

Приобретенные формы организации поведения в реальных условиях жизни

1. Импринтинг.
2. Условные рефлексы.

- Сразу после рождения у ребенка начинают формироваться новые приобретенные формы взаимодействия нервных центров, обеспечивающие *индивидуальные механизмы организации поведения*. Они образуются под влиянием действия реальной окружающей среды. При этом основой их формирования являются генетические механизмы развития нейронов и нервной системы, свойства нейронов и нервных центров, а также врожденные формы поведения - безусловные рефлексы и их цепочки - инстинкты.
- Напомним, что в проявлении начальной поисковой фазы инстинкта определенную роль играет обученность, то есть уже здесь формируются приобретаемые в течение жизни связи. Этот принцип является основой формирования условных рефлексов.

Импринтинг - запечатление

- *Импринтинг* (от англ. *imprint* - запечатлевать, оставлять след) или подражание.
- Эта *пассивная форма обучения* проявляется без сколь либо активного влияния самого субъекта.
- Импринтинг наглядно демонстрируют опыты на домашней птице, когда, например, утиные яйца высидивает курица. Проклюнувшиеся утята в качестве матери воспринимают любой движущийся объект - курицу, хозяйку или даже движимый за веревочку ящик.

Проявление *импринтинга*

- Проявление *импринтинга*, как простейшей формы обучения, основано на следующих закономерностях.
- 1. В период онтогенеза, особенно в ранний постнатальный период, развертывание генетической программы развития нервной системы определяет появление критических периодов развития некоторых функций. Для ее полноценного развития необходимо своевременное внешнее воздействие, которое и закрепляется в нервных связях. Если такой период миновал, а функция не развилась, то она в дальнейшем полноценной не сформируется.
- 2. Необратимость процесса запечатлевания.
- 3. Запечатлевание возникает очень быстро, часто с первого предъявления и не требует подкрепления.

Импринтинг у человека

- Такие же *критические периоды* имеются и у человека. Так, если в первый месяц постнатального развития, мать не будет улыбаться над колыбелью своего ребенка, ласково с ним разговаривать, то в последующем у данного индивидуума такая форма внешнего проявления положительных эмоций, как улыбка, если и будет использоваться, то она будет искусственной, подражательной.
- Критический период характерен и для возраста полового созревания.

Условный рефлекс

- *УР образуется на базе безусловного рефлекса (БР). В силу этого он имеет те же компоненты своего проявления, что и безусловный. УР может быть простым или многокомпонентным. Проявлением его может быть сокращение скелетных мышц, секреция эндо- или экзокринной железы, изменение состояния сосудов и работы сердца или дыхания. В организме нет органа или системы, деятельность которых не могла бы регулироваться условными рефлексам.*

Условный рефлекс

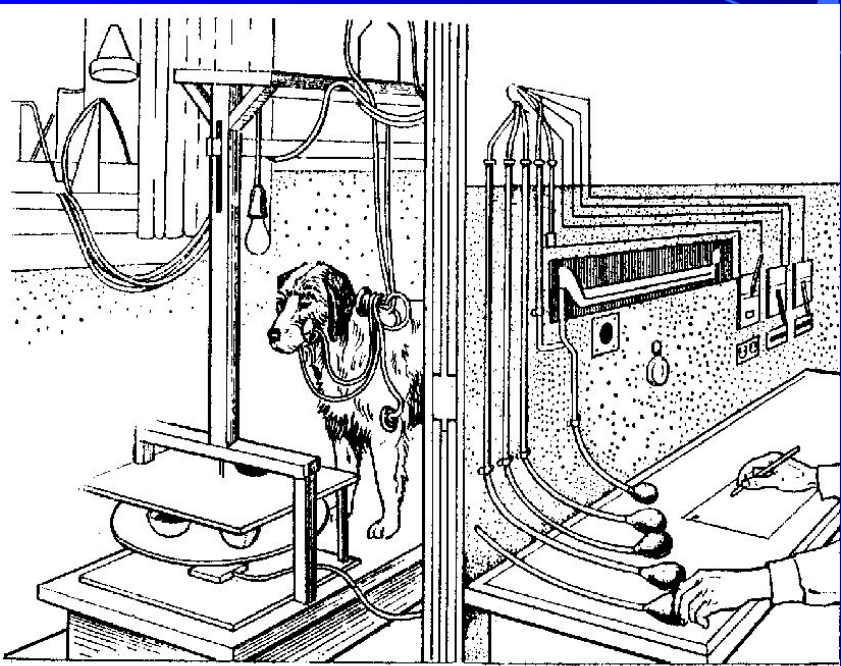
- *Условный рефлекс является заблаговременной приспособительной реакцией, которая формируется у каждого индивидуума под влиянием условий жизни и которая осуществляется высшими отделами ЦНС путем образования временных связей, позволяющая объединить прежде безразличные явления с биологически важными событиями, о наступлении которых оно сигнализирует.*

