

Российская академия наук  
Институт психологии

## **СОВРЕМЕННАЯ ПСИХОЛОГИЯ: СОСТОЯНИЕ И ПЕРСПЕКТИВЫ ИССЛЕДОВАНИЙ**

### **Часть 2**

**Общая и социальная психология, психология  
личности и психофизиология, экономическая,  
организационная и политическая психология**

(Материалы юбилейной научной конференции ИП РАН,  
28-29 января 2002 г.)

Ответственный редактор:  
А.Л. Журавлев

Издательство  
«Институт психологии РАН»  
Москва - 2002

## **СПЕЦИФИКА УЧАСТИЯ НЕЙРОНОВ МОТОРНОЙ КОРЫ В МЕХАНИЗМАХ ФОРМИРОВАНИЯ ИНДИВИДУАЛЬНОГО ОПЫТА<sup>1</sup>**

*Р.Г. Аверкин, Ю.В. Гринченко, А.А. Созинов,  
Ю.И. Александров*

### **Введение**

В исследованиях нашей лаборатории были выявлены различные типы поведенческой специализации нейронов в разных областях коры головного мозга кроликов. У животных, реализующих инструментальное пищедобывательное поведение в экспериментальной камере с двумя педалями и двумя кормушками по углам, были обнаружены две большие группы специализаций: «старые» (С) и «новые» (Н) нейроны [3]. Активации «С-нейронов» обеспечивают реализацию систем, сформированных на ранних этапах индивидуального развития. Активации «Н-нейронов» обеспечивают реализацию систем относительно новых поведенческих актов, сформированных при обучении животного инструментальному поведению в экспериментальной клетке.

Было установлено, что в антеролатеральной моторной коре (АК) доля нейронов, вовлекающихся в обеспечение инструментального пищедобывательного поведения, составляет от 39% до 46% всех зарегистрированных клеток. Из них 42% — С-нейроны и юлько 2-4% — Н-нейроны. Большую часть С-нейронов составляют нейроны «захвата» — 28%. Особенностью этих нейронов является возникновение у них активации во время захвата пищи животным независимо от характера поведенческой ситуации, в которой захват происходит, и от вида захватываемого пищевого объекта [6]. Более того, большая часть нейронов «захвата» пищи активируются не только в пищедобывательном, но и в алкогольдобывательном поведении при захвате желатиновых капсул, заполненных 15% раствором этанола, животными, подвергшимися 9-месячной алкоголизации [4]. Показано также, что С-нейроны «захвата» могут активироваться и при захвате непищевых объектов [ 1 ].

Работа выполнена при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 00-15-98838 и 02-06-80466).

Как уже было отмечено, доля нейронов, специализированных относительно систем новых поведенческих актов (Н-нейроны), сформированных при обучении животного инструментальному поведению в экспериментальной камере, в АК минимальна (2-4%). Учитывая, что на основании морфологических и физиологических данных АК рассматривается как область мозга тесно связанная с функционированием челюстного аппарата (CN> в [1, 10, 11, 14]), незначительность числа Н-нейронов в упомянутом выше типе инструментального пищедобывательного поведения можно было бы связать с «неспецифичностью» акта нажатия лапой на педаль по отношению к АК. Тогда кажется логичным следующее предположение: число Н-нейронов в АК может радикально увеличиться, если в качестве инструментального акта животное будет обучаться не нажатию на педаль, а акту, включающему использование челюстного аппарата, — захвату и потягиванию кольца. Проверка этого предположения осуществлена нами при исследовании активности нейронов АК в инструментальном поведении, включающем акт захвата и потягивания кольца.

### **Методика**

Эксперименты проведены на 4 взрослых кроликах (*Oryctolagus cuniculatus* весом 3-3,5 кг). Животных обучали пищедобывательному поведению в экспериментальной клетке, оснащенной по углам двумя кормушками и двумя стойками с кольцами. Для получения пищи животное тянуло за кольцо, после чего автоматически подавалась расположенная в противоположном углу на той же стороне, что и соответствующее кольцо, кормушка с порцией пищи (1 г капусты или гранулы комбикорма).

