

ЗАКОНОМЕРНОСТИ АКТУАЛИЗАЦИИ ЭЛЕМЕНТОВ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ОПЫТА РАЗНОЙ СТЕПЕНИ ДИФФЕРЕНЦИРОВАННОСТИ В ПРОЦЕССЕ ОРГАНИЗАЦИИ ПОВЕДЕНИЯ¹

© 2015 г. А. В. Рождествин*, О. Е. Сварник**, Ю. В. Гринченко***,
Ю. И. Александров****

* Аспирант лаборатории психофизиологии имени В.Б. Швыркова Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института психологии РАН, Москва;

e-mail: rozhdestvin@yandex.ru

** Кандидат психологических наук, научный сотрудник, там же;

e-mail: olgasva@psychol.ras.ru

** Кандидат медицинских наук, профессор ГБОУ ВПО “Московский городской психолого-педагогический университет”;

e-mail: nyugrink@psychol.ras.ru

**** Доктор психологических наук, профессор, зав. лабораторией психофизиологии имени В.Б. Швыркова Федерального государственного бюджетного учреждения науки Института психологии РАН; зав. кафедрой психофизиологии ГАУГН, Москва;

e-mail: nyualex@psychol.ras.ru

Процесс организации поведения, предшествующий “внешней” реализации последнего, может быть интерпретирован как актуализация “во внутреннем плане” (“проигрывание в уме”; *mental rehearsal*) функциональных систем (элементов индивидуального опыта), вовлекающихся во “внешнюю” реализацию данного поведения. Задачей исследования было выявить, связано ли вовлечение нейронов в процесс организации инструментального поведения животных со специализацией их нейронов в отношении элементов индивидуального опыта, и если да, то как. Показано, что наборы активирующихся нейронов при актуализации систем “во внутреннем плане” и реализации “внешнего” поведения хотя и перекрываются, но не идентичны. Вероятность вовлечения нейрона в обеспечение процесса организации поведения связана с тем, специализирован ли нейрон относительно систем реализуемого “внешнего” поведения, а также с тем, как соотносится его специализация с параметром дифференцированности индивидуального опыта.

Ключевые слова: принятие решения, индивидуальное развитие, системная дифференциация, специализация нейронов животных, актуализация элементов опыта во внутреннем плане.

Выявление механизмов принятия решения продолжает оставаться одной из актуальных проблем психологической науки [7], а также формирующихся междисциплинарных областей, например, нейроэкономики [8]. С позиции теории функциональных систем принятие решения (ПР) рассматривается как процесс развертывания специального системного механизма организации поведения, предшествующий “внешней” реализации любого поведенческого акта; этот процесс может быть интерпретирован как “проигрывание в уме” (*mental rehearsal*) или актуализация во внутреннем плане элементов индивидуального опыта, опосредующую реализацию “внешнего” поведения [2, 5, 10, 11, 14, 19].

В основе актуализации элементов индивидуального опыта лежит активность нейронов, специализированных относительно функциональных систем [13]. Поскольку реализация каждого акта обеспечивается одновременной активацией множества систем, сформированных на разных этапах индивидуального развития, специализации активирующихся в акте нейронов различаются. В исследованиях авторов настоящей статьи обнаружено, что некоторые нейроны, активации которых связаны с реализацией поведения “во внешнем плане”, активируются и во время ПР (напр., [6, 15]). Позже были высказаны идеи, находящиеся в соответствии с этими данными. Например, утверждается, что моделирование действия использует во многом те же “нейронные субстраты”, что и реальное совершение действия [20, с. 456–457].

¹ Работа выполнена при финансовой поддержке РФФ (грант № 14-28-00229).

Однако остается неизвестным, как специализация нейронов относительно систем разного возраста, а, следовательно, и разной степени дифференцированности [1, 4, 9] и др. связана с особенностями их вовлечения в обеспечение ПР. Поскольку, с одной стороны, не все нейроны, активирующиеся при реализации поведения “во внешнем плане”, активируются и во время ПР [6], а с другой стороны, дифференцированность систем связана с самыми разными аспектами участия нейронов в организации “внешнего” поведения [1], мы предположили, что вовлечение нейронов в обеспечение ПР может быть связано с дифференцированностью систем, относительно которых они специализированы.

Задачей данного исследования было проверить указанное предположение. Для этого следовало выявить закономерности актуализации функциональных систем (элементов опыта) путем сопоставления активности нейронов разной специализации в процессах ПР и “внешней” реализации поведения.

