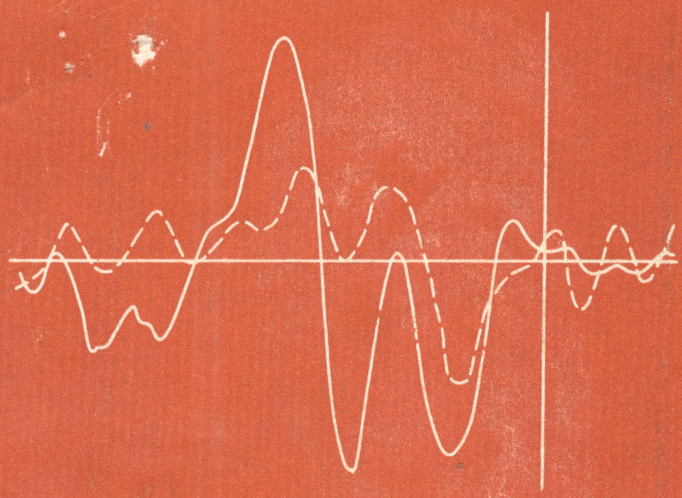


159,91  
798

ИТАИ

# ЭЭГ

## И НЕЙРОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ В ПСИХО- ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ



«Наука»

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ИНСТИТУТ ПСИХОЛОГИИ

---

# ЭЭГ И НЕЙРОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ В ПСИХО- ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЯХ

Ответственные редакторы

доктор медицинских наук

В. Б. ШВЫРКОВ

доктор психологических наук

В. М. РУСАЛОВ

кандидат медицинских наук

Д. Г. ШЕВЧЕНКО



МОСКВА

«НАУКА»

1987

159,91  
398

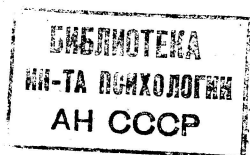
В основу монографии легли материалы симпозиума по психофизиологии (Хельсинки, май 1985 г.). Книга посвящена актуальной проблеме — изучению поведения и психики животных и человека объективными методами, среди которых особое место занимает регистрация импульсной активности отдельных нейронов в суммарной биоэлектрической активности (ЭЭГ). Проблемы организации импульсной активности в поведении, генеза биоэлектрической активности и отдельных компонентов медленных потенциалов мозга, соотношения структуры деятельности и основных электрографических феноменов, применения ЭЭГ в психофизиологических исследованиях — таков основной круг проблем, рассматриваемых авторами.

Для психологов, психофизиологов, нейрофизиологов.

Рецензенты

Т. Н. УШАКОВА, К. К. МОНАХОВ.

13324



# НЕЙРОНАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ В ПОВЕДЕНИИ

---

## ПОВЕДЕНЧЕСКАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ НЕЙРОНОВ КОРЫ НА РАЗНЫХ ЭТАПАХ ОБУЧЕНИЯ

А. Г. Горкин

Институт психологии АН СССР

В ряде работ по регистрации нейрональной активности в свободном поведении [5, 11 и др.] был обнаружен факт поведенческой специализации нейронов, т. е. связи активности одиночных клеток с конкретными актами поведения. В этих работах было обнаружено, что часть нейронов в мозгу животных специализирована по отношению к врожденным формам поведения, таким, например, как дыхание [3, 8], жевание и грызение [1], а часть специализирована относительно приобретенных актов, таких, как побежки к кормушкам, оперирование с педалями и др. [6], которые были сформированы предварительным обучением животного поведению в экспериментальной ситуации.

В этих работах была отмечена высокая стабильность связи активности нейронов с поведением на протяжении эксперимента. Так, Рэнк писал: «...не наблюдалось никаких изменений в поведенческом корреляте или в форме спайковой активности» [11, с. 510]. Такая стабильность специализации отдельных клеток относительно поведения позволяет использовать поведенческую специализацию в качестве характеристики поведенческого опыта, как врожденного, так и приобретенного в процессе обучения и используемого в дефинитивном поведении.

