

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

В. М. Девишвили, А. А. Турковский, Т. А. Палихова

САМОСТИМУЛЯЦИЯ ВИНОГРАДНОЙ УЛИТКИ

«Простые нервные системы» являются удобным экспериментальным объектом для изучения механизмов пластичности на поведенческом, нейронном и синаптическом уровнях. В данной работе электростимуляция внутренних органов виноградных улиток *Helix pomatia* была использована, во-первых, для определения параметров висцеральной стимуляции при изменении функционального состояния и, во-вторых, для оценки значения для улитки (положительного или отрицательного) самостимуляции внутренних органов в условиях выбора поведения. Эксперименты проводились на 20 интактных улитках (N=20) с вживленными под раковину парными серебряными электродами. Движения улиток регистрировались двухкоординатным датчиком движений. В 1-й серии пороги активации локальными стимулами при длительности 50—100 мс составили 4—6 В (на выходе стимулятора). В 48 экспериментах (из 100, n=100) для пробуждения улитки было достаточно одного стимула, в остальных — двух (30) и трех (22) стимулов. Стимуляция активных улиток увеличивала время их бодрствования на 30% (N=10). Во 2-й серии улиткам предлагался выбор между пищевым стимулом и палочкой, движение которой вызывало электрическое раздражение внутренних органов животного. Оценивалось время выбора палочки, движение которой по обратной связи вызывало электрическое висцеральное раздражение, в условиях самостимуляции и без нее. Результат оказался неожиданным: в условиях самостимуляции улитки предпочли электрическое раздражение внутренних органов. Среднее время выбора палочки было в 3 раза больше в условиях самостимуляции (15 мин/час по сравнению с 5 мин/час при выключенном токе, средние для N=8, n=94). Полученные данные позволяют утверждать, что висцеральная электростимуляция является для улитки положительным подкреплением для продолжения активности, направленной на получение этого стимула в условиях самостимуляции.

Девишвили Важа Михайлович — канд. биол. наук, доцент кафедры психологии труда и инженерной психологии ф-та психологии МГУ имени М.В. Ломоносова. *E-mail: vmdev@mail.ru*

Турковский Александр Александрович — инженер кафедры психофизиологии ф-та психологии МГУ имени М.В. Ломоносова. *E-mail: artur50@mail.ru*

Палихова Татьяна Анатольевна — канд. биол. наук, ст. науч. сотр. кафедры психофизиологии ф-та психологии МГУ имени М.В. Ломоносова. *E-mail: palikhova@mail.ru*

Ключевые слова: выбор поведения, виноградная улитка, висцеральная электростимуляция, самостимуляция, оперантное обусловливание, подкрепление.

“Simpler nervous systems” are useful experimental base for studying mechanisms of synaptic plasticity at the behavior, cellular and the synaptic levels. Electro-stimulation of viscera of edible snail *Helix pomatia* was used to appreciate, first, parameters of the stimulation for change of functional state of a snail and, second, to evaluate meaning for a snail (negative or positive) of visceral stimulation in situation of free behavioral choice of self-stimulation. For both tasks twenty of intact snails with implanted paired silver electrodes were used in experiments with recording of movements of animals. At first series thresholds of activation of the snails by local electro-stimulation of viscera were appreciated for stimuli of 50-100 msec. in duration and were about 4—6 V. It was sufficient the single stimulus to activate snail in 48 experiments (from 100, n=100), for others cases it were need two (30 experiments) or three (22 experiments) stimuli. At second series active snails could choose between carrot and a stick that’s movement evoked electrical stimulation of viscera. Time of choice of stick has been compared for condition when snail might electro-stimulate it’s by stick’s and when it cannot, current in back-world system was off. The results were unexpected. Time of preference of stick by snail was three time more in condition of self-stimulation (about 15 min per hour in comparison with 5 min for N=8 and n=94). Obtained data show that visceral electro-stimulation is positive reinforcement for a snail in condition of self-stimulation when activity of the snail changes parameters of the stimulus.

Key words: behavioral choice, edible snail *Helix pomatia*, electro-stimulation of viscera, self-stimulation, operant conditioning, reinforcement.

Введение

Проблема выбора поведения и нейронных механизмов этого выбора была и остается одной из главных психофизиологических проблем. Психологи и нейробиологии по-разному определяют сам предмет изучения, но пытаются найти общий язык на поле когнитивной нейронауки (Балабан и др., 2013; Сахаров, 2013; Соколов, 2003, 2010). В последнее время согласие достигнуто в том, что проблему выбора поведения можно решать и на животных, в том числе и на любимых нейробиологами объектов для изучения механизмов выбора поведения являются моллюски и в том числе виноградные улитки (Павлов, 1957; Коштоянц, 1957; Сахаров, 1974, 1992).