МЕТОДИКА

Экспериментальное решение задачи исследования осуществлялось путем регистрации активности одних и тех же нейронов в интервале ПР и при последующей реализации выбранной формы поведения. Данная методика позволяла определить специализацию нейронов относительно элементов индивидуального опыта на основе анализа специфических активаций (связанных с реализацией систем, относительно которых ней-

роны специализированы) и неспецифических активаций (возникающих в тех актах, относительно которых данный нейрон не специализирован).

Процедура. Исследование начиналось с предварительного обучения животных (шесть кроликов *Oryctolagus Cuniculus*) инструментальному циклическому пищедобывательному поведению в специальном боксе (60 × 60 см), где у передней стенки (справа и слева) располагались кормушки, а у задней стенки (аналогично справа или слева) устанавливали педаль, нажатие которой включало подачу соответствующей кормушки. Обучение проходило поэтапно, и в результате животные научались совершать два аналогичных поведенческих цикла: один цикл – подход/нажатие педали в левом углу и разворот/наклон к левой кормушке, поедание (этапы 1, 2, 3, 4, 5); второй – подход/нажатие правой педали и разворот/наклон к правой кормушке, поедание (этапы 6, 7, 8, 9, 10) (Рис. 1). В соответствии с задачей исследования у животных формировался дополнительный поведенческий компонент – ожидание возможности реализовать выработанный инструментальный навык – отход от кормушки (этап, обозначенный буквой “а”) и подход/нажатие на одну из двух педалей (этапы 12 или 17), которая появлялась при открывании шторы экспериментатором.

Открывание шторы (время полного открывания до 250 мс) было синхронизировано со вспышкой света импульсной лампы, установленной сверху (длительность – 50 мкс, энергия – 0.3 Дж). Животному, находящемуся в центре бокса, приходилось каждый раз выбирать, в какой угол бокса направиться для нажатия педали – налево (стрелка 12) или направо (стрелка 17).

В качестве этапа ПР в соответствии с ранее приведенными теоретическими соображениями и на основе полученного эмпирического материала [6, 13, 14] рассматривался интервал между моментом предъявления вспышки света, разрешающей реализацию поведения, и началом реализации исполнительных механизмов поведения, определяемым по ЭМГ-активации.

Активность нейронов регистрировалась в цингулярной коре (*posterior cingulate cortex, 29d*), поскольку ранее было показано, что она содержит большое количество нейронов, активность которых связана с данным типом поведения (напр. [3]). В ходе статистического анализа нейронной активности с помощью разработанного в лаборатории программного обеспечения *Neuri* определялась поведенческая специализация нейрона на основании сопоставления его активности с поведенческими отметками. Для каждого нейрона вы-

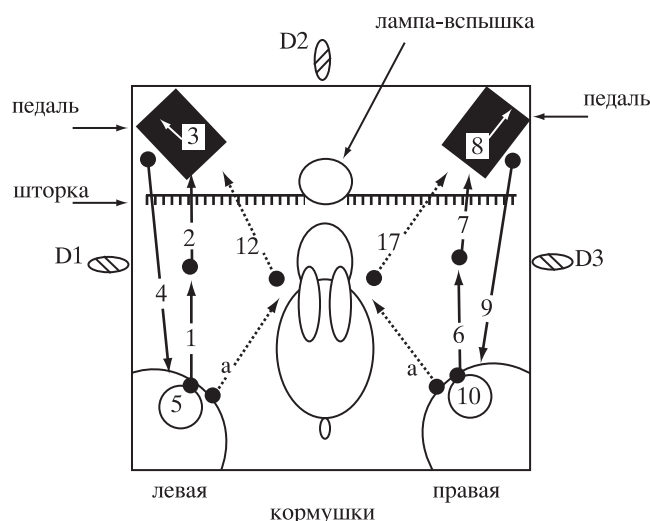


Рис.1 Схема экспериментальной клетки и набор поведенческих актов.

числялась средняя частота его активности за все время регистрации, а за активацию в одном или нескольких актах принималось превышение частоты активности в этих актах над средней в 1.5 раза [14]. Специализированным относительно системы, обеспечивающей поведенческий акт, считался нейрон, вероятность появления активации которого в этом акте составляла 100 %. Нейроны могли быть специализированы как в отношении функциональных систем актов, сформированных нами при обучении инструментальному поведению в экспериментальной клетке (обозначались как “новые”), так и элементов прошлого опыта, т.е. функциональных систем, сформированных, предположительно, на самых ранних этапах индивидуального развития (например, захват пищи в любой поведенческой ситуации, движения направо или налево, и т.д.) (обозначались как “старые”).