Активность отдельных нейронов регистрировали в АК (А 3.5-4.5, L 3,5-4,5). По ходу регистрации активности нейрона животное выполняло 5-15 циклов пищедобывательного поведения на каждой из сторон экспериментальной клетки. Для регистрации импульсной активности нейронов использовали стеклянные микроэлектроды, заполненные 2,5 М раствором КСl с диаметром кончика - 1-3 мкм и сопротивлением 3-6,5 Мом на частоте 1000 Гц. Импульсную активность записывали на магнитную пленку магнитографа вместе с актограммами и электромиограммой. Данные затем вводили через аналогово-цифровой преобразователь (DL-11C L-Card, Россия) в ЭВМ для обработки с помощью пакета программ. В обработке импульсной активности нейрона использовали следующие показатели: ЭМГ-активации *m. masseter*, возникающие

при захвате пищи или кольца зубами, отметки наклона головы к кормушкам и потягивания за кольца, отметку пересечения живого г-ным середины боковой стенки. Поведение у каждой из сторон клетки было циклическим. Цикл включал следующие акты: жевание возле кормушки после захвата пищи и начало разворота к кольцу (акт 1), подход к стойке с кольцом (акт 2), захват и потягивание кольца (акт 3), отпускание кольца, разворот и подход к кормушке (акт 4), опускание морды в кормушку и захват пищи (акт 5) для поведения на левой по отношению к экспериментатору стороне клетки; акты 6, 7, 8, 9 и 10 соответственно для циклического и инструментального пищедобывательного поведения на правой стороне экспериментальной клетки.

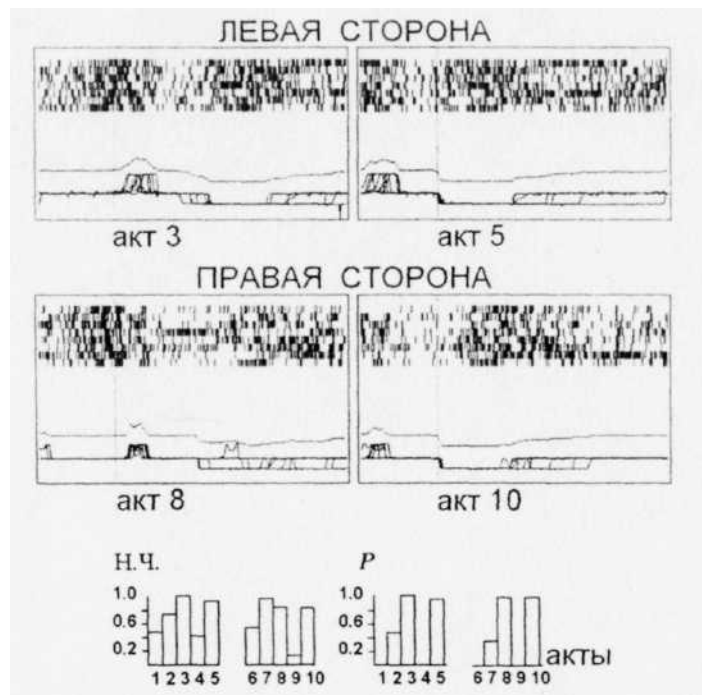
Для установления специализации нейронов строили растры импульсной активности (рис. 1 А), усредненные относительно начала каждого акта, и графики (рис. 1 Б), представляющие паттерны активности нейронов в поведенческих циклах. В качестве основных характеристик, используемых для отнесения нейронов к той или иной специализации, учитывали среднюю частоту импульсной активности нейрона в конкретном поведенческом акте и вероятность наличия активации в этом акте. Критерием активации служило повышение частоты импульсной активности нейрона не менее чем в 1,5 раза по сравнению с «фоном»: средняя частота активности нейрона за весь период ее регистрации. Нейрон считался специализированным относительно поведенческого акта только в том случае, если в каждой реализации данного акта наблюдалась активация этого нейрона, т.е. вероятность ее появления составляла единицу (рис. 1 Б). Достоверность различий частоты активности нейрона в актах определяли по t-критерию Стьюдента при сравнении средних частот активности для каждой пары актов.

