

Московский институт психоанализа

ЭВОЛЮЦИОННАЯ И СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПСИХОЛОГИЯ В РОССИИ

**теория и практика
исследований**

Под редакцией

И. А. Хватова и А. Н. Харитонова

Москва
Когито-Центр
2017

УДК 159.9
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, В. В. Гаврилов,
И. И. Знаменская, О. А. Королькова, В. И. Панов, А. А. Созинов (отв. секретарь),
А. Н. Харитонов (отв. ред.), И. А. Хватов (отв. ред.)*

Э 15 Эволюционная и сравнительная психология в России: Теория и практика исследований / Под ред. И. А. Хватова, А. Н. Харитонova. — М.: Когито-Центр, 2017. — 334 с.

ISBN 978-5-89353-528-0

УДК 159.9
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. Проблема межвидового взаимодействия представлена на материале взаимодействия человека и других видов животных. 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, 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 фонда фундаментальных исследований
(РФФИ), проект № 17-06-14161z*

© НОЧУ ВО Московский институт психоанализа, 2017

ISBN 978-5-89353-528-0

Закономерности реактивации и реорганизации прошлого опыта при научении*

О. Е. Сварник

Существование индивида невозможно без непрерывного формирования и модификации его индивидуального опыта. Проблема научения как часть проблемы памяти разрабатывается на самых разных уровнях исследователями разного профиля: биологами, психологами, нейрофизиологами. Любое исследование, связанное с индивидом, имеет дело и с формированием его индивидуального опыта. Исследования приобретения новых моторных навыков на поведенческом уровне демонстрируют вполне повторяющиеся закономерности. Так, например, неоднократно было показано, что в процессе научения увеличивается скорость выполнения навыка и уменьшается количество допускаемых ошибок, однако за счет каких процессов происходят подобные изменения остается неясным. Для ответа на этот вопрос необходимо привлечение других уровней исследования.

Системное описание научения на нейронном уровне включает в себя две группы неразрывно связанных процессов: процессы системной специализации и процессы аккомодационной реконсолидации (Александров, 2005). Под системной специализацией понимается функциональная и морфологическая модификация неспециализированных нейронов, связанная с их вовлечением во вновь формируемую систему нейронов, обеспечивающую реализацию нового поведенческого акта. А процессы аккомодационной реконсолидации описывают функциональные и морфологические модификации нейронов, уже специализированных относительно ранее сформированных систем индивидуального опыта и претерпевающих модификации в связи с изменениями структуры индивидуального опыта

* Работа поддержана грантом РГНФ № 17-06-00999.

(там же). Какова относительная выраженность этих процессов, и каковы закономерности их протекания в настоящее время неизвестно. Для разработки данного вопроса мы исследовали закономерности и механизмы формирования инструментального пищедобывательного навыка у животных.

С позиции системно-селекционной теории обучения (Швырков, 2006), научение означает на нейронном уровне появление системы нейронов, импульсная активность которых связана со вновь появившимся актом. Данная система нейронов и обеспечивает выполнение этого поведения. В настоящее время обнаружены нейроны, специализированные относительно самых разнообразных поведенческих актов – как у человека, так и у остальных животных.

На молекулярном уровне поведенческая специализация, возможно, означает формирование генетической и метаболической специализации нейрона, соответствующей положению нейрона и его связям в пределах всей нервной системы (там же), а также новое согласование «метаболических потребностей» нейронов (Александров, 2005). Можно предполагать, что изменение экспрессии большого числа генов при научении (см., напр., обзор: Cavallaro, Dagata, Alkon, 2002) в нейронах позволяет подобрать оптимально согласованные по своей активности нейроны, с соответствующими друг другу метаболическими специализациями, в системы для обеспечения нового поведения. Вопрос о том, какие молекулярно-генетические механизмы лежат в основе феномена поведенческой специализации нейрона, не является решенным. Однако накопленные за последнее время данные позволяют предполагать, что экспрессия ранних генов (и, в частности, гена *c-fos*), являясь первым событием каскада изменений экспрессии генов при научении (см., напр., обзор: Clayton, 2000), может быть связана с самым первым этапом научения, который описывается как рассогласование (Александров, 2005) или новизна (Анохин, 1997). Многократно показано, что быстрая активация транскрипции ранних генов в нейронах происходит при условиях, ведущих к научению: при новых и неожиданных воздействиях среды, при потере результативности ранее выработанных действий, при отсутствии привычных и ожидаемых событий (Анохин, 1997).