И для психологов и для нейробиологов проблема выбора поведения непосредственно связана с проблемой механизмов памяти и научения (Mangina, Sokolov, 2006). Нейронные механизмы ассоциативного научения экспериментально исследуется по концептуальной схеме классического или инструментального (оперантного,

скиннеровского) условного рефлекса. На улитках механизмы ассоциативного научения успешно используются и в экспериментах по обеим схемам — классического (Балабан и др., 1992; Захаров, 1992; Максимова, Балабан, 1983) и инструментального (Сахаров, 2012; Сахаров, Цыганов, 1998; Цыганов, Сахаров, 2002) условного рефлексов. В данной работе нашей задачей было представить другую экспериментальную схему для изучения на моллюсках, в частности на виноградных улитках, механизмов выбора поведения — эксперименты с самостимуляцией. Самостимуляцию мы определяем как активность, которая меняет параметры стимула, на который направлена эта активность. Стимулом для самостимуляции улитки была выбрана электрическая стимуляция внутренних органов, висцеральная стимуляция через вживленные под раковину серебряные электроды.

При исследовании нейронной организации оборонительного рефлекса виноградной улитки было показано, что командные нейроны этого рефлекса имеют вход от внутренних органов — interoцептивный, висцеральный вход (Шехтер, 1980; Шехтер, Аракелов, 1985). Локальная висцеральная стимуляция и стимуляция интестинального нерва вызывает в командных нейронах суммарные возбуждающие постсинаптические потенциалы (сВПСП) и пачки потенциалов действия (ПД) в сенсорных нейронах париетальных ганглиев (Палихова, Аракелов, 1990; Sokolov, Palikhova, 1999) (рис. 1, А). Порог генерации ПД в командном нейроне в ответ на висцеральный стимул (S_v) на преперате (рис. 1, Б) близок к порогу моторных реакций на висцеральные стимулы у интактных животных (Алкарас и др., 1982; Аракелов, Палихова, 1985). Идентифицированные первично-сенсорные нейроны, синаптически связанные с гигантскими командными нейронами париетальных ганглиев, имеют локальные рецептивные поля в области внутренних органов (Палихова, Аракелов, 1990). В данном исследовании интактные улитки стимулировались локальными электростимулами через вживленные электроды в области рецептивных полей идентифицированных сенсорных нейронов (предположительно печень). Суммарные и элементарные синаптические потенциалы, регистрируемые в командных нейронах, проявляют всю палитру феноменов синаптической пластичности (Mangina, Sokolov, 2006; Палихова, 2010), изучаемых нейронаукой. Таким образом, висцеральные стимулы могут быть использованы для изучения клеточных и синаптических механизмов поведения улитки как модельного объекта исследования пластичности мозга.

В работах П.М. Балабана и Р. Чейза (Балабан, 1997; Балабан, Чейз, 1990) было показано, что стимуляция париетальных ганглиев является отрицательным подкреплением для виноградной улитки.