Специализированные нейроны были разделены на четыре подгруппы:

- “старые”, не изменявшие или тормозящие активность в ПР (Ст Н/И);
- “старые”, увеличивающие активность в ПР (Ст А);
- “новые”, не изменявшие или тормозящие активность в ПР (Нов Н/И);
- “новые”, увеличивающие активность в ПР (Нов А).

Для каждого специализированного нейрона подсчитывалось число актов, в которых наблюдалась его активация по крайней мере в 40 % случаев при условии превышения в таких актах средней частоты импульсной активности в 1.5 раза [12]. Данные о числе актов с активациями для каждой подгруппы нейронов сравнивались между собой с помощью критерия Манна–Уитни. Данные о числе нейронов, активирующихся во время ПР, сравнивались с помощью точного критерия Фишера.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Всего в данной работе была зарегистрирована активность 356 нейронов в цингулярной коре у шести кроликов при реализации циклического пищевого поведения последовательно на каждой стороне бокса и в ситуации ПР. Для окончательного анализа данных было отобрано 176 нейронов, активность каждого из которых последовательно регистрировалась при реализации не менее пяти циклов пищевого поведения на правой и на левой сторонах бокса

как в исходной “контрольной” ситуации, так и в ситуации ПР при введении шторки.

В результате сопоставления активности 176 нейронов на этапах осуществления пищевого поведения и в интервале ПР было выявлено 89 (50.5%) клеток, специализированных относительно данного поведения, и 87 (49.5%) клеток, не вовлекающихся в обеспечение исследуемого поведения. В интервале ПР не было отмечено активаций, принадлежащих не вовлекающимся нейронам. У двух не вовлекающихся нейронов было выявлено значимое уменьшение частоты импульсации (“торможение” активности) во время ПР.

Из 89 специализированных нейронов “новых” оказалось 43. Из них у 10 клеток выявлено повышение активации в момент ПР. Нейронов “старых” систем было выявлено 46, из них у 9 клеток было выявлено повышение активации в момент ПР. Всего в интервале ПР из 89 специализированных нейронов 31 статистически значимо изменял свою активность, причем повышение активации было выявлено у 19 нейронов (вероятность обнаружить активацию у не вовлекающихся нейронов достоверно ниже: точный критерий Фишера; $p < .00001$).

Было обнаружено, что у группы “новых” нейронов, увеличивающих активность на интервале ПР, число актов “внешнего поведения”, в которых они активировались, достоверно превышает таковое по сравнению с нейронами, не увеличивающими активность во время ПР ($z = 2.89$; $p = .004$) (Рис. 2).

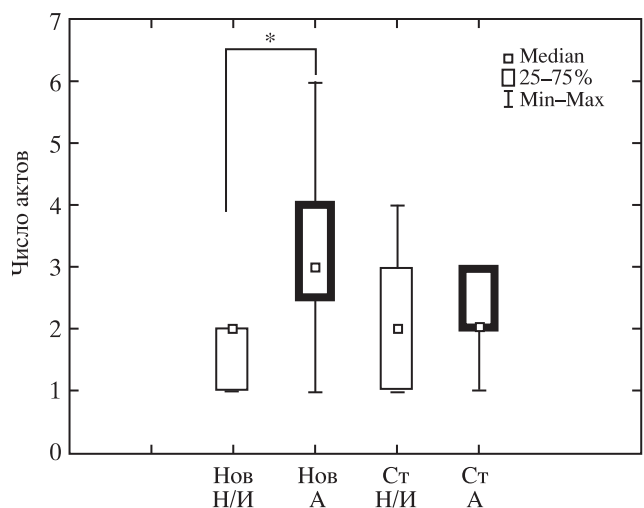


Рисунок 2. Гистограмма распределения числа актов пищевого поведения, в которых наблюдались активации различных групп нейронов.

Примечание. * – $p < .01$.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Активность специализированных нейронов во время ПР, как мы считаем, манифестирует процесс актуализации во внутреннем плане элементов индивидуального опыта, опосредующих последующую реализацию “внешнего” поведения. Полученные в настоящем исследовании данные указывают на то, что в ПР вовлекаются достоверно чаще как раз те нейронные группы, которые активируются в процессах “внешнего” поведения, представляющего собой достижение необходимого индивиду соотношения с объектами внешней среды. Однако между сравниваемыми наборами систем: активирующимися при ПР и во “внешнем” поведении – имеются значительные различия.

