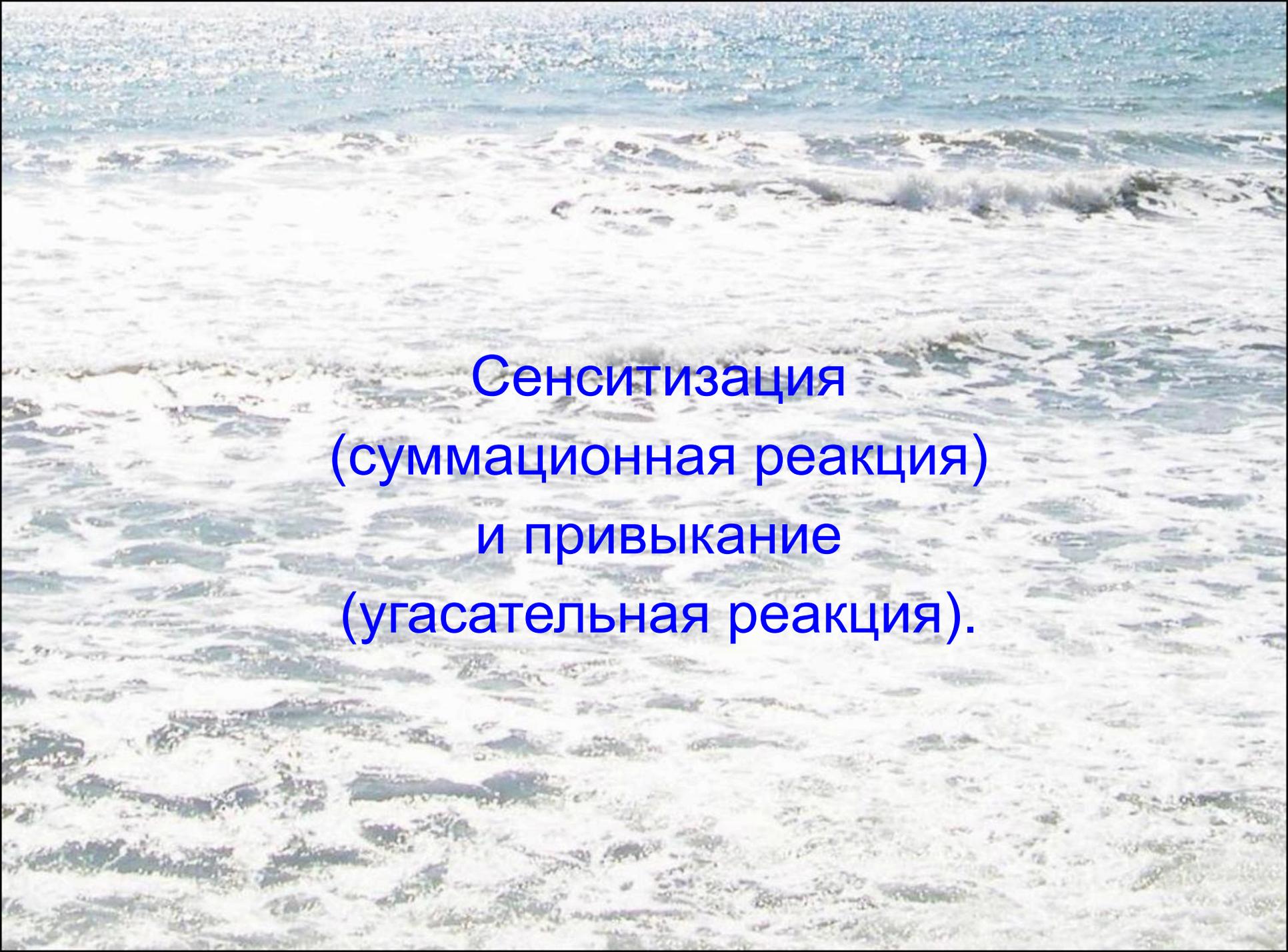
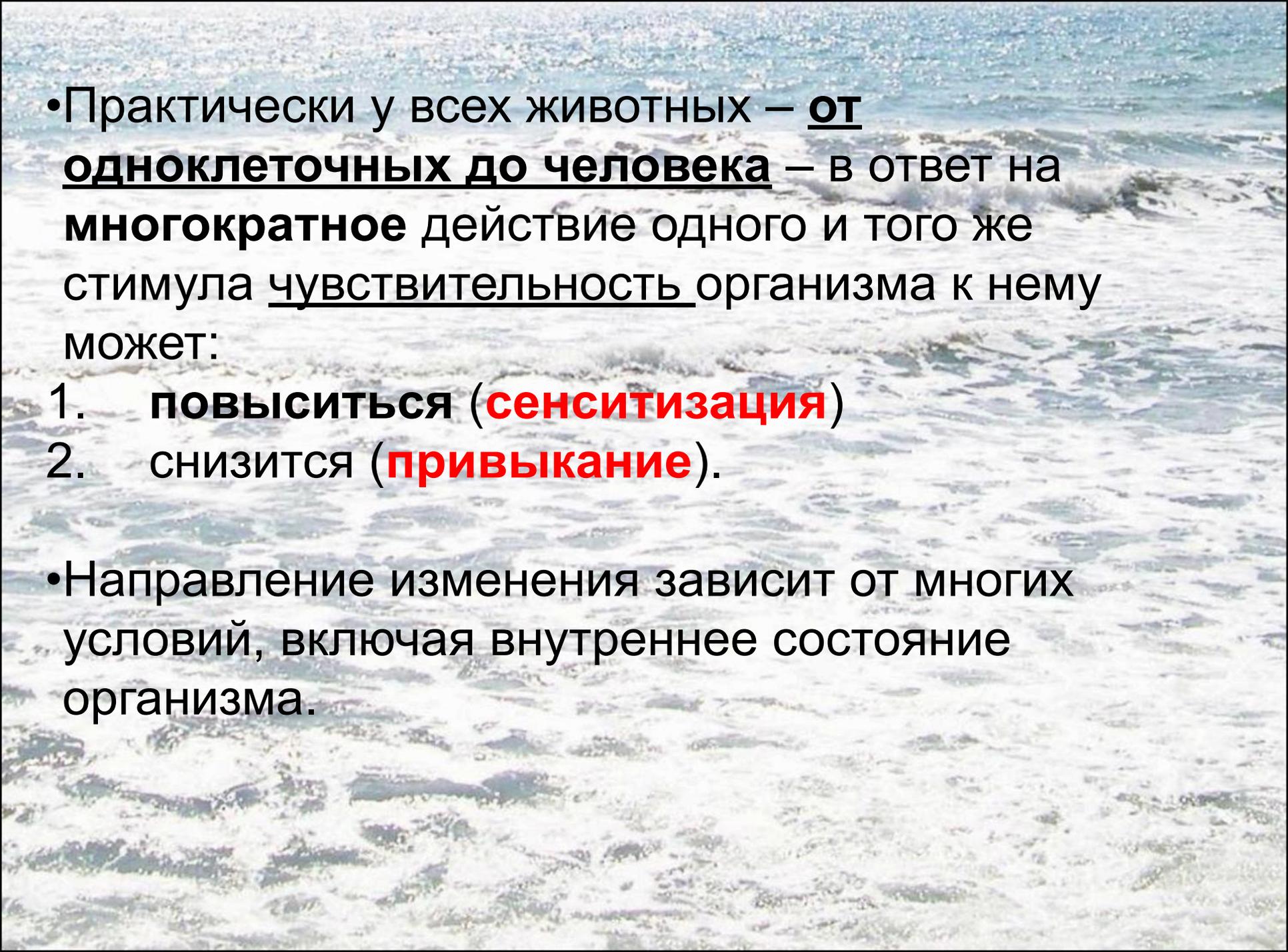


Физиология высшей нервной деятельности

Неассоциативное обучение



Сенситизация
(суммационная реакция)
и привыкание
(угасательная реакция).



• Практически у всех животных – от одноклеточных до человека – в ответ на многократное действие одного и того же стимула чувствительность организма к нему может:

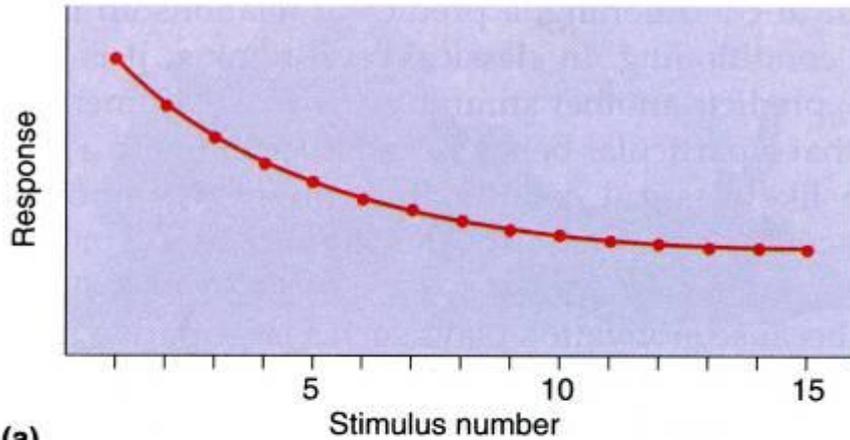
1. **повыситься (сенситизация)**
2. **снизится (привыкание).**

• Направление изменения зависит от многих условий, включая внутреннее состояние организма.