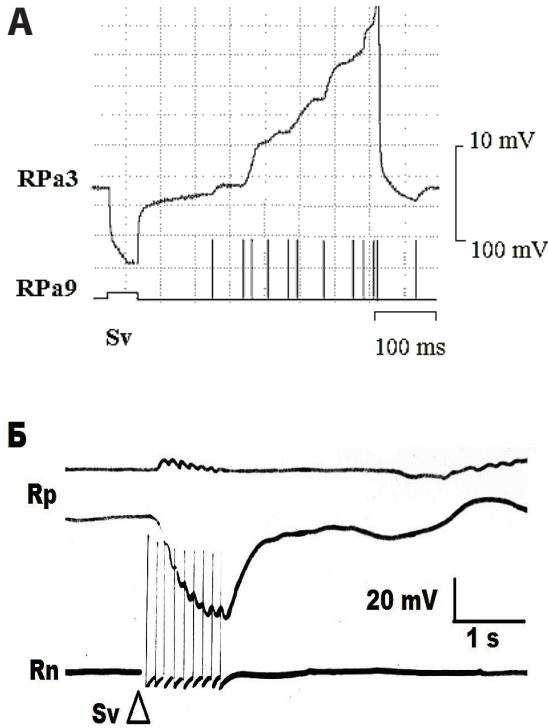


Рис. 1. Ответы сенсорного и командного нейронов на локальную электрическую стимуляцию в висцеральной области (Sv), вызывающую движения улитки. А: Висцеральный стимул (Sv) длительностью 50 мс и с интенсивностью пороговой для генерации потенциалов действия в командном нейроне (RPa3) вызывает в сенсорном нейроне (RPa9) пачку ПД и суммарные возбуждающие постсинаптические потенциалы сВПСП в ответе командного нейрона (RPa3). Суммарные ВПСП формируются в результате временной и пространственной суммации элементарных ВПСП, каждый из которых отражает ПД в пресинаптическом сенсорном нейроне (Sokolov, Palikhova, 1999). Б: На препарате моллюска можно внутриклеточно зарегистрировать реакцию нейрона (Rn) одновременно с моторной реакцией (Rp — реакции мантийного валика в области дыхательного отверстия, пневмостома), вызванной висцеральным сенсорным стимулом (Sv). Двухкоординатный датчик позволяет фиксировать движения, коррелирующие с одиночными ПД в одном нейроне (Алкарас и др., 1982; Аракелов, Палихова, 1985)

В других исследованиях установлено, что механические стимулы, вызывающее пассивно-оборонительную реакцию улиток, увеличивают время их активного бодрствования по сравнению с контрольными животными (Муравьева, 1998; Kemenes et al., 1993; Khlebnikova, Palikhova, 1997). В экспериментах на полуинтактных препаратах показано, что интероцептивная стимуляция возбуждает командные нейроны пассивно-оборонительного рефлекса, т.е. нейроны системы отрицательного подкрепления (Шехтер, 1980; Шехтер, Араkelов, 1985). В то же время предполагается, что стимулы, оказывающие активирующее влияние (такowymi для улиток являются висцеральные стимулы), связаны с системой положительного подкрепления (Балабан, 1997; Дьяконова, Сахаров, 1994б).

В нашем исследовании решались две задачи. Первая состояла в изучении влияния локальной электрической стимуляции в висцеральной области на функциональное состояние улиток. Для решения этой задачи сначала определялись пороговые величины локальной электрической стимуляции для пробуждения улиток и затем изучалось влияние висцеральных стимулов на длительность их активного состояния (бодрствования). Предполагалось, что электрическая стимуляция внутренних органов по своему функциональному значению (активация улиток) не отличается от механической. Ранее данные об активирующем влиянии были получены для механических висцеральных стимулов (Муравьева, 1998; Khlebnikova, Palikhova, 1997; Kemenes et al., 1993). Но для висцеральных электростимулов таких результатов получено не было. Количественные данные с электростимуляцией предполагалось использовать во второй серии — в экспериментах с самостимуляцией улитки.

Вторая задача состояла в определении того, какое влияние — «положительное» или «отрицательное» — оказывает висцеральная стимуляция на выбор улиткой того или иного поведения. Эксперименты с самостимуляцией основаны на классическом представлении, что при оперантном обусловливании животное научается избегать «отрицательных» стимулов. В наших экспериментах улитки находились в условиях свободного выбора между пищевым стимулом и самораздражением внутренних органов. Предполагалось, что улитки будут предпочитать первый и избегать второго, так как сильный и длительный висцеральный электростимул кроме активирующего влияния вызывает оборонительные реакции моллюска. В качестве контроля использовалась ситуация выбора между пищей и палочкой, движение которой не вызывало электрического раздражения внутренних органов улитки, т.е. между пищевым и ориентировочным поведением.

Методика

В работе использовались наземные легочные моллюски — виноградные улитки *Helix pomatia* крымской и подмосковной популяций. В течение экспериментов все животные находились в одинаковых условиях (температура, влажность, доступность пищи). Выбирались средние по размеру (вес, ширина устья раковины) улитки. Парные серебряные электроды были вживлены улиткам под раковину в области локальных рецептивных полей идентифицированных сенсорных нейронов (Палихова, Аракелов, 1990). Расстояние между электродами составляло 2 мм. Электроды не влияли на поведение улиток и после их закрепления животные были готовы к участию в экспериментах месяцами. В установке улитка фиксировалась за раковину так, что ее нога после пробуждения оказывалась на влажной поверхности шара. Улитка могла выбирать направление и характер движений и длительно (часами и днями) находиться в таких условиях. Данные с пробуждением улиток через вживленные под раковину электроды сходны как в условиях свободного поведения, так и при фиксации животных в установке. Электромеханограммы движений в области дыхательного отверстия улитки, регистрируемые с помощью двухкоординатного датчика движений у интактных животных и на препарате, не отличались (рис. 2).

