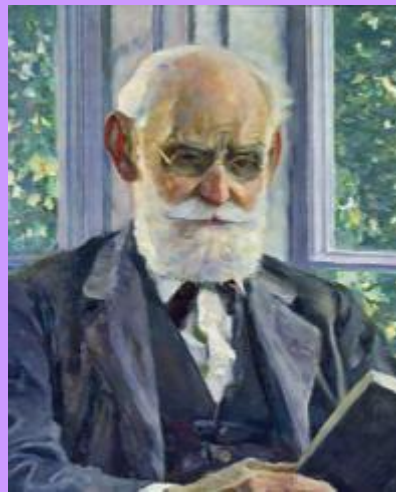


# МОЗГ И ПАМЯТЬ

Лектор:

д.б.н. **В.А. Дубынин**,  
биологический ф-т МГУ

Две предыдущие лекции были посвящены в основном таким компонентам поведения и психической деятельности, как запускаемые извне рефлексы и формируемые внутри мозга потребности. Оба они в основе врожденные. Сегодня мы рассмотрим, как на их базе возникают приобретенные составляющие поведения, которые делают реакции нервной системы более разнообразными, сложными и тонко адаптированными к условиям жизни, обитания.



Идея о том, что в все реакции можно разделить на врожденные и приобретенные была четко сформулирована в 19 в.:

И.М. Сеченов «Физиология нервных центров» (1891)  
И.П. Павлов (Ноб. премия 1904) «психическое слюноотделение», безусловные и условные рефлексы

## Перед обучением



Условный стимул



Безусловный стимул



## Обучение



## После обучения

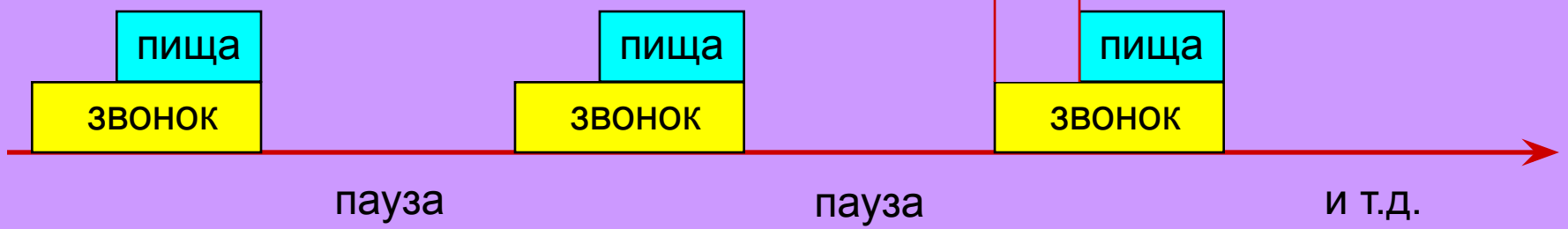


Условная реакция



Опыты И.П. Павлова – первый пример объективного исследования поведения, обучения и формирования памяти:

Измеряем слюноотделение в этот интервал времени (например, 15 сек)

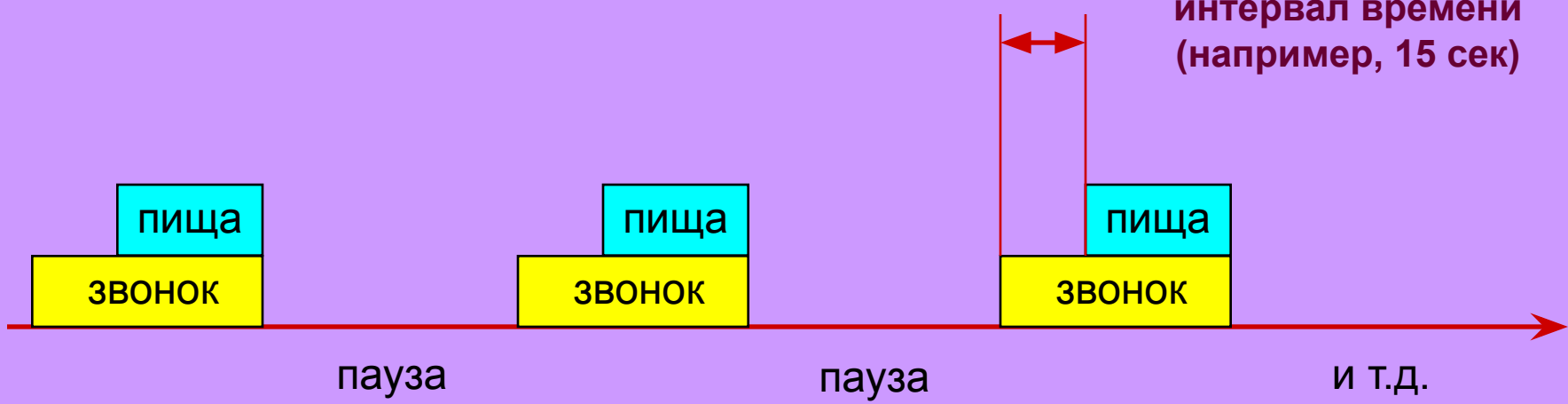
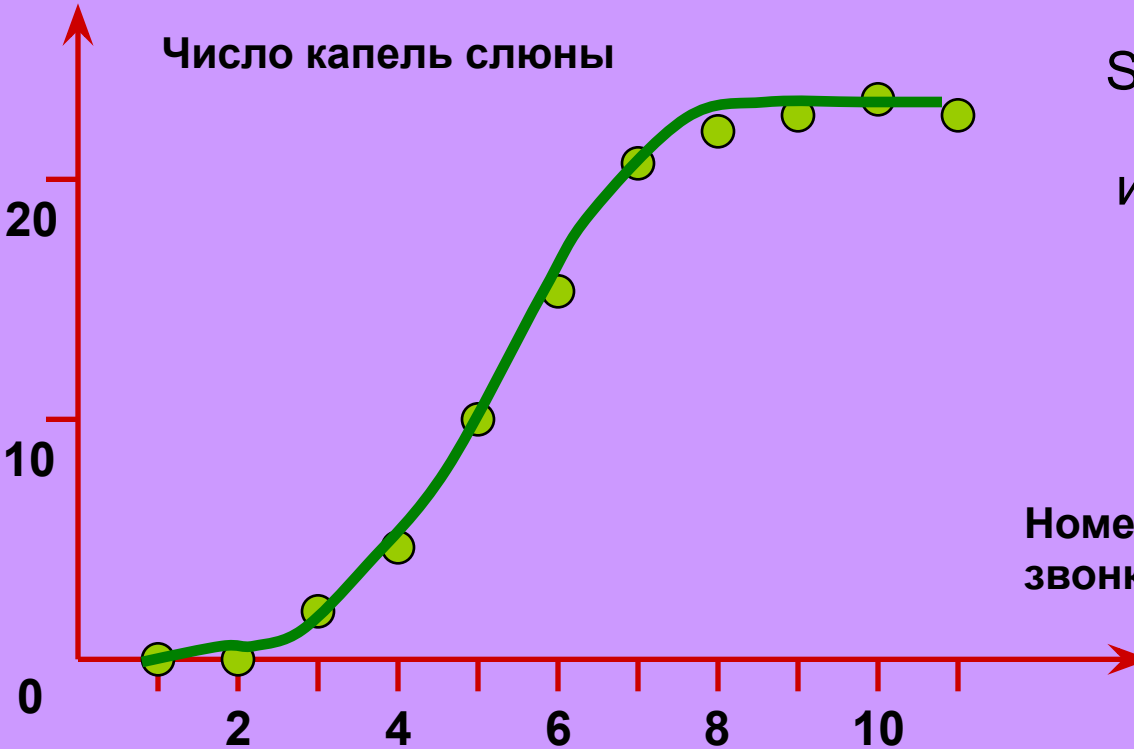


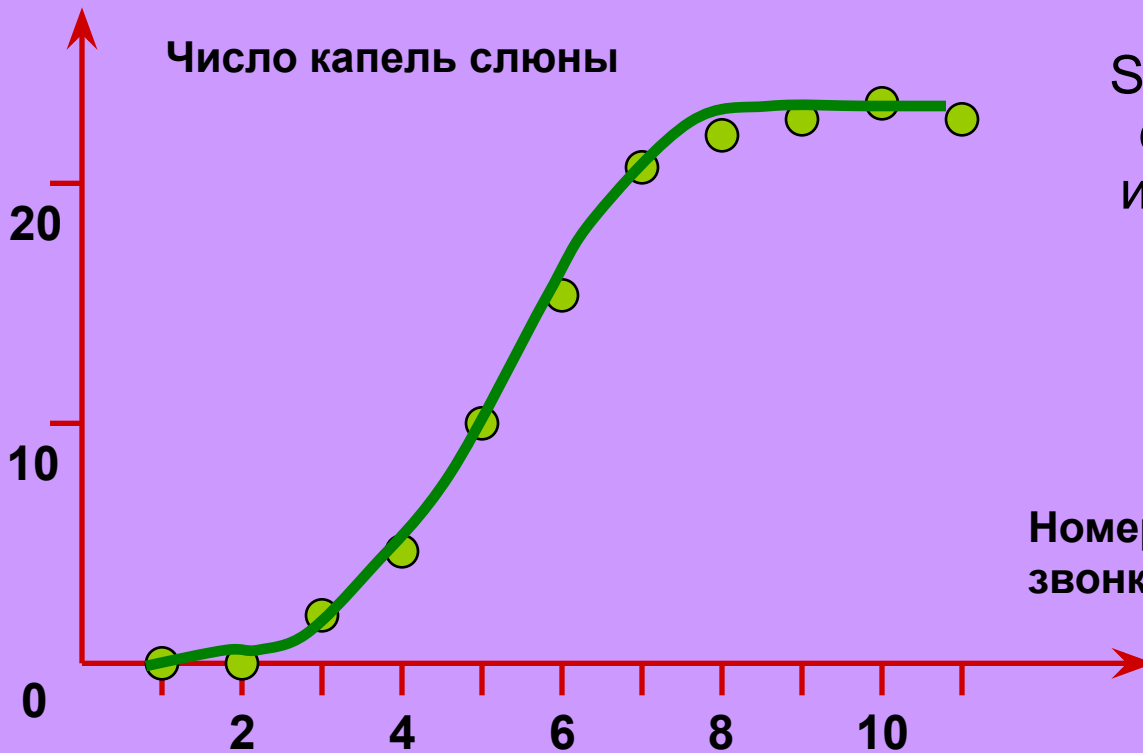
Число капель слюны

S-образная кривая обучения: свидетельствует о том, что исходно незначимый стимул стал значимым и теперь запускает реакцию слюноотделения.

Номер сочетания звонка и еды

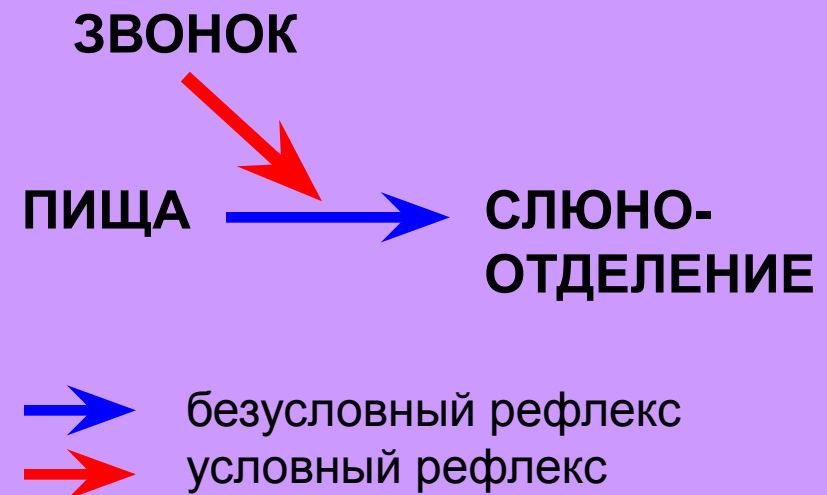
Измеряем слюноотделение в этот интервал времени (например, 15 сек)

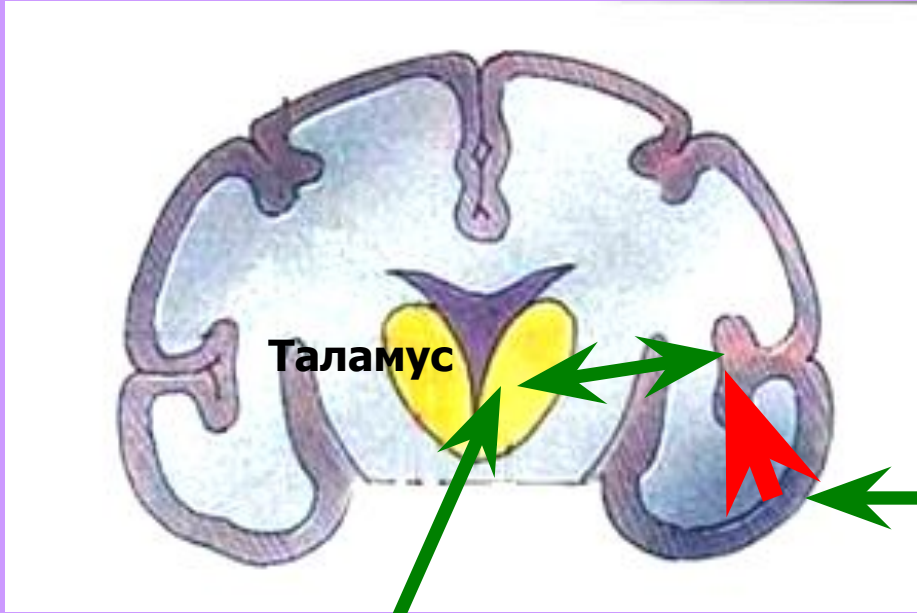




S-образная кривая обучения: свидетельствует о том, что исходно незначимый стимул стал значимым и теперь запускает реакцию слюноотделения.

Т.о., в результате процедуры обучения (повторного сочетания исходно незначимого стимула и врожденной реакции) в мозге возник новый канал для передачи информации: до опыта слюноотделение запускала только пища, а теперь — еще и звонок («сопутствующий стимул»). Место возникновения такого канала — кора больших полушарий.

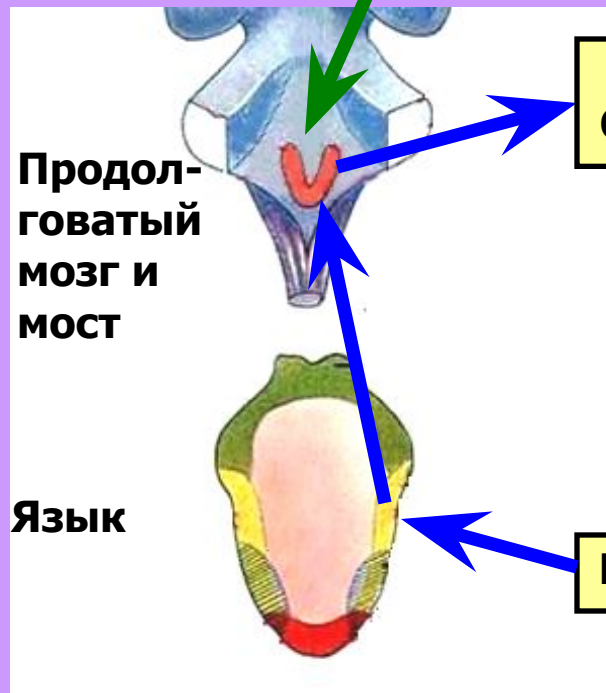




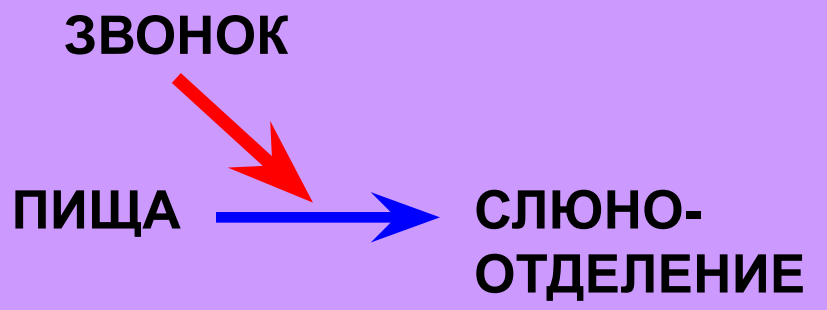
→ безусловный рефлекс  
 → условный рефлекс: в коре больших полушарий образуется новый канал для передачи информации

**ЗВОНОК**

между слуховой и вкусовой (островковой) корой; приобретенный рефлекс «надстраивается» над врожденным



