

**ФИЗИОЛОГИЯ ПОВЕДЕНИЯ;
ОБУЧЕНИЕ И ПАМЯТЬ**

УДК 612.821.6

**ПАТТЕРНЫ АКТИВНОСТИ НЕЙРОНОВ РЕТРОСПЛЕНИАЛЬНОЙ
ОБЛАСТИ КОРЫ В ИНСТРУМЕНТАЛЬНОМ ПИЩЕДОБЫВАТЕЛЬНОМ
ПОВЕДЕНИИ У КРЫС РАЗНОГО ВОЗРАСТА**

© 2017 г. А. Г. Горкин¹, Е. А. Кузина¹, Н. П. Ивлиева³,
О. А. Соловьева^{1, 2, *}, Ю. И. Александров^{1, 3}

¹Лаборатория психофизиологии им. В.Б. Швыркова,

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Институт психологии РАН

²Лаборатория функциональной нейрхимии, Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
Научно-исследовательский институт нормальной физиологии имени П.К. Анохина

³Кафедра психофизиологии, Государственный академический университет гуманитарных наук

*e-mail: SAolga@yandex.ru

Поступила в редакцию 28.07.2016 г.

Принята в печать 01.03.2017 г.

У взрослых (8–12 месяцев) и старых (20–27 месяцев) крыс Лонг-Эванс регистрировали импульсную активность нейронов ретросплениальной области коры во время реализации выученного циклического инструментального пищедобывательного поведения (ЦИПП). У старых крыс статистически значимо, по сравнению со взрослыми, была снижена доля специализированных относительно ЦИПП нейронов. Нормализованная частота разрядов всех нейронов у старых животных при реализации базовых пищедобывательных актов была достоверно выше, по сравнению со взрослыми. У старых крыс было значимо меньше пар актов, достоверно различающихся по частоте разрядов, по сравнению со взрослыми крысами, то есть активность нейронов при выполнении ЦИПП была более равномерной. Полученные данные позволяют считать, что в старости при обучении происходит меньшая, чем на предшествующих этапах жизни индивида, “достройка” имеющегося опыта за счет формирования новых нейронных специализаций и что внутренняя системная структура вновь сформированного поведения более “гомогенна”.

Ключевые слова: старение, крысы, активность отдельных нейронов, специализация нейронов, поведенческий акт, система, ретросплениальная кора.

DOI: 10.7868/S0044467717030042

У человека и животных старение сопровождается изменениями в активности мозга как в покое, так и при выполнении большого круга заданий [Sala-Llonch et al., 2015]. Так, было обнаружено, что клетки “места” гиппокампа у старых животных менее стабильно активируются в своем пространственном “поле”, чем у взрослых (нестабильность) [Barnes et al., 1997; Wilson et al., 2004] или сохраняют локализацию активации при смене внешней среды (ригидность) [Wilson et al., 2004]. При старении может происходить нарушение формирования обонятельной селективности нейронов орбитофронтальной области коры при обучении и ее потеря при переучивании [Schoenbaum et al., 2006].

Одной из областей, в которых морфо-функциональные возрастные изменения могут наблюдаться еще до возникновения поведенческих и когнитивных нарушений, является ретросплениальная кора (РК) [Huijbers et al., 2012], которая активна также при воспроизведении долговременной памяти у человека [Huijbers et al., 2012] и животных [Miller et al., 2014]. В экспериментах с регистрацией активности нейронов РК у взрослых кроликов и крыс было обнаружено, что от 45 до 55% всех клеток имеют специфические активации (во всех реализациях конкретного поведенческого акта) [Alexandrov et al., 1990; Gorkin, Shevchenko, 1991; Gavrilov et al., 1998]. Среди них до 30% нейронов (в зависимости от количества выученных актов) специализированы

только относительно новых актов, сформированных в экспериментальной клетке при обучении этому поведению [Gorkin, Shevchenko, 1991; Gavrilov et al., 1998; Кузина и др., 2015], остальные активизируются при выполнении определенных движений или их последовательностей (вне зависимости от того, в каком акте движение реализуется) [Alexandrov et al., 1990; Tabuchi et al., 2005]. Поскольку у взрослых индивидов продемонстрирована значительная роль РК в формировании нового поведения (см. выше), а представления о характеристиках ее активации при решении новых задач в старости ограничены данными, полученными с помощью неинвазивных методик, то для выяснения особенностей нейронного обеспечения циклического инструментального пищедобывательного поведения (ЦИПП) в старости проводили регистрацию импульсной активности отдельных нейронов РК у старых и взрослых крыс во время реализации выученного поведения.