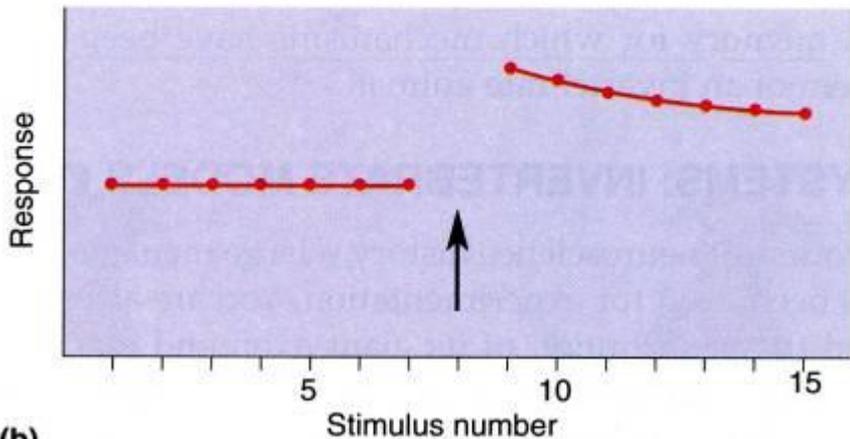
Изменение реакции в ходе **привыкания** к многократному воздействию стимула.

Изменение реакции при **сенситизации**.

Момент нанесения сенситизирующего стимула показан стрелкой (в качестве сенситизирующего стимула можно использовать болевую стимуляцию).



(a)



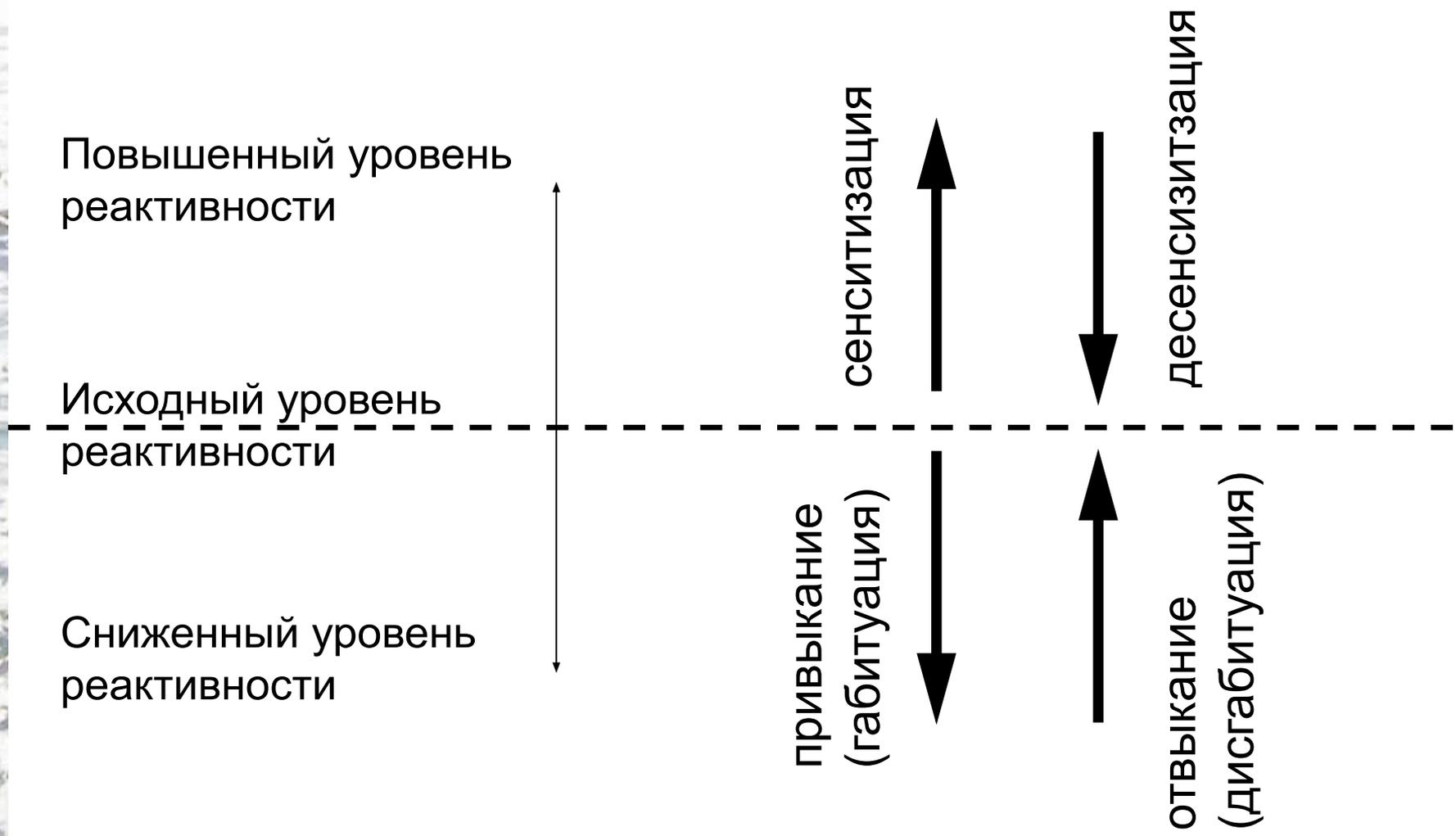
(b)

Как правило, **привыкание** происходит в случае **отсутствия биологически значимых стимулов**.

- Характерный пример – привыкание к новому индифферентному стимулу (угасание **ориентировочной реакции**).

Сенситизация, наоборот, скорее будет происходить в ситуациях, характеризующихся повышенной возбудимостью (например, неудовлетворенная мотивация, или какая-либо травмирующая ситуация).

Простейшие формы неассоциативного обучения:

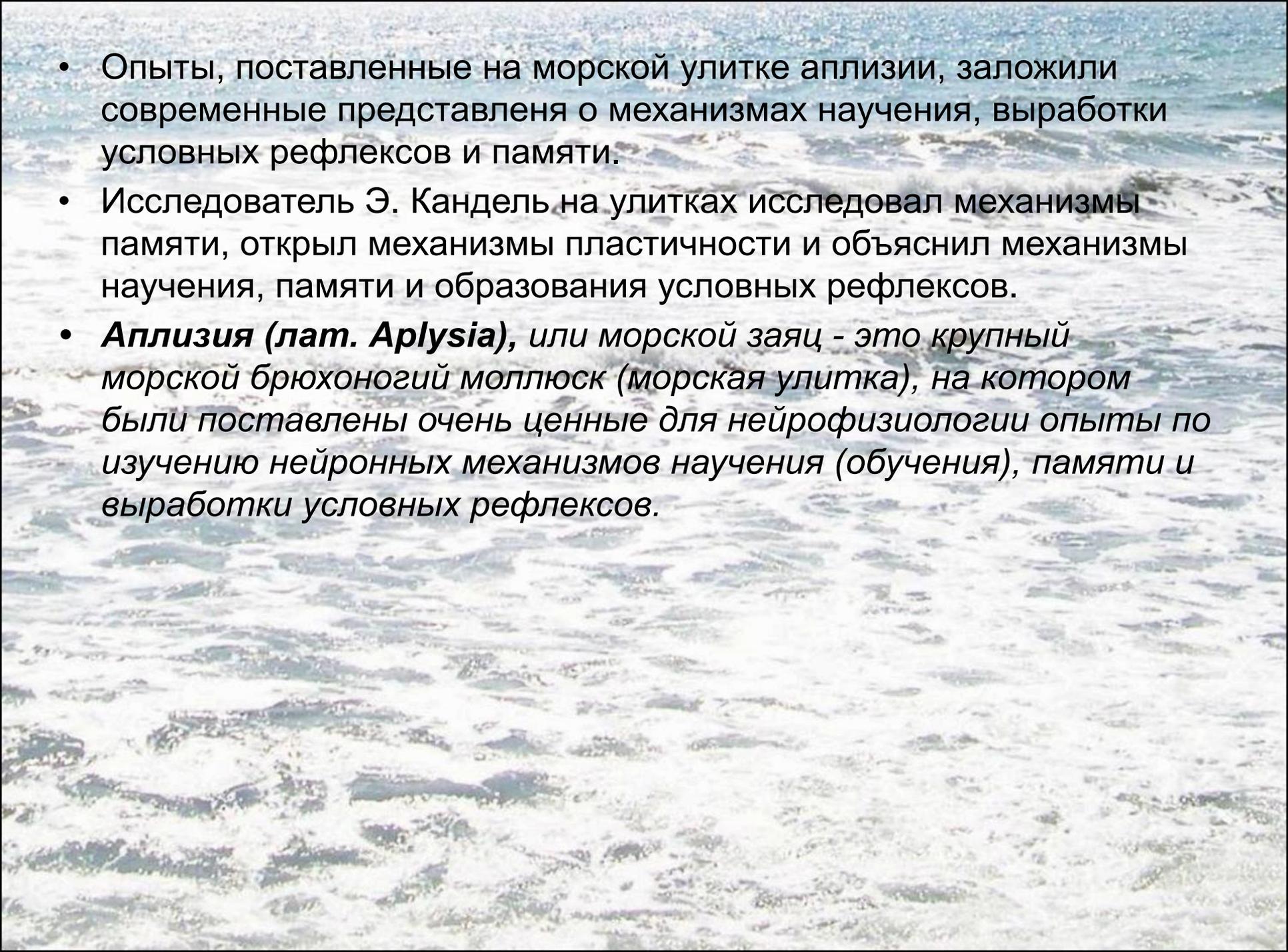




Обыкновенная (конская)
актиния. На таких
примитивных животных легко
наблюдать привыкание и
сенситизацию.