- Условные рефлексы, образуемые на базе безусловных, приобрели чрезвычайно важное биологическое значение, так как играют роль *сигнала*, заранее предупреждая организм о грозящей опасности или, готовя систему внутренних органов к скорому появлению безусловного раздражителя.
- *Объединяя индифферентный ранее раздражитель с биологически важной реакцией условный рефлекс улучшает приспособление организма к условиям жизни.*
- Чем больше и быстрее формируются условные рефлексы, тем лучше жизненный потенциал животного, тем выше этот вид животных находится на эволюционной лестнице. И в этом плане человек намного превосходит всех животных планеты Земля.

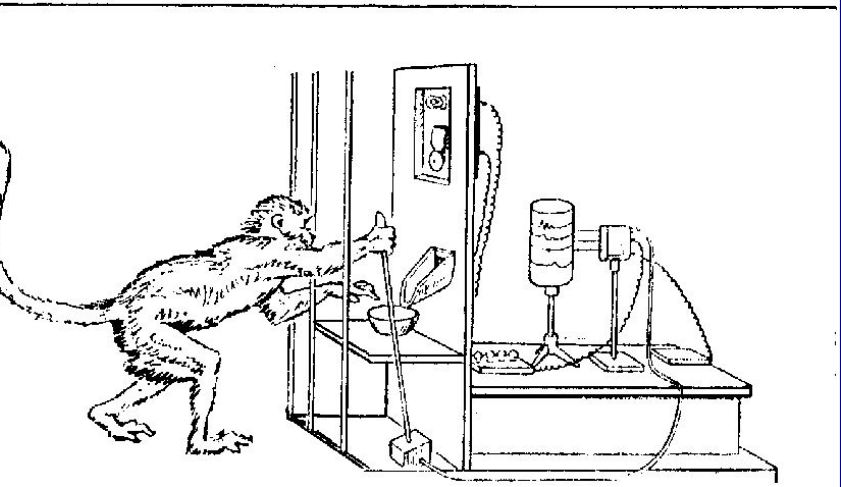
Основные отличия условного и безусловного рефлексов

Признак	УР	БР
Продолжительность проявления	Приобретенный Непостоянный Индивидуальный	Врожденный Постоянный Видовой
"Входное окно" (рецептор)	Любая информация	Постоянное рецептивное поле
Раздражитель	Любой индифферентный	Биологически важный
Связь между нейронами (центрами)	Временная	Постоянная
Замыкание связи	В коре (при участии подкорки)	Через подкор- ковые отделы

Классификация УР



Условным рефлексом I типа является такой, когда совершенно посторонний раздражитель (свет лампочки) при нескольких сочетаниях с подачей пищи животному запускает точно такую же ответную реакцию, как сама пища (выделение слюны, желудочного сока и т.д.).



Условные рефлексы II типа или инструментальные называются такие, когда условный раздражитель подключается самим животным как бы совершенно случайно.

