

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
Институт психологии

# **ЭВОЛЮЦИОННАЯ И СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПСИХОЛОГИЯ В РОССИИ: ТРАДИЦИИ И ПЕРСПЕКТИВЫ**

Под редакцией  
А. Н. Харитонов



Издательство  
«Институт психологии РАН»  
Москва – 2013

УДК 159.929

ББК 88

Э 15

*Все права защищены.*

*Любое использование материалов данной книги полностью  
или частично без разрешения правообладателя запрещается*

Редакционная коллегия:

*Ю. И. Александров, К. И. Ананьева, В. А. Барабанщиков, Н. А. Выскочил,  
В. В. Гаврилов, А. А. Демидов, О. А. Королькова, В. И. Панов,  
А. А. Созинов (отв. секретарь), А. Н. Харитонов (отв. ред.), И. А. Хватов*

**Э 15 Эволюционная и сравнительная психология в России: традиции и перспективы / Под ред. А. Н. Харитонova. – М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2013. – 432 с. (Труды Института психологии РАН)**

ISBN 978-5-9270-0274-0

УДК 159.929

ББК 88

Коллективный труд, подготовленный ведущими отечественными специалистами, представляет собой современный срез эволюционной и сравнительной психологии в России. Рассматриваются вопросы истории и теории эволюционных и сравнительно-психологических исследований, а также использования психологических методов в исследованиях поведения. Проблематика межвидового взаимодействия представлена на материале взаимодействия человека и синантропных видов. В книге отражен широкий спектр эмпирических исследований и материалы, представляющие попытку экспериментально-психологического решения ряда конкретных проблем фило- и онтогенетического плана. Монография ориентирована на психологов-эволюционистов, зоопсихологов и этологов, а также на широкий круг специалистов разного профиля, интересующихся эволюционной и сравнительно-психологической проблематикой.



*Подготовка и публикация коллективного труда осуществлена  
при финансовой поддержке Российского гуманитарного  
научного фонда (РГНФ), проект № 13-06-14050г.*

© ФГБУН Институт психологии РАН, 2013

ISBN 978-5-9270-0274-0

# ОСОБЕННОСТИ ПАТТЕРНОВ СПЕЦИАЛИЗАЦИИ НЕЙРОНОВ ЗАДНЕЙ ЦИНГУЛЯРНОЙ КОРЫ КРЫС НА ТРЕХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНЫХ СТАДИЯХ КОНСОЛИДАЦИИ ИНСТРУМЕНТАЛЬНОГО ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОГО ПОВЕДЕНИЯ\*

*Е. А. Кузина*

**В** настоящее время понятие «консолидация» используется для описания процессов перехода памяти из нестабильной в стабильную форму хранения (Dudai, 2004). Поскольку она является необходимым этапом любого обучения, закономерности ее протекания широко исследуются у животных, находящихся на самых разных филогенетических ступенях развития; в том числе, в работах с млекопитающими отмечается качественное сходство динамики мозговой активности после обучения, например, у людей и крыс (Abel et al., 2013). Выделяют две последовательные стадии этого процесса: «синаптическая консолидация», подробно изучаемая, в основном, в нейрогенетических исследованиях, соответствует кратковременной памяти и длится в течение минут и часов после обучения. Она в наибольшей степени подвержена нарушению амнестическими агентами и универсальна для разных моделей обучения. В то время как «системная» (долговременная) консолидация начинается через несколько часов и может продолжаться до 30 дней и более, в зависимости от методики и исследуемых процессов (Dudai, 2004).

Широкий диапазон сроков завершения «системной консолидации», получаемый в большинстве исследований, связан с разным пониманием авторами этих работ процессов, происходящих при обучении, и с представлениями о том, в какой форме эта память хранится и извлекается. В соответствии с системно-селекционной концепцией обучения, формирование нового поведения – это формирование новой функциональной системы, включающее в себя специализацию ранее молчащих нейронов относительно этого поведения (Швыр-

\* Работа выполнена при поддержке Российского гуманитарного научного фонда (грант № 12-36-01392) и Совета по грантам Президента Российской Федерации (программа государственной поддержки ведущих научных школ; № НШ-3010.2012.6).