Для проверки предположения относительно связи между экспрессией раннего гена *c-fos* и формированием нейронных специализаций мы проанализировали распределение продукта экспрессии данного гена – белка Fos в нейронах коры головного мозга крыс после формирования инструментального пищедобывательного навыка. Проведенные нами эксперименты показали, что при обучении

новому навыку белок Fos детектируется в большей степени в ядрах нейронов ретроспленциальной коры, чем в ядрах нейронов моторной коры. Таким образом, было продемонстрировано, что именно те области, которые характеризуются большим числом нейронов, специализированных относительно поведенческих актов данного пищедобывательного навыка, характеризуются и большим числом нейронов, изменяющих активность своих генов при приобретении данного навыка (Сварник, Анохин, Александров, 2001).

Однако оказалось, что изменения экспрессии генов в нейронах происходят еще до того, как сформировалось новое поведение и, соответственно, до того, как возникли новые поведенческие специализации нейронов. Животные группы «Рассогласование» в наших экспериментах были предварительно обучены навыку подхода к педали, а в течение последней экспериментальной сессии не сформировали новый навык нажатия на педаль, поскольку педаль была отключена. Животные данной группы демонстрировали в течение последней экспериментальной сессии неэффективные акты подхода к педали, т. е. реализовывали тот индивидуальный опыт, который у них был. Однако этот опыт не соответствовал текущей реальности, т. е. был рассогласован. В наших экспериментах было продемонстрировано, что число Fos-положительных нейронов в ретроспленциальной коре головного мозга у животных группы «Рассогласование» не отличалось достоверно от числа Fos-положительных нейронов у животных группы «Формирование». Кроме того, оказалось, что число нейронов, экспрессирующих Fos, заведомо избыточно для формирования нейронами новых поведенческих специализаций. В наших экспериментах обнаружилось, что более 20% нейронов ретроспленциальной коры подвергаются изменениям экспрессии генов при формировании навыка нажатия на педаль. Однако менее 1% нейронов данной области коры (от общего числа нейронов в этой коре) являются специализированными относительно актов пищедобывательного поведения (Svarnik et al., 2005). Можно предположить, что лишь небольшой процент нейронов, изменяющих реализацию своей генетической программы, становится специализированным относительно нового поведения.

Полученные результаты свидетельствуют в пользу того, что экспрессия ранних генов создает лишь предпосылки для последующего отбора нейронов в новую функциональную систему сформированного навыка. Таким образом, генетическая активация (активация ранее не экспрессировавшихся генов) при научении определяет последующие импульсные активации нейрона, связанные с выполняемым

поведением. Полученные данные вписываются в контекст селекционных теорий научения (Швырков, 2006; Edelman, 1989) и предлагают возможный механизм молекулярно-генетического обеспечения подобного отбора. Поскольку было обнаружено расхождение между процессами изменения реализации генетической программы нейронов и формированием новых нейронных специализаций, возникает вопрос о том, с какими еще процессами может быть связано изменение экспрессии генов в нейронах при научении.

Можно предполагать, что при научении некоторым модификациям подвергаются нейроны, специализированные относительно уже существующих систем (процессы аккомодационной реконсолидации) (Alexandrov et al., 2001). Для проверки данного предположения мы обучили животных пищедобывательному инструментальному навыку на одной стороне клетки, а затем переучивали их на второй стороне. При переносе данного навыка животные демонстрировали несколько видов поведения, включая старые неэффективные акты, пробные акты и новые эффективные акты. Оказалось, доля пробных актов в поведении положительно коррелировала с числом нейронов, вовлеченных в изменение реализации генетической программы.

Можно предположить, что каждая проба осуществлялась за счет динамической синхронизации новой комбинации нейронов, возникающей вследствие нового сочетания взаимного метаболизма, начинающегося с рассогласования взаимных метаболизмозв нейронов, составляющих предварительно сформированные системы.

Формирование нового поведения начинается с модификаций предыдущего опыта (процессы аккомодационной реконсолидации) и основывается именно на предыдущем опыте. И можно предполагать, что этот процесс вовлекает нейроны, специализированные относительно предыдущего сходного опыта. Для проверки предположения о связи процессов изменения экспрессии генов в нейронах при научении с процессами аккомодационной реконсолидации мы проанализировали процессы формирования пищедобывательного инструментального навыка у животных с разной историей предварительного обучения. Поскольку единственное отличие между этими животными заключалось в разной предварительной истории обучения, можно предположить, что нейрогенетическим перестройкам подвергались именно ранее сформированные системы.