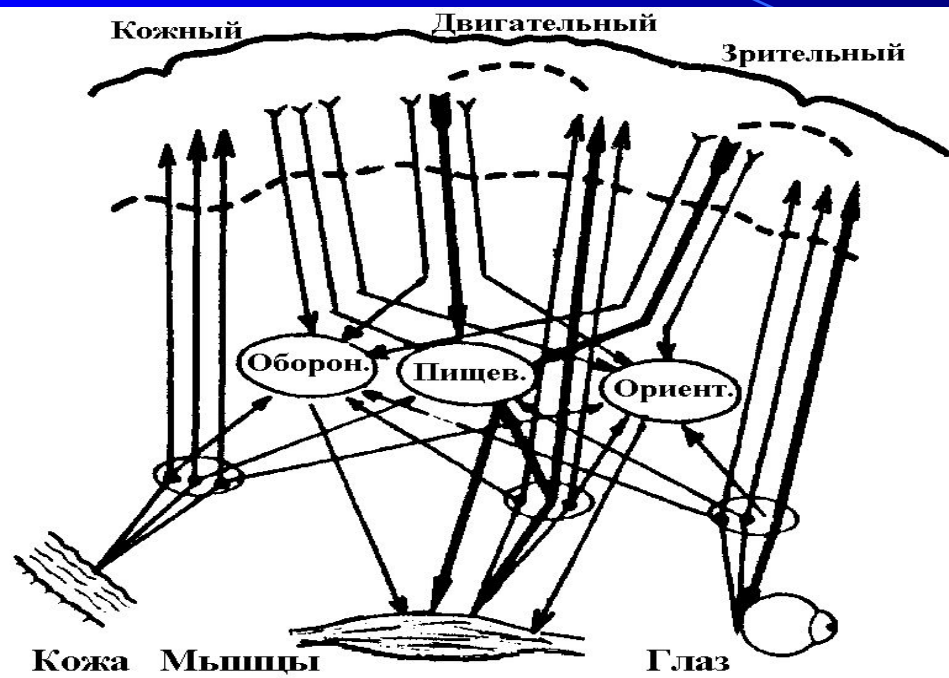
Рефлекс I типа по отношению к самому животному является пассивным, II типа - активным.

Рефлексы высших порядков

- Образованный (прочно закрепленный) *условный рефлекс*, в свою очередь, может быть основой формирования нового условного рефлекса. Такие рефлексы именуются *УР второго, третьего и т. д. порядков*.
- У человека можно образовать УР 6-7 порядков, в то время как у собаки лишь 2-3 порядков.
- Такие рефлексы являются основой формирования абстрактного мышления.

Условия формирования УР

- Для образования условного рефлекса необходимо соблюдать следующие основные условия:
- 1) сочетанное воздействие условного и безусловного раздражителей;
- 2) сигнал (условный раздражитель) должен несколько предшествовать появлению безусловного раздражителя;
- 3) повторение сочетаний для закрепления;
- 4) активное состояние ЦНС;
- 5) центр безусловного рефлекса, на базе которого формируется рефлекс, должен быть в состоянии мотивационного возбуждения.



- Важнейшей особенностью УР является то, что он *происходит на базе врожденной рефлекторной дуги - безусловного рефлекса*, т.е. эфферентная часть рефлекторной дуги, начиная от нервного центра его, является эфферентной частью безусловного рефлекса. *Принцип общего конечного пути* является основополагающим принципом объяснения механизма "встраивания" условного раздражителя в рефлекторную цепь нейронов, составляющую безусловный рефлекс.

(продолжение)

- Для такого встраивания, то есть замыкания новых нейронных цепей при образовании условного рефлекса действие безусловного раздражителя и условного сигнала должны совпадать по времени. Это создает в ЦНС *одновременное возбуждение в двух (как минимум) сенсорных системах, воспринимающих условный и безусловный раздражитель.*
- При действии постороннего раздражителя возникает *ориентировочный рефлекс* - это своеобразная разновидность инстинкта, состоящая из цепи простых рефлексов. Это безусловная реакция, выражающаяся в формировании целостной реакции организма путем взаимодействия многих центров ЦНС.

- Пространственно-временные изменения, возникающие в системах мозга участвующих в обработке параллельно поступающей информации, и обеспечивают формирование нового взаимодействия нейронов - временную связь (разновидность памяти!).

- Замыкание временной связи при формировании условных рефлексов происходит при *участии корковых отделов сенсорных систем, участвующих в обработке соответствующей сигнализации. Однако это взаимодействие происходит при обязательном участии и подкорковых структур мозга, обеспечивающих обработку сенсорной информации корой мозга.*

Фазы формирования временной связи

- В период формирования условного рефлекса можно выделить две стадии: *генерализации и специализации*. Вначале ориентировочная реакция, возникающая при появлении безусловного раздражителя, мобилизуя структуры ЦНС на установление новых связей, приводит к тому, что рефлекторный ответ может проявляться при действии не только конкретного условного раздражителя, но и близких к нему.
- Затем постепенно по мере закрепления связи очаги начнут переходить на сонастроенный (однотипный) ритм импульсной активности. Таким образом, *сонастроенность нервных центров* (одинаковая ритмическая активность) свидетельствует о закреплении связи между ними.