Калифорнийская аплизия. На этом морском моллюске были впервые изучены клеточные механизмы привыкания и сенситизации (работы нобелевского лауреата Э.Кендела).

- 
- Опыты, поставленные на морской улитке аплизии, заложили современные представления о механизмах научения, выработки условных рефлексов и памяти.
 - Исследователь Э. Кандель на улитках исследовал механизмы памяти, открыл механизмы пластичности и объяснил механизмы научения, памяти и образования условных рефлексов.
 - **Аплизия (лат. *Aplysia*)**, или морской заяц - это крупный морской брюхоногий моллюск (морская улитка), на котором были поставлены очень ценные для нейрофизиологии опыты по изучению нейронных механизмов научения (обучения), памяти и выработки условных рефлексов.

- Аплизия – это улитка, которая не поместилась в своей собственной раковине, когда выросла. И это не удивительно, ведь её вес достигает 400 граммов.
- Хотя аплизия и называется также "морской заяц", но скакать она не умеет. Зато она умеет не только ползать по дну, но и плавать при помощи своеобразных "крыльев" (или "параподий", как их называют биологи), расположенных по бокам тела.



- ***Поведение*** - это доступные для внешнего наблюдения действия организма и/или его частей.
- Примеры простого поведения аплизии следующие: перемещение в пространстве (локомоция), втягивание жабр в ответ на неприятные раздражители (стимулы), выбрасывание пурпурных "чернил" в ответ на сильные неприятные раздражители и т.д.

- Лауреат Нобелевской премии ***Eric Kandel*** (***Кандель, Кэндел, Кендал - это разные варианты перевода фамилии учёного***)

выбрал именно аплизию (вид *Aplysia californica*) для изучения механизмов памяти на нейронном уровне.

И не прогадал!

В её нервной системе всего 20 тысяч нейронов, и среди них есть такие крупные (до 1 мм в диаметре), что **видны невооружённым глазом**, есть среди них нейроны с цветными пятнами, по которым их можно точно различать.

И все эти нейроны собраны **всего в 9 нервных узлов** (ганглиев).

Нейроны аплизии отличаются также потрясающей жизнестойкостью: с воткнутыми в них стеклянными микроэлектродами они могут проработать полный рабочий день!

- С помощью опытов на аплизии, поставленных коллективом учёных во главе с Э. Канделем, было обнаружено и доказано, что существует явление пластичности синапсов, которое лежит в основе трёх важнейших процессов:

1. **научения** (обучения),

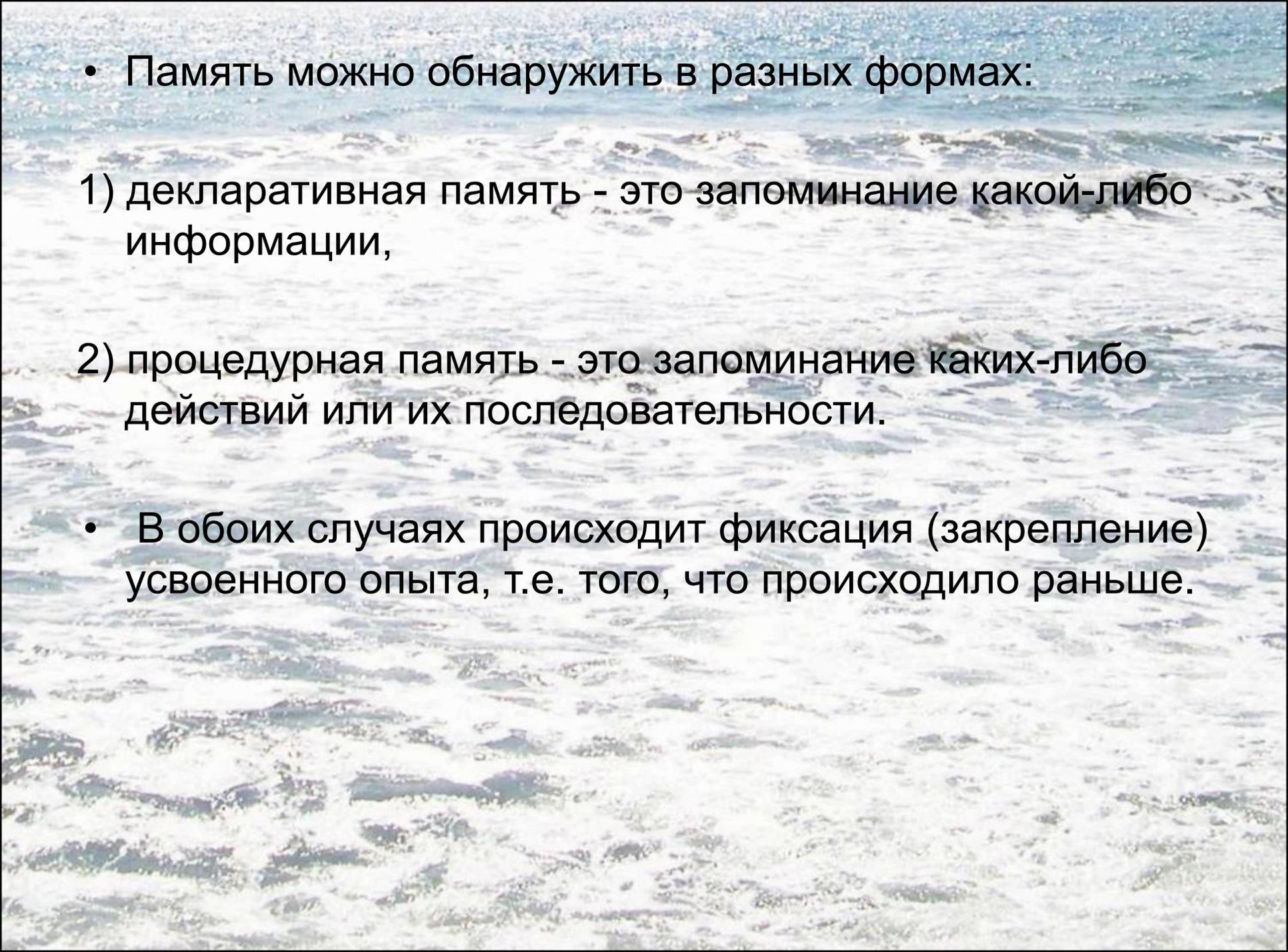
2. **памяти**

3. и выработки условных рефлексов.

- *В этих опытах под воздействием раздражителей изменялась **сила синаптических связей** между нейронами, что и было названо **пластичностью**.*

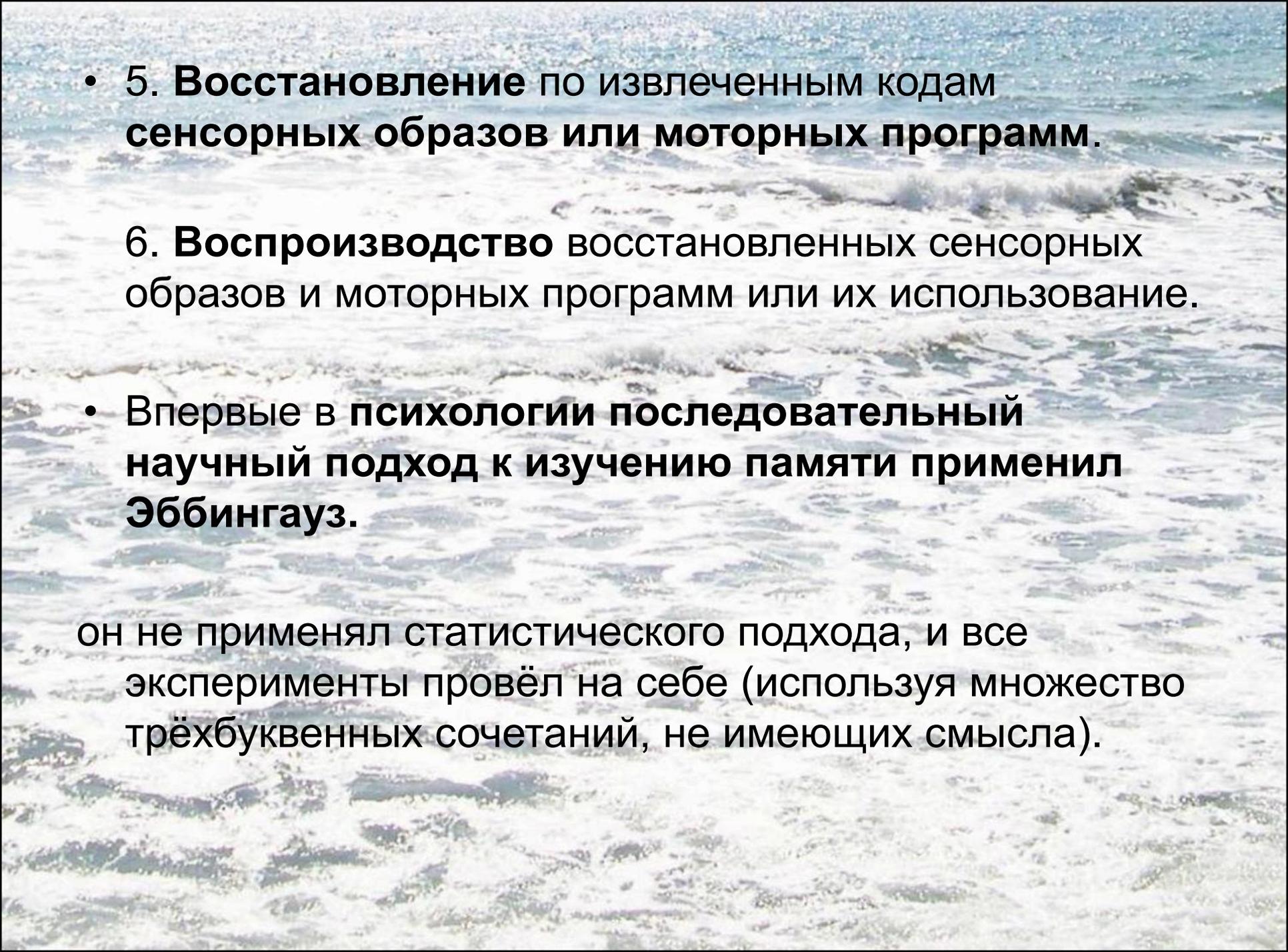
Нейронные механизмы научения и памяти

- **Научение поведенческое** - это приобретение новых форм поведения и реагирования на раздражитель.
- **Научение нейронное** - это изменение ответной реакции **нейрона** на приходящее к нему возбуждение.
- "В своих простейших формах **обучение** осуществляет выбор из широкого репертуара заранее заданных связей и изменяет силу определённого подмножества этих связей".

