

Т.Х. Богодвид, Х.Л. Гайнутдинов

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ
ФОРМИРОВАНИЯ ПАМЯТИ**

Учебное пособие



КАЗАНСКИЙ (ПРИВОЛЖСКИЙ) ГОСУДАРСТВЕННЫЙ
УНИВЕРСИТЕТ
ПОВОЛЖСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
ФИЗИЧЕСКОЙ КУЛЬТУРЫ, СПОРТА И ТУРИЗМА
2022

УДК 612.833.81+591.51

ББК 28.073

Б 74

*Печатается по рекомендации Учебно-методической комиссии
Института фундаментальной медицины и биологии КФУ,
протокол № 7 от 29 июня 2022 г.*

Рецензенты:

Профессор кафедры охраны здоровья человека КФУ

засл. деятель науки РФ и РТ,

д.б.н., профессор Ситдилов Фарит Габдулхакович

Заведующий кафедрой медико-биологических дисциплин ПГУФСиТ

к.б.н., доцент Зверев Алексей Анатольевич

Богодвид Т.Х.

Б 74 Физиологические основы формирования памяти / Богодвид Т.Х., Гайнутдинов Х.Л. / – Казань: Казанский университет, 2022. – Учебное пособие. – 67 с.

Учебное пособие предназначено для помощи в освоении курса лекций и семинарских занятий по физиологическим основам обучения и формирования памяти. В пособии рассмотрены особенности врожденного и приобретенного поведения, рассматриваются механизмы становления конкретных адаптивных стратегий поведения животных, анализируется роль генетически обусловленного инстинктивного поведения и обучения в процессах приспособления к условиям окружающего мира. Дана классификация форм обучения, включая ассоциативные и неассоциативные типы изменения поведения, когнитивные формы научения и экспериментальные исследования поведения. Рассматриваются различные виды памяти, проведен анализ кратковременной и долговременной памяти, разобраны молекулярно-генетические механизмы обучения. Рассмотрены проблемы, связанные с изучением декларативной и процедурной памяти.

УДК 612.833.81+591.51

ББК 28.073

© Богодвид Т.Х., Гайнутдинов Х.Л., 2022.

© Казанский (Приволжский) федеральный университет, 2022.

**© Поволжский государственный университет
физической культуры, спорта и туризма, 2022.**

СОДЕРЖАНИЕ

1. Введение	4
2. Темы и содержание дисциплины	6
<i>Тема 1.</i> Стратегии поведения	6
<i>Тема 2.</i> Инстинктивное и врожденное поведение	12
<i>Тема 3.</i> Научение и память	17
<i>Тема 4.</i> Соотношение памяти и внимания. Виды памяти	24
<i>Тема 5.</i> Консолидация следов памяти. Формирование энграммы. Формирование и развитие памяти	27
<i>Тема 6.</i> Кратковременная и долговременная память, связь с биосинтезом белков и экспрессией генов	29
<i>Тема 7.</i> Реконсолидация следов памяти	32
<i>Тема 8.</i> Декларативная и процедурная память	34
<i>Тема 9.</i> Нейронная организация оборонительного поведения	36
<i>Тема 10.</i> Нейронная организация пищевого поведения	38
<i>Тема 11.</i> Клеточные и нейронные основы обучения и памяти	39
<i>Тема 12.</i> Мембранные механизмы простых форм обучения	41
<i>Тема 13.</i> Биофизические механизмы ассоциативного обучения	44
<i>Тема 14.</i> Синаптические механизмы пластичности	46
<i>Тема 15.</i> Посттетаническая потенция и гетеросинаптическое облегчение как клеточные механизмы процессов обучения и памяти	48
ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН СЕМИНАРСКИХ ЗАНЯТИЙ ПО КУРСУ "ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПАМЯТИ"	53
САМОСТОЯТЕЛЬНАЯ РАБОТА СТУДЕНТОВ	54
КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ	57
ВОПРОСЫ К ЭКЗАМЕНУ	63
РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА	66