Свойства нервных центров, обеспечивающие формирование временной связи

Наиболее важными из них являются способность *иррадиации возбуждения и доминанты*.

Доминантный очаг "притягивает" к себе возбуждение других отделов ЦНС. Для этого необходимо, чтобы возбуждение в указанных отделах возникло одновременно или близко по времени.

Доминантным должен быть центр безусловного рефлекса. В свою очередь свойство доминантности в нем возникает в связи с *мотивационным возбуждением* (к примеру, у сытого животного выработать пищевой рефлекс невозможно). При многократном повторении иррадиация возбуждения способствует созданию "проторенного пути" между возбужденными отделами ЦНС.

Торможение условных рефлексов

- При взаимодействии нейронов в период образования УР научение обеспечивается взаимоотношением механизмов возбуждения и торможения. Эти же процессы взаимодействуют в период проявления уже сформировавшегося условного рефлекса. Так, при действии постороннего раздражителя УР может не проявиться, то есть тормозится. При этом торможение вызывают либо биологически более значимые для организма посторонние раздражители (например, при образовании пищевого рефлекса болевой стимул), либо чрезвычайно сильный посторонний раздражитель (вспышка света).

Внешнее торможение

- Внешнее (по отношению к временной связи нейронов) торможение обусловлено способностью нервных центров при возбуждении активировать не только возбуждающие, но и тормозные нейроны. Их действием и "выключается" условный рефлекс. Основой многих его разновидностей является ориентировочная реакция на сильный посторонний раздражитель.
- Если до определенного уровня сила условного раздражителя пропорциональна скорости формирования УР, его выраженности, то превышение предельно допустимого уровня вызовет торможение. Такой вид торможения именуется **запредельным**.

Внутреннее торможение

- В процессе образования УР можно с помощью соответствующего стимула выработать и *активное торможение* рефлекторного ответа, то есть активно вызванное отсутствие рефлекса. Так, например, если к действию условного сигнала - света лампочки добавить звук звонка и не подкреплять их комбинацию пищей, то это сочетание постепенно приведет к прекращению слюноотделительной реакции.
- Это, так называемое, *внутреннее торможение*, обусловлено возбуждением тормозных нейронов, под влиянием которых торможение развивается в самой рефлекторной цепочке.

Память

- Можно выделить четыре основных процесса характеризующих память:
- *а) запечатление;*
- *б) сохранение, консолидация памяти;*
- *в) извлечение;*
- *г) воспроизведение.*