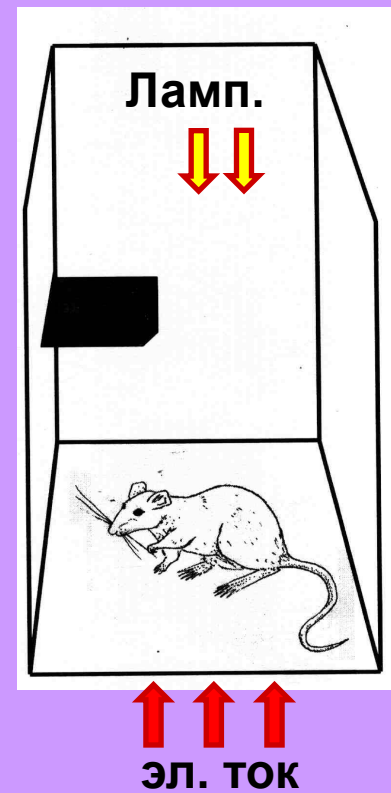
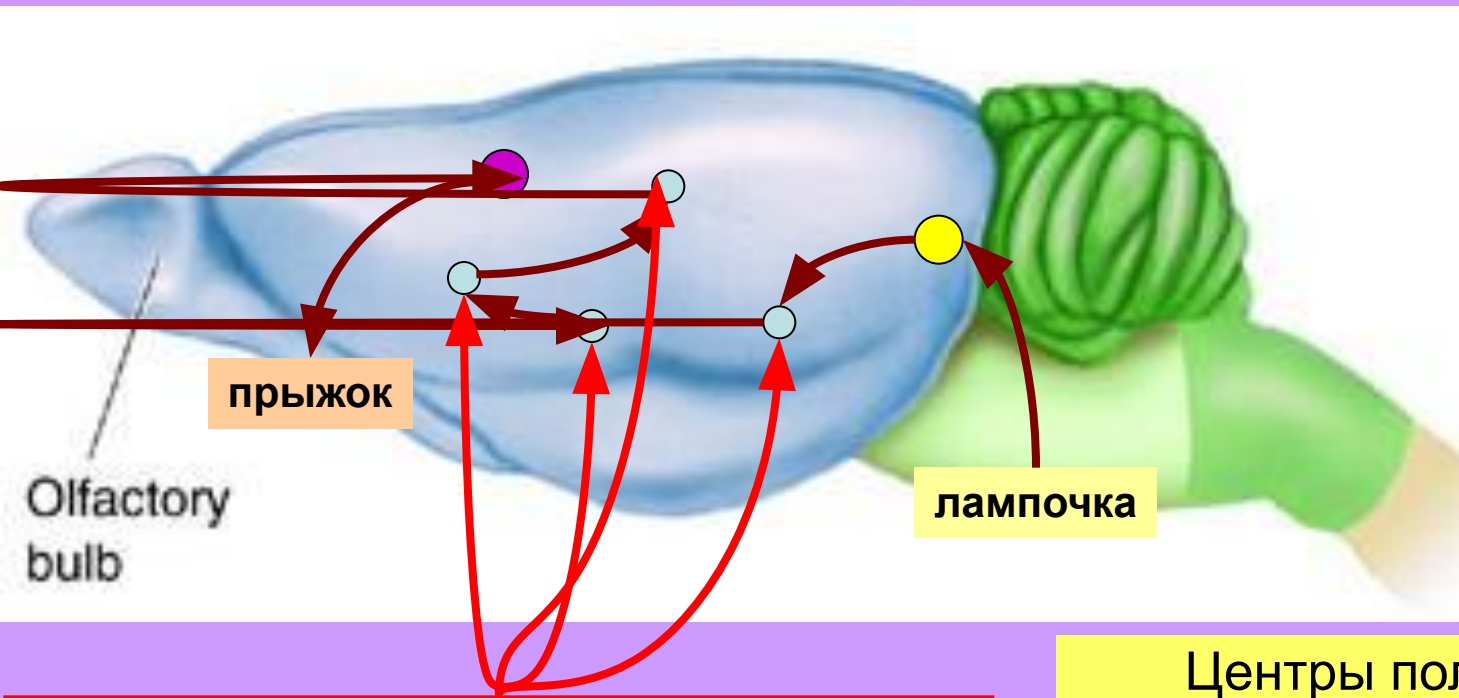
**СЛЮНО-ОТДЕЛЕНИЕ**



**ПИЦА**



Сходная ситуация: крысу учат прыгать на полку в ответ на вкл. лампочки (иначе – слабый удар тока). Это также пример условного рефлекса («ассоциативное обучение»).



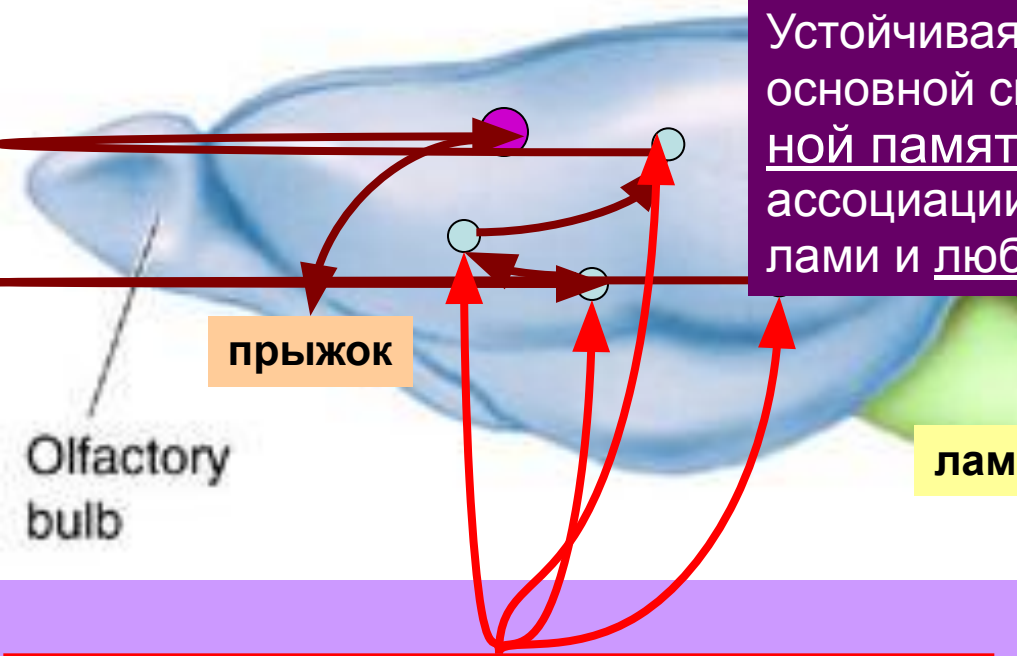
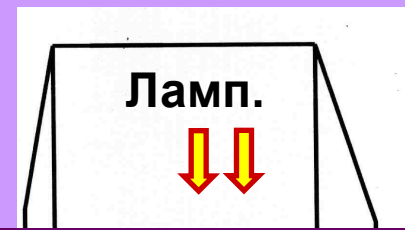
В формировании нового канала для передачи информации участвуют:

- сенсорный (зрительный) центр
- центр, запускающий реакцию
- промежуточные нейроны коры.

Добавим также центры положительного подкрепления.

Центры положительного подкрепления включаются при получении биологически полезных стимулов либо избегании биол. вредных стимулов. Анатомически это гипоталамус, базальные ганглии, голубое пятно, дофаминергические структуры среднего мозга.

Сходная ситуация: крысу учат прыгать на полку в ответ на вкл. лампочки (иначе – слабый удар тока). Это также пример условного рефлекса («ассоциативное обучение»).



Устойчивая активация глутаматных синапсов – основной способ формирования долговременной памяти, значительная часть которой – ассоциации между любыми сенсорными стимулами и любыми реакциями (двигат. и вегетат.).

Эти **ассоциации** – основа поведенческих программ, значимость которых растет при успешной реализации (на нейронном уровне такой рост означает все более выраженную активацию синаптической передачи).

В формировании нового канала для передачи информации участвуют:

- сенсорный (зрительный) центр
- центр, запускающий реакцию
- промежуточные нейроны коры

Добавим также центры положительного подкрепления.

Новые каналы для передачи информации формируются между нейронами коры за счет повышения эффективности соответствующих синапсов. В основе: активация деятельности главного возбуждающего медиатора мозга – глутаминовой кислоты (глутамата).



Биологический смысл приобретенных (условных) рефлексов – **заглянуть в будущее**, предугадать наступление важных («подкрепляющих») событий и соответствующим образом подготовиться, скорректировать поведение. Можно прожить и только за счет врожденных реакций, но с обучением лучше!

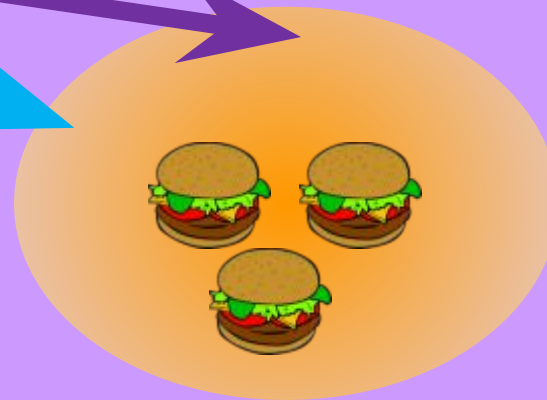


красное пятно  БОЛЬ  прячется

запах  «хороший вкус»  ест



поиск еды



В ходе эволюции организмы быстро умнеют – то есть все успешнее формируют приобретенные программы. Дополнительно подталкивает этот процесс взаимодействие хищник ↔ жертва:

«лисы» съедают глупых «зайцев», а поумневшие (на уровне популяции) зайцы не достаются в пищу глупым лисам...

В результате **суперхищник** планеты Земля – это не самый сильный, зубастый, быстрый, а самый умный (то есть лучше всех обучающийся верно реагировать на меняющиеся условия среды).



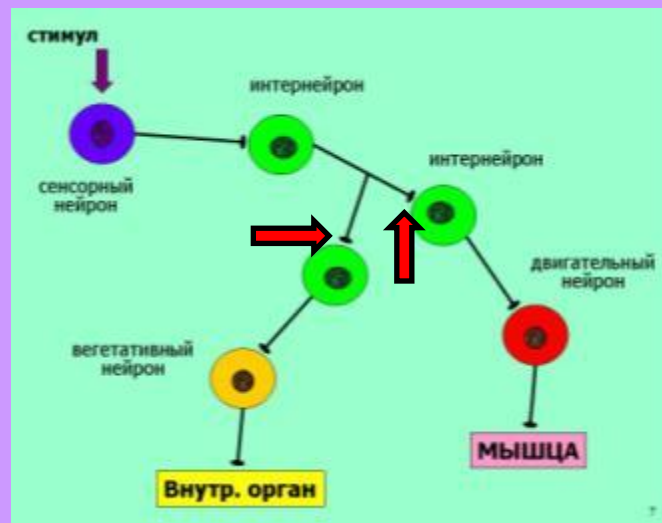
## Разнообразие типов памяти:

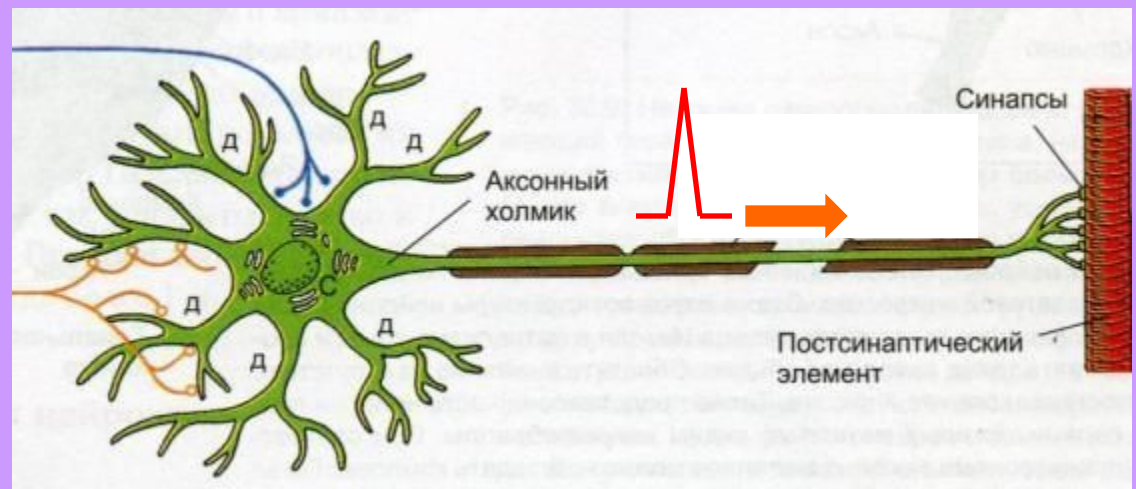
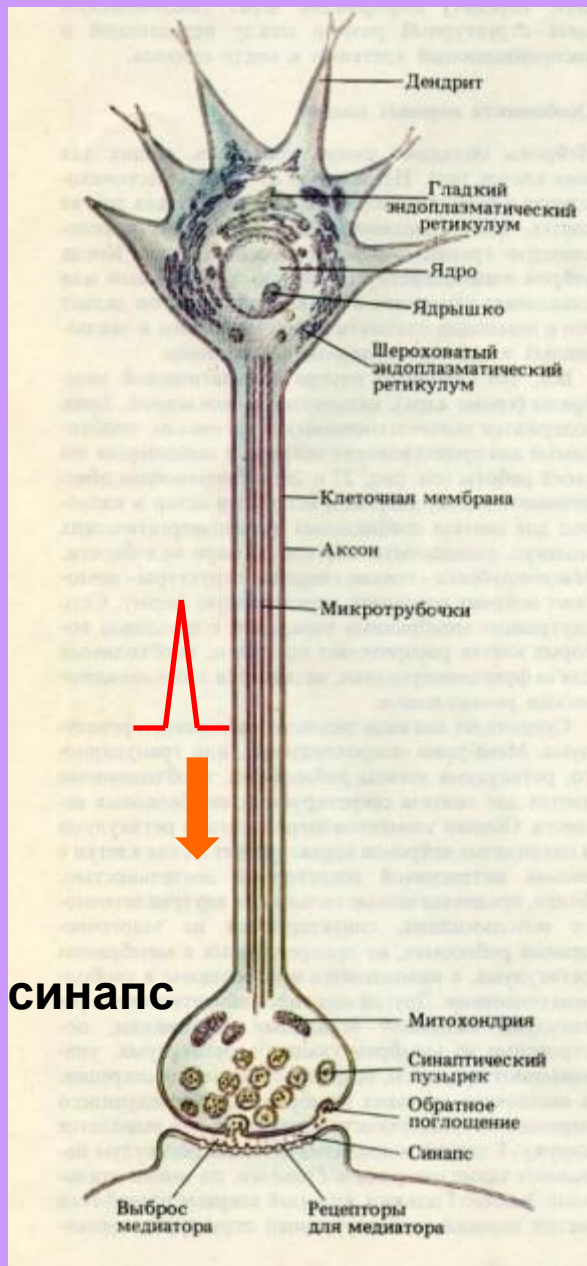
**кратковременная и долговременная;  
ассоциативная и неассоциативная**  
(без положительного подкрепления).

В любом случае – это модификация синапсов (и рефлекторных дуг в целом).

Аналогия мозга – Интернет  
(обучение = установление устойчивого соединения между двумя точками).

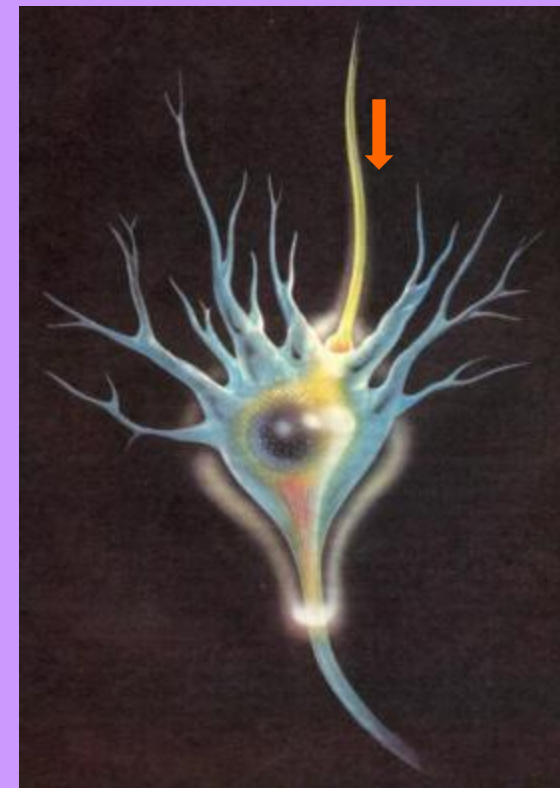
Для дальнейшего разговора немного прикоснемся к современной синаптологии.