Формирование нового опыта живых организмов не происходит «с чистого листа». В любой момент времени существуют определенные ожидания, касающиеся следующего момента времени. Такие ожидания базируются на предыдущем опыте. Обучение начинается

с момента, когда такие ожидания не оправдываются и оценка текущей ситуации приходит в рассогласование с предыдущим опытом. Иначе говоря, оказывается, что старый опыт не позволяет достичь положительного результата в новой ситуации. Таким образом, можно предположить, что многие (если не все) виды обучения связаны, по крайней мере, с реактивацией предыдущего опыта. Однако экспериментальные исследования нейронных механизмов обучения и формирования индивидуального опыта чаще всего включают в себя только одно обучение, и, таким образом, не имеют контролируемой или учитываемой истории формирования данного опыта. Хотя многократно было показано на поведенческом уровне, что последовательное формирование нескольких навыков в определенном временном интервале может приводить к так называемой интерференции (Robertson, 2012), что свидетельствует в пользу наличия перекрывающихся на одном и том же нейронном субстрате молекулярных процессов. В наших экспериментах создавалась контролируемая история последовательного обучения двум навыкам для выявления закономерностей активации нейронов первого навыка при формировании второго. Мы последовательно обучали животных двум видам поведения: сначала инструментальному питьевому поведению, требовавшему использования вибрисс, а затем пищедобывательному поведению, не требовавшему использования вибрисс. Для получения подкрепления в питьевом поведении животные обучались дотрагиваться либо правой, либо левой вибриссной подушкой до рычага. В качестве контрольной к данной группе мы обучали другую группу животных неинструментальному питьевому навыку (от животных не требовалось выполнения инструментального акта использования вибрисс как условия питьевого поведения) в новой для них обстановке в течение такого же периода времени. В данной работе нами было показано, что при формировании пищедобывательного навыка (без использования вибрисс как условия получения пищи) происходит индукция экспрессии транскрипционного фактора *c-Fos* в нейронах бочонкового поля соматосенсорной коры в том случае, если в предварительном опыте у этих животных было обучение инструментальному питьевому навыку, требовавшему использования вибрисс. Полученные результаты позволяют предположить, что распределение вовлекаемых в формирование пищедобывательного, второго навыка нейронов зависит от предварительно сформированного, первого навыка.

Известно, что после формирования нового поведенческого навыка память об этом навыке претерпевает изменения. Причем эти

изменения могут происходить в латентном периоде, т. е. в течение периода, когда сформированный навык не используется. В настоящее время накоплено большое количество фактов, касающихся улучшения параметров выполнения тех или иных навыков через 24 часа и более после формирования этих навыков, без их реального выполнения в этот промежуток времени, т. е. в латентном периоде, или периоде неактивности этого навыка. Такой период, как правило, включает состояние сна организма. На поведенческом уровне такое явление было продемонстрировано для разных форм памяти, а также было установлено, что позитивным (с точки зрения успешности поведения) реорганизациям подвергается тот опыт, вероятность использования которого в будущем выше (Wilhelm et al., 2011).

Нейронное обеспечение реализации приобретенного опыта меняется с течением времени. Так, например, было показано, что амплитуда вызванных потенциалов мозга человека различается при реализации опыта в первый и второй день после формирования декларативной памяти (Palmer, Havelka, van Hooff, 2013). Характеристики нейронной импульсной активности также различаются, например, при реализации пищедобывательного навыка у животных в течение первой недели после формирования навыка и в течение второй недели (Созинов, 2012). В то же время, известно, что реализация навыка приводит к его реконсолидации, т. е. консолидация памяти никогда не бывает окончательной (Dudai, 2012). Напоминание животным о ранее приобретенном опыте путем, например, помещения животного в частично совпадающую с ситуацией обучения обстановку, также приводит к реконсолидации (Амельченко и др., 2012).

Можно предположить, что введение латентного периода для приобретенных навыков будет приводить к изменению их реорганизации в процессе приобретения последующих навыков, при этом выраженность реактивации систем памяти первого навыка может зависеть от истории обучения первому навыку. Введение латентного периода длительностью две недели между обучением этим навыкам привело к отсутствию различий между разнополушарными бочонковыми полями по числу Fos-положительных нейронов.