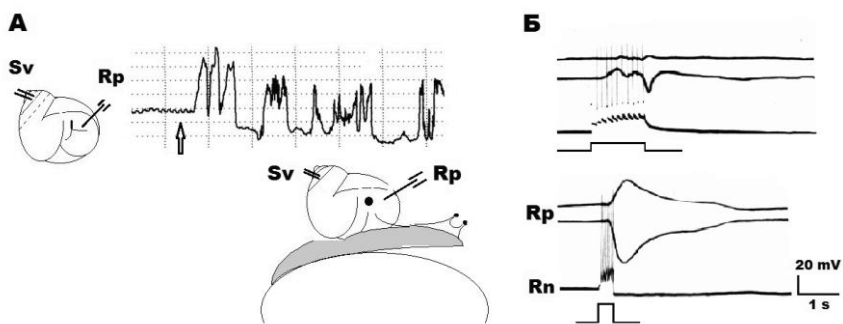


Рис. 2. Пробуждение виноградной улитки в ответ на висцеральный стимул. А: На схеме — улитка с вживленными под раковину парными серебряными электродами (Sv) до и после пробуждения. На электромеханограмме (справа вверху), регистрируемой с помощью двухкоординатного датчика движений (Rp), момент стимуляции с последующим пробуждением улитки указан стрелкой. Б: Внутриклеточная электрическая стимуляция (Vn) вызывает в командном нейроне потенциалы действия и сопровождается двигательными реакциями (Rp), сходными с реакциями улитки на сенсорные стимулы (Sv). Rp — электромеханограмма движений в области дыхательного отверстия улитки

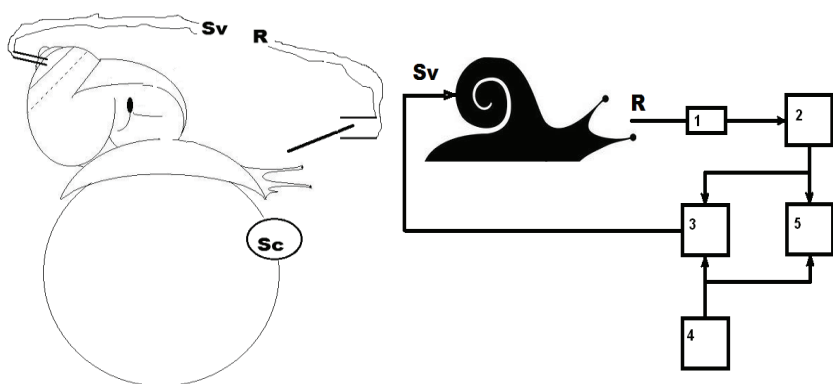


Рис. 3. Слева: «Улитка на шаре» — классическая установка для изучения свободного поведения улитки (Балабан и др., 1992; Максимова, Балабан, 1983; Сахаров, 1974). В экспериментах с самостимуляцией улитке с вживленными под раковину серебряными электродами предоставлялась возможность свободного выбора между едой (морковкой, Sc) и касанием палочки — датчика движений (R), смещение которого вызывало электрическое раздражение улитки через висцеральный вход (Sv). Сила раздражения током была пропорциональна отклонению датчика движений. Справа: Система самостимуляции улитки (R — Sv). 1 — манипулятор, 2 — усилитель-регулятор, 3 — коммутатор, 4 — высоковольтный стимулятор, 5 — персональный компьютер с АЦП

В экспериментах с выбором поведения улиткам в качестве пищевого стимула предлагалась морковь. Вторым доступным для улитки стимулом являлась палочка, отклонение которой фиксировалось, так как она являлась датчиком движений (рис. 3, А). Двухкоординатный индуктивный датчик движений использовался для изучения структуры моторного поля отдельных нейронов улитки, и его чувствительность была очень высокой — можно было зарегистрировать движения, вызванные одиночными потенциалами действия в исследуемом нейроне (см. рис. 1, Б) (Алкарас и др., 1982; Араkelов, Палихова, 1985).