В пользу того, что мозговые процессы при актуализации систем “во внутреннем плане” (ПР) и реализации “внешнего” поведения не идентичны, свидетельствуют полученные нами данные о том, что часть из активирующихся при “внешней” реализации поведения нейронов не активируется во время ПР, а часть – “тормозится”. С нашей точки зрения, а также с учетом данных литературы, это может свидетельствовать об исключении определенных элементов индивидуального опыта как конкурирующих или неадекватных для реализации последующего приспособительного поведения, а актуализация их в интервале ПР может провоцировать ошибочное поведение.

Популяция нейронов, принадлежащих одной системе, неоднородна и различается по количеству связей нейронов, принадлежащих данной системе, с другими системами, что отражается в неспецифической активности. Оказалось, что в процесс ПР чаще вовлекаются те нейроны, которые имеют большее количество связей с нейронами, принадлежащими к другим функциональным системам. Мы полагаем, что указанная выше неоднородность по критерию количества связей с другими функциональными системами связана с различием в степени дифференцированности субпопуляций нейронов, относящихся к данной системе. Этот вывод мы делаем на основе теоретического анализа данных, полученных нами ранее при исследовании эффектов введения этанола. Во-первых, алкоголь в соответствии с принципом Рибо–Джексона блокирует в большей степени активность нейронов более дифференцированных систем, позднее сформированных в индивидуальном развитии [16]. Во-вторых, алкоголь выявляет неоднородность нейронного состава системы, избирательно блокируя лишь некоторые нейро-

ны данной системной специализации. В-третьих, при анализе эффекта этанола на разные активации отдельного нейрона обнаруживается большее воздействие на неспецифические активации [17], отражающие участие нейрона в обеспечении межсистемных отношений [18]. Можно предположить, что появление у нейрона неспецифических активаций в процессе индивидуального развития связано с его вовлечением в обеспечение растущей дифференциации опыта за счет усложнения межсистемных отношений, и тогда большая чувствительность этих активаций оказывается проявлением того же закона Рибо–Джексона, который обуславливает большую чувствительность к воздействию этанола нейронов более “новых” систем. Таким образом, вовлечение нейрона в обеспечение ПР связано со степенью дифференцированности индивидуального опыта, которую отражает активность данного нейрона.

ВЫВОДЫ

- 1) Вовлечение/невовлечение нейрона в обеспечение процесса организации поведения, предшествующего его “внешней” реализации, связано с системной специализацией нейрона.
- 2) Вероятность вовлечения нейронов, принадлежащих одной системе, различается и связана с ролью данного нейрона в обеспечении межсистемных отношений в структуре опыта.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Александров Ю.И. Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении. М.: Наука, 1989.
2. Александров Ю.И., Гринченко Ю.В. Изменение рецептивных полей центральных нейронов в поведении: иерархический анализ // Нейроны в поведении: системные аспекты. М.: Наука, 1986. С. 107–119.
3. Александров Ю.И., Греченко Т.Н., Гаврилов В.В., Горкин А.Г., Шевченко Д.Г., Гринченко Ю.В., Александров И.О., Максимова Н.Е., Безденежных Б.Н., Бодунов М.В. Закономерности формирования и реализации индивидуального опыта // Журнал высшей нервной деятельности. 1997. Т. 47. № 2. С. 243–260.
4. Александров Ю.И., Сергиенко Е.А. Психологическое и физиологическое: континуальность и/или дискретность // Психологический журнал. 2003. Т. 24. № 6. С. 98–109.