ков, 1995) и реорганизацию предсуществующего индивидуально-го опыта, или аккомодационную реконсолидацию нейронов, уже имеющих системную специализацию (Александров, 2012). Специализация нейронов является их стабильной характеристикой, возникает уже при успешных реализациях новых поведенческих актов и является «маркером» элемента индивидуального опыта – системы поведенческого акта (Горкин, Шевченко, 1990; Горкин, 2009). Исходя из этих представлений, динамику и стабилизацию системного состава нового поведения на последовательных этапах консолидации можно исследовать, сопоставляя наборы специализированных нейронов через разное время после обучения.

В настоящем исследовании была использована разработанная в Лаборатории психофизиологии им. В. Б. Швыркова модель пищедобывательного поведения крыс. Были взяты три периода времени, в течение которых изучалась стабилизация нового навыка: первые 6 дней после обучения, 7–15 дней и через 30 дней ежедневного повторения выученного поведения, когда по многим источникам процесс консолидации может считаться завершенным (см. обзор: Dudai, 2004). Задачей исследования был сравнительный анализ паттернов поведенческой специализации нейронов в задней цингулярной коре (ЦК) крыс на трех последовательных стадиях консолидации нового опыта. Под *паттерном специализации нейронов* соответствующей структуры понимался конкретный состав систем, по отношению к которым специализированы нейроны данной структуры, и количественное соотношение нейронов, принадлежащих к разным системам. Данная область коры была выбрана, поскольку ранее было обнаружено, что ЦК характеризуется наибольшей долей нейронов, специализированных относительно новых поведенческих актов, по сравнению с другими областями коры (Александров, 2012; Горкин, Шевченко, 1990; Gavrilov et al., 1999).

Основное предположение состояло в том, что на ранних этапах стабилизации навыка (в первые несколько дней после обучения) состав систем, обеспечивающих это поведение, будет более вариативен и в его реализацию может вовлекаться меньшее число специализированных относительно выученного поведения нейронов, чем спустя неделю и более после завершения обучения.

## Процедура исследования

*Животные.* Были использованы капюшонные крысы линии Long-Evans в возрасте от 8 до 12 месяцев и массой 250–350 г. Во время обучения и эксперимента они были помещены в индивидуальные

клетки и находились на частичной пищевой депривации. Потеря веса за все время исследования не превышала 10–15%.

*Экспериментальная клетка.* Четырехугольная экспериментальная камера имела две кормушки по углам передней стенки и две педали в противоположных углах. Нажатие педали приводило к автоматической подаче кормушки на смежной стороне камеры. Также у экспериментатора имелась возможность подавать кормушку в любое время с помощью кнопки, расположенной вне клетки.

*Обучение.* Для сопоставления поведения и нейрональной активности на разных этапах после обучения все крысы были поделены на три группы: 1) группа, у которой проводили регистрацию активности нейронов в первые 6 дней после обучения (группа «первые дни»,  $n=7$ ); 2) животные, участвовавшие в эксперименте с 7 по 15 день после обучения (группа «неделя после обучения»,  $n=5$ ); 3) крысы, которые перед экспериментом в течение 30 дней повторяли выученное поведение (группа «30 дней после обучения»,  $n=3$ ). Животных всех групп обучали нажимать на педаль по этапам. В первый день они получали пищу (кусочек сыра) каждый раз, когда подходили к нужной кормушке или постоянно находились рядом с ней. На второй день – за отворот от кормушки в сторону педали. На третий – за подход к педали. На пятый день крысы второй и третьей групп обучались нажимать на педаль для получения сыра из кормушки, а животные первой группы («первые дни») были прооперированы и обучались нажатию на педаль на 5–6 день после восстановления. В этот же день у них начинали регистрацию активности нейронов. Критерием обученности считали 10 правильных (подкрепляемых) актов подряд, а также безошибочное возобновление данных актов после прерывания на другое поведение (исследовательское, оборонительное, груминг и т. д.). При обучении одна из сторон клетки всегда была отключена, и каждое животное было обучено нажимать только на одну из педалей. Часть животных каждой группы была обучена нажимать на правую педаль, а другая часть, соответственно, на левую.