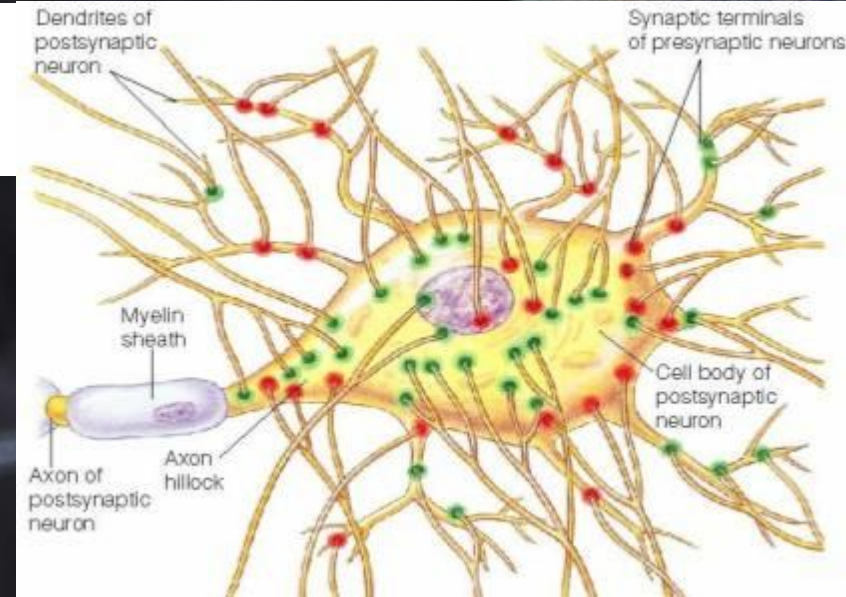
## Синаптическая активность:

межклеточная передача сигнала в контактах-синапсах с помощью особых веществ (медиаторов), вызывающих реакцию следующей клетки (в пределах нейрона сигнал передается в форме электрических импульсов – ПД).

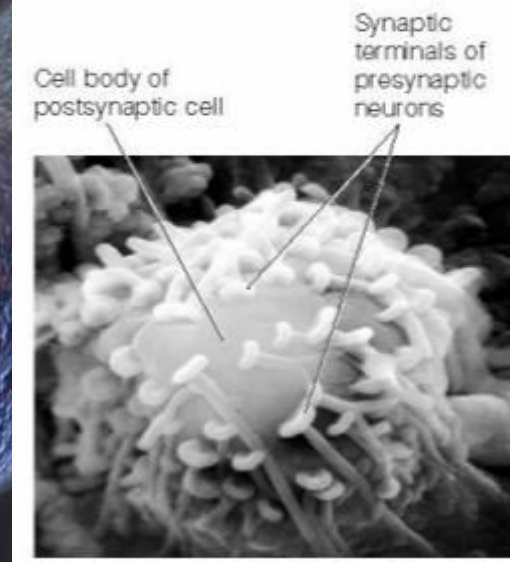




# Один нейрон – тысячи синапсов



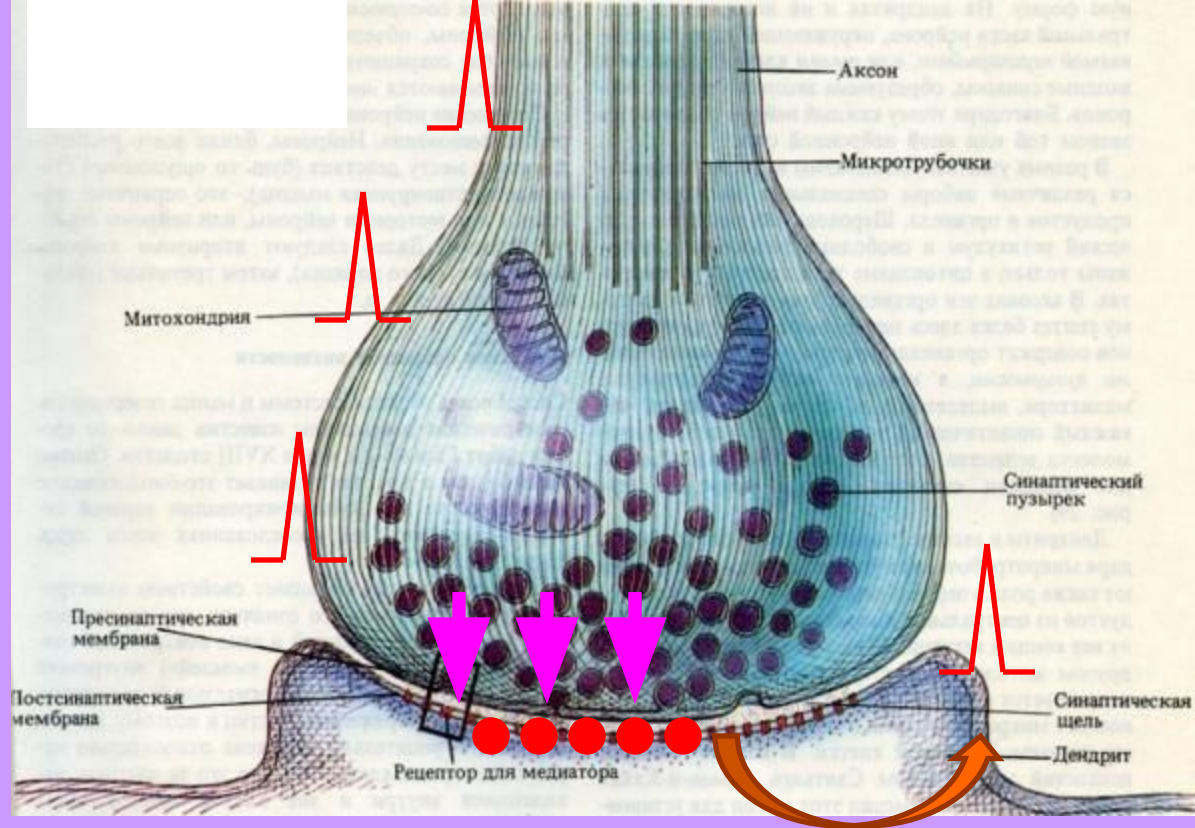
- Excitatory synapse
- Inhibitory synapse






## Основные части синапса:



- \* окончание отростка нейрона
- \* синаптические пузырьки (везикулы) с медиатором
- \* пресинаптическая мембрана
- \* синаптическая щель
- \* постсинаптическая мембрана




## Основные этапы передачи сигнала в синапсе:

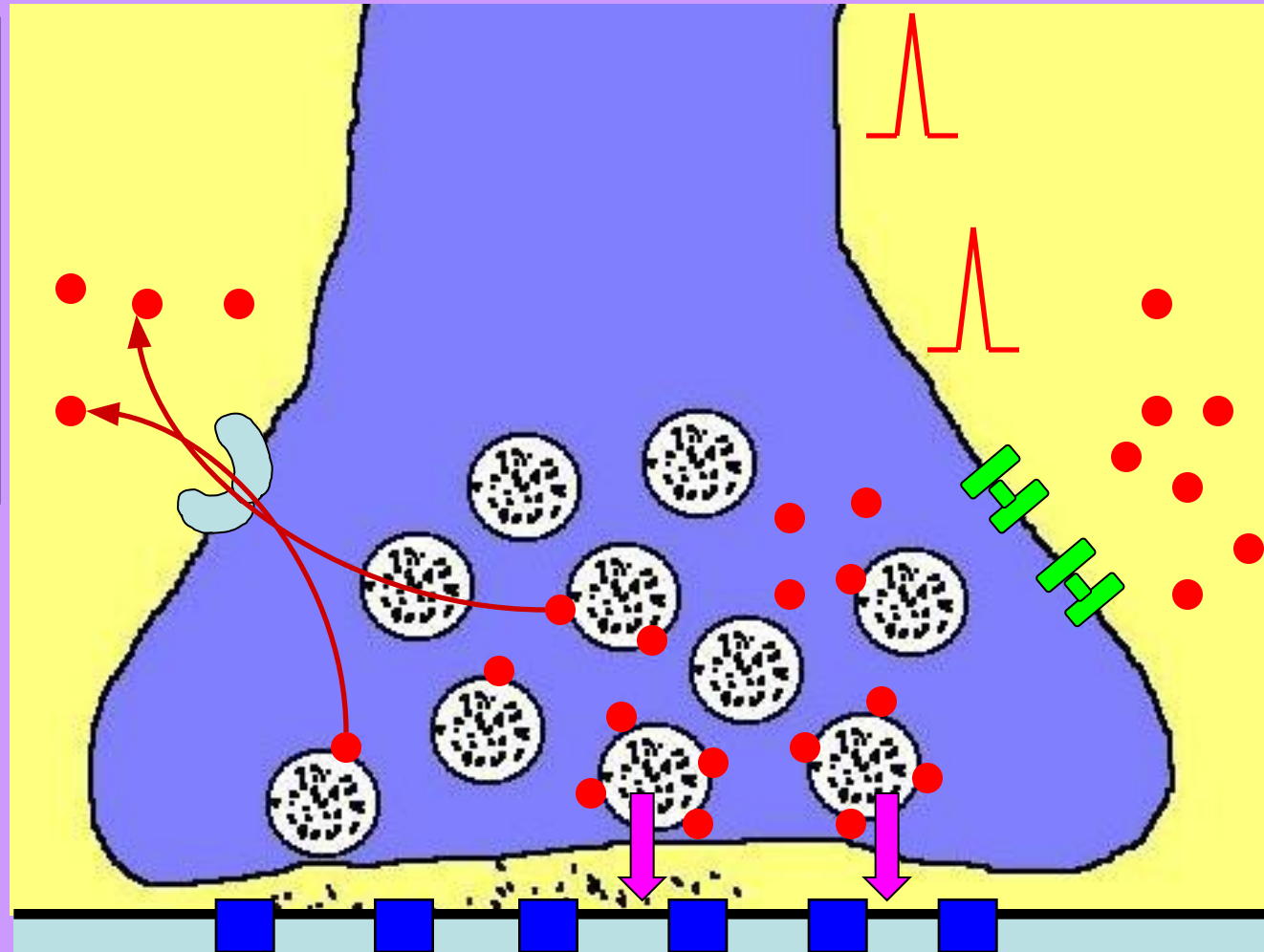
1. Электрический импульс, бегущий по мембране нейрона (потенциал действия = ПД; длительность около 1 мс, амплитуда около 100 мВ) запускает движение везикул и выброс медиатора в синапт. щель
2. Медиатор воздействует на постсинаптические белки-рецепторы
3. Рецепторы вызывают возбуждение (вход  $\text{Na}^+$ ) либо торможение (вход  $\text{Cl}^-$ ) следующей клетки (возбуждение может вести к генерации ПД; торможение мешает возникновению ПД, затрудняя проведение сигнала).

Выброс (экзоцитоз) медиатора в синаптическую щель происходит после появления ПД, который вызывает открывание электрочувствительных  $\text{Ca}^{2+}$ -каналов  (примерно на 2-3 мс).

В результате в пресинаптическое окончание успевает войти несколько сот ионов  $\text{Ca}^{2+}$  , которые активируют белки, запускающие экзоцитоз. Для экзоцитоза  одной везикулы требуется не  $< 4$ -х ионов  $\text{Ca}^{2+}$ .

Особые белки-насосы  быстро удаляют  $\text{Ca}^{2+}$  из пресинаптического окончания, иначе выброс медиатора не прекратится.

Приход одного ПД в среднем вызывает выброс содержимого примерно 50 везикул, после чего медиатор действует на белки-рецепторы.



## СУММАЦИЯ:

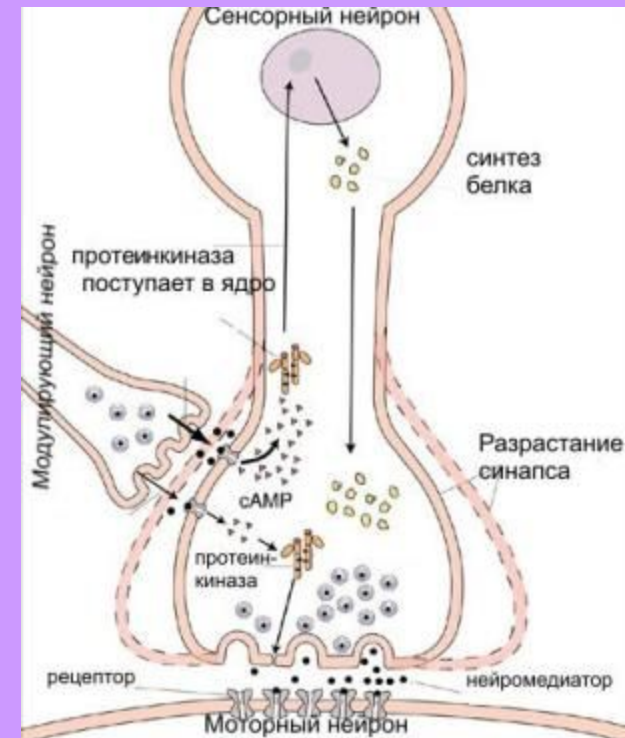
реакция на исходно незначимый, но повторно (с небольшим интервалом) действующий стимул.

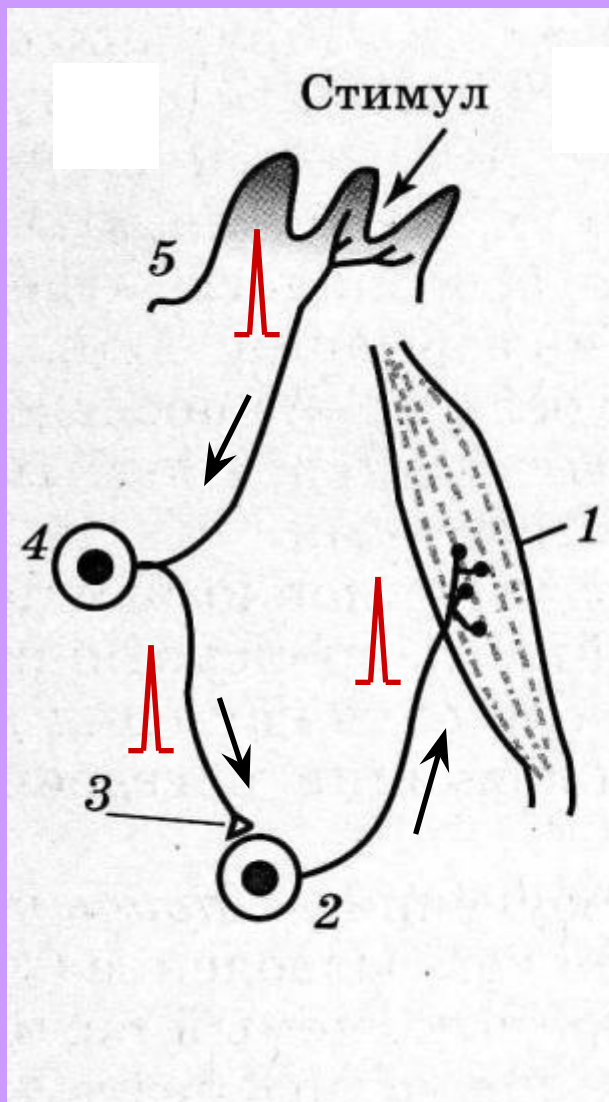
Т.е. мозг «обращает внимание» на регулярно повторяющийся (пусть и слабый) раздражитель.

Классические работы выполнены Эриком Кенделом (Ноб. премия, 2000) на голожаберном моллюске аплизии. Стимул – струя воды из трубочки. Реакция (пассивно-оборонительная) – втягивание жабры.

Основные механизмы суммации – пресинаптические (прежде всего, накопление кальция и рост числа «лопающихся» при очередном стимуле везикул).