- 
- Память можно обнаружить в разных формах:
 - 1) декларативная память - это запоминание какой-либо информации,
 - 2) процедурная память - это запоминание каких-либо действий или их последовательности.
 - В обоих случаях происходит фиксация (закрепление) усвоенного опыта, т.е. того, что происходило раньше.

"Запоминалка" для нейронных механизмов памяти

- *Память - это не шкаф для хранения, а лёгкий надёжный путь возбуждения!*
- Память включает в себя несколько этапов:
 1. Перевод сенсорных образов или моторных программ в **форму, доступную для хранения** в нервной системе, т.е. **КОДИРОВАНИЕ**
 2. **Фиксация** (закрепление) полученных кодов, чтобы они не изменялись в дальнейшем при хранении.
 3. **Сохранение** в течение определенного времени полученных нервных кодов.
 4. **Извлечение сохраняющихся кодов**, перевод их в состояние, доступное для воспроизведения.

The background of the slide is a photograph of ocean waves. The water is a mix of light blue and white, with white foam from the breaking waves. The waves are moving from the top right towards the bottom left of the frame.

- **5. Восстановление по извлеченным кодам сенсорных образов или моторных программ.**

6. Воспроизводство восстановленных сенсорных образов и моторных программ или их использование.

- **Впервые в психологии последовательный научный подход к изучению памяти применил Эббингауз.**

он не применял статистического подхода, и все эксперименты провёл на себе (используя множество трёхбуквенных сочетаний, не имеющих смысла).

- **1. Поведенческий (организменный) уровень научения, памяти и рефлексов**
- Известны три варианта простых форм научения:
 1. **Привыкание (габитуация) – это ослабление первоначального ответа** после многократных повторений одинакового раздражения.
- У высших животных привыкание (или угасание) характерно **для ориентировочного рефлекса**, возникающего на новизну раздражителя. Ответная ориентировочная реакция угасает при повторях раздражения одним и тем же раздражителем (стимулом).
- У аплизии Кандель получал умеренное втягивание жабр после прикосновения к её сифону - трубочке, через которую аплизия втягивает воду, направляя её к жабрам. Но если проводить подряд несколько одинаковых прикосновений к сифону, то аплизия начинает всё слабее втягивать жабры и в конце концов вообще прекращает их втягивать. **Это и есть привыкание на уровне поведения - ослабление ответной реакции при повторях раздражения.**

- Вот что пишет сам Кандель:
- Привыкание означает ослабление поведенческой реакции при многократном повторении стимула, который вначале был новым.

Когда на животное действует новый стимул, оно сначала отвечает комбинацией ориентировочного и защитного рефлексов. При повторении сигнала животное **быстро обучается узнавать его.**

Если за ним не следует награда или он оказывается безвредным, животное ослабляет и в конце концов подавляет свои реакции на него.

Хотя привыкание удивительно просто, оно, пожалуй, является **самой распространенной формой обучения.**

- **2. Сенситизация (сенсibilизация) - это повышение чувствительности и усиление реакции на умеренный раздражитель, если перед ним было нанесено сильное другое раздражение.**
- сильное раздражение наносится именно **до** проверочного раздражения.
- Также важно учесть, что сенситизация **НЕСПЕЦИФИЧНА** к проверочному раздражителю, т. е. **любые** слабые раздражители на фоне сенситизация дадут более сильный эффект.

- **Ассоциация (условный рефлекс)** - это появление усиленной реакции на раздражитель, если при его повторении, после него каждый раз давали сильное раздражение.
- Происходит ассоциация (**связывание**) двух раздражителей и слабый раздражитель начинает вызывать не свою обычную реакцию, а ту реакцию, которую вызывал сильный раздражитель.
- **Ассоциация (условный рефлекс)** – это специфическое усиление первоначальной реакции на раздражитель по типу ответной реакции на более сильный раздражитель.
- В результате ассоциаций (связи) двух раздражителей, сближенных по времени, **слабый раздражитель предшествует сильному и предупреждает о нём нервную систему.**

- Большой заслугой Канделя явилось получение условного рефлекса на аплизии - сравнительно примитивном животном.
- У аплизии Кандель раздражал сифон и получал *умеренное* втягивание жабр.
- После этого он тут же наносил ей удар током по хвосту (или по голове в другой серии опытов) и получал *сильное* втягивание жабр.
- После нескольких повторов таких сочетаний раздражителей (слабого, а затем сильного) происходила **ассоциация** их действия, т.е. устанавливалась информационная связь между ними.
- Теперь прикосновение к сифону вызывалось **сильное** втягивание жабр, такое же, как при ударе током по хвосту.
- **В отличии от сенситизации, это сильная реакция жабр была специфична по отношению К УСЛОВНОМУ РАЗДРАЖИТЕЛЮ**, т.е. прикосновению к сифону. Прикосновение к другим частям тела не вызывало такой сильной реакции жабр (в то время как при сенситизации - вызывало).

- **Память** проявлялась в этих опытах во влияниях предшествующих действий на последующие.
- Это означало, что аплизия училась и **запоминала** свой опыт.

2. Нейронный (клеточный) уровень научения, памяти и рефлексов

- Во время экспериментов, оказалось, что сенсорные нейроны связаны с моторными.
- При раздражении электротоком сенсорных нейронов регистрировался потенциал действия в моторных нейронах, связанных с сенсорными, а затем происходило действие.

- **все 3 формы научения имеют нейронные аналоги**, т.е. проявляются даже на уровне одних только нейронов.
- **1. Привыкание**
Если повторно многократно раздражать электротоком сенсорный нейрон, **то уменьшаются потенциалы, возникающие в моторном нейроне**. Происходит ослабление электрической реакции нейрона (угасания ориентировочного рефлекса).
- **2. Сенситизация**
Если перед раздражением сенсорного нейрона нанести раздражение электротоком связанному с ним модулирующему нейрону, то последующее раздражение током сенсорного нейрона приведёт к появлению увеличенных потенциалов у связанного с ним моторного нейрона – гетеросинаптическое облегчение (heterosynaptic facilitation)..

- **3. Ассоциация**

Если повторно многократно раздражать **сначала сенсорный нейрон, а затем модулирующий нейрон**, то при раздражении **отдельно сенсорного нейрона** в моторном нейроне будут теперь возникать более сильные ответные потенциалы.

- Это и есть нейронный аналог условного рефлекса. **Выводы Э. Канделя** с сотрудниками, сделанные на основании опытов на аплизии:

- ***"Клеточные механизмы обучения и памяти кроются не в особых свойствах самого нейрона, А В СВЯЗЯХ, которые он образует с другими клетками нейронной цепи, в состав которой входит».***