МЕТОДИКА

Все опыты проводились в соответствии с директивой Евросоюза № 86/609 ЕЕС от 24.11.1986 о гуманном обращении с экспериментальными животными. Исследование проведено на крысах линии Лонг-Эванс массой 230–380 г в возрасте 8–12 месяцев (группа “взрослые”, $n = 4$) и 20–27 месяцев (группа “старые”, $n = 4$). Во время обучения и эксперимента они были помещены в индивидуальные клетки и находились в условиях частичной пищевой депривации. Потеря веса за все время исследования не превышала 15%. В экспериментальной клетке, в разных углах которой были расположены две кормушки и две педали, животных поэтапно обучали нажимать на педаль для получения сыра из кормушки. После формирования поведения на первой стороне клетки в течение 1–2 сессий обучались аналогичному поведению на второй стороне. Группы взрослых и старых животных были сбалансированы по начальной стороне обучения. Регистрация активности нейронов у животных обеих групп проводилась в сформированном пищедобывательном поведении на двух сторонах клетки. Операцию по креплению платформы микроманипулятора и вживлению заземляющего и референтного электродов выполняли по методике, описанной ранее [Кузина и др., 2015]. Для регистрации активности отдельных нейронов

применяли микроэлектроды с импедансом от 2 до 7 МОм на частоте 1 кГц. Параллельно с записью нейронной активности в ПК происходила видеозапись и запись поведенческих отметок посещения кормушки и нажатия педали. После окончания экспериментов производилась морфологическая реконструкция места регистрации. Для записи и обработки нейронной активности и поведенческих характеристик использовали программы DMain (Ю. Райгородский) и Neugu (А. Крылов).

В поведении на каждой стороне клетки, в соответствии с этапами обучения, нами были выделены 5 актов, которые вместе составляли один пищедобывательный цикл: нахождение морды животного в кормушке с пищей (f), подъем головы из кормушки и поворот к середине боковой стороны клетки (m), подход в угол педали (C), нажатие на педаль (p) и побежка от педали к кормушке (A). Дополнительно выделяли акты нахождения морды животного в пустой кормушке (T). При анализе поведения на каждой стороне клетки рассчитывали среднюю длительность реализации цикла и отношение числа проверочных посещений кормушки к результативным в каждой сессии регистрации импульсной активности нейронов, в которой были проверки пустой кормушки.