Формирование нового поведения изменяет опыт животного, что, видимо, на нейрональном уровне соответствует появлению клеток, специализированных относительно выработанного поведения. В таком случае, сравнивая поведенческую специализацию нейронов до и после обучения животного новому поведению, можно, во-первых, определить, каким конкретно актам животное в этой ситуации обучилось, и, во-вторых, определить, какие нейроны являются предшественниками клеток, специализированных относительно нового поведения. В нашей работе для решения этих вопросов проводилось сравнение количества нейронов с разной поведенческой специализацией и качественного разнообразия специализаций клеток моторной и лимбической коры на последовательных этапах обучения кроликов.

### *Методика*

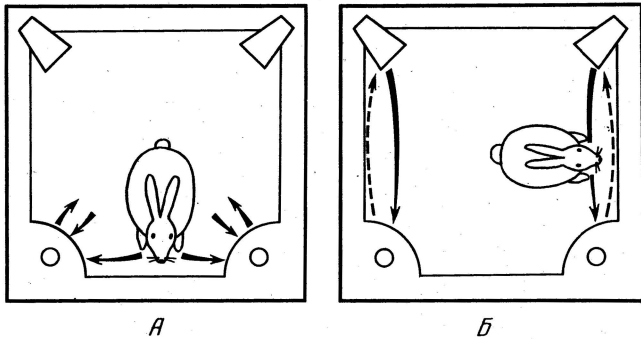
Для экспериментов была использована специальная экраниро-

рованная клетка, в разных углах которой располагались две кормушки и две педали. Педаль находилась в углах, прилежащих к дальней от экспериментатора стенке клетки, а кормушки — у ближней.

Взрослые кролики, взятые для экспериментов, последовательно обучались поведению в двух ситуациях. В первой животным подавали пищу сериями по 10—20 порций из каждой кормушки поочередно. На этом этапе кролики обучались наклоняться и захватывать пищу из кормушки и переходить от одной кормушки к другой. На рис. 1 части *A* схематически изображено поведение кролика в этой ситуации. Кролик, как правило, сидел перед кормушкой и после подачи пищи быстро опускал голову в нее для захвата, потом поднимал голову в исходное положение и ждал подачи следующей порции пищи. Переход от одной кормушки к другой заключался в простой перемене позы, которая приводила к тому, что прямо перед животным оказывалась кормушка на другой стороне клетки. Во второй ситуации, схематически представленной на части *B* рис. 1, для получения пищи из кормушки кролику было необходимо нажать на педаль, расположенную на той же стороне клетки, что и подаваемая кормушка. В этой ситуации поведение кролика состояло в подходе к педали, ее нажатии, подходе к кормушке, захвате пищи, грызении и жевании. После получения 10—20 порций моркови на одной стороне клетки эффективная педаль менялась, и животному приходилось переходить на другую сторону клетки, где оно получало также 10—20 порций пищи, нажимая на вторую педаль. На протяжении регистрации активности каждого нейрона таких смен эффективной педали было, как правило, несколько. Для выявления возможного влияния истории обучения поведению в каждой ситуации на количество специализируемых нейронов обучение начиналось на одной из сторон клетки. К обучению на второй стороне приступали лишь после того, как кролик научился стабильному и быстрому поведению на первой стороне. Для этого требовалось захватить пищу из одной кормушки не менее 100 раз. После того как животное полностью осваивало поведение в ситуации с двумя кормушками, проводилась первая серия регистрации нейрональной активности, получившая название «кормушечной». Затем кролика обучали нажимать на педаль для получения пищи из кормушек, находящихся на той же стороне клетки, что и эффективная педаль. Причем в этой ситуации также сначала вырабатывали поведение только на одной стороне (100—200 реализаций подряд) и лишь после этого переключали эффективную педаль.