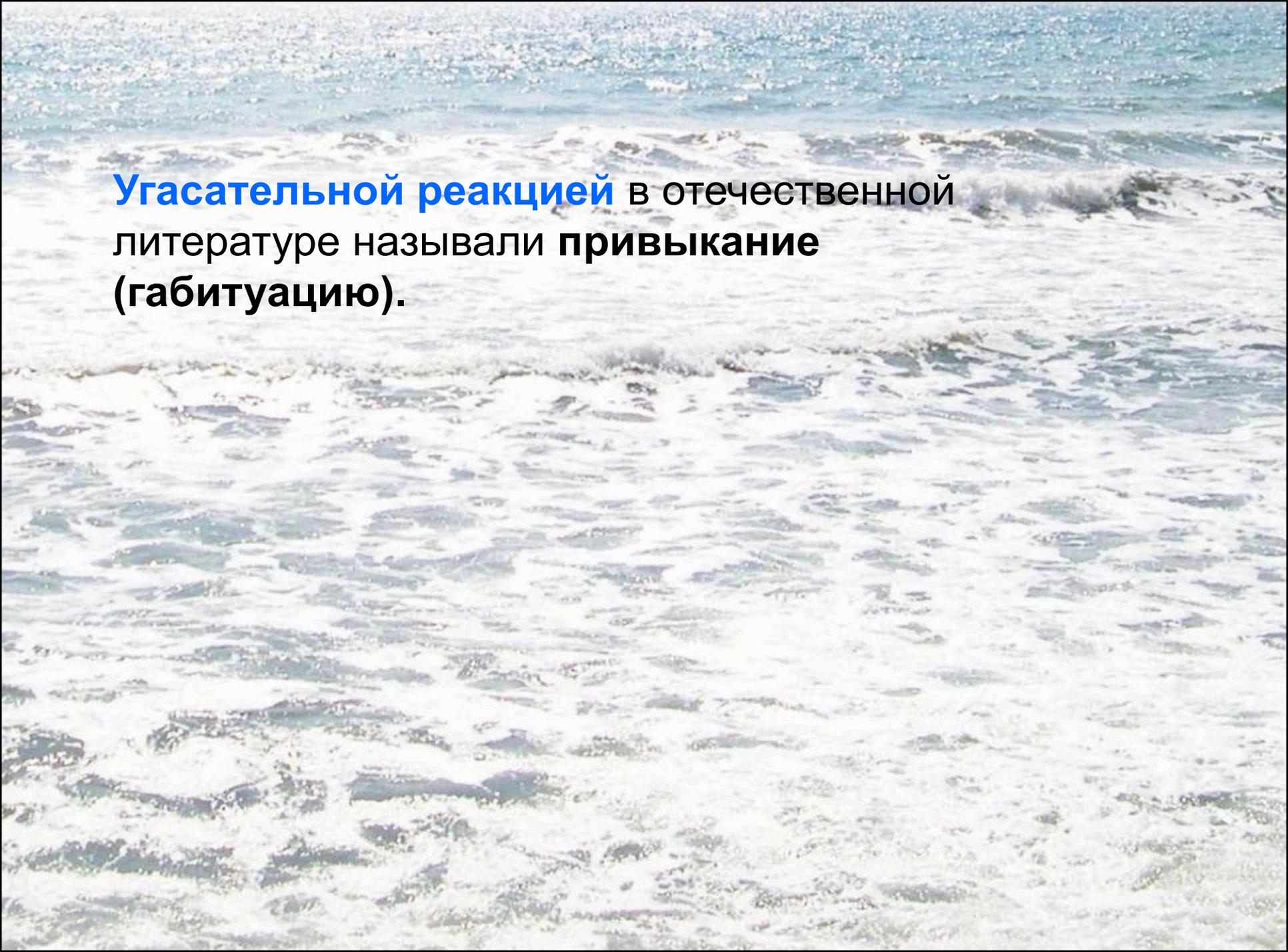
- В отличие от кратковременной памяти, требующей фосфорилирования *уже присутствующих* в клетке белков, долговременная память основывается на экспрессии генов и синтезе новых белков.

Суммационной реакцией в отечественной литературе называют **усиление реакции** организма как следствии суммации действия раздражителей.

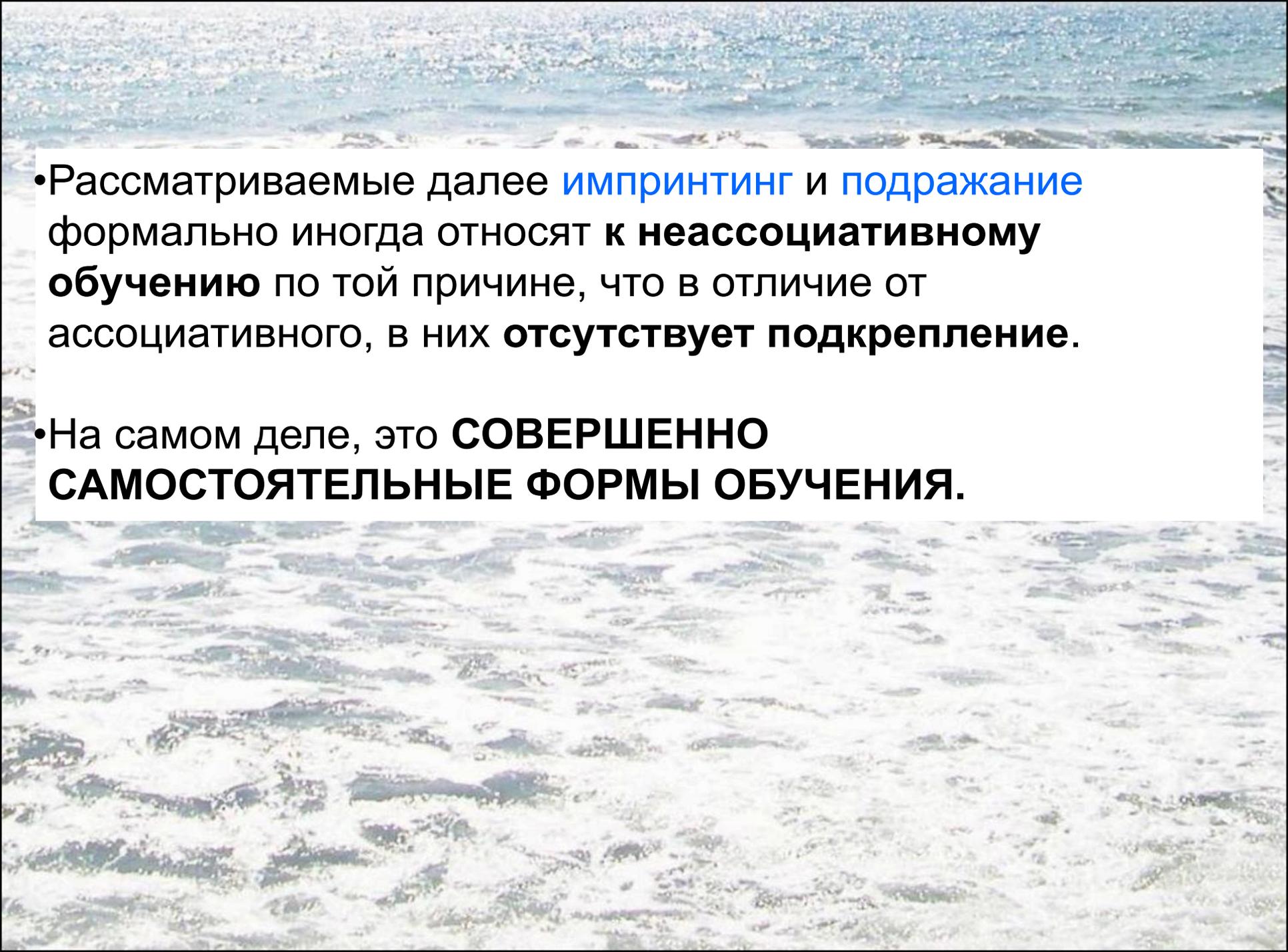
При суммационной реакции происходит НЕСПЕЦИФИЧЕСКОЕ усиление реакции на стимулы как результат накопления последствий воздействия различных стимулов (независимо от того, совпадает ли по времени их действие, имеется ли причинно-следственная связь между стимулами, и т.п. – в отличие от истинной ассоциации стимулов при выработке условного рефлекса).

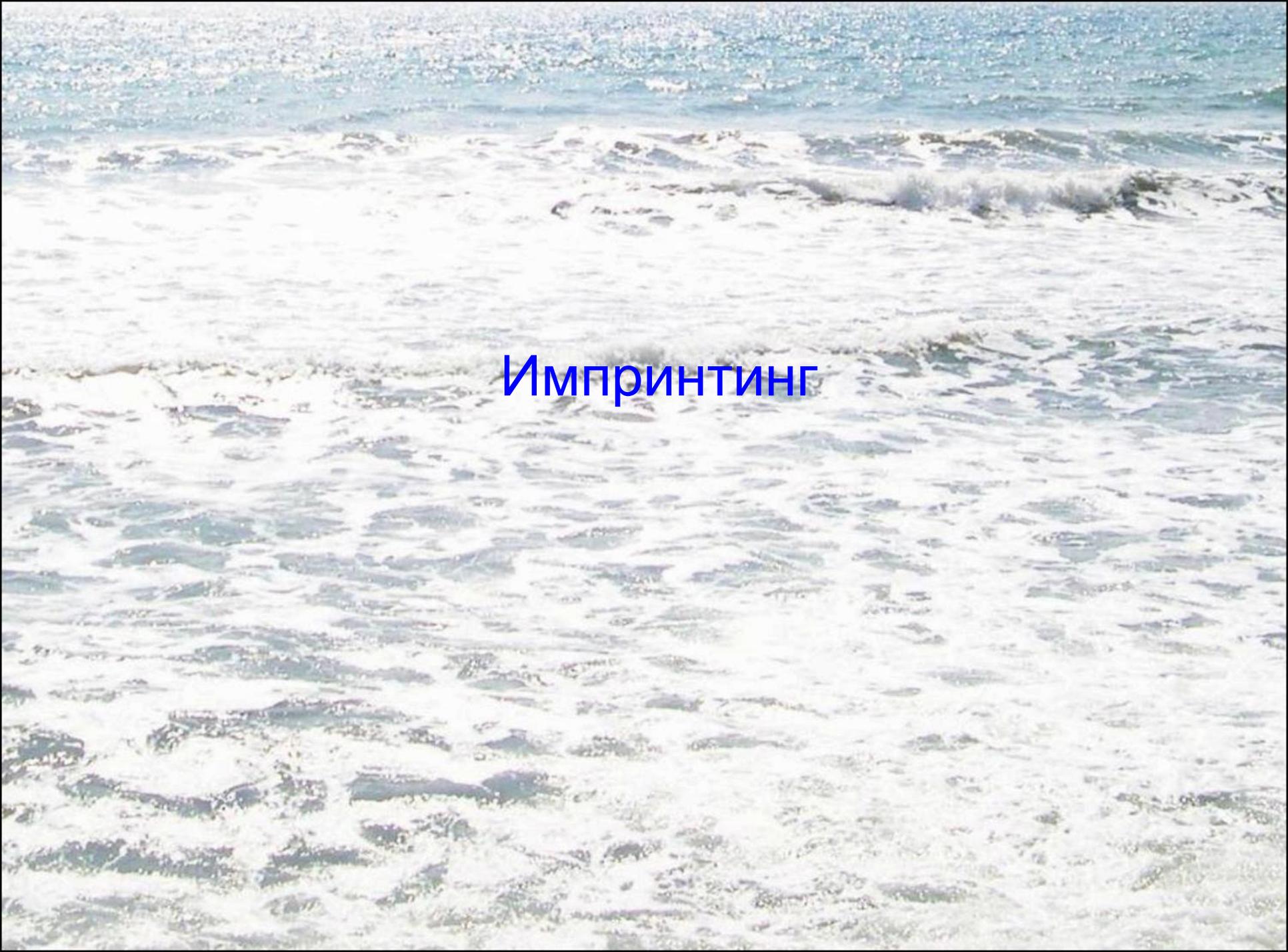
Термин «суммационная реакция» по сути близок к термину «сенситизация».