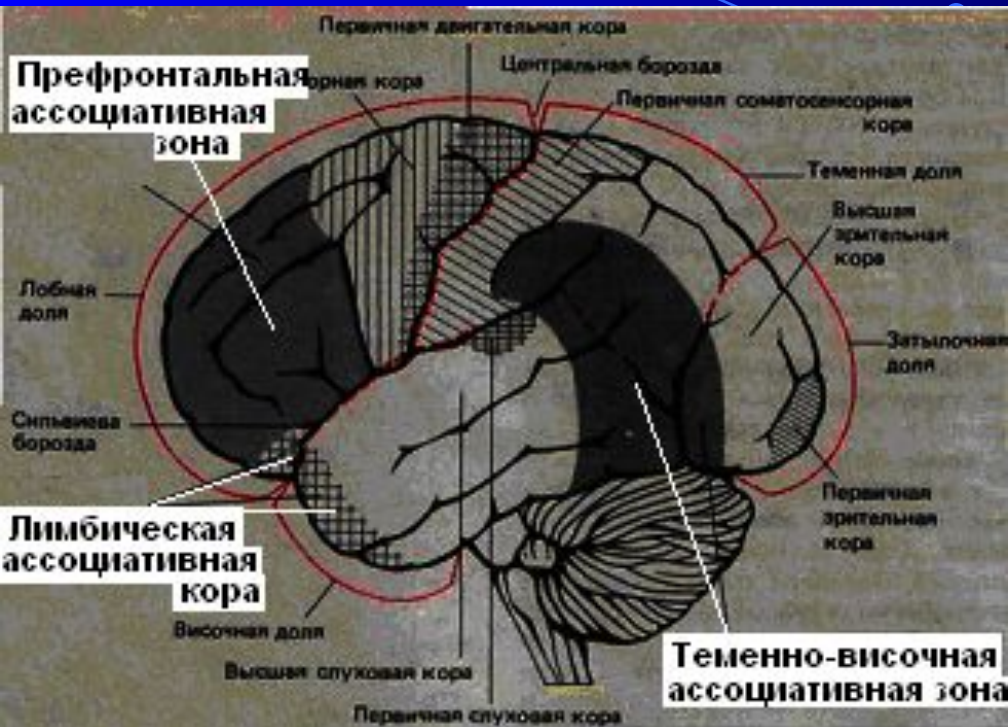
Значение памяти

- Процесс запоминания связан со специфической обработкой поступающей в ЦНС сенсорной информации, в результате чего возникает возможность хранить информацию о бывших событиях и в будущем использовать ее для формирования поведенческих реакций.
- Комплекс структурно-функциональных изменений в ЦНС, который возникает в процессе обучения (запоминания) получил название энграмм.

Виды памяти

- В зависимости от условий, при которых происходит накопление информации, можно выделить следующие виды памяти: *а) образная, б) эмоциональная, в) словесно-логическая.*
- Образная память определяется активностью зрительного анализатора, а формирование ее связано главным образом с функцией правого полушария.
- Эмоциональную память отличают следы о событиях, сопровождавшихся проявлением соответствующих эмоций (как правило, такие следы формируются достаточно быстро и являются прочными).
- В основе словесно-логической памяти лежит речь, а обусловлен этот вид памяти функцией преимущественно левого полушария.

Кора левого полушария



В процессе формирования памяти принимают участие наряду с *сенсорными структурами ЦНС* и другие отделы мозга: особенно значительна роль *гиппокампа, миндалина, теменно-височной и лобной долей коры больших полушарий.*

Несомненно так же и участие интегративных систем мозга - *ретикулярной формации и аминоспецифических систем мозга.*

Процессы запоминания

- По времени сохранения (запоминания) памяти можно выделить два ее вида кратковременную и долговременную.
- Но по тем физиологическим процессам, которые происходят в период формирования их можно выделить еще: у кратковременной памяти *сенсорную и ближайшую*, у долговременной - *промежуточную*. Все они в своей основе имеют различные нейрогенные механизмы.

Сенсорная память

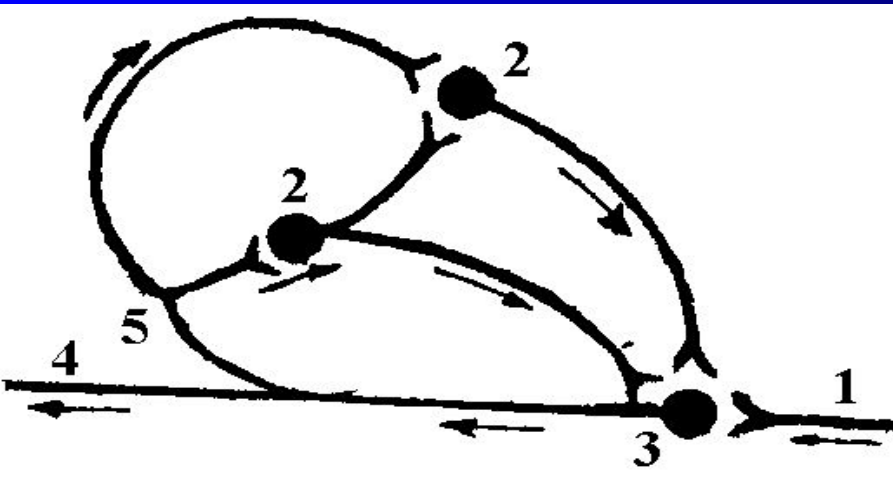
- Емкость ее ограничена 3-5 элементами. Здесь происходит первичный анализ, оценка поступившей информации, а затем она или без следа исчезает, или направляется в другие отделы ЦНС, где и происходит ее последующая обработка.
- Физиологической основой сенсорной памяти являются те ионные сдвиги и следы их, которые возникают в мембранах цепочки возбуждающихся сенсорных нейронов при действии на рецептор соответствующего раздражителя.
- Сенсорная память может сохраняться от нескольких мс до 500 мс (в разных сенсорных системах различное время). Наличие такой памяти у зрительного анализатора является основой кино, когда отдельные кадры на пленке на экране создают эффект непрерывности.

