживают развитие депрессивного состояния [46, 55]. Доминирование исследовательской мотивации поддерживает все функции организма в состоянии мобилизации. Психологи и клиницисты подчеркивают его роль в предупреждении психосоматических и невротических заболеваний [16, 46, 54]. Долговременное понижение уровня исследовательской активности, отказ от поиска являются индикатором болезни или пограничным состоянием на пути к ней [16].

Не только степень подверженности стрессу, но и характер доминирующей мотивации влияет на уровень рассудочной деятельности, активность механизмов памяти. Стадийность развития поведения в условиях и однократных, и многократных перемен связана с выделением мотивации к поиску доминанты. При этом активируются механизмы рабочей памяти, обратной афферентации, извлечения энграмм из памяти. В однотипно меняющейся среде именно различия в исходном опыте, в динамике извлечения энграмм из памяти определяют индивидуальные различия в поведении.

Таким образом, стадийность развития поведенческих перестроек является следствием изменения внутреннего функционального состояния организма по ходу перемен. Изменение внутреннего состояния системно меняет активность функции памяти, определяет качественно различную на разных стадиях динамику выбора. В связи с важностью распознавания и предвидения колебаний мотивации к поиску большой интерес представляет анализ динамики поискового поведения, ее предсказуемость. В литературе существуют представления о хаотичности динамики выбора при формировании нового поведения и о наличии упорядоченности в этой динамике [9, 11, 39]. Наши опыты демонстрируют, что, несмотря на разнообразие поведения, в изменчивой среде присутствуют элементы упорядоченности, использования памяти и определенных стратегий поведения. В изменчивой среде, в состоянии, далеком от равновесия, упорядоченность возникает как результат ускорения процессов обучения при доминировании исследовательской мотивации.

В заключение отметим, что современные исследования памяти и ее механизмов, нацеленные на познание динамики реакций выбора, должны быть тесно переплетены с исследованиями стресса и мотивационно-эмоциональной регуляции поведения. Дальнейшее изучение функциональной роли различных механизмов памяти в адаптации к конфликтным ситуациям, к вероятностно-детерминированной среде составляет обещающую исследовательскую перспективу.

Поступила 08.09.95

Գ.Ե.Գրիգորյան

Աշխատանքում ներկայացված է փոփոխվող միջավայրում վարքի վերակառուցման փուլային զարգացման յուրօրինակ հիմնահայացք: Դիտարկվում են ընտրության ռեակցիաների եւ փորձի փոխանցման վերլուծության մեթոդական հարցերը:

Քննարկվում է մոտիվացիայի դերը կենդանիների որոնման վարքագծում: Յույց է տրված վարքի ստրատեգիայի, աշխատանքային հիշողության ակտիվության մակարդակի տատանման պրոցեսների միջեւ եղած ֆունկցիոնալ կապը: Քննարկվում են վարքի վերակառուցման տեսական հետազոտությունների կիրառական որոշ կողմերը:

CONTEMPORARY STUDIES OF THE ROLE OF MEMORY IN THE CHOICE REACTIONS

G.Ye.Grigorian

The paper presents an original conception on the stage development of behavioral reformations in the changeable environment. The methodical problems of analysis of the choice reactions, transfer of experience and extraction of engrams from the memory are discussed.

The role of motivation to the searching behavior in adaptation of animals is analysed.

Interactions between the change of behavioral strategy, degree of activation of the working memory, processes of engrams extraction from the memory and deviations of the level of investigating motivation are shown.

Some practical aspects of the theoretical study of behavioral reformations are discussed.

ЛИТЕРАТУРА

1. Анохин П.К. Узловые вопросы теории функциональной системы. М., 1980.
2. Батуев А.С. Физиол. ж. СССР, 1980, 66, 5, с. 629.
3. Блум Ф., Лейзерсон А., Ховстедтер Л. Мозг, разум и поведение. М., 1988.
4. Гарибян А.А., Гамбарян Л.С. Успехи физиол. наук, 1985, 16, 2, с. 112.
5. Григорян Г.Е. Структурные основы системной организации поведения. Ереван, 1983.
6. Григорян Г.Е. В кн.: Пятый съезд Армянского физиологического общ-ва. Ереван, 1994, с. 36.
7. Григорян Г.Е., Стольберг А.М. Ж. высш. нервн. деят., 1987, 37, 3, с. 478.
8. Григорян Г.Е., Стольберг А.М. Там же, 1989, 39, 1, с. 66.
9. Григорян Г.Е., Стольберг А.М. Там же, 1989, 39, 2, с. 259.
10. Григорян Г.Е., Стольберг А.М. Там же, 1991, 41, 4, с. 717.
11. Дункер К., Кречевский И.О. В кн.: Психология мышления. М., 1965. с. 235.
12. Мак Фарлэнд Д. Поведение животных М., 1988.
13. Мальтцман И. В кн.: Психология мышления. М., 1965, с. 397.
14. Найсер У. Познание и реальность. М., 1981.
15. Пригожин И., Стенгерс И. Порядок из хаоса. М., 1986.