Суммационная реакция часто возникает у примитивных организмов при попытке выработать у них условный рефлекс и может быть ошибочно принята за последний.



Угасательной реакцией в отечественной литературе называли **привыкание** (габитуацию).

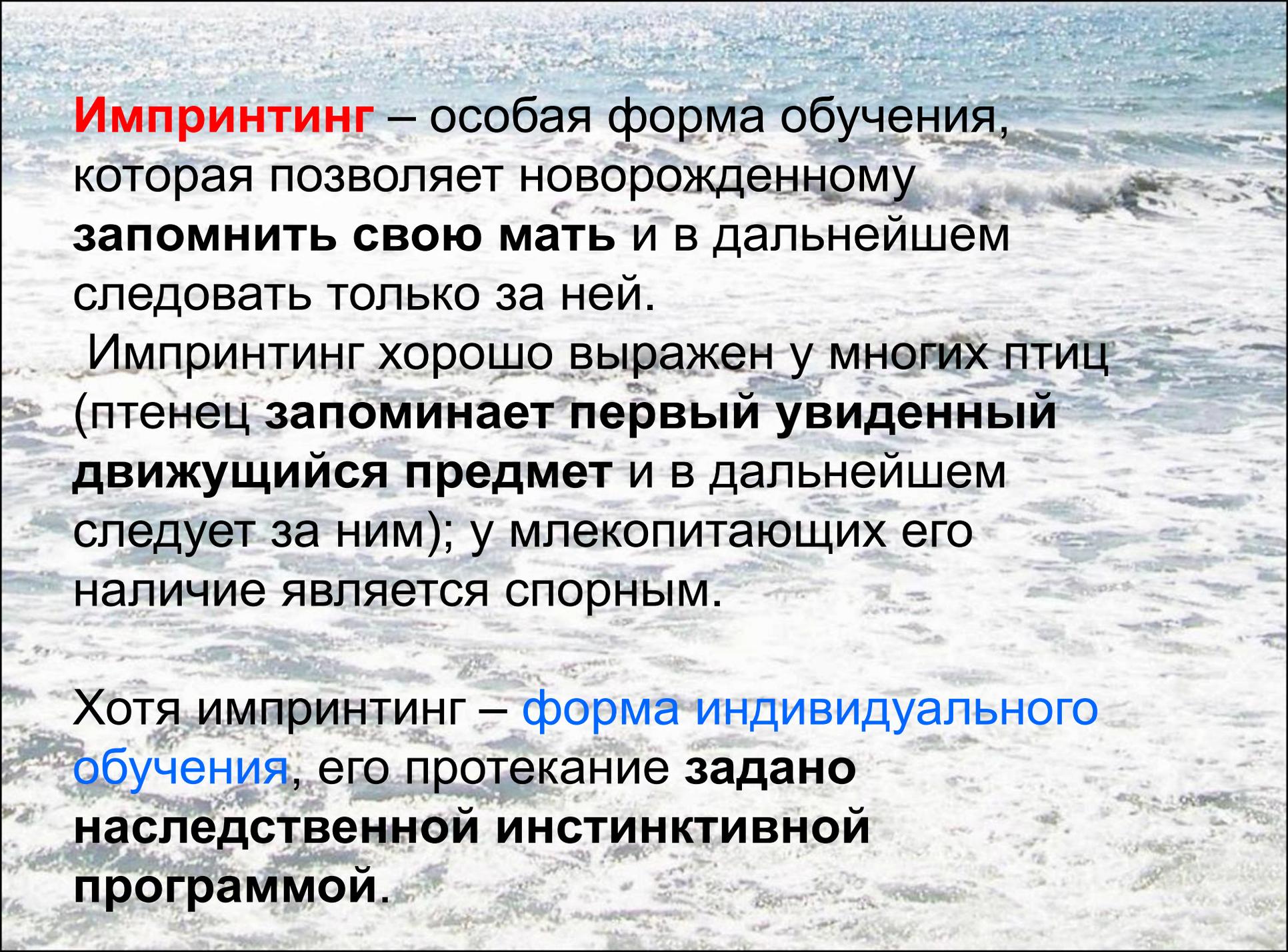
- 
- Рассматриваемые далее **импринтинг** и **подражание** формально иногда относят к **неассоциативному обучению** по той причине, что в отличие от ассоциативного, в них **отсутствует подкрепление**.
 - На самом деле, это **СОВЕРШЕННО САМОСТОЯТЕЛЬНЫЕ ФОРМЫ ОБУЧЕНИЯ**.

An aerial photograph of a vast beach covered with a dense flock of birds, likely terns, stretching from the foreground to the ocean. The birds appear as a textured, speckled pattern of light and dark spots. The ocean is visible in the upper portion of the frame, with gentle waves breaking onto the shore.

Импринтинг



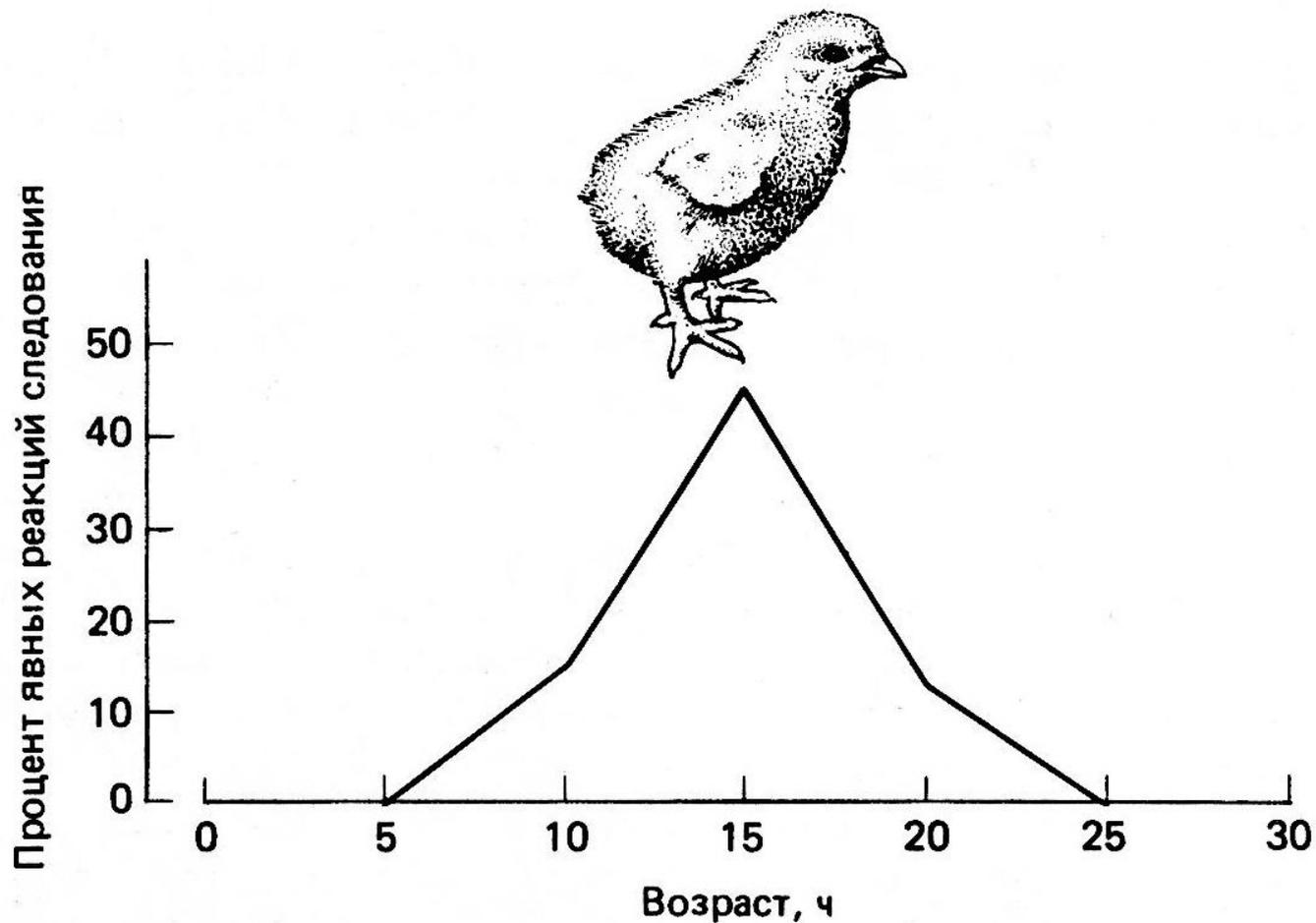
Импринтинг: птенцы запоминают мать и следуют за ней