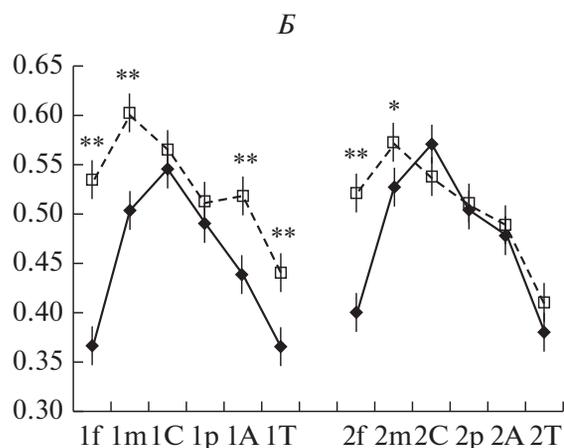
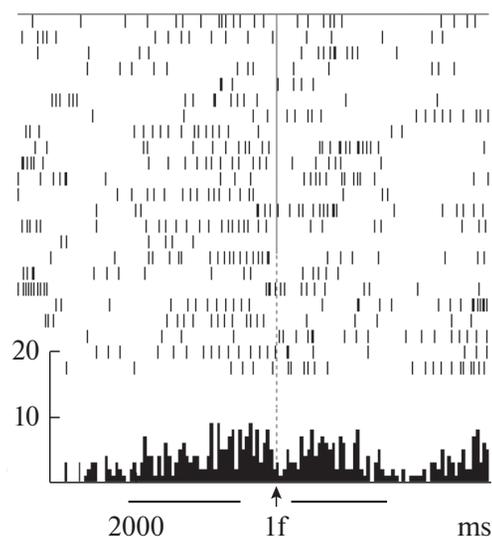
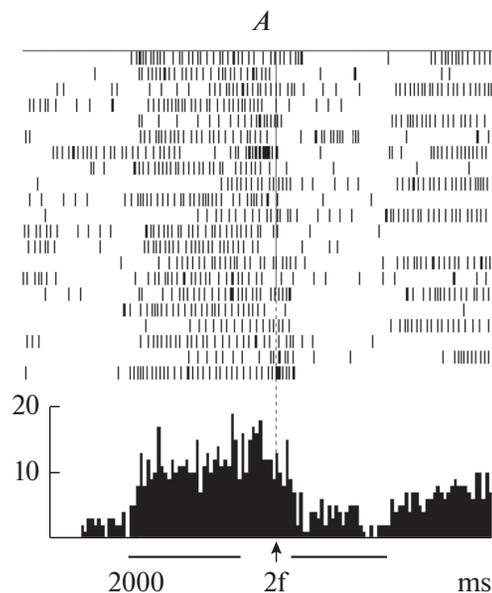
Для каждого нейрона подсчитывалась средняя частота активности за все время его регистрации. За активацию в одном или нескольких актах принималось превышение частоты активности в этих актах над средней в остальных поведенческих актах не менее, чем в 1.5 раза. “Специализированными” относительно определенных систем тех или иных актов репертуара в настоящей работе рассматривали клетки, имеющие активации во всех реализациях данного акта или группы актов [Gorkin, Shevchenko, 1991; Gavrilov et al., 1998; Александров и др., 2014]. Для всех зарегистрированных нейронов были построены паттерны активности (распределения средних частот импульсации) в актах поведенческого цикла, вычислена средняя частота активности за все время регистрации. Таким образом, паттерн активности описывался распределением 12 средних частот активности в отдельных актах, нормированных по отношению к максимальной из этих частот. Для обеих групп животных был рассчитан усредненный паттерн активности по всем зарегистрированным нейронам. Также на выборке всех нейронов мы сравнивали паттерны у взрос-

лых и старых крыс по отдельным аналогичным актам, таким как подход и нажатие педали в первом и втором пищедобывательном циклах или подход и залезание в первую или вторую кормушку. Внутри групп были попарно сопоставлены нормированные частоты активности во всех комбинациях пар актов на обеих сторонах пищедобывательного цикла (кроме актов проверки пустой кормушки) для определения степени дифференцированности общего паттерна активности. Также нами было проведено сравнение относительного числа специализированных нейронов в выборках у старых и взрослых животных. Все статистические расчеты выполняли в программе SPSS 15.0 (SPSS Inc., США).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Поведение. В группах старых и взрослых крыс не было обнаружено значимых различий в средней длительности реализации одного пищедобывательного цикла на первой и второй по порядку обучения сторонах экспериментальной клетки (средние значения времени цикла у старых крыс: 4.64 ± 1 с на первой стороне, 5.17 ± 1.37 с – на второй; у взрослых: 4.54 ± 1.59 с – на первой стороне и 5.14 ± 2 с – на второй, тест Манна–Уитни (M–W), $Z = 1.05-0.92$, $p = 0.29-0.35$). Однако старые крысы достоверно чаще проверяли пустые кормушки, по сравнению со взрослыми животными (у старых среднее значение отношения проверочных посещений к результативным составляло 40.7% для первой кормушки и 33.3% для второй кормушки; у взрослых – 25 и 29.8%, соответственно, M–W, $Z = -8.379$, $p < 0.001$ для первой стороны, $Z = -4.179$, $p < 0.001$ – для второй). Аналогичные результаты были получены в двух сравнительных исследованиях, которые обнаружили, что старые крысы проводят больше времени у кормушек, по сравнению с молодыми животными [Caetano et al., 2012; Samson et al., 2014]. Причем именно данная особенность, по-видимому, помогла старым животным быстрее перестроить свое поведение в случае потери его результативности [Samson et al., 2014].