### **Результаты**

В ходе экспериментов была зарегистрирована активность 114 нейронов. Из них у 49 (43%) клеток была обнаружена постоянная связь активаций с изучаемым поведением.

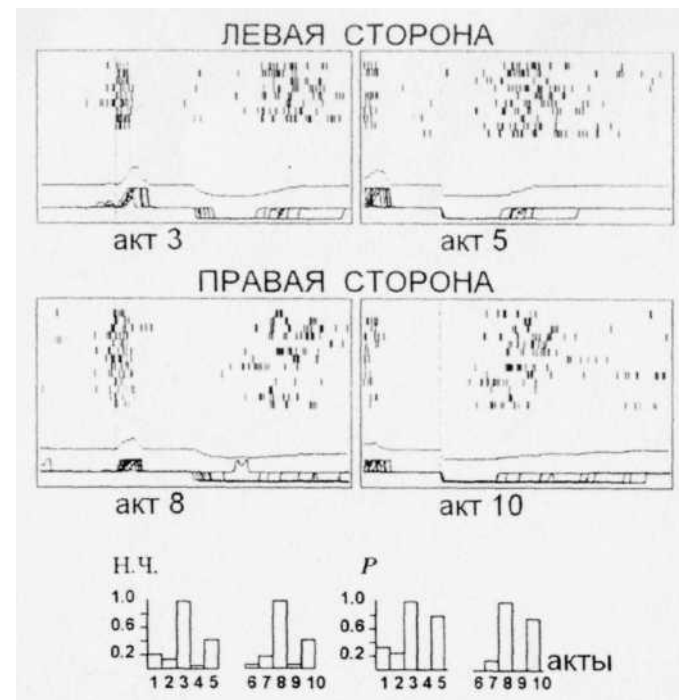
Первую (I) группу «захватных» С-нейронов составили 24 клетки, активировавшиеся как при захвате и потягивании обоих колец, так и при захвате пищи из обеих кормушек (рис. 1, 2).

Вторую (II) группу составили 10 нейронов, неизменно активировавшихся в акте захвата пищи, но не при захвате колец (рис. 3, 4). В обеих группах имелись как высокочастотные, так и низкочастот-



**Рис. 1.** Растры импульсной активности высокочастотного С-нейрона I группы: на растрах каждая линия обозначает отдельный импульс нейрона, а каждый ряд — отдельный цикл пищедобывательного поведения. Под растрами — суммарная поведенческая актограмма, под ней — отдельные актограммы для всех циклов пищедобывательного поведения. Показатели поведенческой и импульсной активности нейрона совмещены по моменту захвата (акты 3 и 8) и моменту пересечения мордой животного верхней плоскости кормушки. На актограмме смещение линии вверх соответствует захвату и потягиванию кольца, вниз — опусканию морды животного в кормушку. Внизу графики нормализованной частоты активности (НЧ) и вероятности появления активаций (р) в каждом акте при реализации пищедобывательного поведения на левой (акты 1–5) и правой (акты 6–10) сторонах клетки. При построении графика НЧ за единицу принимался тот акт циклического пищедобывательного поведения, в котором наблюдалась наибольшая частота импульсной активности нейрона