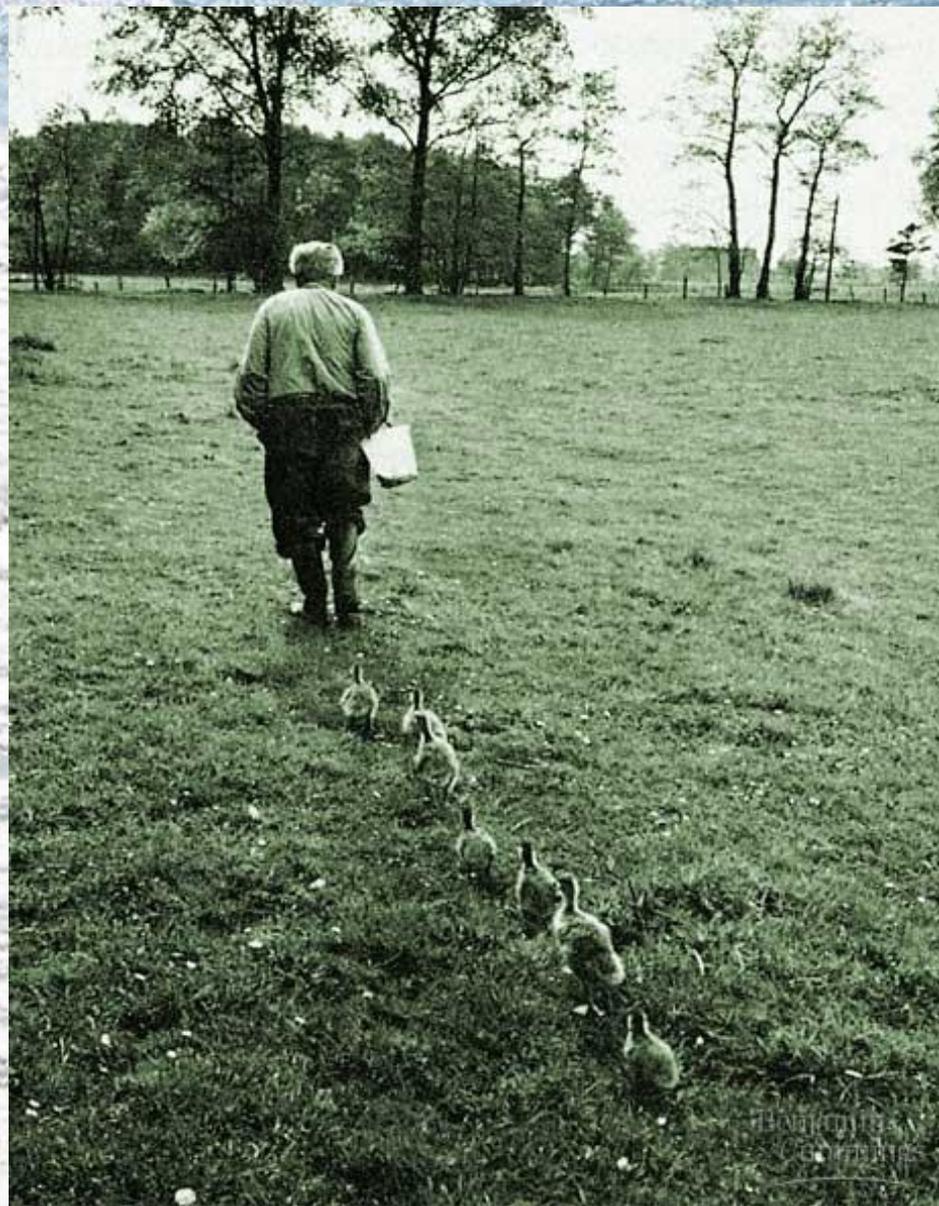
Импринтинг – особая форма обучения, которая позволяет новорожденному **запомнить свою мать** и в дальнейшем следовать только за ней.

Импринтинг хорошо выражен у многих птиц (птенец **запоминает первый увиденный движущийся предмет** и в дальнейшем следует за ним); у млекопитающих его наличие является спорным.

Хотя импринтинг – **форма индивидуального обучения**, его протекание **задано наследственной инстинктивной программой**.

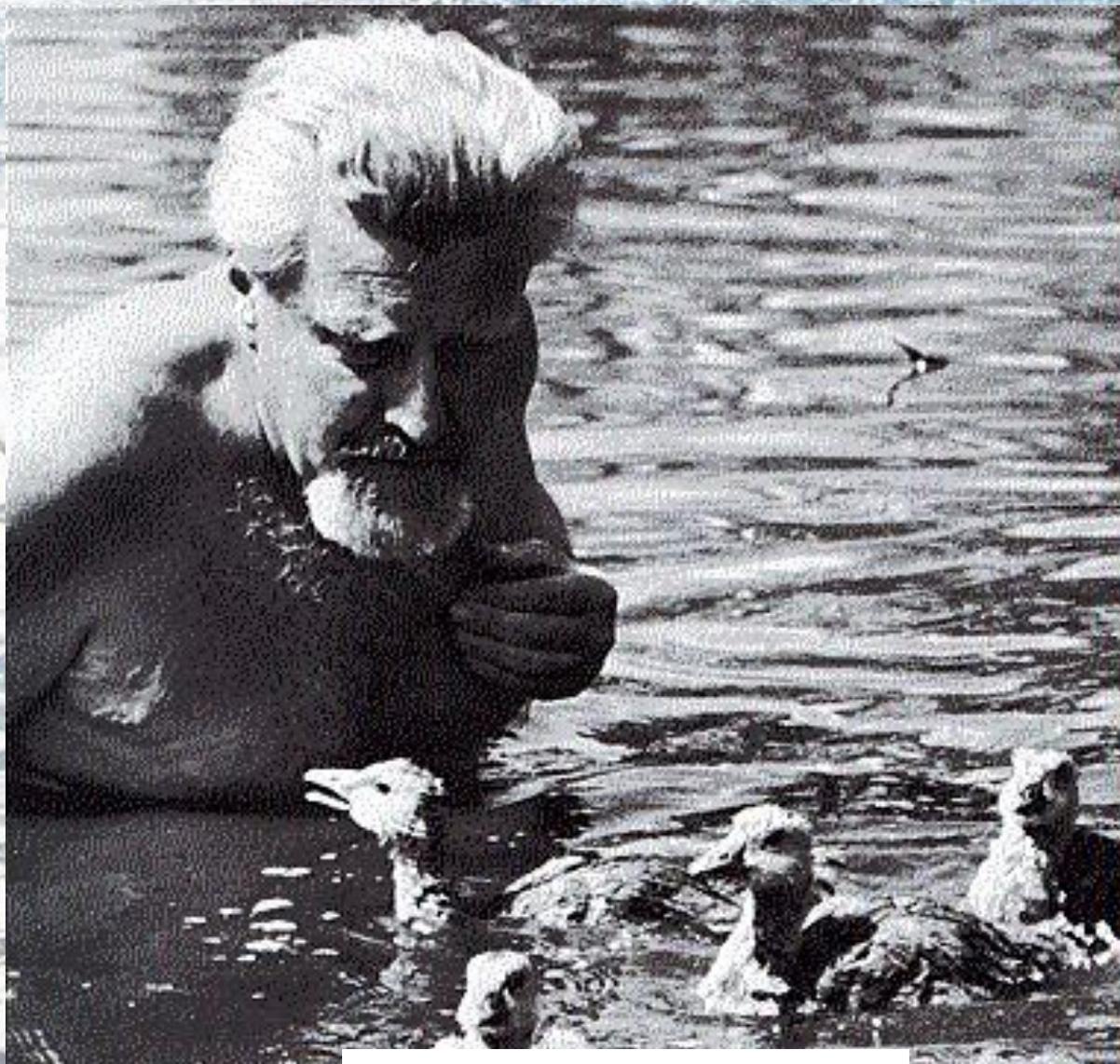


Сенситивный (критический) период для формирования импринтинга у цыплят. Относительное число случаев следования, наблюдавшееся у цыплят разного возраста в лабораторных экспериментах с реакцией следования.