Импульсная активность нейронов РК в поведении. Нами была зарегистрирована активность 241 нейрона у 4 взрослых крыс и 268 нейронов у 4 старых крыс. Сравнение средней частоты импульсации нейронов в пищедобывательном поведении выявило достоверно более высо-



кий уровень активности у нейронов РК взрослых животных (F_{cp} у взрослых = 5.01 Гц, F_{cp} у старых = 2.71 Гц, $M-W$, $Z = -5.506$, $p < 0.001$). Эти данные согласуются с результатами других исследований, в которых также было обнаружено уменьшение с возрастом средней частоты активности нейронов префронтальной коры [Caetano et al., 2012], и снижение доли высокоактивных (с частотой 6–30 Гц) нейронов гиппокампа и сенсомоторной области коры [Копытова и др., 2003; Korytova et al., 1992].

Критерию специализации относительно сформированных при обучении в экспериментальной камере новых систем поведенческих актов (полуторакратно превышению частоты активности над средней во всех, без исключения, реализациях данного акта или группы актов) отвечала активность 8 нейронов из 268, зарегистрированных у старых животных, и 21 нейрона из 241 – у взрослых. Пример активности нейрона, специализированного относительно актов подхода и залезания во вторую по порядку обучения кормушку, показан на рисунке (А). Статистическое сравнение долей таких нейронов по критерию Хи-квадрат (χ^2) выявило достоверное превышение их

числа у взрослых животных, по сравнению со старыми ($\chi^2 = 6.687$, $p < 0.01$). Другие авторы используют в качестве критериев связи активности с поведением только статистически достоверные отличия частоты разряда, что приводит к увеличению доли связанных с поведением нейронов (см., например, в [Tabuchi et al., 2005]). Однако авторы не указывают, насколько стабильно возникают эти активации, а, следовательно, не известно, какие из этих нейронов являются специализированными относительно новых систем поведенческих актов, сформированных при обучении в экспериментальной клетке. Обнаруженное нами уменьшение доли специализированных нейронов РК при старении в совокупности с данными, полученными при регистрации импульсной активности в других структурах мозга [Barnes et al., 1997; Burke et al., 2012; Caetano et al., 2012; Schoenbaum et al., 2006; Wilson et al., 2004], указывает на то, что при старении снижается специфичность связи активности нейронов со вновь сформированным поведением.

Сравнение усредненного паттерна активности всех зарегистрированных нейронов взрослых крыс и всех нейронов старых крыс в

А. Растры и усредненные перестимульные гистограммы активности нейрона, специализированного относительно подхода и залезания в правую кормушку (вторую в истории обучения). Верхний график – паттерн активности на правой стороне экспериментальной клетки, усреднение от вынимания головы из правой кормушки (2f). Нижний график – паттерн активности на левой стороне, усреднение от момента вынимания головы из левой кормушки (1f). По оси абсцисс – время в мс. По оси ординат – число спайков в канале гистограммы. Под гистограммой черными прямоугольниками показаны распределения времен актов залезания в кормушку (слева) и начала отворота к педали (справа). Ширина канала гистограммы нейрона 50 мс.
Б. Усредненные паттерны нормированных средних частот активности всех зарегистрированных нейронов РК у взрослых и старых крыс. По оси абсцисс: акты поведения на первой в истории обучения (индекс 1) и второй (индекс 2) сторонах клетки, соответственно; f – нахождение морды животного в кормушке с пищей, m – подъем головы из кормушки и поворот к середине боковой стороны клетки, C – подход в угол педали, p – нажатие на педаль, A – побегка от педали к кормушке, T – нахождение морды животного в пустой кормушке. По оси ординат – нормированная средняя частота разрядов. Сплошными линиями и ромбами даны значения взрослых крыс, пунктирными линиями и квадратами – старых. Данные представлены как среднее \pm стандартная ошибка измерения. * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$ – попарное сравнение нормированных средних частот в актах поведения у взрослых и старых крыс по критерию Манна–Уитни.