*Проведение операции и регистрации активности нейронов.* Все обученные животные были прооперированы под наркозом из смеси золетила (Zoletil, Вирбак Санте Анималь, Франция, 25 мг/кг) и рометара (Rometar 2%, СПОФА, Чехия, 10 мг/кг), вводимых внутримышечно. Над задней цингулярной корой ( $P=4,5-5$ ;  $L=1,0$ ) в черепе было просверлено отверстие диаметром около 2 мм, над которым была размещена и зафиксирована зубным пластиком (Paladur, HeraeusKulzer, США) платформа для съемного микроманипулятора.

Также были просверлены отверстия для заземляющего и референтного электродов (вольфрамовый электрод с поливиниловой изоляцией, сопротивлением не менее 500 К $\Omega$ ). Для регистрации активности отдельных нейронов применялись стеклянные микроэлектроды, заполненные изотоническим раствором NaCl с сопротивлением 3–7 М $\Omega$  на частоте 1 кГц. Параллельно с записью нейрональной активности осуществлялась запись поведенческих отметок: опускания головы животного в кормушки, пересечения середины стенки на обеих сторонах и в обоих направлениях, а также нажатия на педали. Также производилась видеозапись каждой сессии регистрации. После окончания экспериментов проводилась морфологическая реконструкция места регистрации.

*Построение паттернов активности нейронов и статистический анализ.* Обработка нейронной активности и поведенческих характеристик проводилась с использованием программы DMain (Ю. Райгородский). Для подсчета отбирались только те записи, где животное осуществляло не менее 10 успешных поведенческих циклов с нажатием на педаль и побегом к кормушке. Для каждого нейрона подсчитывалась средняя частота активности за все время его регистрации. За активацию в одном или нескольких актах принималось превышение частоты активности в этих актах над средней за все время регистрации не менее чем в 1,5 раза. Специализированным относительно определенного акта репертуара считался нейрон, вероятность активации которого в этом акте составляла 100%. Для сравнения особенностей распределения активности нейронов задней цингулярной коры у трех групп крыс все клетки были отнесены к одной из трех категорий: 1) нейроны, специализированные относительно актов выученного в экспериментальной клетке поведения («новые», Н); 2) специализированные относительно актов, сформированных до попадания в клетку, в основном связанные с различными движениями («старые», Д); и 3) клетки, не имеющие постоянных активаций в циклическом поведении (нейроны с неидентифицированной специализацией, НС). Учитывая возможность повышенной вариативности активации нейронов новых систем в первые дни после обучения, дополнительно рассматривали группу клеток, имеющих достоверно более высокую частоту активности в актах выученного поведения, но вероятность активации которых была от 75 до 90%.

Для оценки статистической достоверности различий процентов нейронов разных специализаций в трех группах животных использовали точный критерий Фишера (Fisher's exact). Для сравнения длительности и вариативности времени выполнения поведения

животными трех групп применялся непараметрический критерий Крускала–Уоллиса и критерий Манна–Уитни. Различия считались достоверными при  $p < 0,05$ .