Активность клеток моторной области коры с координатами *A7*, *L3* или лимбической — с координатами *P9*, *L2—3* регистрировалась, как правило, на одних и тех же кроликах и в «кормушечной» серии и в поведении с нажатием педалей («педальная» серия). Для регистрации были использованы стеклянные микроэлектроды с импедансом кончика 2—6 Мом на частоте 1 кГц.

Для последующего сопоставления нейрональной активности с



**Рис. 1.** Схема поведения животного в «кормушечной» и «педальной» сериях  
 А — схема поведения в «кормушечной» серии. Стрелки — перемещения животного в этой ситуации;  
 Б — схема поведения в «педальной» ситуации; (—→) — перемещения от педалей к кормушкам,  
 (---→) — от кормушек к педалям

поведением производилась видеозапись пищедобывательного поведения. В кадре можно было наблюдать также таймер и счетчик импульсов нейрона. На звуковую дорожку записывали активность нейрона и комментарии экспериментатора. Параллельно велась запись нейрональной активности, поведенческих отметок, отметки времени на 4-канальный магнитограф для последующего воспроизведения на диаграммную ленту.

На первом этапе обработки активность нейронов сопоставлялась с поведением визуально при просмотре видеозаписи. На этом этапе определялось, относительно каких поведенческих актов специализирован нейрон и отсеивались неспециализированные клетки. Критерием связи нейрона с поведением было наличие активации во всех реализациях данного поведенческого акта. Специализация нейрона уточнялась при сопоставлении нейрональной активности с записью поведенческих отметок, воспроизведенных на диаграммную ленту с редуцией скорости в 10 раз. Для клеток, связанных с осуществлением поведенческих актов, были построены растры активности от разных моментов поведения.

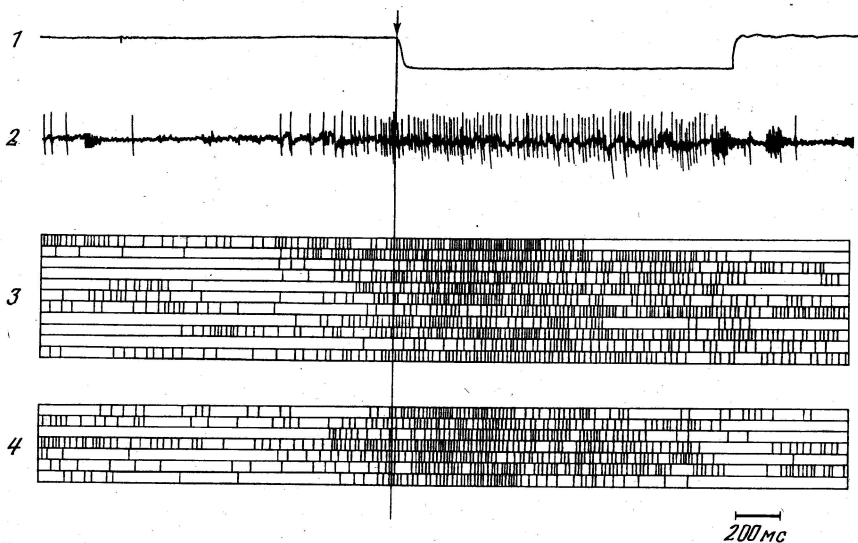
#### *Результаты*

Была зарегистрирована и проанализирована активность 392 клеток: 106 — в моторной коре в «кормушечной» серии; 100 — в моторной коре в «педальной» серии; 95 — в лимбической коре в «кормушечной» и 91 нейрона лимбической коры в «педальной» серии.