A. Raster plots and peri-event cumulative histograms for the neuron specialized in relation to approaching and lowering the head into the right feeder (a second one in the history of learning). Upper figure: neuron's spike pattern on the right side of the experimental cage averaged in reference to lifting the head from the right feeder (2f). Lower figure: neuron's spike pattern on the left side of the cage averaged in reference to lifting the head from the left feeder (1f). X-axis indicates time scale in milliseconds; Y-axis shows the number of spikes in one bin (50 ms) of the histogram.

B. Averaged patterns of normalized mean spiking frequencies for all recorded retrosplenial cortex neurons in adult and old rats. Abscissa: behavioral acts on the first (index 1) and second in learning history (index 2) sides of the cage, respectively; f – lowering the head and seizing a food from the feeder, m – lifting the head from the feeder and turn toward the middle of the side wall of the cage, C – approaching to the pedal corner, p – pressing the pedal, A – the run from the pedal to the feeder, T – lowering the head into the empty feeder. Ordinate – normalized mean frequency of discharges. Solid lines and diamonds denote values of adult rats, and dotted lines and squares – values of old rats. Data are presented as mean \pm standard error of measurement. * – $p < 0.05$, ** – $p < 0.01$ – paired comparison of normalized mean frequency in behavioral acts of adult and aged rats by Mann–Whitney test.

выделенных 12 актах циклического инструментального поведения выявило достоверные различия нормированной средней частоты активности в 6 актах. Этот результат представлен на рисунке (Б). Нормализованная частота рядов нейронов у старых животных была достоверно выше, по сравнению со взрослыми, в актах подхода к первой в истории обучения кормушке (акт 1А) ($M-W, Z = -3.344, p < 0.01$), при наклоне и захвате в ней пищи (1f) ($M-W, Z = -6.682, p < 0.001$), при ее проверке без нажатия педали (1Г) ($M-W, Z = -2.875, p < 0.01$), вынимании из нее головы и повороте к середине стенки (1m) ($M-W, Z = -3.869, p < 0.01$), наклоне во вторую кормушку и захвате в ней пищи (2f) ($M-W, Z = -4.815, p < 0.001$), а также вынимании из нее головы и повороте к середине стенки на второй стороне (2m) ($M-W, Z = -1.974, p < 0.05$). Все эти акты входят в “кормушечную” часть поведенческого цикла и являются исходными, “базовыми” [Александров, 1989] для всего инструментального пищедобывательного поведения в экспериментальной клетке. Значимость базовых актов для старых индивидов была продемонстрирована в работе Schoenbaum с соавторами [Schoenbaum et al., 2006].

Попарное сравнение аналогичных актов из двух разных поведенческих циклов (например, нажатия первой и второй педалей) не выявило достоверных различий нормированных средних частот активности по критерию Манна–Уитни в обеих группах животных. В то же время из возможных 45 пар актов нами были обнаружены достоверные различия нормированных частот для 18 пар актов в группе старых животных и для 28 пар в группе взрослых животных (по критерию Вилкоксона, $p < 0.05$). По этому показателю группы достоверно различались (точный критерий Фишера, $p = 0.029$ одностор.). В результате этих попарных сравнений в каждой группе крыс было выявлено по одному акту, отличающемуся от всех остальных, за исключением аналогичного акта на второй стороне. Для группы взрослых животных это был акт посещения первой по порядку обучения кормушки с захватом в ней пищи (акт 1f, рисунок, Б) с наименьшей нормализованной частотой по всей выборке нейронов, а для группы старых животных таким актом был акт подъема головы из первой кормушки с поворотом до середины стенки (1m, рисунок, Б), нормализованная частота активности в котором была максимальной, по сравнению с остальными актами. Количе-