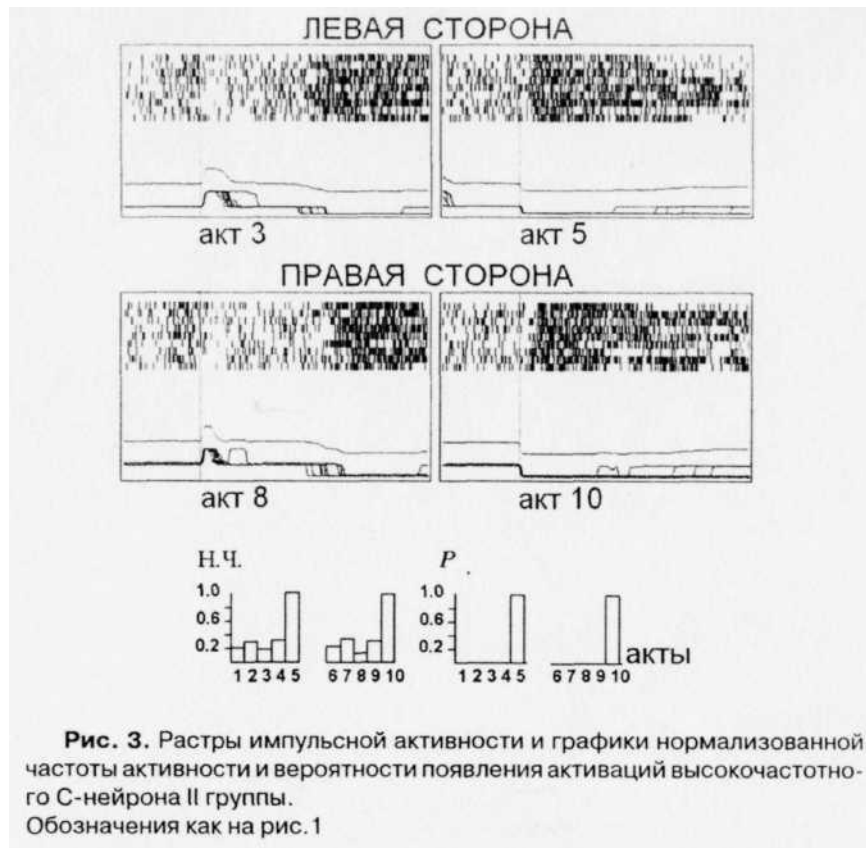
ные клетки. Для высокочастотных нейронов (11 и 4 нейрона соответственно для групп I и II) фоновая активность в поведении в среднем составила 34 имп/с для группы I (рис. 1) и 21 имп/с для группы II



**Рис. 2.** Растры импульсной активности и графики нормализованной частоты активности и вероятности появления активаций низкочастотного С-нейрона I группы. Используемый нами показатель вероятности активаций не достигает 1,0 в актах 5 и 10, так как длительность этих актов, варьируя, превышает длительность активаций, которые часто состоят лишь из нескольких слайков и приурочены к захвату пищи. Обозначения как на рис. 1

(рис. 3). Высокочастотные С-нейроны группы I активировались при контакте морды животного с кольцом, захвате и потягивании кольца. Нейроны групп I и II также активировались при опускании головы животного в кормушку и захвате пищи. Активация не прекращалась до начала поднятия головы из кормушки.

Низкочастотные С-нейроны (13 и 6 клетки в группах I и II соответственно) имели фоновую активность в поведении в среднем 5,7 и 5 имп/с для групп I (рис. 2) и II (рис. 4) соответственно. Активация низкочастотных С-нейронов имела меньшую длительность, и у нейронов группы I возникала непосредственно перед или при захвате и не всегда при потягивании обоих колец. Низкочастотные С-нейроны групп I и II активировались непосредственно перед или в момент захвата пищи.

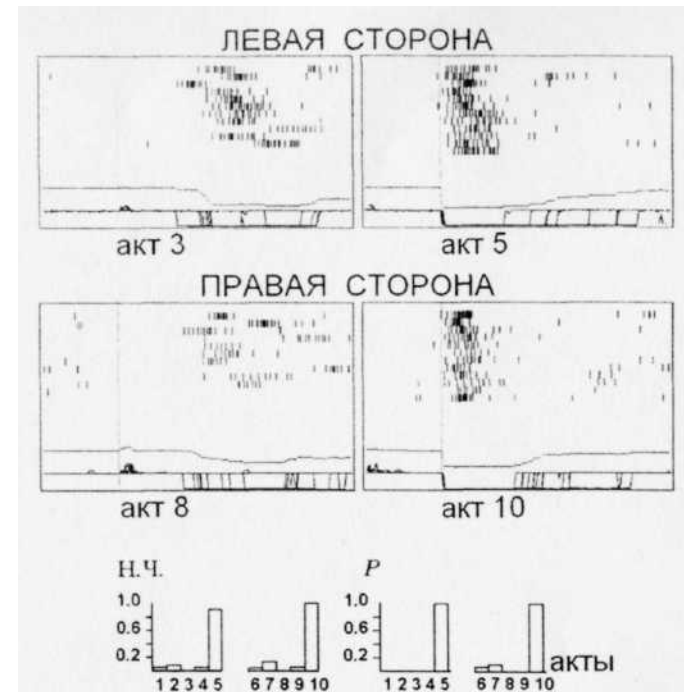


**Рис. 3.** Растры импульсной активности и графики нормализованной частоты активности и вероятности появления активаций высокочастотного С-нейрона II группы. Обозначения как на рис. 1