По наличию активаций нейронов, связанных с разными этапами пищедобывательного поведения, в «кормушечной» серии были выделены поведенческие акты наклона головы в кормушку, захвата пищи, грызения и жевания, а также акты переходов от одной кормушки к другой. В «педальной» серии, дополнительно к перечисленным, были выделены акты поворота головы и переноса лап к кормушке, поворота головы и переноса лап к педали, ее нажатия. Можно считать, что появление поведенческих специализаций, характерных только для «педальной» серии, является резуль-

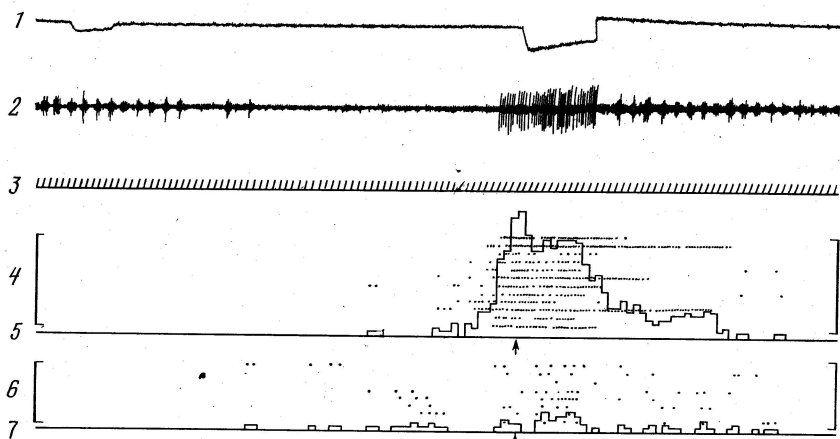
татом формирования в обучении новых поведенческих актов и обеспечивающих их реализацию функциональных систем. Таким образом, все поведенческие специализации нейронов были разделены по времени формирования соответствующих поведенческих актов на 3 группы. В первую группу «старых» специализаций, т. е. специализаций относительно врожденных или приобретенных в раннем онтогенезе поведенческих актов, были отнесены нейроны, активировавшиеся в консумматорном поведении грызения и жевания, при движениях животного, а также клетки, связанные с наклоном в кормушку и захватом пищи из обеих кормушек. Поведение, соответствующее последним из перечисленных специализаций, было приобретено, скорее всего, до помещения животного в экспериментальную клетку (в клетке, где животное содержалось в виварии, также были кормушки). В качестве примера нейрона со «старой» специализацией на рис. 2 приведены растры активности клетки, активировавшейся при наклоне и захвате пищи из обеих кормушек. Во вторую группу, «новых» специализаций были включены специализации нейронов относительно наклона и/или захвата пищи только в одной из кормушек и перехода от одной кормушки к другой. Эти специализации были сформированы, по нашему мнению, при обучении животного поведению в «кормушечной» серии. Такие специализации не могли быть сформированы до обучения, так как именно в результате этого обучения кролик стал различать левую и правую кормушки. Пример нейрона с «новой» специализацией приведен на рис. 3. Как нетрудно заметить из этого рисунка, ярко выраженная активация данного нейрона во всех актах наклона и захвата пищи из кормушки наблюдается только на одной из сторон клетки. При наклоне и захвате пищи на другой стороне активация гораздо слабее и наблюдается не во всех актах. В третью группу, «новейших» были отнесены специализации относительно поворота головы и переноса лап к одной из кормушек, поворота головы и переноса лап к педалям, нажатия одной из них. Очевидно, что такие специализации могли быть сформированы только при обучении кролика получать пищу в кормушке после нажатия соответствующей педали. Нейрон, специализированный относительно подхода и нажатия на одну педаль, представлен на рис. 4. Такой тип активности характерен для всех нейронов, специализированных относительно оперирования с педалью. Эти клетки имели активность только в углу соответствующей педали, в других местах клетки активность практически отсутствовала. Количество нейронов с различной специализацией в моторной и лимбической коре представлено в таблице.