В экспериментах с самостимуляцией прикосновение улитки к датчику движений вызывало изменение напряжения на входе стимулятора и, после усиления по электродам, находящимся под раковинной, улитке подавался ток. Схема установки в экспериментах с самостимуляцией улитки см. на рис. 3, Б. Аналоговый двухкоординатный манипулятор был основан на индуктивных датчиках положения, что позволило сделать его очень чувствительным к механическому воздействию. Простая схема усиления выходного электрического сигнала была дополнена регулировкой смещения нуля и усиления, что позволило регулировать размах выходного сигнала стимулятора

в диапазоне входной шкалы аналого-цифрового преобразователя (АЦП). Оба канала манипулятора имеют возможность записи в цифровом формате на ПЭВМ. Для удобства подачи на улитку того или иного канала на выходе устройства сделан переключатель, позволяющий подключать к улитке любой из двух каналов. Также есть переключатель, позволяющий вместо выходного сигнала устройства подключить к улитке внешний высоковольтный стимулятор.

Сила стимула менялась пропорционально величине отклонения манипулятора. Анализировалось отношение времени прикосновения к датчику к времени общей активности улитки (100%) и в час (мин/час).

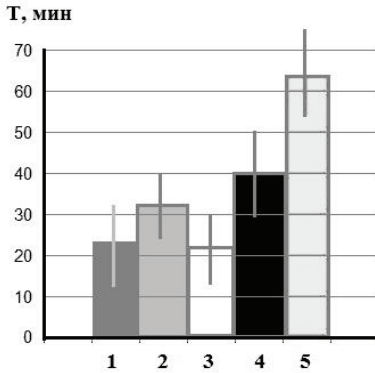
Результаты

1. Ранее установлено, что механическое раздражение внутренних органов является стимулом для пробуждения улитки (Khlebnikova, Palikhova, 1997). Аналогичные результаты получены и в описываемом здесь исследовании. Из 100 экспериментов ($n=100$) на 20 улитках ($N=20$) однократные электрические стимулы (50—100 мс, 4—6 В на выходе стимулятора — Sv) вызывали пробуждение улиток в 48 экспериментах. В остальных экспериментах для пробуждения улитки требовалось 2 (в 30) и 3 (в 22) стимула. Локальные электрические стимулы указанной силы и длительности вызывали околопороговые для генерации ПД реакции командных нейронов париетальных ганглиев улиток и пачки ПД в идентифицированных сенсорных нейронах (см. рис. 1, А и Б) (Аракелов, Палихова, 1985; Палихова, Аракелов, 1990; Sokolov, Palikhova, 1999).

После пробуждения улитки находились в состоянии бодрствования относительно постоянное время. В 36 экспериментах ($n=36$) на 8 улитках ($N=8$) было определено среднее значение длительности активного бодрствования (23 ± 10 мин.): до начала сокращения щупалец в среднем 19 мин. и до полного ухода в раковину и образования эпифрагмы — 32 мин. Длительность бодрствования от выхода до полного ухода в раковину не зависела от пороговых значений стимулов, необходимых для пробуждения. Повторно разбужденные улитки находились в активном состоянии меньше время: 22 ± 7 мин. по сравнению с 32 ± 7 мин. ($n=30$, $N=8$). Дополнительная однократная висцеральная стимуляция активных улиток пороговым стимулом продлевала период бодрствования в среднем на 30%. Электрические стимулы большей интенсивности, вызывающие оборонительные реакции, значительно увеличивали и время активного бодрствования (65 мин., $n=10$). Гistogramмы полученных данных представлены на рис. 4, А.

2. Предварительные результаты в экспериментальной серии с самостимуляцией улитки были получены 15 лет назад (Муравьева,

А ВРЕМЯ БОДРСТВОВАНИЯ



Б ВЫБОР ПОВЕДЕНИЯ

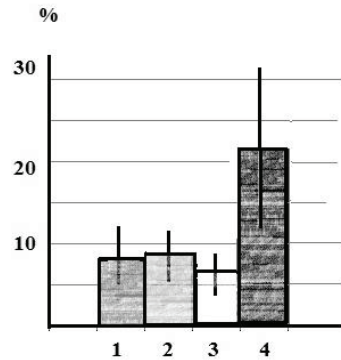


Рис. 4. **А:** Влияние дополнительной висцеральной электростимуляции на длительность бодрствования улиток. 1 – среднее время бодрствования после пробуждения одиночным стимулом ($n=36$); 2 – время бодрствования до полного ухода в раковину ($n=36$); 3 – время бодрствования при повторном пробуждении ($n=30$); 4 – время бодрствования при повторной пороговой стимуляции ($n=10$); время бодрствования при стимуляции «болевым», вызывающим ориентировочную реакцию стимулом ($n=10$). **Б:** Относительное к времени бодрствования (час, 100%) время выбора стимула ($n=94$, $N=8$). 1 – время выбора пищевого стимула (Sc, рис. 3, А) с выключенной системой самостимуляции (R-Sv, рис. 3, Б), 2 – время выбора пищевого стимула (Sc) с включенной R-Sv, 3 – время выбора датчика движений, палочки с выключенной R-Sv, время выбора палочки (Sv) с включенной системой самостимуляции