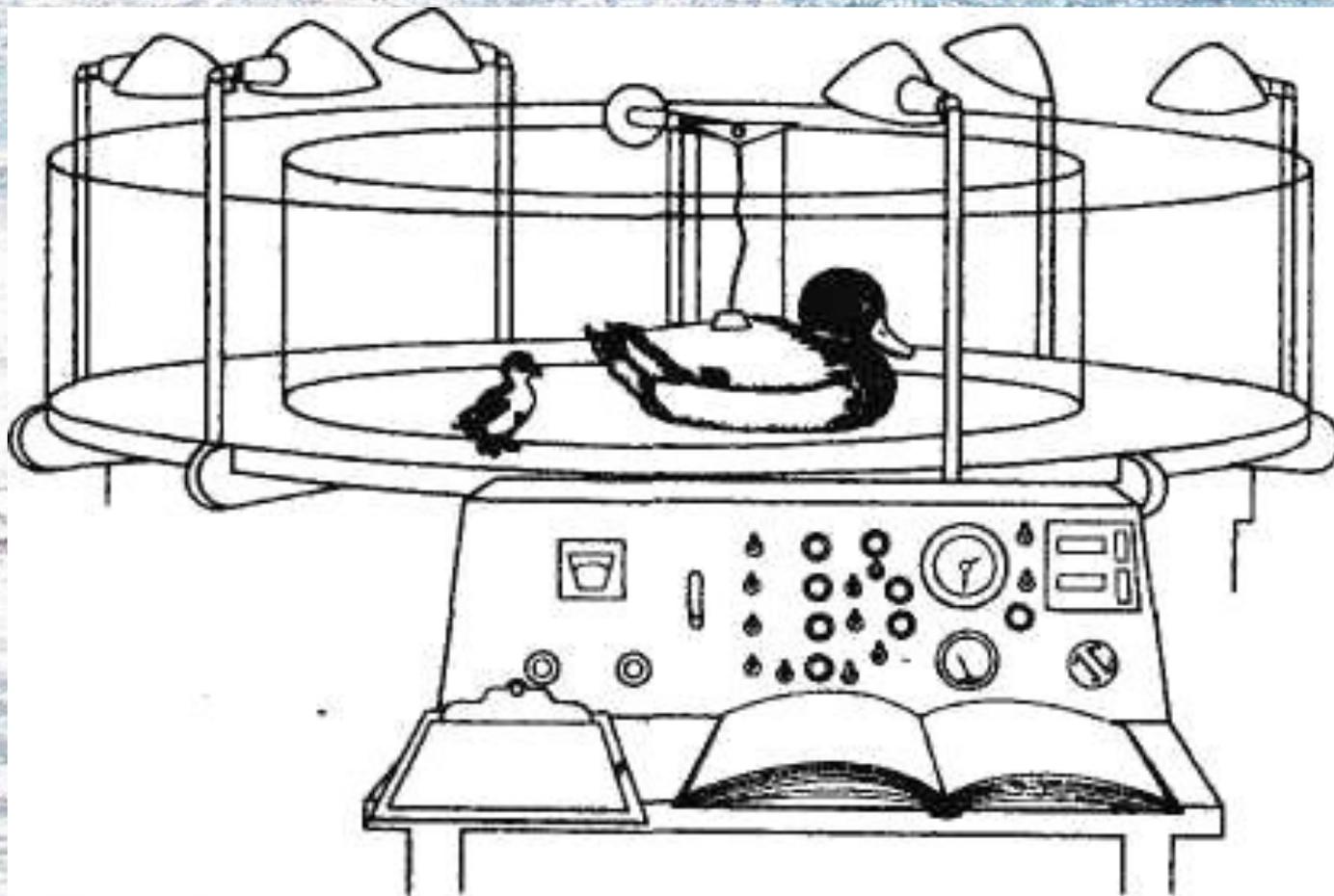


Гусята следуют за Конрадом Лоренцом





Лоренц с гусятами



Прибор, используемый для изучения импринтинга (реакция следования) у птиц (по А. Д. Слониму, 1976).

Движения модели утки регулируются с пульта управления внизу. Утенок следует за моделью.

К. Лоренц считал, что **от истинного ассоциативного** обучения **импринтинг** отличается следующими четырьмя особенностями:

1) он **приурочен к ограниченному периоду** жизни, именуемому “критическим или чувствительным периодом” [=сенситивный период];

2) **импринтинг необратим**, то есть, возникнув в критический период, он не уничтожается последующим жизненным опытом и сохраняется на всю жизнь;

3) уникальность импринтинга определяется тем, что он происходит в тот период, **когда соответствующее (например, половое) поведение еще не развито**. Иными словами, обучение путем импринтирования **не требует подкрепления**;

4) Лоренц понимал импринтинг как форму “супериндивидуального условного рефлекса”, при котором **запечатлеваются не индивидуальные, а видоспецифические характеристики** жизненно важного объекта.

An aerial photograph showing a vast, dense flock of birds, likely terns, on a sandy beach. The birds are scattered across the entire frame, with a higher concentration in the upper portion. The text is overlaid in the center of the image.

Подражание
(имитационное научение)

Подражание (имитационное обучение) – сложная и неоднородная форма обучения.

С одной стороны, **некоторые формы подражания жестко заданы генетически и обеспечивают формирование видоспецифического поведения**, например, пение некоторых певчих птиц (птица воспроизводит ту песню, которую слышала сама от родителей, еще будучи птенцом) и др.

С другой стороны, животные с высоким уровнем развития поведения и мозга способны с помощью подражания быстро и эффективно **перенимать индивидуальный опыт других особей**, полученный ими как в результате ассоциативного, так и когнитивного обучения.

Развитая способность к подражанию является важнейшей предпосылкой к формированию культуры – т.е. форм поведения, передающихся между особями в популяции негенетическим путем.

Это свойство «обезьянничать» особенно характерно для приматов, но встречается и у других животных.

Описаны **многочисленные примеры формирования элементарной культуры у животных в природе** (например, технология раскалывания орехов и добывания муравьев и термитов у шимпанзе, купание у японских макаков) и в эксперименте (отмывание зерна и другого корма, размачивание хлеба и др.).



©2002 Steve Kaufman



©1999 Steve Kaufman

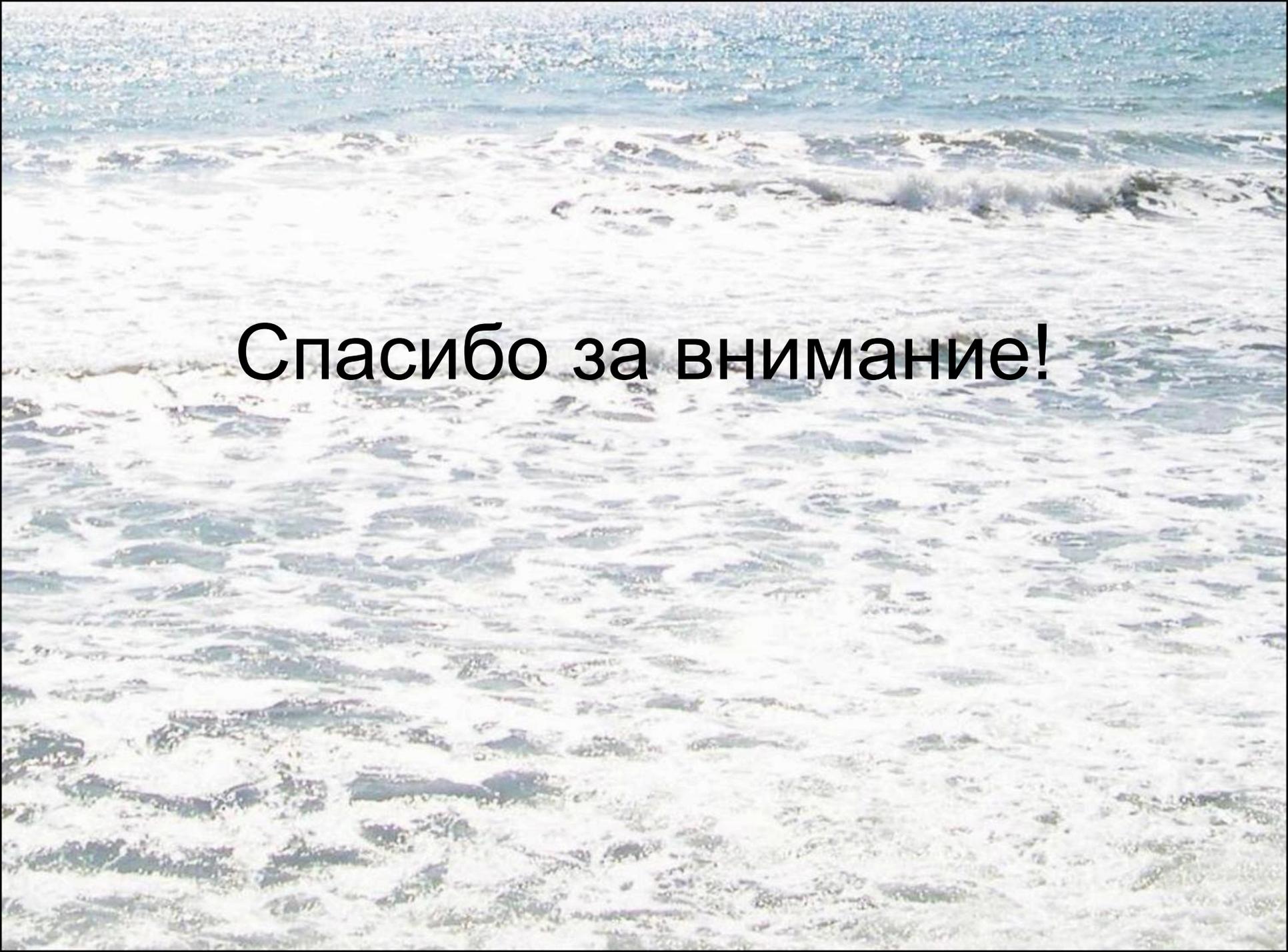


Японские макаки



Шимпанзе обучают своих детенышей раскалывать орехи, те обучаются с помощью подражания.

На основе такого подражания формируется «**предкультура**» («протоккультура») – прообраз культуры человека.

An aerial photograph of a vast beach covered with a dense flock of birds, likely terns, stretching towards the ocean. The birds appear as a textured pattern of light and dark spots. The ocean waves are visible in the background, with white foam from the surf. The text "Спасибо за внимание!" is overlaid in the center of the image.

Спасибо за внимание!