Из таблицы видно, что основная масса специализированных относительно наблюдаемого поведения нейронов в моторной коре связана с реализацией врожденных или приобретенных в раннем онтогенезе поведенческих актов. И только 2—3% клеток специализируются на каждом этапе обучения кролика пищедобывательному поведению в экспериментальной клетке. Статистически достоверных различий в количестве нейронов той или иной спе-



**Рис. 2.** Активность нейрона, специализированного относительно наклона и захвата пищи в обеих кормушках

1 — запись отметки пересечения головой кролика плоскости кормушки; 2 — нейрограмма; 3 — растр активности нейрона от момента залезания в левую кормушку; 4 — растр активности нейрона от момента залезания в правую кормушку (стрелка — момент пересечения головой кролика плоскости кормушки)



**Рис. 3.** Специализация нейрона относительно наклона и захвата пищи только в правой кормушке

1 — запись поведенческих отметок; 2 — нейрограмма; 3 — отметка времени (100 мс); 4 — растр активности нейрона при наклоне и захвате из правой кормушки; 5 — гистограмма активности нейрона при наклоне и захвате пищи в правой кормушке; 6 — растр активности нейрона при наклоне и захвате пищи в левой кормушке; 7 — гистограмма активности при наклоне и захвате пищи в левой кормушке; стрелки — моменты пересечения головой животного плоскости кормушки



**Таблица 1. Количество корковых нейронов различной поведенческой специализации на последовательных этапах обучения**

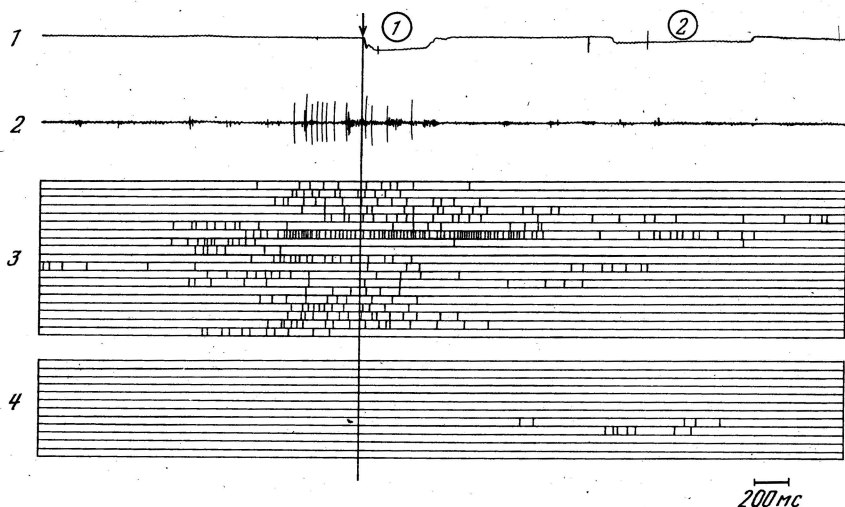
Группа	Тип поведенческой специализации	Моторная кора		Лимбическая кора	
		только кормушки	кормушки + педали	только кормушки	кормушки + педали
Новейшие	Поворот головы и перенос лап к кормушке		3		4
	подход к и/или нажатие одной из педалей				13
	Всего		3		17
Новые	наклон и/или захват в одной кормушке		3	15	11
	переход от одной кормушки к другой	2		5	2
	Всего	2	3	20	13
Старые	Наклон и/или захват в обеих кормушках	26	20	4	5
	какое-либо движение	4	10	15	15
	грызение и/или жевание пищи	27	17	5	2
	Всего	57	47	24	22
Специализация не установлена		47	47	51	39
Всего зарегистрировано		106	100	95	91

циализации в «кормушечной» и «педальной» сериях в моторной коре обнаружено не было.

В лимбической коре в результате обучения на каждом этапе появляется большая группа нейронов, специализированных относительно выработанного поведения. Как видно из таблицы, в «педальной» серии появилось 17 нейронов, чьи специализации были сформированы обучением поведению в «педальной» ситуации. При этом, однако, не было обнаружено достоверного по критерию  $\chi^2$  уменьшения количества нейронов с «новыми» и «старыми» специализациями и с неустановленной специализацией (неспециализированных).