16. Ротенберг В.С., Аршавский В.В. Поисковая активность и адаптация. М., 1984.
17. Рябинская Е.А., Валуйская Т.С. Ж. высш. нервн. деят., 1983, 33, 4, с. 654.
18. Селье Г. Стресс без дистресса. М., 1979.
19. Симонов П.В. Эмоциональный мозг. М., 1981.
20. Стольберг А.М., Григорян Г.Е. Ж. высш нервн. деят., 1991, 41, 2, с. 364.
21. Стольберг А.М., Григорян Г.Е. Ж. эволюц. биох. и физиол., 1991, 27, 5, с. 686.
22. Толмэн Э. В кн.: Хрестоматия по истории психологии. М., 1980, с. 63.
23. Фейгенберг И.М., Иванников В.А. Вероятностное прогнозирование и преднастройка к движениям. М., 1978.
24. Хайнд Р. Поведение животных. М., 1975.
25. Штемберг А.С. Ж. высш. нервн. деят., 1986, 36, 3, с. 572.
26. Baerendes G.P. *Monit. Zool. Ital.*, 1988, 22, 4, p. 493.
27. Batson J.D., Best M.R., Phillips D.L. *Anim. Learn. and Behav.*, 1986, 14, 3, p. 241.
28. Bouton M., Smartcenteruber D. *Exper. Psychol.: Anim. Behav.*, 1989, 15, 1, p. 43.
29. Czerwaki M. *Acta Folia Social.*, 1987, 13, p. 145.
30. Dale R.H., Innis N.K. *Behav. Brain Res.*, 1985, 19, 1, p. 17.
31. Dale R.H. *Learn. Behav.*, 1987, 15, 3, p. 293.
32. Devenport L. *Learn. and Motiv.*, 1989, 29, 2, p. 97.
33. Dewsbury D.A. *Ann. Rev. Psychol.*, 1989, 40, p. 581.
34. Dunber R. *New. Sci.*, 1989, 121, 1646, p. 48.
35. Gaffan E.A., Davies J. *Learn. and Motiv.*, 1981, 12, 3, p. 282.
36. Gould G.L. *Ann. Rev. Psychol.*, 1986, 37, p. 163.
37. Grigorian G.Y., Stolberg A.M. *Neurosci. Behav. Physiol.*, 1990, 20, 2, p. 136.
38. Morner J.M., Staddon J.E. *Behav. Proc.*, 1987, 15, p. 125.
39. Levine D.S. *Behav. Brain Sci.*, 1987, 10, p. 487.
40. Macphall E. *Behav. Brain Sci.*, 1987, 10, p. 487.
41. Mathews A. *J. Roy. Soc. Med.*, 1986, 79, 3, p. 158.
42. McNamara J.M., Houston A.I. *Anim. Behav.*, 1987, 35, p. 1084.
43. Means L.W. *Learn. and Behav.*, 1988, 16, 3, p. 303.
44. Mellgran R.L., Brown S.W. *J. Exper. Anal. Behav.*, 1988, 150, p. 493.
45. Miller L. *Psychol. Rec.*, 1988, 38, 1, p. 3.
46. Nation J.R., Woods D.J. *J. Exp. Psychol. General.*, 1980, 109, 2, p. 175.
47. Nevin J.A. *Psychol. Bull.*, 1988, 103, 1, p. 44.
48. O'Keefe J. *Proc. 9th Meet. Int. Neurobiol. Soc.*, 1-4 Sept., N.Y., Amsterdam (1983), p. 453.
49. Olton D.S., Shlosberg P. *J. Comp. Physiol. Psychol.*, 1978, 92, 4, p. 609.
50. Olton D.S. *Exp. Psychol. Learn. Mem. and Cog.*, 1985, 11, 3.
51. Skinner B. F. *Brit. J. Psychol.*, 1985, 76, 3, p. 291.
52. Swan J.A., Pearce J.M. *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Proc.*, 1988, 14, 3, p. 292.
53. Travis M.N., Ludwigson H.W., Eslinger P.J. *Anim. Learn. and Behav.*, 1988, 16, 3, p. 318.
54. Vodegel N. *Neth. J. Zool.*, 1985, 35, 12, p. 238.
55. Wong P.T. *Anim. Learn. and Behav.*, 1978, 6, p. 82.
56. Zeldin R.K., Olton D.S. *J. Exp. Psychol. Anim. Behav. Proc.*, 1986, 12, 4, p. 412.