ство различий между отдельными актами по нормированным частотам активности выборок зарегистрированных нейронов может служить показателем селективности активности данной структуры в поведении [Caetano et al., 2012], аналогично используемому в работах с функциональным картированием критерию “дифференцированности” активации областей мозга при выполнении различных задач [Sala-Llonch et al., 2015]. В таком случае, паттерн активности РК в ЦИПП у старых животных может быть охарактеризован одним сильно отличающимся компонентом, соответствующим “базовым” кормушечным актам, и меньшей селективностью активности в остальных актах выученного поведения. Поскольку в исследованиях с регистрацией активности клеток в других структурах мозга у старых животных были обнаружены сходные закономерности, связанные, в том числе, с меньшей поведенческой селективностью наборов нейронов [Caetano et al., 2012], сниженной долей специфически активных на определенных этапах поведения нейронов [Burke et al., 2014; Wilson et al., 2004], меньшей средней частотой активности клеток [Burke et al., 2014; Caetano et al., 2012; Копытова et al., 1992], можно предположить, что в старости формирование нового поведения в меньшей степени увеличивает дифференцированность системной структуры опыта индивида. Одним из важных факторов этого уменьшения является сравнительно большая роль нейронов, специализированных относительно систем прошлого опыта, в обеспечении данного поведения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, полученные данные позволяют считать, что в старости при обучении происходит меньшая, чем на предшествующих этапах жизни индивида, “достройка” имеющегося опыта за счет формирования новых нейронных специализаций и что внутренняя системная структура вновь сформированного поведения более “гомогенна”. Имея в виду использованные критерии, можно предполагать, что темпы наращивания дифференцированности опыта при обучении в старости падают, а относительный вклад в реализацию вновь сформированного поведения групп нейронов, специализированных относительно систем прошлого опыта, напротив, возрастает.