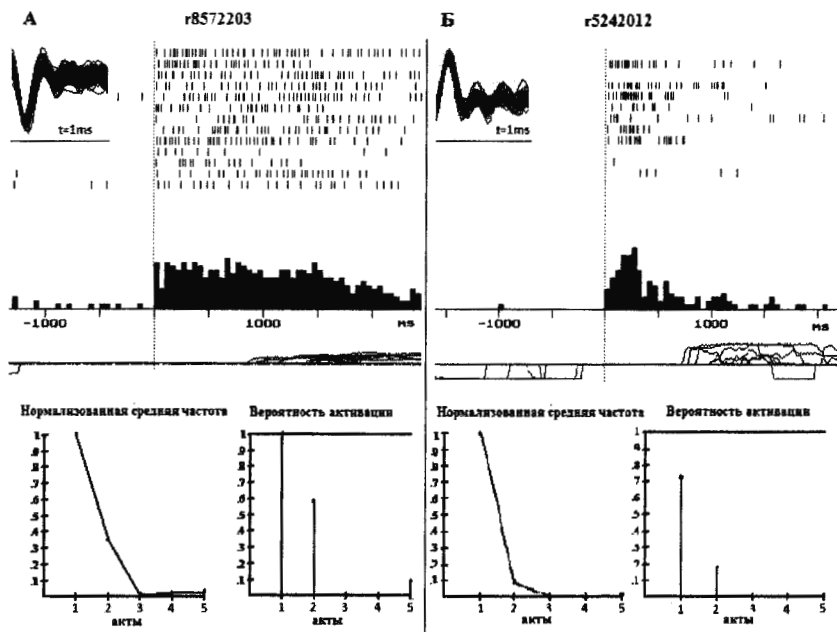
## Результаты и обсуждение

В таблице 1 приведены данные классификации всех зарегистрированных нейронов в трех группах животных. Для всех групп был характерен одинаково высокий процент НС-нейронов. Возможно, здесь большую роль сыграло то, что животные были обучены только на одной стороне клетки, и часть Н-нейронов не могла быть идентифицирована в соответствии с принятыми нами критериями (см. *Процедуру*). Тогда как во всех проведенных ранее исследованиях клетка для животных была «поделена» на поведенческие акты, так как по обеим сторонам находились педали и кормушки (Горкин, Шевченко, 1990; Горкин, 2010; Созинов, 2009; Gavrilov et al., 1999), а для крыс нехарактерно занимать ниши вне углов, на открытом пространстве. При сравнении доли Н-нейронов в трех группах животных, оказалось, что в первые дни после обучения этих клеток значительно меньше, по сравнению с группой «неделя после обучения» (Fisher's exact,  $p = 0,037$ ). В группе с 30-дневным повторением также было мало Н-нейронов, но из-за разницы в объеме выборок различия статистически незначимы.

Ранее нами было обнаружено, что в первые дни после обучения можно выделить группу клеток, специфически активных не во всех, а только в 75–90% актах выученного поведения (Кузина и др., 2004).

**Таблица 1**  
Классификация нейронов в трех группах крыс

Специализация нейронов		Группа животных		
		Первые дни после обучения n=6	7–15 дней после обучения n=5	30-дневный повторений n=3
Н-нейроны	Вероятность активации	15	24	5
	100%			
	Менее 100%	11	1	2
Д-нейроны		25	28	10
НС		150	126	56
Всего		204	179	72



**Рис. 1.** *Вверху:* Растры и гистограммы активности нейронов, специализированных относительно подхода к педали: А. со 100% вероятностью активации при подходе и нажатии на педаль (r8572203) и Б. активировавшегося только в 75% актов (r5242012). Усреднение от подхода к педали. По оси x – время в мс. Под гистограммой – актограмма поведения (суперпозиция). Ширина бина – 50 мс. В левом верхнем углу приведены формы спайков этих нейронов. *Внизу:* Нормализованная средняя частота и вероятности активации нейронов в актах циклического поведения. По оси x – обозначения актов: 1 – подход к педали, 2 – нажатие на педаль, 3 – подход к кормушке, 4 – кормушка, 5 – отход от кормушки

На рисунке 1 показаны растры активности двух нейронов, специализированных относительно подхода к педали, один из которых активировался во всех реализациях этого акта (100%), а другой – только в 75% случаев.

Как видно из таблицы 1, в группе «неделя после обучения» было достоверно меньше ( $n=1$ ) новых нейронов с вероятностью не 100% активации, по сравнению с группой «первые дни после обучения» ( $n=11$ ) (Fisher's exact,  $p=0,0054$ ). Все нейроны новых специализаций с не 100% активациями в первые дни после обучения имели повышенную частоту активности в актах подхода и нажатия на педаль ( $n=10$ ), тогда как все клетки ( $n=4$ ), специализированные относи-



тельно кормушечных актов, имели 100% активации (Fisher's exact,  $p=0,00087$ ). В группе с 30-дневным повторением из двух не 100% нейронов один активировался при подходе к педали, а один – в кормушке (различия статистически незначимы).

Средняя длительность выполнения одного цикла поведения, который включал в себя подход к педали, нажатие и подход к кормушке, не отличалась достоверно во всех трех группах ( $K-W(H)=2,69$ ,  $df=2$ ,  $p=0,295$ ), но вариативность времени выполнения цикла (оцениваемая по величине стандартного отклонения от среднего) оказалась значимо выше в группе крыс с 30-дневным повторением по сравнению с этой характеристикой у животных в первые дни после обучения ( $M-W(U)=-1,98$ ,  $p=0,047$ ) и через 7–15 дней после завершения обучения ( $M-W(U)=-2,85$ ,  $p=0,0043$ ) (проверялась направленная статистическая гипотеза о большей вероятности появления более высоких значений вариативности времени цикла, поэтому учитывался односторонний критерий). Можно предположить, что одна и та же характеристика – повышенная вариативность нейронной активности в первой и третьей группах – отражает разные процессы: незавершенные процессы консолидации (объединение группы новых нейронов со 100% и не 100% вероятностью активации в соответствующих актах циклического поведения в группе животных «первые дни после обучения» привело к тому, что соотношение Н-нейронов в первые дни и через неделю стало одинаковым, Fisher's exact,  $p=0,419$ ) в первом случае и реконсолидационные процессы, связанные с реактивацией памяти или ее реорганизацией (Александров, 2012), во втором.