**Аплизия выбрасывает чернила (защитная р-я)**

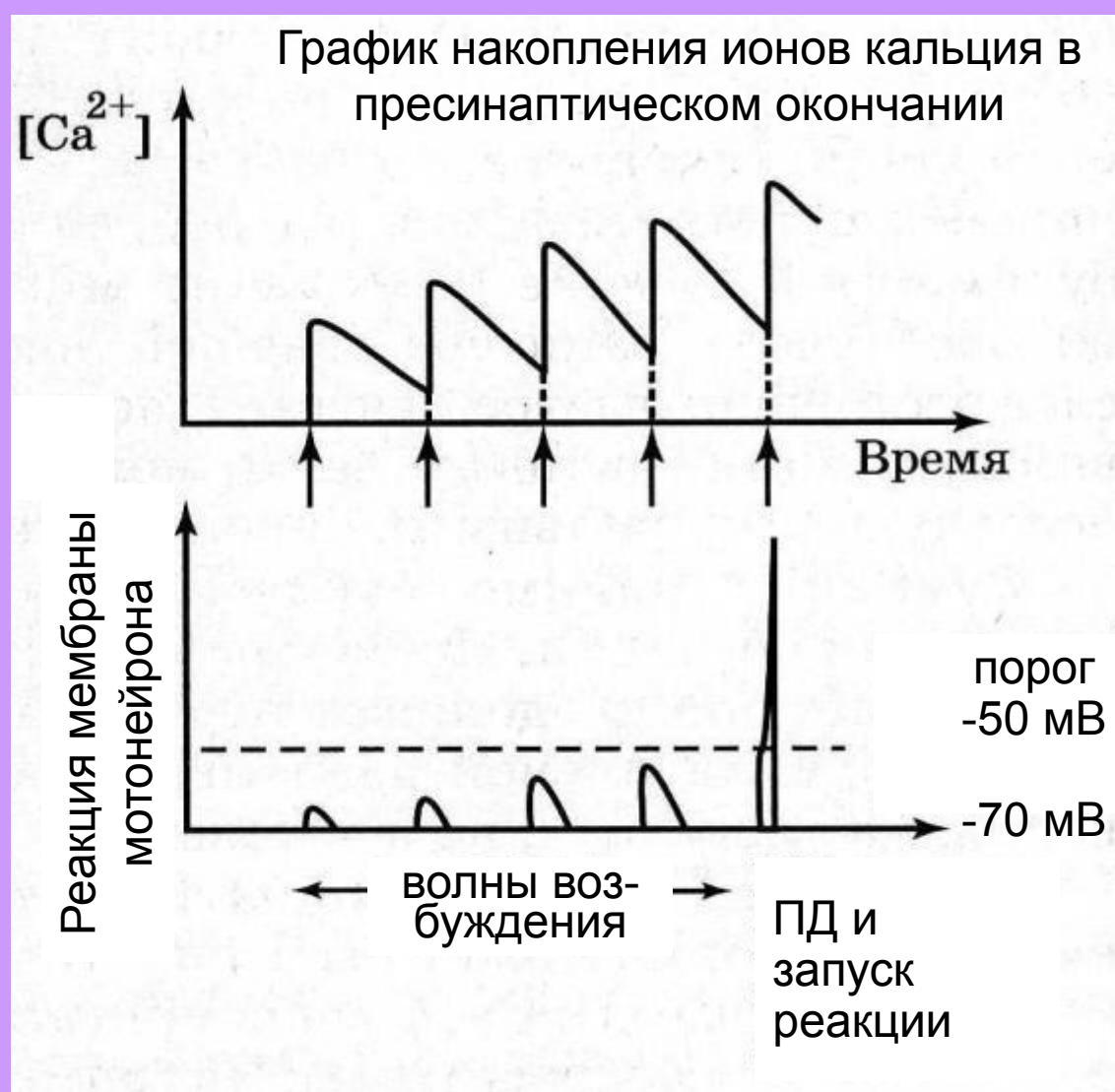
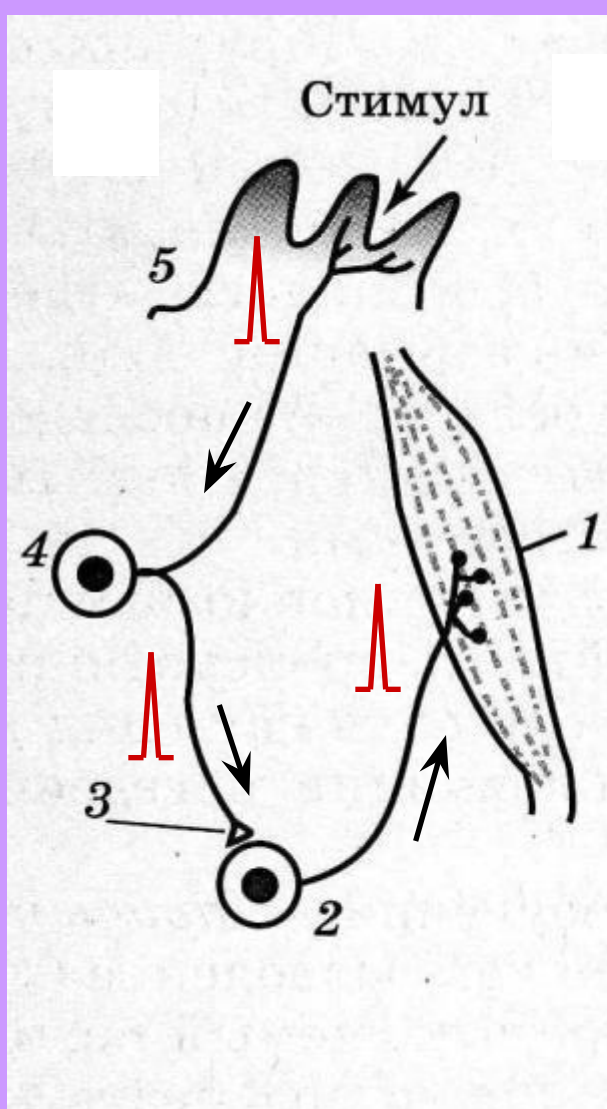




1 – мышца, втягивающ. жабру; 2 – мотонейрон; 3 – синапс, в котором происходит суммация; 4 – сенсорный нейрон; 5 – жабра.

Слабый стимул: реакция только на 5-й раз (интервал между стимулами не должен быть слишком велик).





1 – мышца, втягивающ. жабру; 2 – мотонейрон; 3 – синапс, в котором происходит суммация; 4 – сенсорный нейрон; 5 – жабра.

Слабый стимул: реакция только на 5-й раз (интервал между стимулами не должен быть слишком велик).



## Свойства суммации :

если реакция появилась – она возникает на каждый очередной стимул

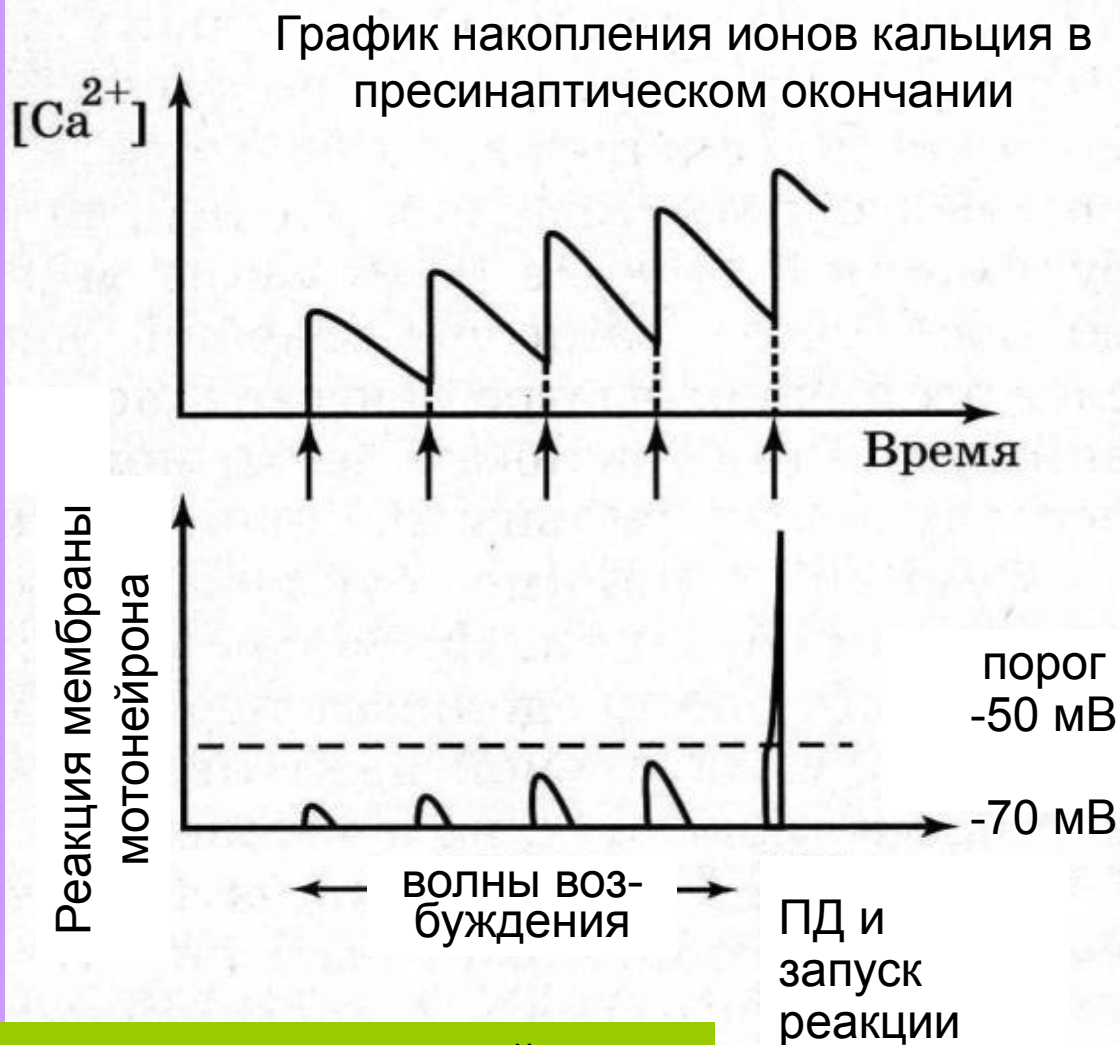
чем чаще стимуляция, тем быстрее наступает суммация

суммация может развиться в любом синапсе

срок сохранения модификации синапса – несколько минут («короткая» кратковременная память)

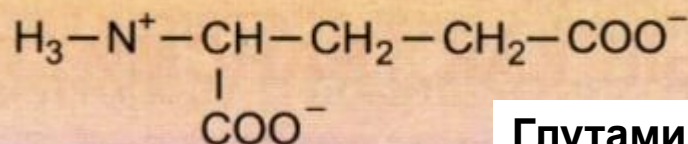
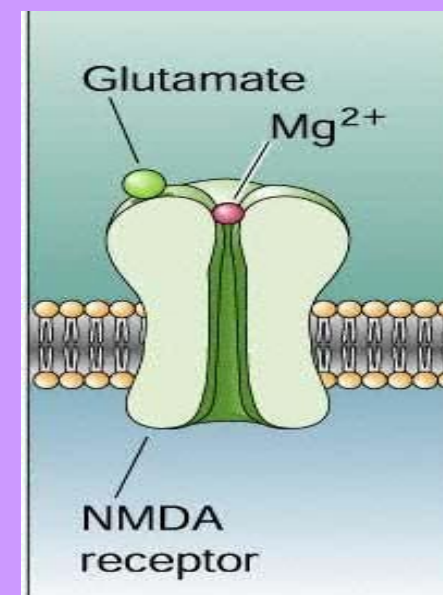
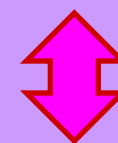
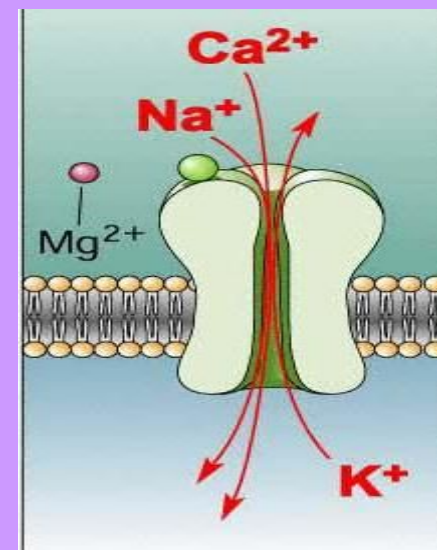
Примеры: любое ритмическое или постоянное действие на человека сенсорных стимулов (капанье воды, прикосновение, раздражающие звуки, запахи и т.д.).

Слабый стимул: реакция только на 5-й раз (интервал между стимулами не должен быть слишком велик).



## Долговременная потенцияция (ДолгП):

- 1) пусть реакция на слабый стимул отсутствует
- 2) далее – подаем сильный стимул, запускающий реакцию
- 3) если синапс способен к ДолгП, то даже через несколько часов после сильного стимула слабый раздражитель может запускать его реакцию
- 4) ДолгП наблюдается только в синапсах с NMDA-рецепторами (медиатор – глутаминовая кислота = Glu).



Глутаминовая к-та

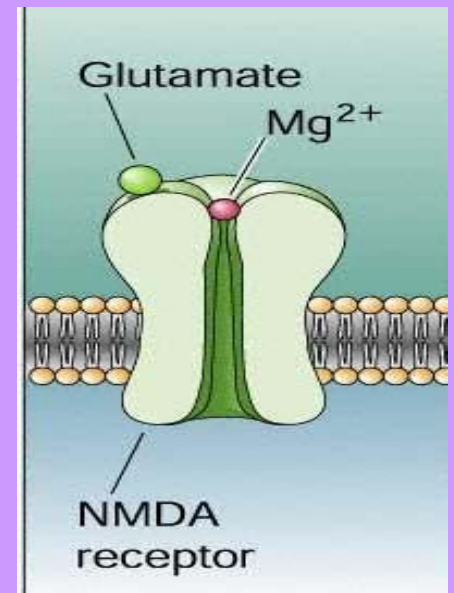
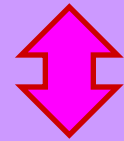
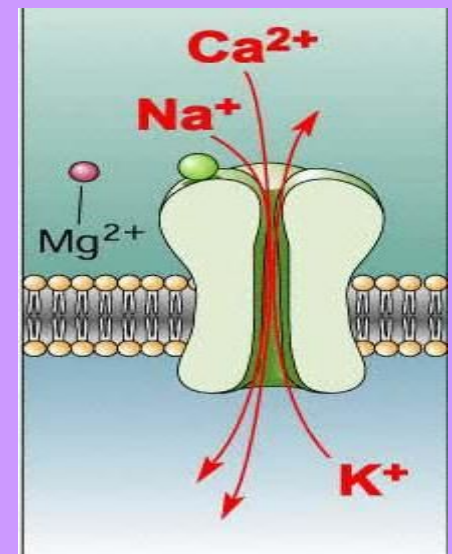
Уникальная особенность NMDA-рецепторов (в отличие от других рецепторов к Glu) состоит в том, что их канал может блокировать ион  $Mg^{2+}$  («магниевая пробка» – см. нижний рисунок).

В такой ситуации рецептор выключен, и Glu не вызывает возбуждения синапса.

Однако, если заряд в нейроне оказывается выше уровня  $-30$  мВ,  $Mg^{2+}$  удаляется из канала («выбивание пробки»), и рецептор переходит в рабочее состояние (верхний рисунок).

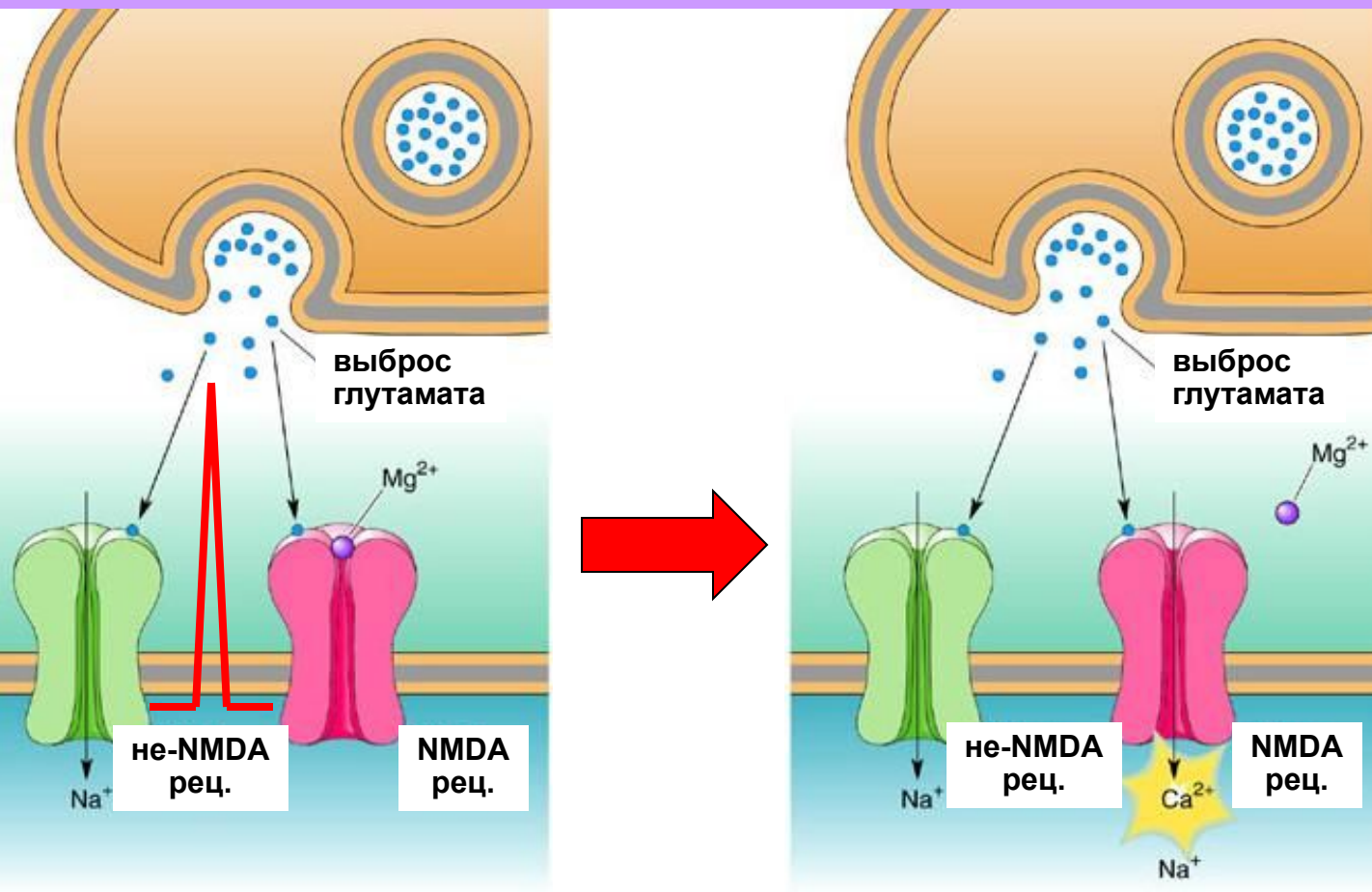
Этот механизм – один из важнейших способов резко, практически мгновенно усилить эффективность работы синапса (создать новый канал для передачи информации).