Все С-нейроны групп I и II активировались не только в стандартном, сформированном при обучении инструментальном пицедобывательном поведении, но и в других поведенческих ситуациях: при захвате животным порции пищи, поданной экспериментатором с руки или положенной на пол экспериментальной клетки.

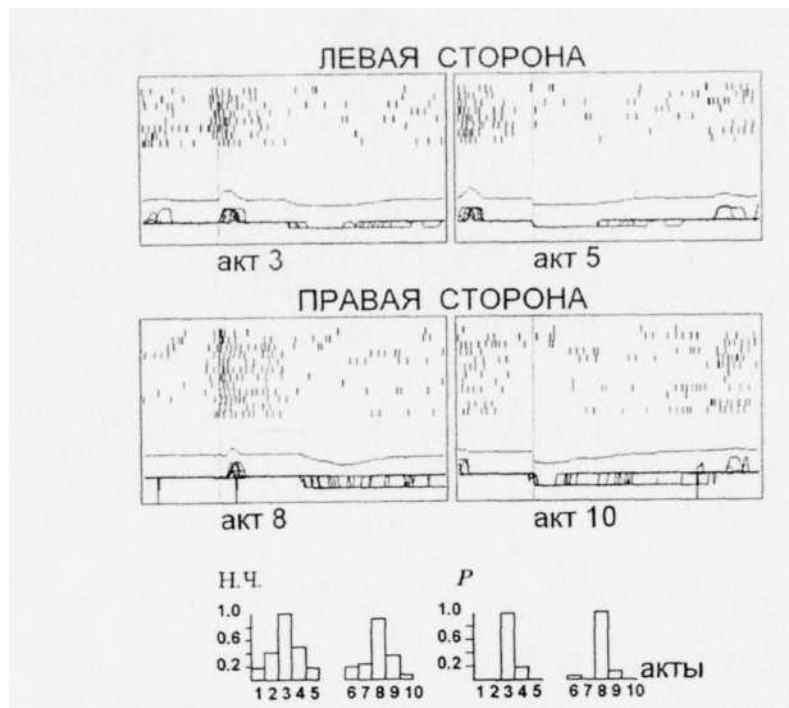
10 С-нейронов активировались при реализации отдельных движений вне зависимости от того, какой поведенческий акт данным движением характеризовался. Из них 2 нейрона активировались в связи с каждым движением нижней челюсти: не только при захвате обоих колец и пищи из обеих кормушек, но и ритмически при жевании.

Активации Н-нейронов возникают в актах пицедобывательного поведения, которые были сформированы в экспериментальной клетке. К ним относятся акты подхода к кольцу или к кормушке, акт захвата пищи из одной кормушки, акт захвата или/и потягивания кольца.



**Рис. 4.** Растры импульсной активности и графики нормализованной частоты активности и вероятности появления активаций низкочастотного С-нейрона II группы. Обозначения как на рис. 1

Активация одних Н-нейронов неизменно появляется в специфическом для данного нейрона акте, несмотря на то, что этот акт, например подхода к кольцам, характеризуется оппонентными движениями у противоположных стенок камеры. Другие Н-нейроны дают активацию лишь в одном поведенческом цикле, например, при повороте налево и подходе к правому кольцу, но не в акте подхода к кормушке у противоположной стенки, хотя этот акт также характеризуется поворотом и движением налево. Из 5 Н-нейронов, обнаруженных в этих экспериментах (4% из 114 клеток), одна клетка активировалась при подходе к правому кольцу. Активация прекращалась при контакте морды животного с кольцом. Две клетки активировались при потягивании обоих колец (см. рис. 5) из оставшихся двух клеток первая активировалась при подходе к стойке с кольцами, причем максимально — при захвате и потягивании обоих колец. Вторая — при опускании морды животного в правую кормушку.