#### *Обсуждение*

На вопрос о происхождении специализации нейронов относительно вырабатываемого поведения возможно в принципе два ответа. Или такие специализации формируются путем переспециализации уже специализированных нейронов, или предшественниками нейронов с новыми специализациями являются неспециализированные. В случае последовательной специализации уже специализированных нейронов особую роль должна играть история обучения. При сравнении количества нейронов, связанных с осуществлением выработанных актов на стороне, с которой начинали обучение, с нейронами, специализированными по отношению к актам на другой стороне, разницы выявлено не было. Так, в «кормушечной» серии относительно поведения на исходной



**Рис. 4.** Активность нейрона, специализированного относительно подхода к правой педали и ее нажатия

1 — запись поведенческих отметок: 1 — отметка нажатия педали, 2 — отметка кормушки; 2 — нейрограмма; 3 — растр активности нейрона при подходе к правой педали и ее нажатии; 4 — растр активности нейрона при подходе к левой педали и ее нажатии. Стрелка — момент касания лапой кролика педали

стороне было специализировано 10 клеток, а относительно поведения на другой — 9. В «педальной» серии нейронов, активировавшихся только в актах на исходной стороне клетки, было 12, а на второй стороне — 14. Из этого можно сделать вывод о том, что функциональные системы поведенческих актов на каждой стороне клетки формируются «независимо», т. е. что нейроны, специализированные относительно поведения на исходной стороне клетки, не специализируются относительно поведения на другой. Независимость количества специализируемых нейронов от истории обучения свидетельствует против предположения о переспециализации уже специализированных клеток. Кроме того, в пользу предположения о происхождении специализированных нейронов из неспециализированных свидетельствует и отсутствие не только статистически значимых различий в количестве «новых» и «старых» специализаций в «кормушечной» и «педальной» сериях, но и явная недостаточность размера этих различий для объяснения появления большой группы нейронов с «новейшей» специализацией.

Таким образом, предшественников специализированных нейронов следует искать среди неспециализированных. Однако уменьшение количества зарегистрированных нейронов с неустановленной специализацией в «педальной» серии по сравнению с «кормушечной» также является статистически недостоверным, хотя и близким по абсолютной величине с количеством появившихся клеток с «новейшей» специализацией. Это может быть связано как с

недостаточностью размеров выборки для статистического подтверждения гипотезы о происхождении специализированных клеток из активных нейронов, не связанных с реализацией наблюдаемого поведения, так и с наличием так называемых «молчащих» нейронов и их специализацией при обучении. О существовании таких клеток говорят подсчеты, сделанные в ряде работ [2,4]. С другой стороны, в работах по формированию рецептивных полей корковых клеток в онтогенезе [9] показано, что повышение количества клеток со сформированными рецептивными полями сопровождается уменьшением количества неспециализированных нейронов. Такая же зависимость обнаружена и в работах группы Хиваринена [7,10] по восстановлению кошек после ранней зрительной депривации. В этих работах показано повышение количества клеток, связанных с активными движениями на фоне уменьшения нейронов со спонтанной активностью. Для решения вопроса, какие именно неспециализированные нейроны являются предшественниками специализированных, видимо, следует провести специальные эксперименты.