Подобные изменения лежат в основе формирования «длительной» кратковременной памяти, поскольку возврат магния обычно происходит только через несколько часов.



Наиболее очевидный способ удаления  $Mg^{2+}$ : ПД, запущенный с помощью не-NMDA-рецепторов к Glu, находящихся на той же постсинаптической мембране.

Данный синапс исходно не пропускал слабые сигналы, вызывающие небольшой выброс Glu. После однократной сильной стимуляции, запустившей ПД через не-NMDA-рецепторы, произошло «выбивание пробок».

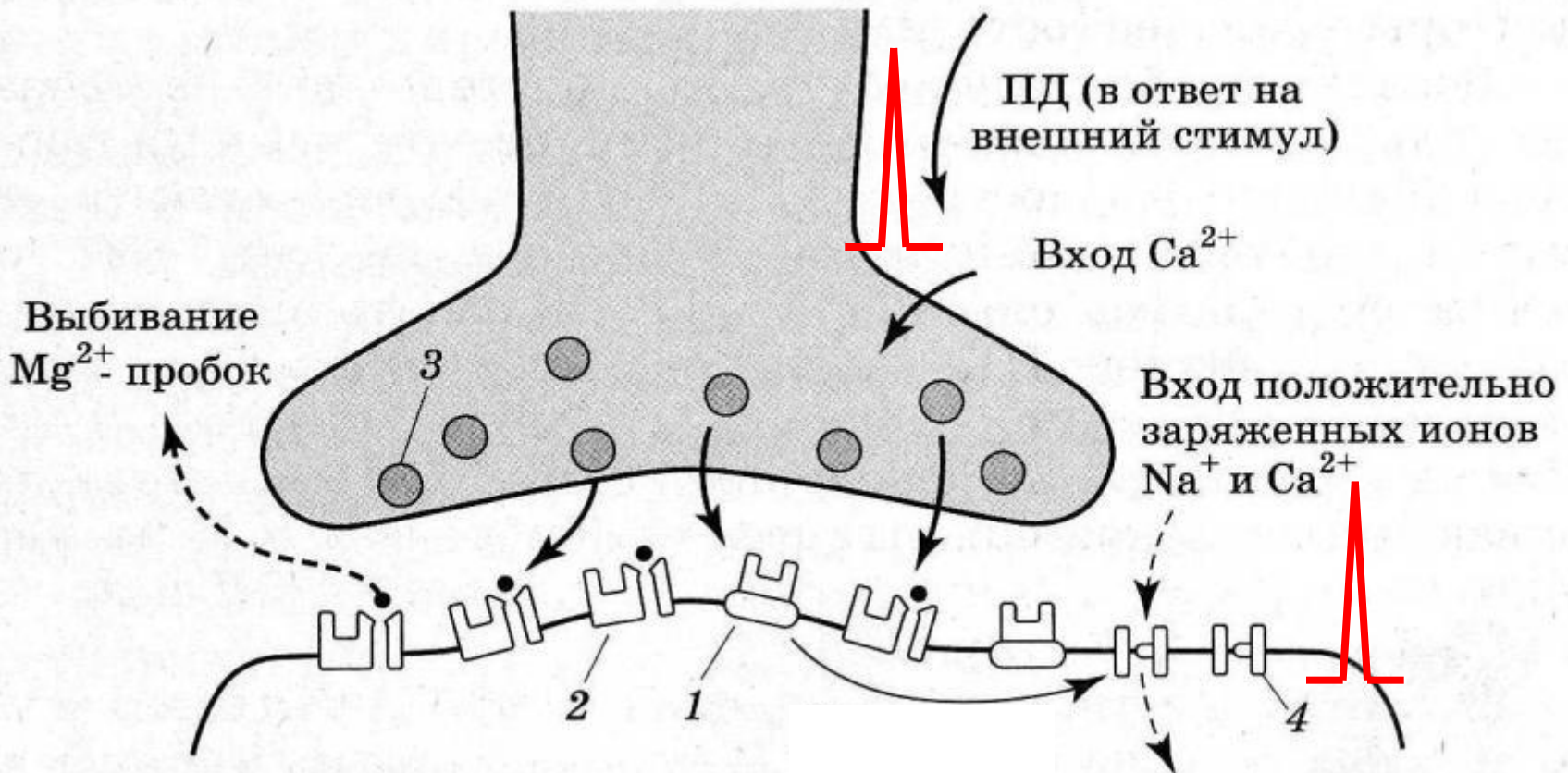


Теперь на постсинаптической мембране включились NMDA-рецепторы (обычно их в несколько раз больше, чем не-NMDA), и даже слабый сигнал вызывает большое возбуждение, запуская ПД.



- 1 – не-NMDA-рецептор;
- 2 – NMDA-рецептор и ион  $Mg^{2+}$
- 3 – везикула с Glu
- 4 – ионный канал, через который входит  $Na^+$ , запуская ПД.

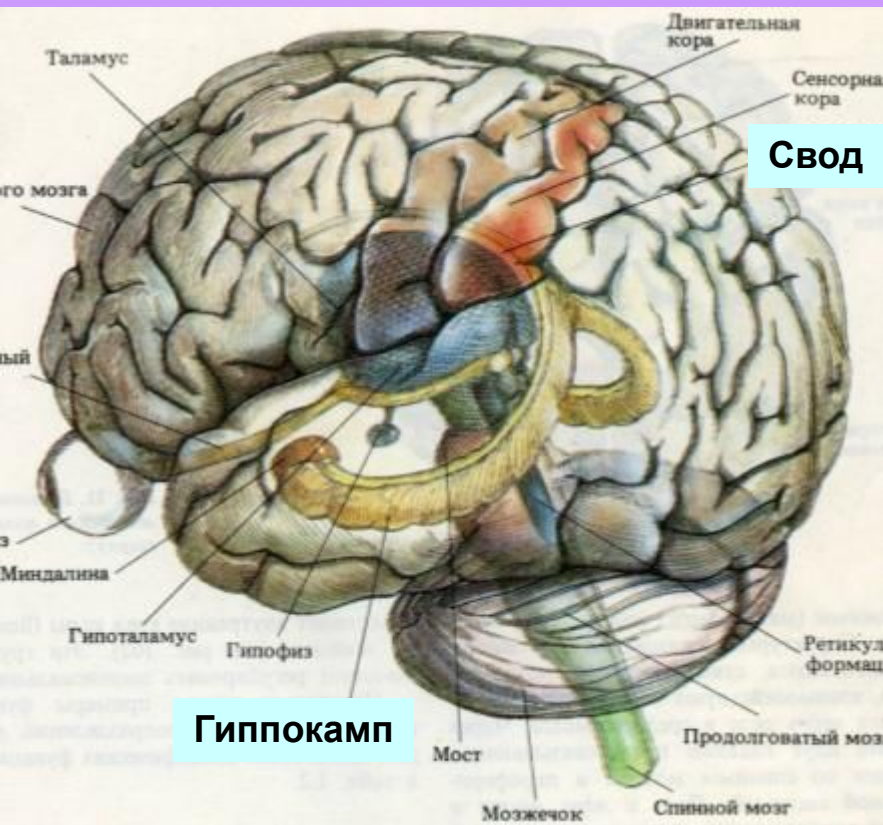
Данный синапс исходно не пропускал слабые сигналы, вызывающие небольшой выброс Glu. После однократной сильной стимуляции, запустившей ПД через не-NMDA-рецепторы, произошло «выбивание пробок».



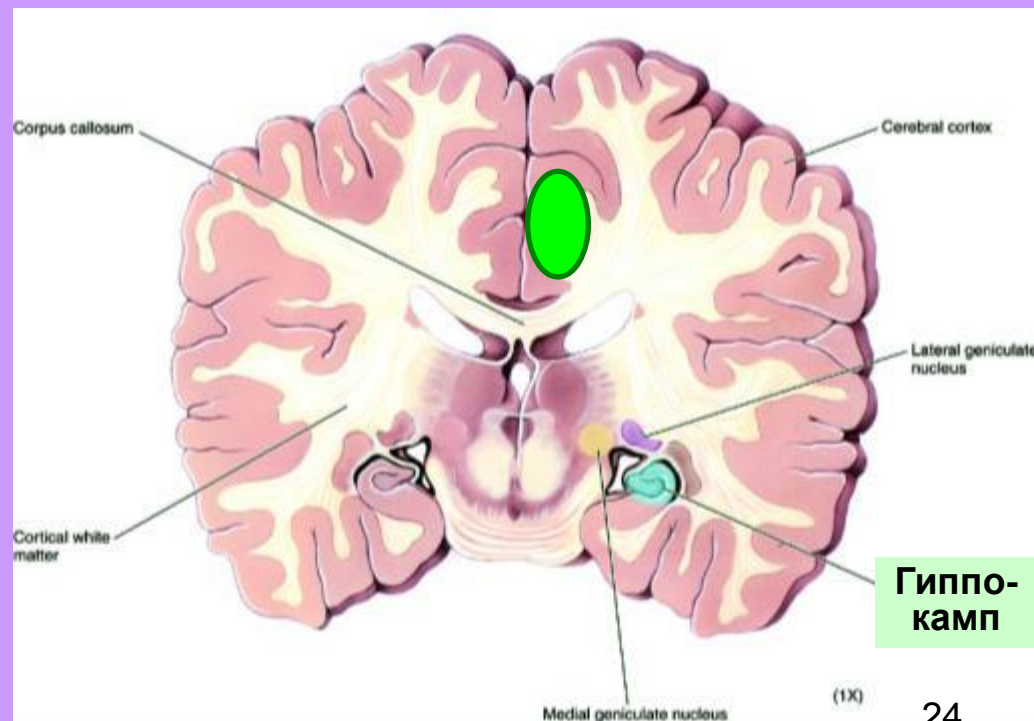
на  
птич.  
не  
ись  
ец.  
их в  
аз  
чем  
) , и  
бый  
ызы-  
шое  
,  
ПД.



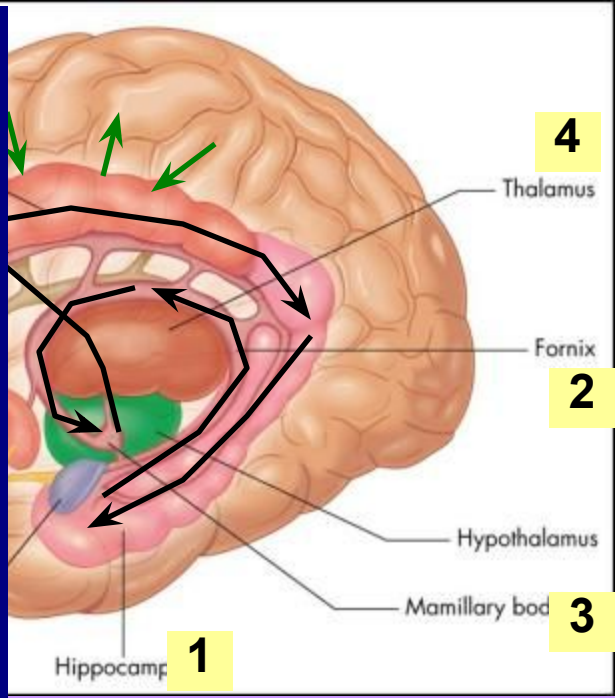
Подобного рода синапсы, способные практически мгновенно увеличить эффективность работы, характерны для коры больш. полушарий и, особенно, гиппокампа, избирательно связанного с кратковременной памятью.



Гиппокамп – область старой коры в глубине височной доли. Его аксоны образуют пучок белого вещества – свод. По своду информация через таламус достигает коры больших полушарий и, прежде всего, поясной извилины, а затем возвращается в гиппокамп (круг Пейпеза [*Papez*]).



По ходу дня нейронные контуры круга Пейпеца заполняются информацией, ассоциированной с различными сенсорными центрами коры и центрами потребностей (эмоций).



**Круг Пейпеца:**  
 гиппокамп (1) через свод (2), мамиллярные тела (3) и передние ядра таламуса (4) связан с поясной извилиной (5), а поясная извилина через нейроны старой коры (зубчатой извилины) – с гиппокампом.

Центры положит. и отрицат. подкрепления

**Гиппокамп**

**Поясная извилина**

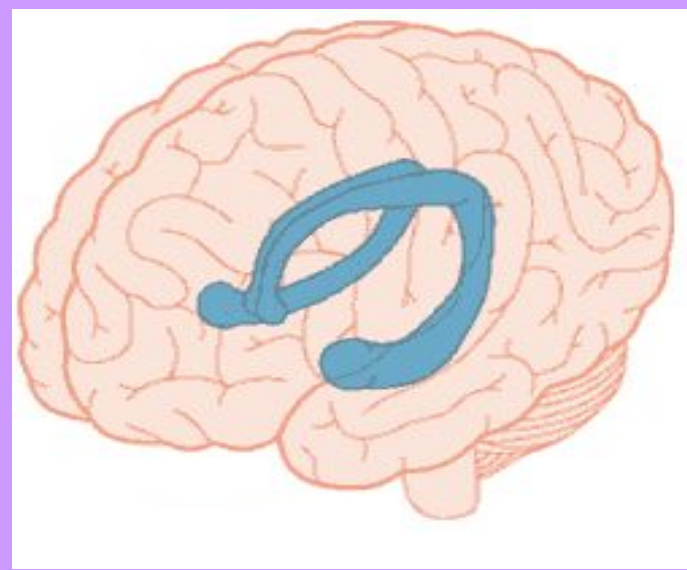
**Другие отделы коры**

«воспроизведение»

«запись»

Синапсы с NMDA-рецепторами на входе в гиппокамп: «выбивание пробок» при сильном сигнале

**Гиппокамп** – структура, по-видимому, исходно предназначенная для пространственной памяти (рептилии); позже приобретает более широкие функции (зрительные и слуховые каналы, эмоционально значимые события).



### **Ограничения гиппокампа:**

- относительно небольшой объем памяти (переполнение – «эффект музея»)
- электрошок (электросудорожная терапия) вызывает тотальное выбивание магниевого пробка и ретроградную амнезию (исп-ся, прежде всего, при тяжелых депрессиях; около 1 млн. больных в год); сходный эффект – эпилептические припадки;
- информация хранится в течение «рабочего дня» и во сне теряется – если не успела перезаписаться в долговременную форму
- сновидения – способ сохранить информацию на круге Пейпеца даже во сне.

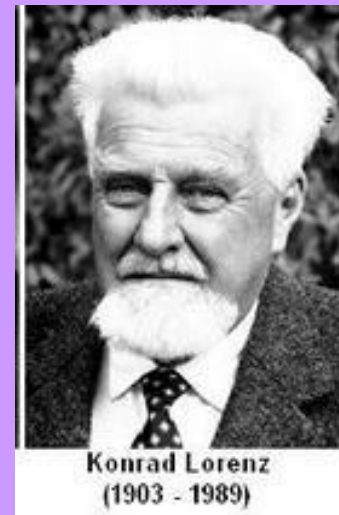


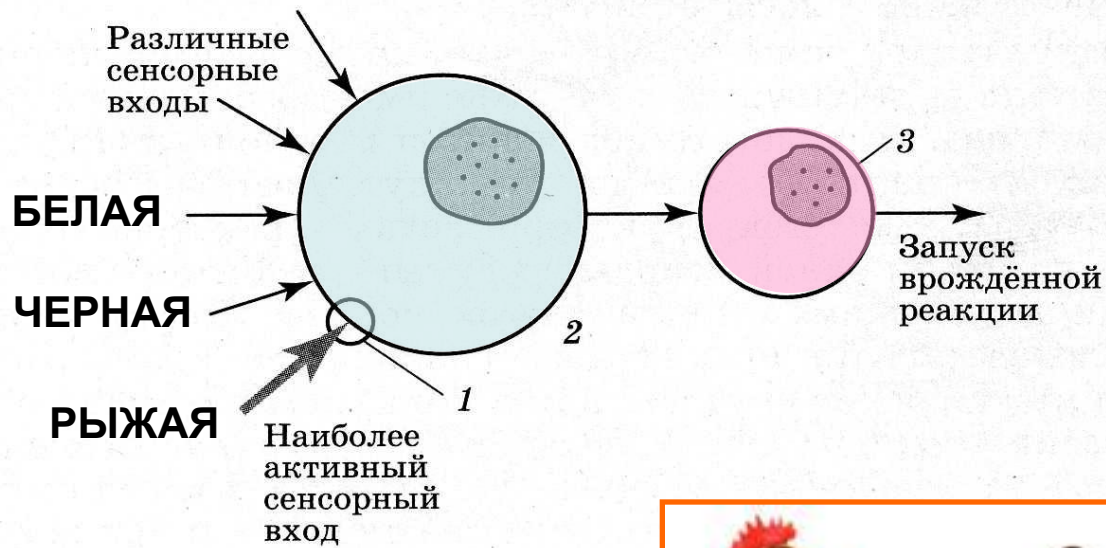


**Импринтинг = запечатление.**  
Конрад Лоренц, серые гуси.

«Впечатывание в мозг» определенной ключевой информации в строго определенный период онтогенеза.