**Рис. 5.** Растры импульсной активности, графики нормализованной частоты активности и вероятности появления активаций Н-нейрона, специализированного относительно акта потягивания обоих колец. Обозначения как на рис. 1

### Обсуждение результатов

Приведенные результаты исследования не подтверждают сформулированное выше предположение. Они демонстрируют, что число Н-нейронов, специализированных относительно вновь сформированного акта захвата и потягивания кольца и вовлекающихся в обеспечение инструментального пищевого поведения, не отличается от полученного ранее при использовании в качестве инструментального акта нажатия на педаль и составляет 4%. Несмотря на то, что большинство С-нейронов специализированы в АК относительно акта захвата пищи и стимуляция данной области вызывает движение нижней челюсти (см. в [1, 10, 11, 13]), «проекционность» вновь формируемого инструментального акта, состоящая в использовании для его осуществления челюстного аппарата, не сказывается на числе Н-нейронов в исследованной нами области коры. Следо-

вательно, можно полагать, что низкий процент Н-нейронов, является устойчивым свойством анализируемой области. Наши данные согласуются с результатами исследований Л. Жермена и И. Ламарра [9], которые показали, что у обезьяны (*Macaca mulatta*) в процессе научения задаче на разгибание и сгибание запястья в ответ на звуковые сигналы, в первичной моторной коре не происходило увеличения относительного числа нейронов, активировавшихся на разных этапах выполнения задачи

В то же время наши результаты убедительно демонстрируют отличие участия АК в нейронном обеспечении инструментального акта захвата и потягивания кольца по сравнению с инструментальным актом нажатия на педаль: многие С-нейроны, активирующиеся при захвате пищи, вовлекаются и в реализацию акта захвата непищевого объекта — кольца.

Число нейронов, активирующихся в инструментальном акте захвата и потягивания кольца (акты 3 и 8), достоверно выше ( $p < 0.000$ ;  $df = 1$ ,  $c^2 = 62.6$ ) числа нейронов, активирующихся в акте нажатия на педаль. В то же время различий числа нейронов, активирующихся в актах захвата пищи из кормушки (акты 5 и 10), в сравниваемых двух типах пищевого поведения не выявлено ( $p = 0.71$ ,  $df = 1$ ,  $c^2 = 0.14$ ).

В настоящее время обнаружены молекулярно-биологические закономерности реконсолидации памяти, лежащие в основе ее модификации после повторной актуализации. При формировании нового материала памяти необходим процесс синтеза белков, лежащий в основе процессов ее консолидации. Активация памяти, как и ее формирование, требует синтеза белка для реконсолидационных процессов. В связи с этим в последнее время предлагается связывать протеинзависимые консолидационные процессы не с «новой», а шире — с «активной» памятью [12].

Мы рассматриваем формирование нового опыта как специализацию новой группы нейронов относительно вновь формируемой системы и «добавление» последней к предсуществующему содержанию индивидуального опыта. Это добавление, требующее согласования нового элемента опыта с ранее сформированными, приводит к модификации последних. Уже поведенческие данные, полученные в лаборатории И.П.Павлова, позволили ему прийти к выводу о том, что выработка новых рефлексов сказывается на состоянии ранее выработанных [2]. В последнее время на основании данных, полученных в экспериментах с регистрацией нейронной активности у животных, первоначально обученных одному, а затем другому инструментальному поведению в одной и той же

экспериментальной клетке, нами был сделан следующий вывод. Нейроны, специализированные относительно систем первого поведения, претерпевают при формировании второго модификацию и при реализации «общих» инструментальных актов начинают вовлекаться также в обеспечение позднее сформированного поведения вместе с нейронами, вновь специализировавшимися относительно последнего поведения. Эта реконсолидационная модификация, претерпеваемая предсуществующей, «старой» системой при появлении связанной с ней новой системы, была названа «аккомодационной» [2, 8]. По-видимому, значительная часть феноменов, полученных при регистрации нейронной активности в процессе выработки условных рефлексов и состоящих в появлении у нейронов, ранее активных в «безусловнорефлекторном» поведении, активаций при предъявлении условного сигнала, манифестирует именно «аккомодационную» реконсолидацию.