Таким образом, научение пищедобывательному инструментальному навыку может быть охарактеризовано следующими процессами. При потере эффективности ранее сформированного поведения начинается реорганизация ранее сформированного опыта, выражающаяся в генерации пробного поведения и обеспечивающаяся повышением частоты нейронов предыдущего опыта и их нейрогенетическими перестройками. В процессе такой реорганизации происходит отбор

нейронов во вновь формируемую систему нейронов, обеспечивающую выполнение этого выученного навыка. Таким образом, выполняемое в течение экспериментальной сессии поведение не является однородным по характеру процессов, обеспечивающих данное поведение. «Ошибочное» поведение индивидуумов на самом деле означает пробное поведение, выполняемое за счет уже существующего индивидуального опыта. Подобное пробное поведение является необходимым условием запуска изменений реализации генетической программы нейронов. А процессы нейрогенетических изменений позволяют сформировать новую систему нейронов, специализированных относительно вновь сформированного навыка. Полученные данные показывают, что навык, приобретенный первым, претерпевает изменения за время неиспользования, что приводит к меньшей выраженности процессов его реорганизации при формировании второго навыка. Причем этот эффект не зависит от того, насколько разными являются два последовательно формируемых навыка: оба навыка являются пищевыми, осуществляемыми на разных сторонах клетки, или навыки являются разными (питьевым и пищевым), осуществляемыми в разных поведенческих клетках.

Литература

- Александров Ю. И.* Научение и память: традиционный и системный подходы // Жур. выс. нерв. деят. 2005. Т. 55. Вып. 6. С. 842–860.
- Амельченко Е. М., Зворыкина С. В., Безряднов Д. В., Чехов С. А., Анохин К. В.* Восстановление нарушенной памяти и экспрессия гена *c-fos* в мозге амнестичных животных в ответ на напоминающие воздействия // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2012. Т. 153. № 5. С. 698–702.
- Анохин К. В.* Молекулярные сценарии консолидации долговременной памяти // Жур. выс. нерв. деят. 1997. Т. 47. № 2. С. 261–279.
- Сварник О. Е., Анохин К. В., Александров Ю. И.* Распределение поведенчески специализированных нейронов и экспрессия транскрипционного фактора *c-Fos* в коре головного мозга крыс при научении // Жур. выс. нерв. деят. 2001. Т. 51. № 6. С. 758–761.
- Сварник О. Е., Анохин К. В., Александров Ю. И.* Опыт первого, «вибриссного», навыка влияет на индукцию экспрессии *c-Fos* в нейронах бочонкового поля соматосенсорной коры крыс при обучении второму, «невибриссному», навыку // Жур. выс. нерв. деят. 2014. Т. 63. № 6. С. 77–81.
- Созинов А. А.* Изучение реорганизации опыта индивида при научении по показателям мозгового обеспечения дефинитивного по-

- ведения // 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.
- Швырков В. Б.* Введение в объективную психологию. Нейрональные основы психики // Избранные труды / Под ред. Ю. И. Александрова. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2006.
- Alexandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V., Shevchenko D. G., Averkin R. G., Matz V. N., Laukka S., Korpusova A. V.* A subset of cingulate cortical neurons is specifically activated during alcohol-acquisition behaviour // *Acta Physiologica Scandinavica*. 2001. V. 171. P. 87–97.
- Cavallaro S., Dagata V., Alkon D. L.* Programs of gene expression during the laying down of memory formation as revealed by DNA microarrays // *Neurochem Res*. 2002. V. 27. № 10. P. 1201–1207.
- Clayton D. F.* The genomic action potential // *Neurobiol Learn Mem*. 2000. V. 74. P. 185–216.
- Dudai Y.* The restless engram: consolidations never end // *Annu. Rev. Neurosci*. 2012. V. 35. P. 227–247.
- Edelman G. M.* Neural darwinism: The theory of neuronal group selection. Oxford: Oxford University Press, 1989.
- Palmer S. D., Havelka J., van Hooff J. C.* Changes in Recognition Memory over Time: An ERP Investigation into Vocabulary Learning // *PLoS One*. 2013. V. 8. № 9. P. e72870.
- Robertson E. M.* New insights in human memory interference and consolidation. *Curr Biol*. 2012. 22 (2): R66–71.
- Svarnik O. E., Alexandrov Yu. I., Gavrilov V. V., Grinchenko Yu. V., Anokhin K. V.* Fos expression and task-related neuronal activity in rat cerebral cortex after instrumental learning // *Neuroscience*. 2005. V. 136. P. 33–42.
- Svarnik O. E., Bulava A. I., Alexandrov Yu. I.* Expression of c-Fos in the rat retrosplenial cortex during instrumental re-learning of appetitive barpressing depends on the number of stages of previous training // *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. 2013. V. 7. P. 78.
- Wilhelm I., Diekelmann S., Molzow I., Ayoub A., Mölle M., Born J.* Sleep selectively enhances memory expected to be of future relevance // *J. Neurosci*. 2011. V. 31. № 5. P. 1563–1569.