- детеныш ← образ родителя
- родитель ← образ детеныша
- место рождения
- «пища детства»
- потенциальный половой партнер
- первый половой партнер и др.





- 1 – обучающийся (самый активный) синапс
- 2 – обучающийся нейрон
- 3 – нейрон, запускающий реакцию

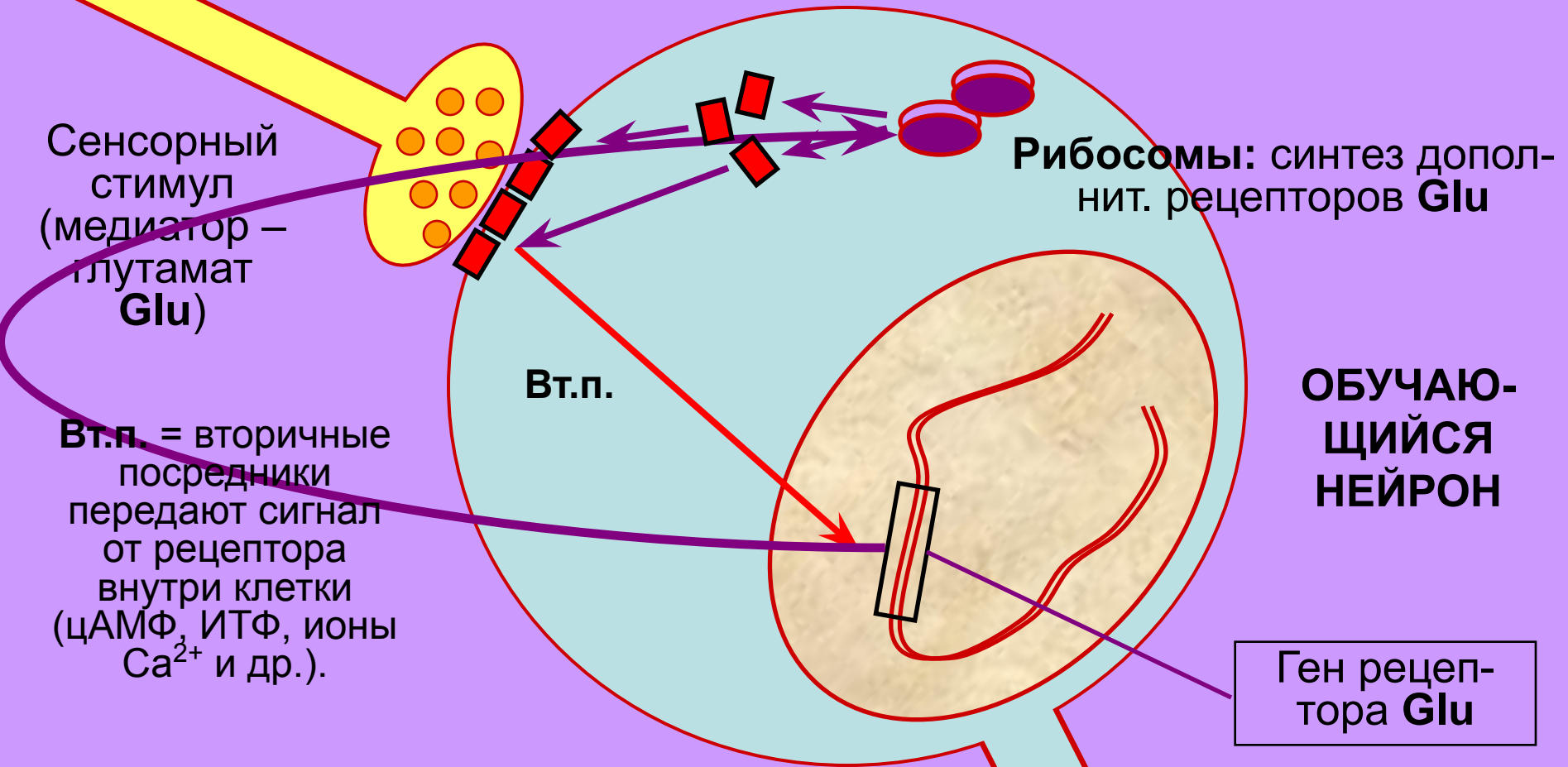
**Импринтинг** – врожденная программа с «пустым» пусковым звеном, которое заполняется опред. сенсорным образом (зрит., слуховым, обонятельным); идет без подкрепления; будучи сформирован, сохраняется пожизненно (очень прочен).



Врожденные свойства «мамы»: оптимальный размер, движется, звучит.



Вновь образованные рецепторы Glu встраиваются в мембрану сенсорного синапса, повышая его эффективность.



Основной механизм импринтинга – синтез дополнительных рецепторов к **Glu** и встраивание их в наиболее активный синапс. Для этого – воздействие на ядерную ДНК.

**РЕЗУЛЬТАТ:** сенсорный стимул запускает ПД и реакцию



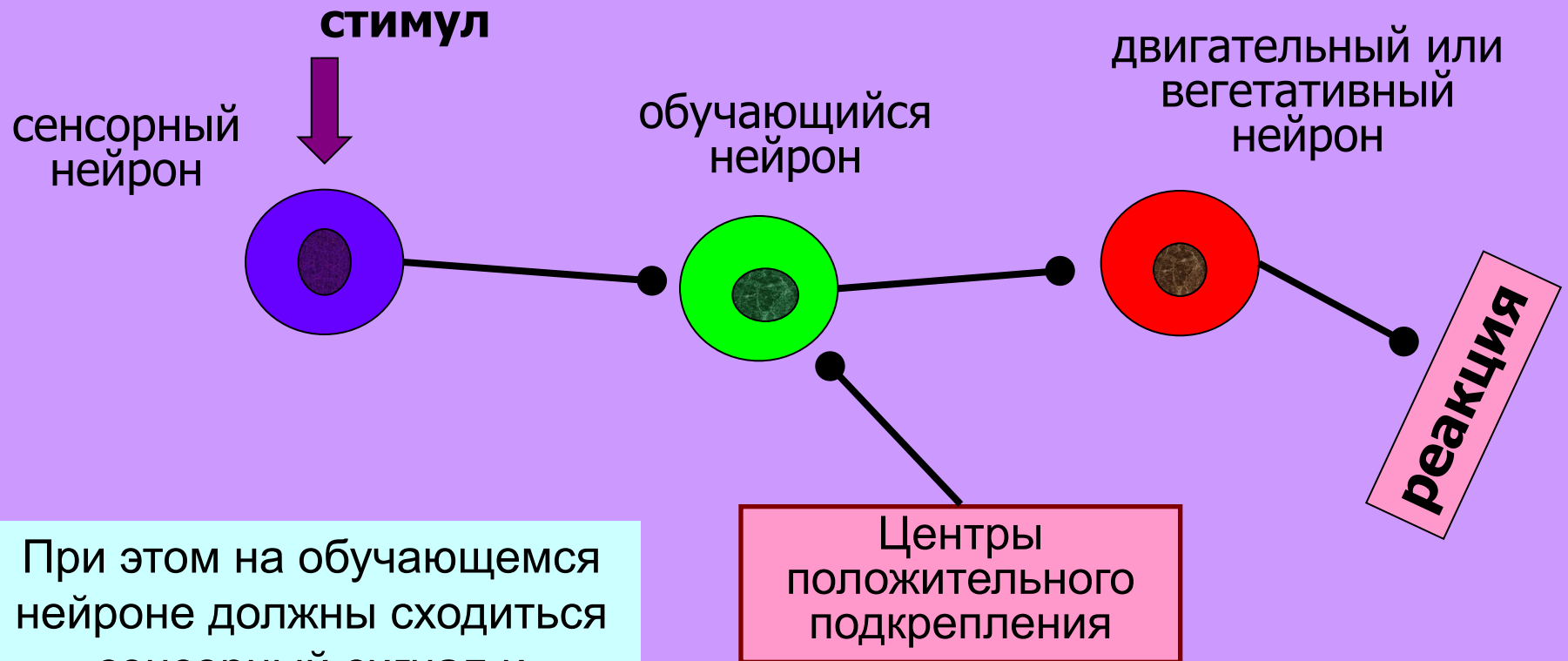
Импринтинг – модель формирования долговременной памяти. Лосята – импринтинг образа матери; лосихи – импринтинг запаха детеныша. Полевки – импринтинг «супружеской верности».

**В жизни человека** значимо проявляется при первых срабатываниях врожденных программ (детское поведение, оборонительное, половое, «ранняя детская память» о пищевых отравлениях и др.).

***В психологии: «импрессинг».***

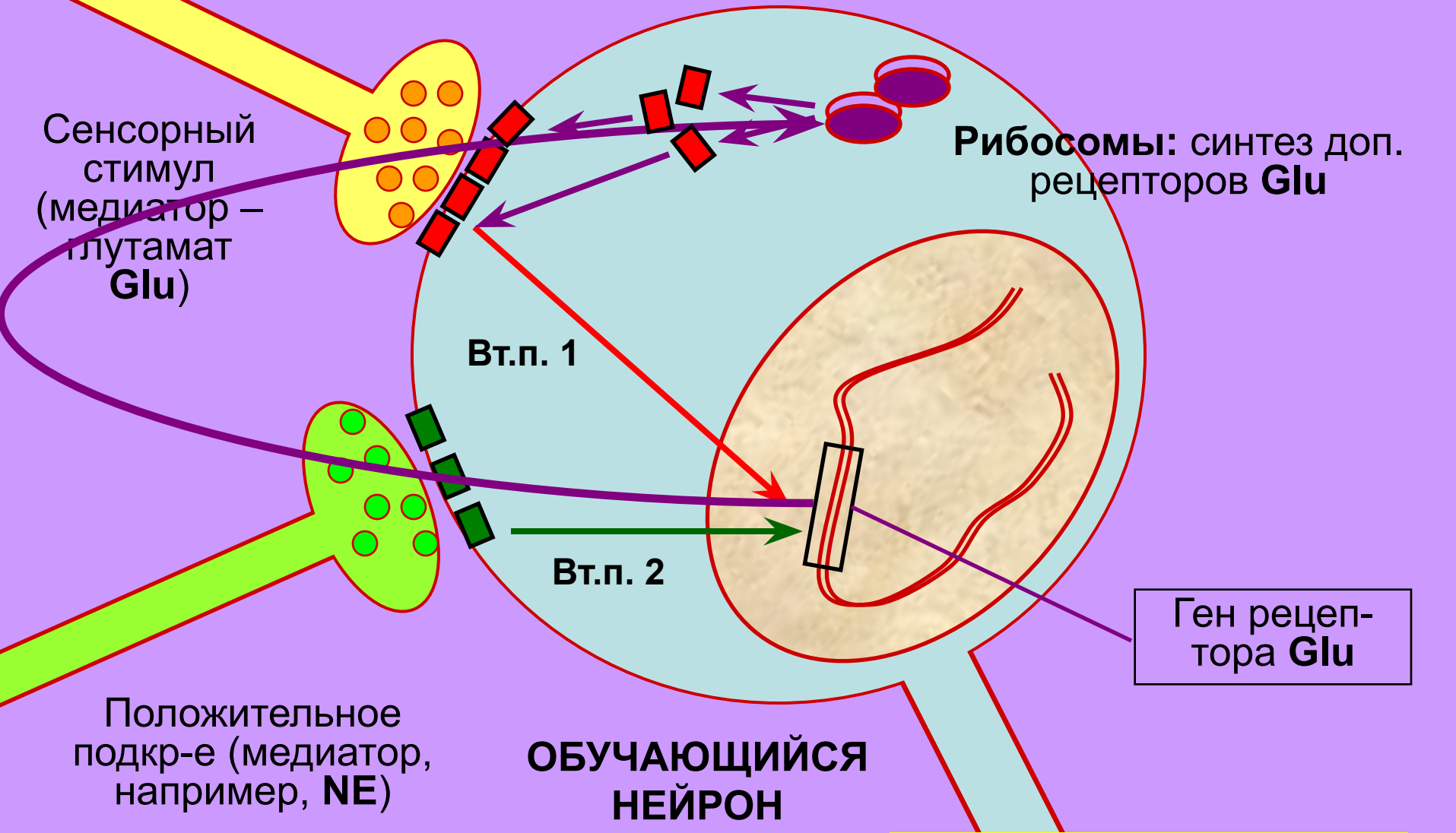


Возвращаемся к **ассоциативному обучению**: аналогично импринтингу, при выработке условного рефлекса, прежде всего, растет количество рецепторов в обучающемся синапсе.



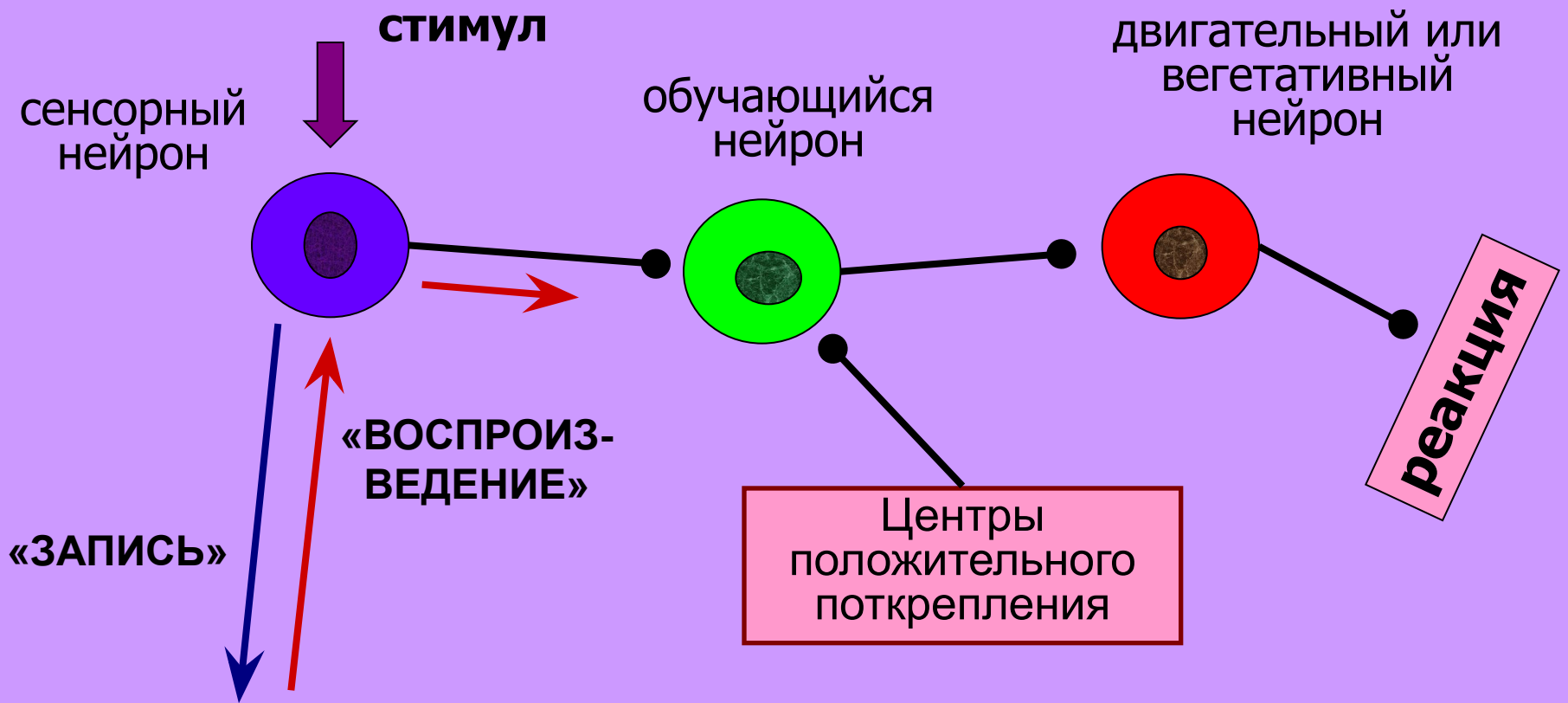
При этом на обучающемся нейроне должны сходиться сенсорный сигнал и информация о конечном успехе деятельности (центры положительного подкрепления).

Вновь образованные рецепторы Glu встраиваются в мембрану сенсорного синапса.



Вт.п. – вторичные посредники (цАМФ, ИТФ, ионы  $Ca^{2+}$  и др.)

**РЕЗУЛЬТАТ: исходно незначимый стимул запускает ПД и реакцию**



Круг Пейпеза  
 (гиппокамп,  
 поясная извилина  
 и др.



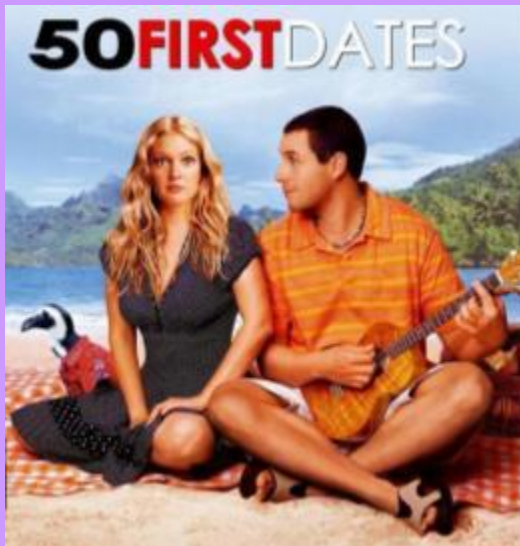
Для значимой активации синтеза рецепторов необходимо длительное «давление» на обучающийся нейрон. В отсутствии условного стимула это давление обеспечивает круг Пейпеза, записывающий и воспроизводящий информацию о раздражителе, сопровождавшемся подкреплением. Именно этот механизм лежит в основе перезаписи кратковременной памяти в долговременную.