1. Введение

Известно, что консолидация памяти проходит через несколько фаз. Если в кратковременную и промежуточную (по предложению некоторых авторов) фазы она является лабильной и в это время может наступить амнезия в результате воздействия целого ряда агентов, то фаза долговременной памяти является устойчивой, прежде всего к блокаде биосинтеза белка. Большой интерес представляет изучение роли мембранных характеристик нейронов и параметров синаптической передачи в механизмах обучения. Речь идет о мембранных системах клетки, что определяется, во-первых, ключевой ролью нейрона в интегративной деятельности мозга, а во-вторых, тем, что в основе клеточных механизмов обучения и памяти лежат биофизические и биохимические характеристики нервных клеток, которые дают важное звено для перехода кратковременных пластических изменений в долговременные. Все клетки должны иметь механизмы, позволяющие им контролировать состояние окружающей среды и отвечать на происходящие в ней изменения. Воздействия присоединившихся к рецепторам на поверхности клетки медиаторов и гормонов на внутриклеточные процессы обмена опосредуются промежуточными соединениями, называемыми вторичными посредниками. Медиатор оказывает свое влияние на рецептор через образование комплекса «лиганд-рецептор», затем информация должна быть передана внутрь клетки, чтобы возник клеточный ответ. Данные литературы демонстрируют, что медиаторы опосредуют оборонительное, пищевое, репродуктивное поведение у разных животных, включая моллюсков; такими медиаторами являются серотонин, глутамат, оксид азота. Поэтому исследования роли этих систем в формировании долговременной памяти также являются актуальными.

Целью освоения дисциплины "Физиологические основы формирования памяти" является овладение современными знаниями и методическими

подходами к проблемам обучения и памяти. Речь идет о понимании соотношения как психологических, так и нейробиологических подходов к исследованию механизмов памяти, а также к соотношению процессов научения (обучения) и формирования долговременной памяти. Основной упор в данном курсе делается на анализ клеточных (нейронных) механизмов формирования и сохранения памяти. Поиски клеточных и мембранных коррелятов пластичности поведения является важнейшей составной частью современной нейробиологии. Применение поведенческих, электрофизиологических и биохимических методов позволяет получать информацию о механизмах внутриклеточных процессов, происходящих при формировании памяти.

2. Темы и содержание дисциплины

Тема 1

Стратегии поведения

Все животные стоят перед лицом универсальных проблем **воспроизведения, приспособления и выживания**, а одним из важнейших способов их адаптаций к многообразным условиям среды служит **поведение**.

Поведение включает все те процессы, при помощи которых животное ощущает внешний мир, внутреннее состояние своего тела, а также реагирует на ощущаемые им изменения. Многие из этих процессов происходят “внутри” нервной системы, и их нельзя наблюдать непосредственно. Однако пребывание животных в любом состоянии в равной степени является поведением. Это направленные вовне действия организма в ответ на внешние или внутренние стимулы. Эти действия изменяют взаимоотношения организма с окружающей средой и способствуют, в конечном итоге, сохранению вида. Реакции могут быть самыми различными: от простейших движений на свет до брачных игр и защиты территории. Поведение изучают **этология, зоопсихология** и другие науки. В настоящее время для этого нередко используются современные технические средства: видео- и звукозаписывающие устройства, миниатюрные датчики, имплантированные в тело животного, и т. п.

Поведение человека и животных развивается, обогащается и видоизменяется благодаря индивидуальному опыту, учету прошлого, способности к обучению. Именно обучение обеспечивает приспособление индивида к изменяющейся окружающей обстановке, к переменам во внешней и внутренней среде. Одним из его определений является, что обучение – это процесс, состоящий в появлении адаптивных изменений

индивидуального поведения в результате приобретения опыта. Это определение подчеркивает два важных признака обучения. С одной стороны, это - появление адаптивных изменений, и, с другой стороны, демонстрация того, что обучение является процессом.