1999а, б) без использования системы самостимуляции (R-Sv, рис. 3, Б). В экспериментах с системой самостимуляции, в которых улитки могли выбирать между пищевым стимулом и касанием датчика, приводящим по обратной связи к раздражению улитки через вживленные под раковину электроды, результат оказался неожиданным. Улитки предпочитали самостимуляцию через висцеральный вход (рис. 4, Б). В 94 экспериментальных сериях ($n=94$) на 8 животных ($N=8$) средние значения времени, проведенного улиткой на манипуляторе, составили: в контрольных сериях с выключенным током в системе самостимуляции около 5 мин/час (7% относительно времени бодрствования — 100%), а в сериях с включенной обратной связью — около 15 мин/час (23%). Длительность выбора улиткой пищи в контрольных сериях и в сериях с самостимуляцией значительно не менялась.

Обсуждение

В первой серии исследования мы определили пороги пробуждения улиток одиночными локальными висцеральными электростимулами (4—6 В, 50—100 мс). Нелинейная зависимость реакции

париетальных командных нейронов и оборонительной реакции моллюска от силы стимула обсуждается в работах (Аракелов, Палихова, 1985; Захаров, 1992; Sokolov, Palikhova, 2008). Можно отметить, что значения таких стимулов были того же порядка (10—20 В), что и субъективные пороги для локальной электрической стимуляции кожи в параллельных экспериментах на человеке и пороги оборонительных реакций на интактных улитках, и пороги активации оборонительных нейронов на препаратах.

При изучении влияния дополнительной висцеральной электро-стимуляции на время активного бодрствования улитки были получены результаты, которых мы не ожидали. Мы предполагали, что висцеральные электростимулы, вызывающие оборонительные реакции улиток, будут уменьшать время их активного бодрствования на меньшее время, чем слабые, пороговые для пробуждения улитки стимулы. Это предположение основывалось на том, что оборонительные стимулы связаны с системой отрицательного подкрепления, а активирующие — с системой положительного подкрепления (Балабан, 1997). Эксперимент показал, что сильные стимулы увеличивают бодрствование моллюсков на большее время, чем слабые. Это можно объяснить с точки зрения равновесия систем, управляющих выбором поведения (Дьяконова, Сахаров, 1994а; Сахаров, 2012). Для экспериментов с однократными висцеральными стимулами активирующее влияние сильных стимулов было больше, даже если они вызывали оборонительные реакции. Одним из механизмов неспецифической активации улиток являются серотонинергическая и опиодные системы (Дьяконова, 1987; Никитин, Балабан, 2011; Пивоваров, 1995; Сахаров, Цыганов, 1998). Серотонинергическую систему связывают с системой положительного подкрепления для ориентировочного поведения улитки (Цыганов, Сахаров, 2002), но есть и противоположные данные об активирующем влиянии серотонинергической системы на оборонительное поведение, т.е. на систему отрицательного подкрепления (Balaban et al., 2001). С какой из этих систем, положительного или отрицательного подкрепления, связано активирующее влияние электрической стимуляции внутренних органов улитки, мы проверяли во второй экспериментальной серии с самостимуляцией улитки.

Неожиданным оказался и результат второй серии. Предполагалось, что чем сильнее улитка себя раздражает, тем более сильные оборонительные реакции эта стимуляция будет вызывать и тем большее время улитка будет ее избегать. В опытах с самостимуляцией, в которых улитка могла раздражать себя через висцеральный вход, время нахождения моллюсков на манипуляторе значительно (более чем в 3 раза) увеличивалось по сравнению с длительностью

ориентировочных движений, направленных на датчик движений с отключенной обратной связью. Таким образом, подтвердилась гипотеза о том, что висцеральные электростимулы являются не отрицательным, а положительным подкреплением для улитки, несмотря на то, что одиночные стимулы такой интенсивности вызывают и увеличение времени бодрствования и оборонительные реакции улитки. Механизм выбора поведения в зависимости от многих системообразующих факторов в последнее время рассматривается как формирование в мозге «центральных генераторов паттернов» (Izhikevich et al., 2004), но обсуждается и для животных с «простой нервной системой» (Балабан и др., 2013; Сахаров, 2013). Наши исследования показали, что механизмы активного выбора поведения могут изучаться на виноградных улитках (Палихова, 2010).