## Повреждение гиппокампа

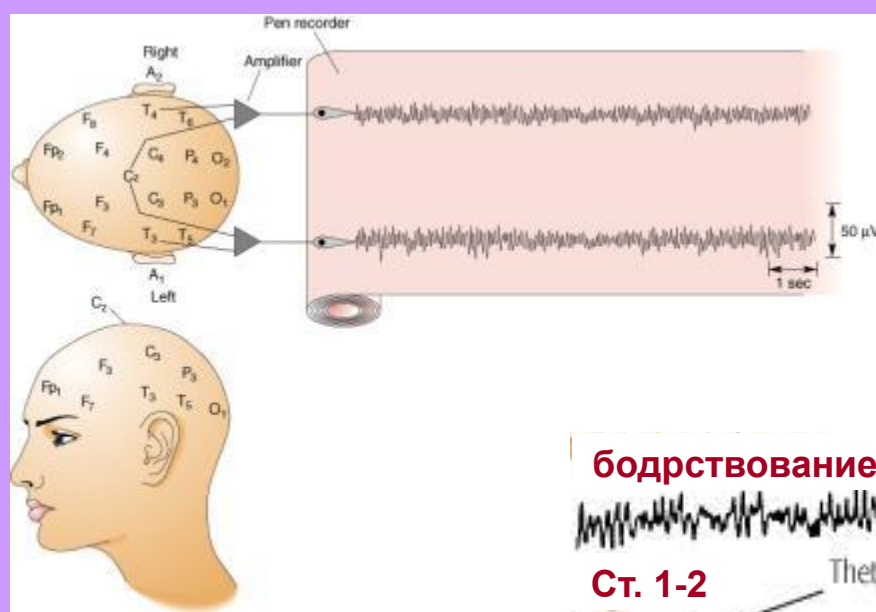
(особенно – двустороннее) ведет к ухудшению кратковременной памяти, а также к нарушению формирования новой долговременной памяти.

Оливер Сакс  
«Антрополог на Марсе»  
(Последний хиппи).



Проблема противоположной направленности – сверхпамять, иногда наблюдающаяся у людей с аутизмом, врожденными повреждениями ЦНС. Ким Пик – «Человек дождя».





Кроме круга Пейпеца – другие примеры циркуляции-реверберации: альфа- и бета-ритмы электроэнцефалограммы (ЭЭГ) + синхронизация ЭЭГ

Запись ЭЭГ производится с поверхности скальпа. Волны ЭЭГ отражают синхронную электрическую активность нейронов новой коры. Выделяют альфа- и бета-ритмы, тета- и дельта-ритмы, ряд патологических феноменов (эпикриптивность и др.).

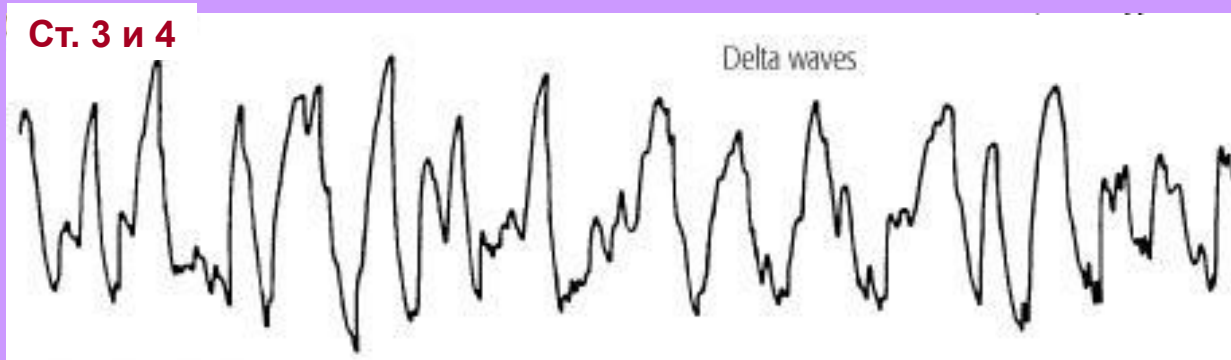
**бодрствование**



**Ст. 1-2**

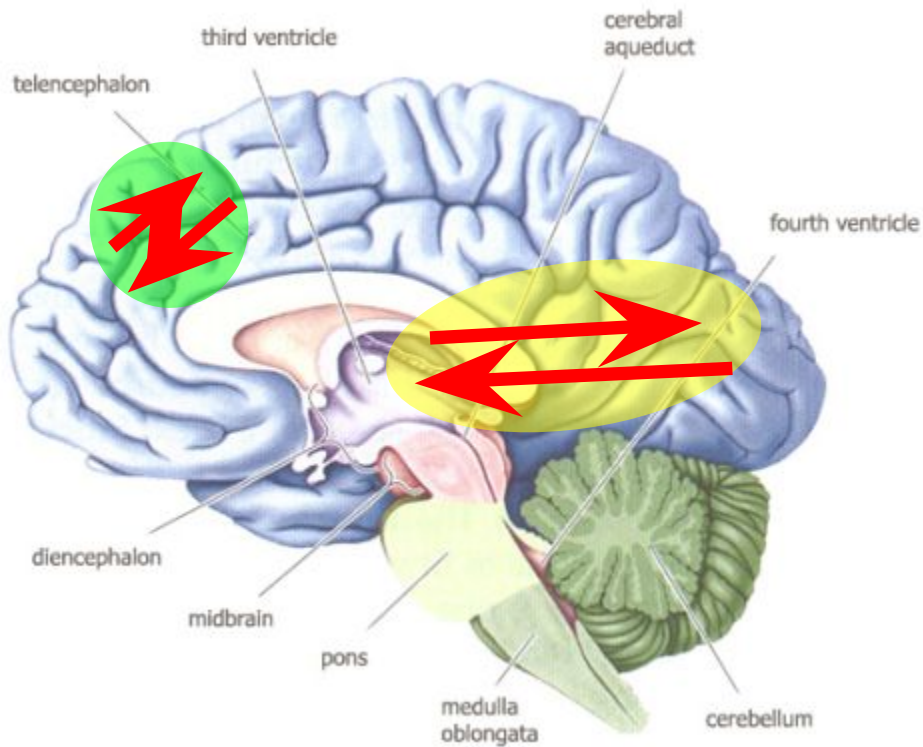


**Ст. 3 и 4**



**REM (парадоксальный сон)**



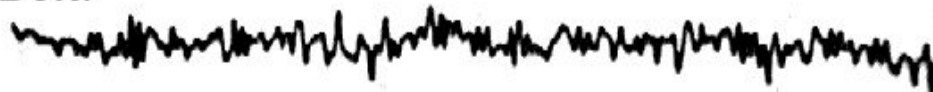


**Альфа-ритм** – 8-13 Гц, циркуляция сигналов между корой и таламусом («спокойное бодрствование»); наличие волн – знак сформированных контуров, на который в данный момент информация не обрабатывается, но хранится (отсутствие движений, внешних сенс. стимулов и т.п.).

**Бета-ритм** – 14-30 Гц, внутрикорковая циркуляция сигналов; признак совместной деятельности разных зон коры; ритм усиливается при умственной нагрузке, хотя при сверхнагрузке не виден – идет полная десинхронизация.

**Механизм:** активация синапсов и нейронных контуров с NMDA-рецепторами в новой коре.

*Beta*



*Alpha*



1 sec



# Alpha - Wellen: 8 - 13/s





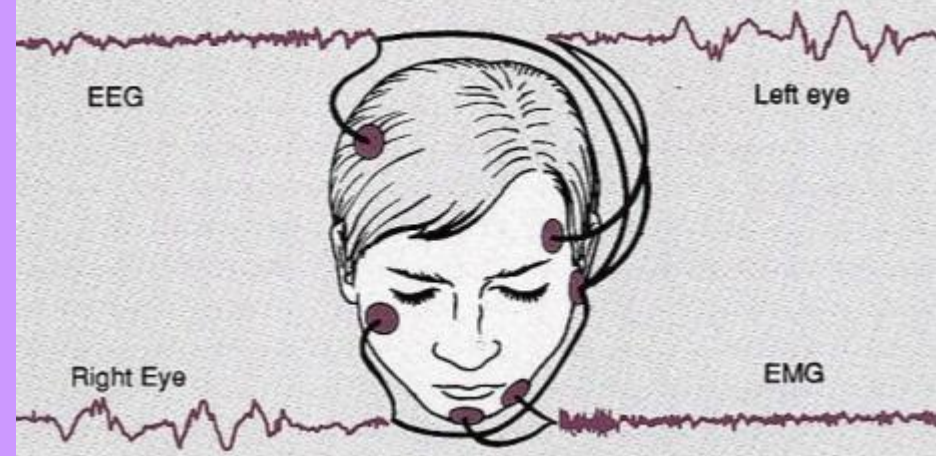
На ЭЭГ видны **стадии сна:**

1-2 – засыпание;

3-4 – глубокий сон

(дельта-ритм; 1-3 Гц)

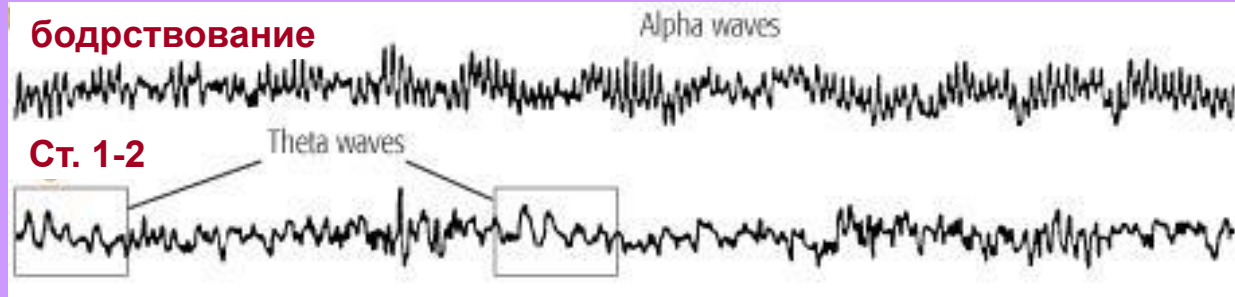
5 – парадоксальный (REM) сон с «бодрствующей» ЭЭГ = стадия быстрых движений глаз.



Ритмы ЭЭГ четко отражают уровень бодрствования: чем он ниже, тем меньше частота волн и выше амплитуда.

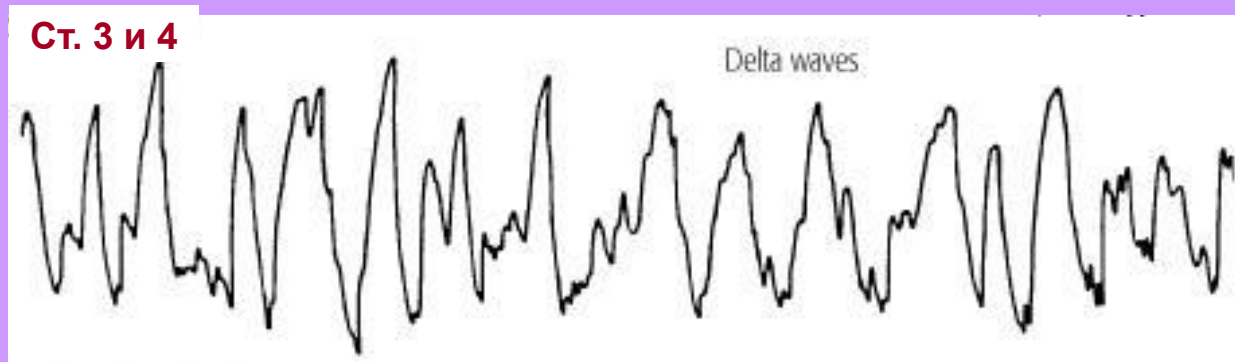
И тем более удивительно выглядит ЭЭГ на стадии парадоксального сна: смесь альфа-волн, бета-волн и участков полной десинхронизации.

**бодрствование**

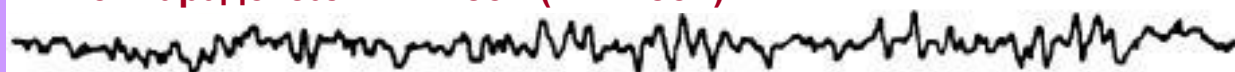


**Ст. 1-2**

**Ст. 3 и 4**



**Ст. 5. Парадоксальный сон (REM-сон)**

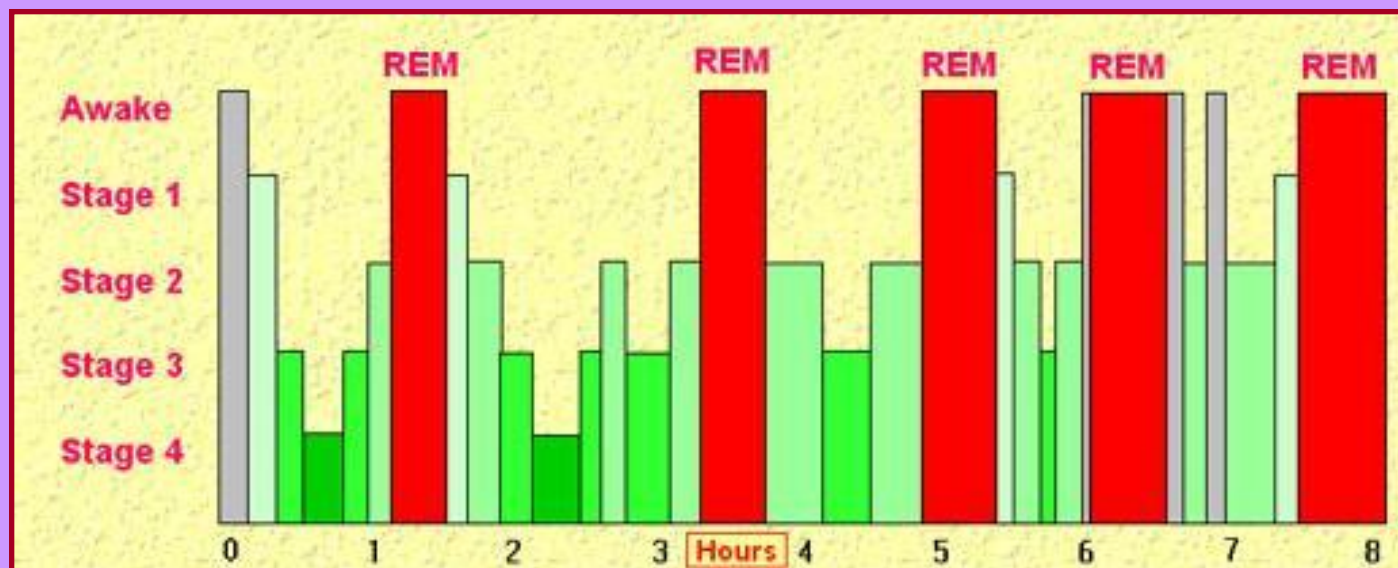


Если лишать парадоксального сна, то человек не высыпается, а на следующую ночь «добирает» REM-сон.

Развитый REM-сон – только у млекопитающих.

**Сновидения – «дефрагментация диска», продолжение работы с памятью в ином состоянии (творческие сны, вещие сны и т.п.).**

По-видимому, на круге Пейпеза возможно сохранение вчерашней информации до утра за счет сновидений.



Стадии 1-4 – физиол. отдых мозга разной степени глубины.

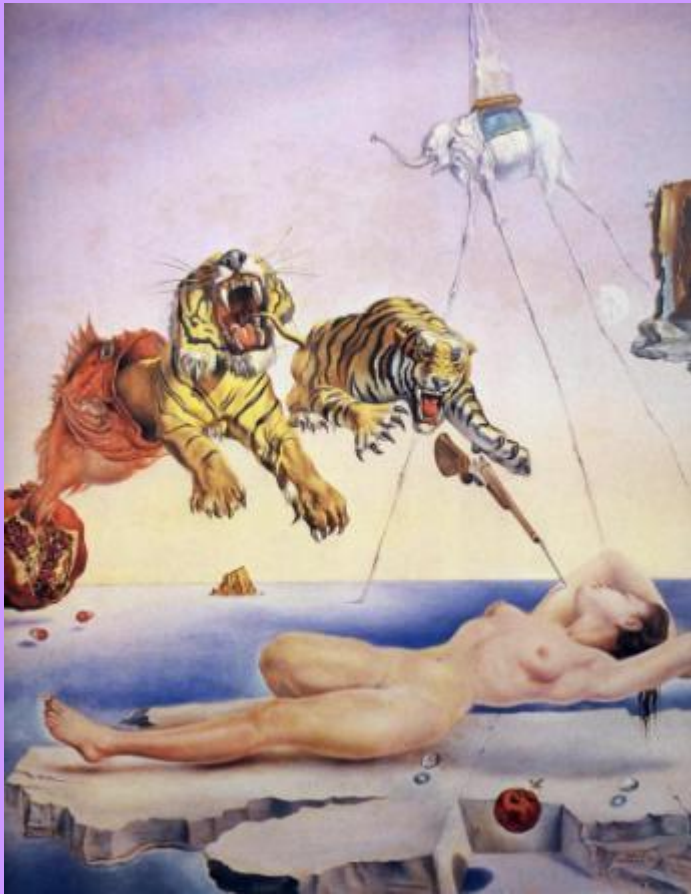
REM-сон (парадоксальный: «бодрствующая» ЭЭГ, но порог пробуждения выше) – стадия сновидений, обработка накопленной информации (в первую очередь, за текущие сутки).