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (грант РФФ №14-28-00229), Институт психологии РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Александров Ю.И.* Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении. М.: Наука, 1989. 208 с.
- Александров Ю.И., Горкин А.Г., Созинов А.А., Сварник О.Е., Кузина Е.А., Гаврилов В.В.* Нейронное обеспечение научения и памяти. Когнитивные исследования: сб. науч. тр. Вып. 6 / Под ред. Величковского Б.М., Рубцова В.В., Ушакова Д.В. М.: Изд. ГБОУ ВПО МГППУ, 2014. С. 130–169.
- Копытова Ф.В., Медникова Ю.С., Попова Э.Н.* Возрастная структурно-функциональная характеристика нейронов гиппокампа кроликов при формировании временных связей. Журн. высш. нерв. деят. 2003. 53(5): 604–612.
- Кузина Е.А., Горкин А.Г., Александров Ю.И.* Активность нейронов ретросплениальной коры крыс на ранних и поздних этапах консолидации памяти. Журн. высш. нервн. деят. 2015. 65(2): 248–253.
- Alexandrov Yu.I., Grinchenko Yu.V., Laukka S., Järvillehto T., Maz V.N., Svetlaev I.A.* Acute effect of ethanol on the pattern of behavioral specialization of neurons in the limbic cortex of the freely moving rabbit. *Acta Physiol. Scandinavica*. 1990. 140: 257–268.
- Barnes C.A., Suster M.S., Chen J., McNaughton B.L.* Multistability of cognitive maps in the hippocampus of old rats. *Nature*. 1997. 388(6639): 272–275.
- Burke S.N., Maurer A.P., Nematollahi S., Uprety A., Wallace J.L., Barnes C.A.* Advanced age dissociates dual functions of the perirhinal cortex. *J. Neurosci*. 2014. 34(2): 467–480.
- Caetano M.S., Horst N.K., Harenberg L., Liu B., Arnsten A.F.T., Laubach M.* Lost in transition: aging-related changes in executive control by the medial prefrontal cortex. *J. Neurosci*. 2012. 32(11): 3765–3777.
- Gavrilov V.V., Grinchenko Yu.V., Alexandrov Yu.I.* Behaviorally specialized limbic cortex neurons in rats and rabbits: comparative study. *Int. J. Psychophysiol*. 1998. 30: 130.
- Gorkin A.G., Shevchenko D.G.* Stability of the behavioral specialization of neurons. *Neurosci. Behav. Physiol*. 1991. 21(3): 222–229.
- Huijbers W., Vannini P., Sperling R. A., Pennartz C.M., Cabeza R., Daselaar S.M.* Explaining the encoding/retrieval flip: Memory-related deactivations and activations in the posteromedial cortex. *Neuropsychologia*, 2012. 50(14): 3764–3774.
- Kopytova F.V., Krivitskaia G.N., Mednikova Iu.S.* The morphofunctional characteristics of the neurons in the sensorimotor cortex of old rabbits during the trace assimilation of rhythm. *Zh. Vyssh. Nerv. Deiat*. 1992. 42(4): 710–719.
- Miller A.M.P., Vedder L.C., Law L.M., Smith D.M.* Cues, context, and long-term memory: the role of the retrosplenial cortex in spatial cognition. *Front. Hum. Neurosci*. 2014. 8: 586. doi 10.3389/fnhum.2017.00586
- Sala-Llonch R., Bartres-Faz D., Junque C.* Reorganization of brain networks in aging: a review of functional connectivity studies. *Front. Psychol*. 2015. 6: 663. doi 10.3389/fpsyg.2015.00663
- Samson R.D., Venkatesh A., Patel D.H., Lipa P., Barnes C.A.* Enhanced performance of aged rats in contingency degradation and instrumental extinction tasks. *Behav. Neurosci*. 2014. 128(2): 122–133.
- Schoenbaum G., Setlow B., Saddoris M.P., Gallagher M.* Encoding changes in orbitofrontal cortex in reversal-impaired aged rats. *J. Neurophysiol*. 2006. 95(3): 1509–1517.
- Tabuchi E., Furusawa A.A., Hori E., Umeno K., Ono T., Nishijo H.* Neural correlates to action and rewards in the rat posterior cingulate cortex. *Neuroreport*. 2005.16 (9): 949–953.
- Wilson I.A., Ikonen S., Gureviciene I., McMahan R.W., Gallagher M., Eichenbaum H., Tanila H.* Cognitive aging and the hippocampus: how old rats represent new environments. *J. Neurosci*. 2004. 24(15): 3870–3878.

Patterns of Retrosplenial Single Unit Activity in the Operant Food-Acquisition Behavior in Rats of Different Age

A. G. Gorkin^a, E. A. Kuzina^a, N. P. Ivlieva^c, O. A. Solovieva^{a, b, #}, and Yu. I. Alexandrov^{a, c}

^a*Shvyrkov Laboratory of Psychophysiology, Institute of Psychology, Russian Academy of Sciences, Moscow*
#e-mail: SAolga@yandex.ru

^b*Laboratory of Functional Neurochemistry, P.K. Anokhin Institute of Normal Physiology, Moscow*

^c*Department of Psychophysiology, State Academic University for Humanitarian Sciences, Moscow*

Single unit activity was recorded in the retrosplenial cortex of adult (8–12 months) and old (20–27 months) Long-Evans rats during the performance of the learned instrumental cyclic food-ac-

quisition behavior (CFAB). The proportion of neurons, specialized in relation to CFAB acts, was significantly reduced in old rats, as compared with adults. The normalized frequency of neuronal discharges during the performance of basic food-acquisition acts was significantly higher in old animals compared with adults. Also, the number of spiking frequency differences in act pairs was significantly less in old rats compared with adult rats, i.e. activity was more uniform. The obtained data suggest that in old age, less extension of the individual experience occurs through formation of new neuronal specializations than on the preceding stages of the ontogenesis. In addition, internal system structure of the newly formed behavior can be more “homogeneous” in older individuals.

Keywords: aging, rats, single unit activity, specialization of neurons, behavioral act, system, retrosplenial cortex.