* * *

Итак, в настоящей работе представлена методика исследования проблемы выбора поведения на улитке с помощью системы самостимуляции, обеспечивающей по обратной связи изменение параметров стимула, на который направлена активность моллюска. Для экспериментов была выбрана локальная висцеральная электростимуляция через вживленные под раковину серебряные электроды. Были получены следующие результаты: 1) висцеральные стимулы оказывают пробуждающее и активирующее влияние на улитку, даже если их интенсивность выше пороговой для оборонительных реакций; 2) время выбора улиткой висцерального электростимула увеличивается в условиях самостимуляции. Таким образом, активирующее влияние висцеральной стимуляции на «положительное» ориентировочное поведение преобладает над «отрицательным», оборонительным.

Авторы благодарны Екатерине Хлебниковой, Елене Муравьевой и Вячеславу Цыганову — студентам и выпускникам кафедры психофизиологии МГУ, усилиями которых выполнение этой работы стало возможным.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Алкарас В., Аракелов Г.Г., Девишвили В.М., Соколов Е.Н. Нейронные механизмы организации движений // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 1982. № 4. С. 65—71.

Аракелов Г.Г., Палихова Т.А. Центральные механизмы организации движений // Нейрокибернетический анализ механизмов поведения / Под ред. Е.Н. Соколова, Л.А. Шмелева. М.: Научный совет АН СССР по комплексной проблеме «Кибернетика», 1985. С. 84—101.

Балабан П.М. Концепция подкрепления в исследованиях на простых нервных системах // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 1997. Т. 47. № 2. С. 280—285.

Балабан П.М., Максимова О.А., Браваренко Н.И. Пластические формы поведения виноградной улитки и их нейронные механизмы // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 1992. Т. 42. № 6. С. 1208—1220.

Балабан П.М., Воронцов Д.Д., Дьяконова В.Е. и др. Центральные генераторы паттерна (CPGs) // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 2013. Т. 63. № 5. С. 520—542.

Балабан П.М., Чейз Р. Взаимодействие эмоционально позитивных и негативных областей мозга у виноградной улитки // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 1990. Т. 40. № 1. С. 125—134.

Дьяконова В.Е. Нейротрансмиттерные механизмы контекст-зависимого поведения // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 2012. Т. 52. № 6. С. 1—17.

Дьяконова В.Е., Сахаров Д.А. Нейротрансмиттерная основа поведения моллюска: управление выбором между ориентировочным и оборонительным ответом на предъявление незнакомого стимула // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 1994а. Т. 44. № 2. С. 526—531.

Дьяконова В.Е., Сахаров Д.А. Участие эндогенной опиоидной системы в регуляции пищевого и защитного поведения моллюска *Limnaea stagnalis* // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 1994б. Т. 44. № 3. С. 316—322.

Дьяконова Т.Л. Чему и как учится нейрон // Журн. общ. биологии. 1987. Т. 158. № 3. С. 1—17.

Захаров И.С. Оборонительное поведение виноградной улитки // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 1992. Т. 42. № 6. С. 1156—1169.

Коштыяц Х.С. Сравнительная физиология. II. Сравнительная физиология нервных систем. М.: Изд-во АН СССР, 1957.

Максимова О.А., Балабан П.М. Нейронные механизмы пластичности поведения. М.: Наука, 1983.

Муравьева Е.В. Увеличение времени бодрствования виноградной улитки в условиях отрицательного подкрепления // Мат-лы Междунар. конф. студентов и аспирантов по фундам. наукам «Ломоносов», Секция «Психология. М.: МГУ, 1998. С. 68.

Муравьева Е.В. Функциональное значение интероцептивного сенсорного входа виноградной улитки в экспериментах с самостимуляцией. Развитие теории функциональных систем // Труды Межведомств. науч. совета по эксперим. и прикладной физиологии. М.: НИИ нормальной физиологии им. П.К. Анохина, 1999а. Т. 8. С. 379—380.

Муравьева Е.В. Самостимуляция улитки через интероцептивный вход // Науч. конф. молодых ученых, посвящ. 150-летию со дня рождения И.П. Павлова (Москва, 13—14 октября 1999 г.). М.: Институт высш. нерв. деят. и нейрофизиологии РАН и МГУ, 1999б. С. 32—33.

Никитин Е.С., Балабан П.М. Функциональная организация и структура серотонинергической нейрональной сети наземной улитки // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 2011. Т. 62. № 6. С. 750—762.