Около 20% времени сна; 4-5 раз за ночь где-то по 20 мин; в первые 3 года жизни – до 30-50% времени сна.

Если лишать парадоксального сна, то человек не высыпается, а на следующую ночь «добирает» REM-сон.

Развитый REM-сон – только у млекопитающих.

**Сновидения – «дефрагментация диска», продолжение работы с памятью в ином состоянии (творческие сны, вещие сны и т.п.).**



«Сон навеянный полётом пчелы вокруг граната за миг до пробуждения», 1943





Итак, **память** – это сетевое свойство нейронов коры больших полушарий.

При этом мы пока говорили о сенсорно-эмоциональной памяти;

*о моторной памяти [= выработка двигательных навыков] разговор пойдет в лекции 7.*



Основные правила (условия) обучения выделил уже Павлов:

1. Повторное сочетание исходно незначим. стимула и положительного подкрепления («повторение – мать учения»).
2. Чем значимее подкрепление, тем быстрее идет обучение («кнут» часто значимее, чем «пряник»).
3. Не должно быть сильных отвлекающих факторов («явная доминанта»).
4. Мозг должен находиться в хорошем функциональном состоянии (не быть сонным, слишком голодным/ сытым и т.п.).





Итак, **память** – это сетевое свойство нейронов коры больших полушарий. При этом мы пока говорили о сенсорно-эмоциональной памяти; *о моторной памяти [= выработка двигательных навыков] разговор пойдет в лекции 7.*



Обучение идет «фатально», вне прямой зависимости от сознания; психотравмы сложно забыть (и порой нужны препараты, ослабляющие память...).

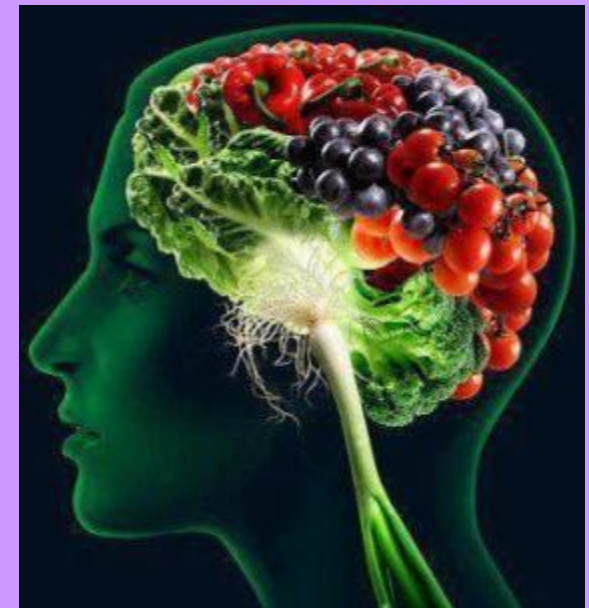
Но чаще все-таки мечтают о веществах, улучшающих память. Середина 20-го века: гипотеза о «молекулах памяти» – специфических РНК и белках (таблетка «алгебра»). Сейчас мы понимаем, что таких молекул нет, и прямой вход в системы памяти мозга крайне затруднен...

# НООТРОПЫ.

Выделяются в особую группу лекарственных препаратов. Их объединяет способность стимулировать высшие психические функции (память, мышление), если эти функции ухудшены в результате недостаточной зрелости, заболевания, травмы, хронической перегрузки и т.п.

Ноотропы в значительном числе случаев усиливают выработку энергии нейронами (являются легко метаболизируемыми веществами, сходными с ГАМК). Но есть и другие группы ноотропов, улучшающие состояние мембран нервных клеток, обмен аминокислот в них, антиоксиданты, витамины и т.п. Ноотропным действием может обладать даже диета.

Почти все ноотропы действуют мягко, медленно, при хроническом применении (2-3 недели). *Исключение: «быстрый» ноотроп СЕМАКС; его введение показано немедленно после инсульта, травмы и т.п.*

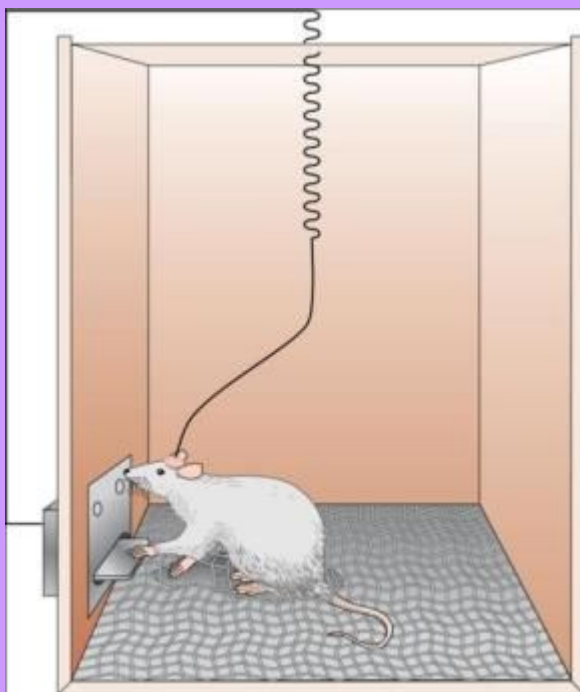




Ноотропы в значительном числе случаев усиливают выработку энергии нейронами (являются легко метаболизируемыми веществами, сходными с ГАМК). Но есть и другие группы ноотропов, улучшающие состояние мембран нервных клеток, обмен аминокислот в них, антиоксиданты, витамины и т.п. Ноотропным действием может обладать даже диета.

Почти все ноотропы действуют мягко, медленно, при хроническом применении (2-3 недели). *Исключение: «быстрый» ноотроп СЕМАКС; его введение показано немедленно после инсульта, травмы и т.п.*

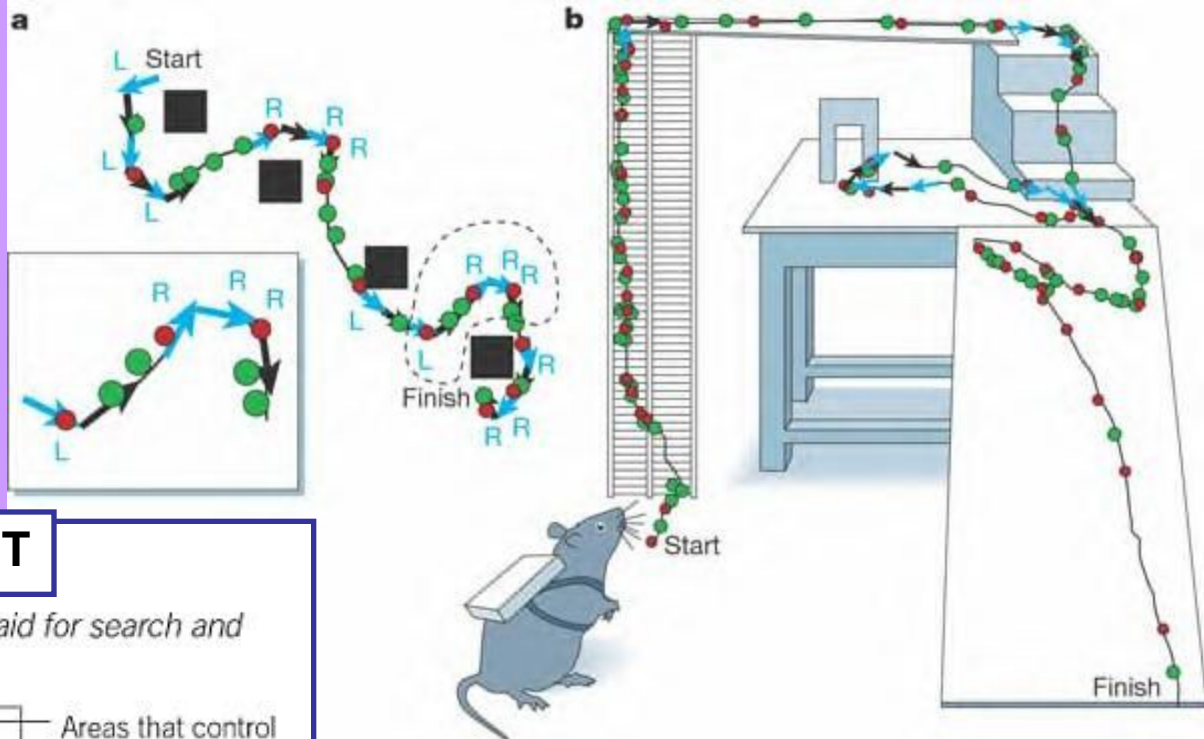
Не путать ноотропы с веществами, влияющими на работу синапсов – особенно, если имеется позитивный эмоциональный компонент. Тогда перед нами антидепрессант либо психомоторный стимулятор, ведущий к формированию привыкания и зависимости (наркотики вызывают патологич. обучение!!!).



Самостимуляция центров  
положительных эмоций

Не путать ноотропы с веществами, влияющими на работу синапсов – особенно, если имеется позитивный эмоциональный компонент. Тогда перед нами антидепрессант либо психомоторный стимулятор, ведущий к формированию привыкания и зависимости (наркотики вызывают патологич. обучение!!!).

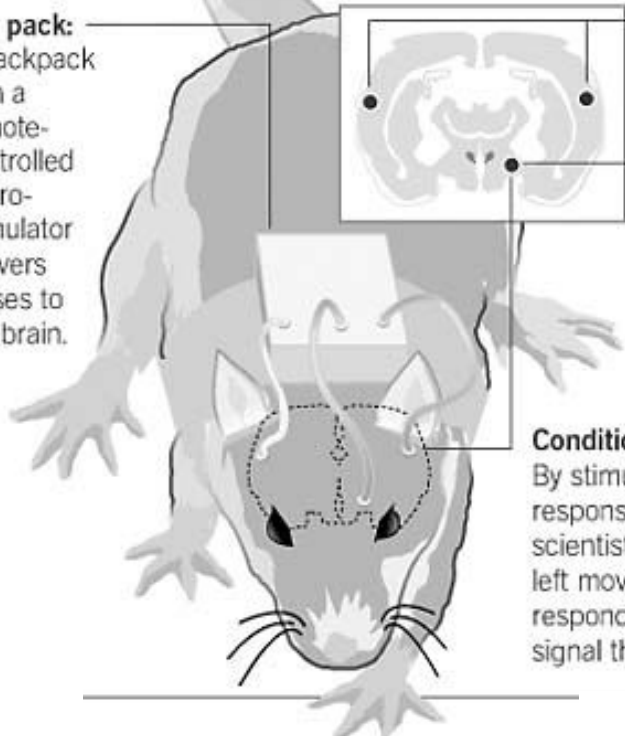




## КРЫСА – СУПЕРАГЕНТ

Remote-controlled rats could be an important new aid for search and rescue teams.

**Rat pack:**  
A backpack with a remote-controlled micro-stimulator delivers pulses to the brain.



Areas that control the whiskers

Region that senses reward or pleasure

**Conditioned movements:**  
By stimulating the whisker-response areas of the brain, scientists can signal right or left movements. When the rat responds correctly, they signal the reward region.

Стимуляция задней части лобной доли правого либо левого полушария подкреплялась стимуляцией прилежащего ядра, если крыса сворачивала налево либо направо. В результате была выработана четкая ассоциация, позволяющая управлять движением животного.

Все это – «положительное обучение», приводящее к формированию новых каналов для передачи информации.

Мозг умеет также активно избавляться от неэффективных программ («отрицательное обучение»). Оно запускается центрами отрицат. подкрепления (включаются, если поведение не достигло успеха).



На субъективном уровне при этом возникают отрицат. эмоции, на уровне информационных каналов – ослабление эффективности синапсов либо подключение к каналам тормозных нейронов.

Стимуляция центров отрицательн. подкрепления в задней части гипоталамуса останавливает всякую текущую деятельность («фрустрация»).

В данной области мало работ, но отрицат. обучение имеет огромное значение для выстраивания «рейтинга» поведенческих программ; оно же – основа нашего воспитания (лекция 8)...



На фото: **Хосе Делгадо** и бык, 1963.

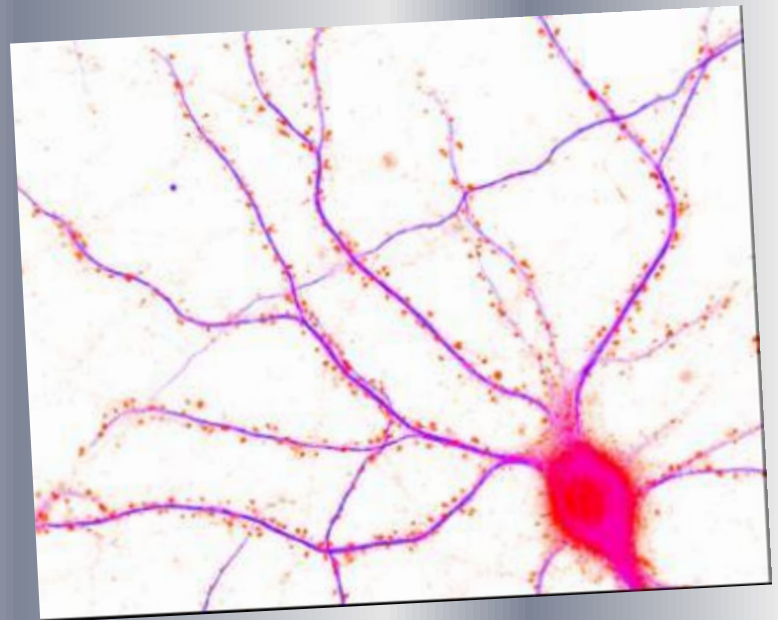


Don't  
Forget!!

Спасибо за внимание!

**В следующий раз – зачет.**

От Александровой Ирины до  
Нестеровой Галины – к 18-30;  
от Нестеровой Екатерины до  
Юриной Алены – к 20-00.





1. Нарисуйте и прокомментируйте S-образную кривую обучения по Павлову.
2. Какие мозговые центры участвуют в формировании классического условного рефлекса слюноотделения?
3. Какие мозговые центры участвуют в формировании условного оборонительного рефлекса – прыжка на полку?
4. В чем биологический смысл условных рефлексов и их основное преимущество по сравнению с безусловными?
5. Опишите суммацию как поведенческий феномен (в том числе эксперименты на аплии). Почему можно говорить, что в данном случае мы имеем дело с простейшим типом памяти?
6. Нарисуйте рефлекторную дугу, обеспечивающую развитие суммации в случае экспериментов на аплии.
7. Каков синаптический механизм суммации? Какую роль в этом процессе играют ионы кальция?
8. Опишите долговременную потенцию как поведенческий феномен.
9. Опишите механизм и причины «выбывания» магниевых пробок и их возвращения на место. Что происходит при этом с памятью?
10. Какова функция круга Пейпеза и какие структуры в него входят?
11. Что Вы знаете о строении, расположении и функциях гиппокампа?
12. Опишите импринтинг как поведенческий феномен на примере экспериментов Лоренца.
13. Охарактеризуйте основные черты импринтинга. Чем он отличается от всех остальных типов памяти?
14. Перечислите основные типы импринтинга (кроме запечатления детенышем родителя), приведите примеры.
15. Что происходит с синапсами на входе в обучающийся нейрон в процессе импринтинга.
16. Каковы молекулярные механизмы импринтинга? Какова роль ДНК и рибосом?
17. Чем молекулярный механизм ассоциативного обучения отличается от молекулярного механизма импринтинга?
18. Почему круг Пейпеза необходим для ассоциативного обучения и формирования долговременной памяти?
19. Какие последствия вызывают двусторонняя травма гиппокампа и его электрическая стимуляция?
20. Охарактеризуйте альфа-ритм ЭЭГ. Почему мы можем рассматривать его как феномен, связанный с функционированием систем памяти?
21. Охарактеризуйте бета-ритм ЭЭГ. Почему мы можем рассматривать его как феномен, связанный с функционированием систем памяти?
22. Что такое парадоксальный сон и как он связан с процессами хранения памяти?
23. Перечислите основные условия ассоциативного обучения (по Павлову).
24. «Память – сетевое свойство нейронов коры больших полушарий». Поясните эту фразу. Почему не существует «молекул памяти», специфически связанных с запоминаемой той или иной информацией?
25. Что такое «положительное обучение» и «отрицательное обучение»? С какими центрами подкрепления они связаны?