Результаты, полученные в нашей работе, позволяют по-новому рассмотреть участие разных структур в обучении. В качестве критерия оценки участия той или иной структуры в обучении можно применять количество нейронов этой структуры, специализирующихся в обучении. Наши данные говорят о существенно различном участии моторной и лимбической коры в формировании пищедобывательного поведения кролика. Так, в лимбической коре оказалось статистически достоверно ( $p=0,01$ ) больше нейронов, специализирующихся при обучении в экспериментальной клетке. Это позволяет считать, что активность нейронов моторной коры связана преимущественно с обеспечением врожденных и приобретенных в раннем онтогенезе поведенческих актов. В то же время активность нейронов лимбической коры в значительной степени связана с реализацией сформированных обучением в нашей экспериментальной клетке поведенческих актов, т. е. обучение взрослого животного гораздо лучше отражается на нейронах лимбической коры, чем моторной.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Александров Ю. И., Гринченко Ю. В. Иерархическая организация элементарного поведенческого акта // Системные аспекты нейрофизиологии поведения. М.: Наука, 1979. С. 170—235.
2. Владимирова И. А., Косарева В. З., Сторожук В. М. Попытка оценки числа активных нейронов в первичной сомато-сенсорной коре кошки // ЖВНД. 1968. Т. 18, вып. 2. С. 310—323.
3. Карпов А. П., Горкин А. Г. Детерминация активности нейронов обонятельной луковицы // Нейроны в поведении: Системн. аспекты. М.: Наука, 1986. С. 206—219.
4. Мелехова А. М., Шульгина Г. И. Исследование «спонтанной» импульсной активности нейронов коры большого мозга кролика // ЖВНД. 1966. Т. 16, вып. 2. С. 328—335.
5. Швырков В. Б. Психофизиологическое изучение структуры субъективного отражения // Психол. журн. 1985. Т. 6, № 3. С. 22—37.

6. Шевченко Д. Г. Отражение вероятностной структуры среды в активности нейронов зрительной коры кролика // ЖВНД. 1982. Т. 32, вып. 5. С. 973—976.
7. Carlson S., Hyvärinen L. Visual rehabilitation after long lasting early blindness // Acta ophthalmol. 1983. Vol. 61. P. 701—713.
8. Chaput M. A., Holley A. Responses of olfactory bulb neurons to repeated odor stimulation in awake freely-breathing rabbits // Physiol. and Behav. 1985. Vol. 34, № 2. P. 249—258.
9. Grobstein P., Chow K. L., Spear P. D., Mathers L. H. Development of rabbit visual cortex: late appearance of a class of receptive fields // Science. 1973. Vol. 180. P. 1185—1187.
10. Hyvärinen J., Hyvärinen L., Carlson S. Effects of binocular deprivation on parietal association cortex in young monkeys // Doc. Ophthalmol. Proc. Ser. 1981. Vol. 30. P. 177—185.
11. Ranck J. B. Studies on single neurons in dorsal hippocampal formation and septum in unrestrained rats. Pt 1: Behavioural correlates and firing repertoires // Exp. Neurol. 1973. Vol. 41. P. 461—532.

## **ДЛИТЕЛЬНЫЕ ЭФФЕКТЫ РАННЕЙ ЗРИТЕЛЬНОЙ ДЕПРИВАЦИИ НА ФУНКЦИЮ ЗАДНЕЙ ПАРИЕТАЛЬНОЙ КОРЫ ОБЕЗЬЯНЫ**

**С. Карлсон, Н. Незлина**

Хельсинкский университет, факультет психологии

### *Введение*

Ранняя бинокулярная зрительная депривация сильно влияет на поведение обезьян и людей и после ее окончания. Развитие методов изучения активности корковых нейронов у животных в поведении позволило изучать последствия зрительной депривации для функции различных корковых областей. В 1960 г. Визел и Хьюбел изучили влияние монокулярной депривации на функцию первичной зрительной коры котят [9,10]. Они показали, что в результате монокулярной зрительной депривации во время раннего сензитивного периода жизни, глаз, который был закрыт, теряет свое влияние на нейроны первичной зрительной коры. Недепривированный глаз, с другой стороны, даже повышает свои связи с корковой областью. Работы на обезьянах дали сходные результаты [1,7].

Результаты этих работ позволили Хьюбелу и Визелу предположить, что ранняя бинокулярная зрительная депривация проявится в полной ареактивности первичной зрительной коры. Однако результаты ранней бинокулярной депривации котят оказались сложнее, показав, что больше половины нейронов первичной зрительной коры функционировали нормально [10]. Чтобы объяснить эти результаты, Визел и Хьюбел предложили теорию конкуренции между входами обоих глаз в процессе раннего сензитивного периода жизни. Функция первичной зрительной коры после монокулярной зрительной депривации является тогда результа-