Павлов И.П. Как беззубка раскрывает свои створки (1885) // Павлов И.П. Полн. собр. соч.: В 4 т. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, 1957. С. 466—490.

Палихова Т.А. Нейроны и синапсы виноградной улитки в векторной психофизиологии Е.Н. Соколова // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 14. Психология. 2010. № 4. С. 149—164.

Палихова Т.А., Аракелов Г.Г. Моносинаптические связи в центральной нервной системе виноградной улитки: рецептивные поля пресинаптических нейронов // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 1990. Т. 40. № 6. С. 1186—1189.

Пивоваров А.С. Пластичность хемо- и электровозбудимых мембран нейрона: регуляция опиоидами и вторичными посредниками: Автореф. дисс. ... докт. биол. наук. Москва, 1995.

Сахаров Д.А. Генеалогия нейрона. М.: Наука, 1974.

Сахаров Д.А. Долгий путь улитки // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 1992. Т. 42. № 6. С. 1059—1063.

Сахаров Д.А. Биологический субстрат генерации поведенческих актов // Журн. общ. биологии. 2012. Т. 73. № 5. С. 334—348.

Сахаров Д.А. Генерация когнитивных паттернов как биологическая проблема // Когнитивная наука в Москве: новые исследования: Мат-лы конф. (Москва, 19 июня 2013 г.) / Под ред. Е.В. Печенковой, М.В. Фаликман. М.: ООО «Буки Веди», 2013. С. 263—267.

Сахаров Д.А., Цыганов В.И. Трансмиттерзависимое включение респираторного интерона в локомоторный ритм у легочного моллюска *Лутпага* // Физиол. журн. 1998. Т. 84. № 10. С. 1029—1037.

Соколов Е.Н. Восприятие и условный рефлекс: новый взгляд. М.: УМК «Психология», МПСИ, 2003.

Соколов Е.Н. Очерки по психофизиологии сознания. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2010.

Цыганов В.И., Сахаров Д.А. Серотонин-зависимое переподчинение респираторного ритма центральному генератору локомоции у легочного моллюска *Лутпага* // Докл. РАН. 2002. Т. 382. № 4. С. 554—556.

Шехтер Е.Д. Механочувствительное рецептивное поле идентифицированного нейрона моллюска // Журн. высш. нерв. деятельности им. И.П. Павлова. 1980. Т. 30. № 5. С. 1079—1082.

Шехтер Е.Д., Аракелов Г.Г. Рецептивное поле командного нейрона // Нейрокибернетический анализ механизмов поведения / Под ред. Е.Н. Соколова, Л.А. Шмелева. М.: Научный совет АН СССР по комплексной проблеме «Кибернетика», 1985. С. 64—68.

Balaban, P.M., Bravarenko, N.I., Maksimova, O.A et al. A single serotonergic modulatory cell can mediate reinforcement effect in the withdrawal network in the terrestrial snail // *Neurobiology of Learning and Memory*. 2001. Vol. 75. N 1. P. 30—50.

Izhikevich, E.M., Gally J.A., Edelman G.M. Spike-timing dynamics of neuronal groups // *Cerebral Cortex*. 2004. Vol. 14. N 8. P. 933—944.

Kemenes, G., Zakharov, I.S., Vehovsky, A., S.-Rozsa, K. Neurophysiological correlates of tactile stimulus-induced whole-body eversion, a novel type of behavior in the snail *Helix pomatia* L. // *Brain Research*. 1993. Vol. 1. N 3. P. 16—27.

Khlebnikova, E.V., Palikhova, T.A. Activation of the land snail by mechanical stimulation of viscera // *Simpler Nervous Systems: Abstracts of the 5th East European conference of the international society for invertebrate neurobiology*. Moscow: ISIN, 1997. P. 32.

Mangina, C.A., Sokolov, E.N. Neuronal plasticity in memory and learning processing abilities: theoretical position and selective review // *Intern. Journal of Psychophysiology*. 2006. Vol. 60. N 3. P. 203—214.

Sokolov, E.N., Palikhova, T.A. Elementary and compound postsynaptic potentials in the defensive command neurons of *Helix lucorum* // *Acta Biologica Hungarica*. 1999. Vol. 50. N 1—2. P. 1—11.

Sokolov E.N., Palikhova T.A. Stimulus intensity: encoding on skin // *Abstracts of the 3rd Intern. conf. on cognitive science (Moscow, June 20—25, 2008)*. М.: Художественно-издательский центр, 2008. Т. 1. С. 292.

Поступила в редакцию
08.11.13