5. *Анохин П.К.* Проблема принятия решения в психологии и физиологии // Вопросы психологии. 1974. № 4. С. 21–29.
6. *Гринченко Ю.В.* Нейрофизиологические механизмы смены отдельных актов в сложном поведении // Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: Наука, 1979. С. 19–72.
7. *Карпов А.В.* Психологический анализ процессов принятия решения в деятельности. Ярославль: ЯрГУ, 1985.
8. *Ключарев В.А., Шмидт А., Шестакова А.Н.* Нейроэкономика: нейробиология принятия решений // Экспериментальная психология. 2011. Т. 4. № 2. С. 14–35.
9. *Колбенева М.Г., Александров Ю.И.* Органы чувств, язык и системная дифференциация в процессах индивидуального развития // Дифференционно-интеграционная теория развития. Кн. 2 / Сост. и ред. Н.И. Чуприкова, Е.В. Волкова. М.: Языки славянской культуры, 2014. С. 363–382.
10. *Максимова Н.Е., Александров И.О.* Функциональное значение колебания Р300 с точки зрения психофизиологического анализа структуры поведения // Психологический журнал. 1985. Т.6. № 3. С. 86–95.
11. *Максимова Н.Е., Александров И.О., Александров Ю.И., Гринченко Ю.В.* Поведенческие акты у человека и животных: вариативность времени системных процессов // Психологический журнал. 1983. Т.4. № 6. С. 71–74.
12. *Созинов А.А.* Изучение реорганизации опыта индивида при научении по показателям мозгового обеспечения дефинитивного поведения // Развитие психологии в системе комплексного человекознания. Часть 2 / Отв. ред. А.Л. Журавлев, В.А. Кольцова. М.: Изд-во “Институт психологии РАН”, 2012. С. 688–691.
13. *Швырков В.Б.* Нейрофизиологическое изучение системных механизмов поведения. М.: Наука, 1978.
14. *Швырков В.Б., Александров Ю.И.* Обработка информации, поведенческий акт и корковые нейроны // Доклады АН СССР. 1973. Т. 212. № 4. С. 1021–1024.
15. *Шевченко Д.Г.* Нейроны ретикулярной формации в механизмах принятия решения / Проблемы принятия решения. М.: Наука, 1976. С. 210–217.
16. *Alexandrov Yu.I., Grinchenko Yu.V., Jarvilehto T., Laukka S., Maz V.N.* Acute effect of ethanol on the pattern of behavioral specialization of neurons in the limbic cortex of the freely moving rabbit // Acta physiol. Scand. 1990. V. 140. P. 257–268.
17. *Alexandrov Yu.I., Grinchenko Yu.V., Laukka S., Jarvilehto T., Maz V.N.* Acute effects of alcohol on unit activity in the motor cortex of freely moving rabbits: comparison with the limbic cortex // Acta physiol. Scand. 1991. V. 142. P. 429–435.
18. *Alexandrov Yu.I., Grinchenko Yu.V., Laukka S., Jarvilehto T., Maz V.N., Korpusova A.V.* Effect of ethanol on hippocampal neurons depends on their behavioural specialization // Acta physiol. Scand. 1993. V. 149. P. 105–115.
19. *Cisek P., Kalaska J.F.* Neural correlates of mental rehearsal in dorsal premotor cortex // Nature. 2004. V. 431. P. 993–996.
20. *Galese V., Lakoff G.* The brain’s concepts: The role of the sensory-motor conceptual knowledge // Cognitive Neuropsychology. 2005. V. 22 (3/4). P. 455–479.

**REGULARITIES OF INDIVIDUAL EXPERIENCE
ACTUALIZATION DEPENDING ON ITS DIFFERENTIATION
DEGREE IN THE PROCESS OF BEHAVIOR ORGANIZATION**

A. V. Rozhdestvin*, O. E. Svarnik **, Yu. V. Grinchenko*, Yu. I. Alexandrov******

* *Post-graduate student of V.B. Shvyrkov laboratory of neuronal bases of mind, Federal State-Financed Institution, Institute of Psychology RAS, Moscow;*
e-mail: rozhdestvin@yandex.ru

** *PhD (psychology), research fellow Federal State-Financed Institution, Institute of Psychology RAS, Moscow;*
e-mail: olgasva@psychol.ras.ru

*** *MD, professor, Moscow State University of Psychology and Education, Moscow;*
e-mail: nyugrink@psychol.ras.ru

**** *Sc.D. (psychology), professor, head of V.B. Shvyrkov laboratory of neuronal bases of mind, Federal State-Financed Institution, Institute of Psychology RAS, head Department of psychophysiology, State Academical University of Human Sciences, Moscow;*
e-mail: nyualex@psychol.ras.ru

The process of organization of behavior, preceding the “external” implementation of the latter, can be interpreted as the “internal” actualization (“playing in the mind”, mental rehearsal) of functional systems (elements of individual experience) that mediates “external” implementation of this behavior. The objective of the study was to identify whether the involvement of neurons in the process of organization of animals’ instrumental behavior is related to specialization of their neurons in respect to elements of individual experience, and if so, how. It was shown that the sets of neurons activated during “internal” actualization and during “external” behavior, although overlapping, but are not identical. Probability of neuron involvement into the process of behavior organization depends on its system specialization and on the relation between its specialization and the differentiation of individual experience.