Возможно, после большого числа повторений навыка (30 и более дней) эффективность поведения (получение нужного результата) не требует жесткого ограничения числа актуализированных систем. Так как через 30 дней не наблюдалось увеличения числа специфически вовлекающихся в циклическое поведение нейронов, то это могло бы свидетельствовать о том, что активируется больше нейронов других систем (что отражается и на увеличении длительности выполнения пищедобывательного цикла) (Александров и др., 1999). Эти системы других, формирующихся по ходу индивидуального развития актов (некоторые из которых, возможно, связаны с системами инструментального поведения) могут быть фактором отмеченных выше реконсолидационных изменений памяти.

## Выводы

Сравнение паттернов специализации нейронов задней цингулярной коры крыс на трех последовательных этапах консолидации но-

вого инструментального навыка показало, что в первые шесть дней после обучения данному поведению у животных было достоверно меньше нейронов, специализированных относительно новых актов, по сравнению с группой, реализующей дефинитивное поведение через 7–15 дней после обучения. У животных, повторявших приобретенный навык в течение 30 дней, также наблюдалось уменьшение процента нейронов новых специализаций, однако из-за меньшего размера выборки различия между этой группой и остальными двумя не были статистически значимыми. Также в первые шесть дней после обучения был обнаружен достоверно больший процент клеток новых специализаций с не 100% вовлечением в акты нового поведения, чем через неделю после обучения. Все эти клетки имели повышенную частоту активности в актах подхода и нажатия на педаль, которым животные обучались непосредственно перед экспериментом. Делается предположение, что повышенная вариативность нейронной активности в первые дни после обучения и после 30-дневного повторения может отражать незавершенные процессы консолидации в первом случае и результаты реконсолидационных процессов – во втором.

### Литература

- Александров Ю. И., Шевченко Д. Г., Горкин А. Г., Гринченко Ю. В.* Динамика системной организации поведения в его последовательных реализациях // Психологический журнал. 1999. Т. 20. №2. С. 82–89.
- Александров Ю. И.* Психофизиологические закономерности научения и методы обучения // Психологический журнал. 2012. Т. 33. №6. С. 5–19.
- Горкин А. Г., Шевченко Д. Г.* Стабильность поведенческой специализации нейронов // ЖВНД. 1990. Т. 40. №2.
- Горкин А. Г.* Нейрональное обеспечение первых успешных реализаций поведенческих актов // Психология человека в современном мире. Т. 4. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2009. С. 332–334.
- Кузина Е. А., Горкин А. Г., Александров Ю. И.* Динамика связи активности отдельных нейронов цингулярной коры с поведением на последовательных этапах консолидации памяти // Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова. 2004. Т. 90. №8. С. 113–114.
- Созинов А. А., Аверкин Р. Г., Гринченко Ю. В., Александров Ю. И.* Нейрональное обеспечение поведения при введении новой задачи на ранних и поздних этапах научения предшествующей зада-

- че // Материалы XV Международной конференции по нейрокибернетике. 23–25 сентября 2009 г. Т. 1. С. 139–140.
- Швырков В. Б. Введение в объективную психологию. М., 1995.
- Abel T., Havekes R., Saletin J. M., Walker M. P. Sleep, plasticity and memory from molecules to whole-brain networks // *Current biology*. 2013. V. 23. P. 774–778.
- Dudai Y. The neurobiology of consolidation, or, how stable is the engram? // *Annual Review of Psychology*. 2004. V. 55. P. 51–86.
- Gavrilov V. V., Grinchenko Yu. I., Alexandrov Yu. I. Comparative investigation of limbic cortex patterns of neurons' behavioral specialization (BS) in rats and rabbits // *Proceedings of International Conference. Moscow, Sept. 23–26. 1999. P. 44.*