Ближайшая память

С определенной долей условности у "предкратковременной" памяти можно выделить еще один промежуточный этап - ближайшую. Хорошим примером ближайшей памяти является способность запомнить на короткое время (секунды) не связанную информацию в виде семи-, десятизначного числа обозначающего номер телефона. Этот номер хранится до тех пор пока мы набираем его на диске, а затем после начала разговора может начисто забываться.

Ближайшая память обусловлена повторением прохождения импульсных потоков по нейронным цепям. Информация из ближайшей памяти извлекается очень быстро. Но если хранящаяся в такой памяти информация не передается дальше, то она быстро "стирается". Она легко нарушается под действием сильных посторонних раздражителей.

Кратковременная память



- Продолжительность ее от нескольких минут до нескольких часов (дней). Этот вид обработки поступившей информации уже безоговорочно можно отнести к истинной памяти, так как здесь начинают происходить изменения в нейронных цепях. Но эти изменения являются еще чисто функциональными.
- При этом обнаружены нейроны активирующиеся повторно через определенные временные интервалы (*реверберация нейронных потоков*). Такие цепи обнаружены в гиппокампе, в теменно-таламических отделах и лобной коре.

Механизмы кратковременной памяти

Особая роль в поддержании длительной циркуляции импульсов здесь принадлежит тормозным нейронам, которые, создавая латеральное торможение, как бы не выпускают возбуждение из цепи. При этом поступившая информация срабатывает со следами прошлых событий.

Гиппокамп и миндалины связаны как с сенсорными системами, так и с различными зонами коры больших полушарий.

Поэтому в гиппокампе происходят процессы:

- а) сопоставления поступающей информации с мотивационным возбуждением,
- б) сопоставления информации из внешней среды с накопленным опытом,
- в) фильтрации вновь поступающей информации перед переводом ее в долговременную память,
- г) извлечения информации из памяти.

Поражение гиппокампа и других указанных выше отделов ЦНС приводит к серьезным нарушениям именно кратковременной памяти, во всех ее видах.

Истинная память (долговременная)

- Для перехода информации в долговременную память необходима оценка ее значимости для организма. Далеко не вся информация из кратковременной памяти переходит в долговременную. В эксперименте показано, что для передачи информации в долговременную память необходимо не менее 30 мин.
- Характерной особенностью долговременной памяти является структурные перестройки, которые приводят и к функциональным изменениям. В основе их лежит:
 - а) активация биосинтеза новых белковых молекул, *нейропептидов*,
 - б) изменение синапсов и даже образование новых.

Промежуточная память

- Начало развития процессов консолидации памяти может быть отнесено к *промежуточной памяти*. Она продолжается от нескольких часов до нескольких дней (недель). При этом происходят процессы, способствующие консолидации энграмм, то есть запоминанию.
- Полагают, что первые изменения, характерные для промежуточной памяти, проявляются, начиная с 10 до 30-45 мин. В этот период можно обнаружить конформационные изменения структурных и ферментных белков, активное перемещение от тела нейронов к нервному окончанию нейромедиаторов, изменение соотношения и активности вторичных посредников.

Функциональные изменения в синапсах

- Под влиянием цАМФ активируется протеин, являющийся частью калиевого канала. Происходит закрытие калиевых каналов, что облегчает открытие кальциевых, так как пролонгируется возбужденное состояние синапса.
- В свою очередь облегченное поступление кальция из синаптической щели приводит к возрастанию количества и времени выхода медиатора из сенсорного нервного волокна.
- Вследствие указанных изменений существенно облегчается проведение возбуждения через данный синапс, что приводит к постепенному формированию новой цепочки взаимосвязи между нейронами.

Структурные перестройки синапсов

- **Происходящие структурные перестройки синапсов заключаются в:**
- *а) возрастание количества пузырьков с медиаторами,*
- *б) увеличение разнообразия медиаторов,*
- *в) увеличение площади синаптических мембран,*
- *г) увеличение рецепторных структур и каналов на синаптических мембранах,*
- *д) формирование новых синапсов.*

Вторичная и третичная память

- Из долговременной памяти можно выделить ту ее часть, которая вспоминается всегда - это третичная память. Примером ее может быть собственное имя.
- Другая часть долговременной памяти именуется вторичной. У человека, обладающего второй сигнальной системой - речью, процессы памяти примерно такие же, хотя есть и отличия, о которых речь пойдет в следующей лекции.