Таким образом, мы считаем, что механизмы научения включают две группы неразрывно связанных процессов: 1) **системную специализацию** — морфологическую и функциональную модификацию нейронов, связанную с их вовлечением в обеспечение **вновь формируемой** системы, и 2) **«аккомодационную» реконсолидацию**, обусловленную включением этой системы в структуру индивидуального опыта, — морфологическую и функциональную модификацию нейронов, принадлежащих к **ранее сформированным** системам [8]. Предыдущие и настоящие результаты наших исследований [5, 7] демонстрируют, что в АК относительно вновь сформированного инструментального поведения специализируется лишь 2-4% нейронов. Эти результаты позволяют предположить, что роль АК в процессах системной специализации минимальна. В то же время приведенные выше данные о том, что большая часть С-нейронов, активировавшихся при захвате пищи, активизируется и при осуществлении вновь сформированного акта захвата кольца, позволяют предполагать, что участие АК в научении новому инструментальному акту в большей мере представлено процессами «аккомодационной» реконсолидации.

## Литература

1. Александров Ю.И. Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении. М.: Наука, 1989.
2. Александров Ю.И. Системная психофизиология // Психофизиология / Под ред. Александрова Ю.И. СПб.: Питер, 2001 С. 263-324.
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 // Журн. высш. нервн. деят. 1997 Т.47. Вып. 2. С. 243-260.
4. Александров Ю.И., Гринченко Ю.В., Шевченко Д.Г., Мац В.Н., Лаукка С., Аверкин Р.Г. Нейронное обеспечение премоторного и алкоподоывательного поведения у кроликов после хронической алкоподоизации. Труды Межведомственного научного совета по экспериментальной и прикладной физиологии. Т. 1. Системные аспекты физиологических функций (В печати).
5. Горкин А.Г. Специализация нейронов в обучении. Автореф. дис. канд. психол. наук М.: Институт психологии РАН. 1988 С. 24.
6. Гринченко Ю.В. Активность корковых нейронов кролика в пищедобывательном акте при изменении вида пищи // Журнал высшей нервной деятельности. 1982. Т. 32. № 6. С. 1167- 1169.
7. Alexandrov Y.I., Grinchenko Y.V., Laukka S., Jarvilehto T., Maz V.N. and Svetlajev I.A. 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
8. Alexandrov Y. I., Grinchenko A. V., Shevchenko D. G., Averkin R. G., Maz V N., Laukka S. and Korpusova A. V A subset of cingulate cortical neurons is specifically activated during alcohol-acquisition behaviour // Acta Physiol. Scand. 2001. V 171. P.37-97.
9. Germain L., Lamarre Y. Neuronal activity in the motor and premotor cortices before and after the associations between auditory stimuli and motor response // Brain Res., 1993. V. 611. P. 175-179.
10. Liu Z. J., Masuda Y., Inoue T., Fuchihata H., Sumida A., Takada K. and Morimoto T. Coordination of cortically induced rhythmic jaw and tongue movements in the rabbit // J. of Neurophysiol. 1993. V.69. № 2. P. 5G9-584.
11. Lund J. P., Sasamoto K., Murakami T., and Olsson K A. Analysis of rhythmical jaw movements produced by electrical stimulation of motor-sensory cortex of rabbits // J. of Neurophysiol. 1984. V. 52. №6. P.1014-1029.
12. Nader K., Schafe G. E., Le Doux J. E. Fear memories require protein synthesis in the amygdala for reconsolidation after retrieval // Nature. 2000. V. 406. P.722 -726.
13. Sumi T. Some properties of cortically-evoked swallowing and chewing in rabbits // Brain Res. 1969. V. 15 P. 107-120.
14. Swadlow H. A. Efferent neurons and suspected interneurons in motor cortex of the awake rabbit: axonal properties, sensory receptive fields, and subthreshold synaptic inputs // J. of Neurophysiol. 1994. V. 71. №2. R 437- 453.