Изменения формы происходит на самых разных уровнях: от молекулярного до популяционного, и сохраняются благодаря наследственной передаче. Часто говорят о некоей эволюционной лестнице, вдоль которой можно разместить все ныне живущие на Земле организмы. Однако нельзя говорить о прогрессе или целенаправленности эволюции. **Эволюция поведения** – это необратимые изменения в поведении животных, который происходит в течение исторического времени. Главный фактор → **естественный отбор** ⇒ отбираются и сохраняются те проявления, которые являются полезными для организмов в определённых условиях среды. **Эволюция** не обладает даром предвидения, в то же время окружающая среда постоянно меняется. Физические силы изменяют климат, вызывают образование гор, опускание суши, временами происходят разрушительные катастрофы. Таким образом, живые организмы приспосабливаются к существующим условиям и поэтому можно говорить об адаптивном поведении.

Естественный отбор оперирует с физиологическими признаками, или фенотипом, особи. У мыши, которая не пытается спастись от хищника, меньше шансов выжить, чем у мыши, которая делает это. Более того, мыш, которая не использует благоприятную возможность для получения пищи, также окажется в невыгодном положении. Это означает, что в естественном отборе для выживания животного принципиальными являются не только его морфологические признаки, но и характер поведения; кроме того, соотношение между различными типами поведения также может быть важным. Отсюда возникают два важных вопроса о связи естественного

отбора и поведения: как определить значение для выживания конкретных типов поведения и существует ли для животного наилучший способ распределить свое время между различными видами активности, возможными при данных условиях?

Термин «поведение» используется в разных смыслах. Его употребляют для описания различных по сложности форм поведения, – от координированных движений конечности до сложения сонетов. Очевидно, что эти формы поведения несравнимы, и никто не выберет один и тот же объект для изучения обоих процессов. Однако, разработка такой всеобъемлющей иерархии поведения, которая была бы применима ко всему животному миру, связана с большими трудностями. Кроме видимых компонентов, психическая жизнь человека включает также осознаваемые, но ненаблюдаемые компоненты (мысли, ощущения, планирование). Пытаясь строго определить слово «поведение» некоторые авторы утверждают, что оно должно относиться только к мышлению и другим сложным психическим функциям и его не следует употреблять для описания видимых действий. Однако большое количество исследователей и преподавателей считают, что термин «поведение» включает также двигательную активность, приобретение двигательных навыков, т.е. те элементы, которые составляют двигательную память.

Функциями поведения являются, например, питание, соперничество, ухаживание и т.д. Термин «поведение» используется в разных смыслах. Его употребляют для описания различных по сложности форм поведения, – от координированных движений конечности до сложения сонетов. Очевидно, что эти формы поведения несравнимы, и никто не выберет один и тот же объект для изучения обоих процессов. Однако, разработка такой всеобъемлющей иерархии поведения, которая была бы применима ко всему животному миру, связана с большими трудностями.

Стратегии поведения животных:

1. Стратегия конфликтов (конкуренция, агонистическое поведение) - поведение, связанное с агрессией между особями одного вида. Это - драки, оборона, побег, замирание, преследование (удары лапами, крыльями, вертикальные стойки, которые делают животное больше, взъерошивание перьев или шерсти). **Результат** → установление ранговых отношений между партнёрами.

2. Стратегия сотрудничества (взаимопомощь, кооперативное поведение) - поведение, связанное с объединением и взаимодействием двух или более особей для выполнения какой-то задачи.

- при защите от хищников, утолении голода, уходе за молодняком, преодолении препятствий и т. п.

Наиболее яркими примерами кооперации являются такие проявления, как поведение бизонов, зубров, которые загоняют в центр стада телят и самок в случае опасности; формирование из многих особей косяков рыб, что дезориентирует хищников; в стае журавлей во время кормления выставляют часовых, если необходимо, высылают разведчиков, действующих в пользу стаи; для защиты гнёзд разные птицы объединяются и вместе отгоняют хищника.

3. Стратегия жертвенности (альтруистическое поведение) - поведение особей, что способствует повышению приспособленности других особей за счёт снижения собственной приспособленности.

4. Стратегия выживания (эгоистическое поведение) - поведение особей, которое повышают собственную приспособленность особей за счёт снижения приспособленности других особей. Пингвины королевские, например, могут долго толпиться на краю скалы, не решаясь нырнуть в воду,

чтобы не стать жертвой морских леопардов. Они ждут и хотят столкнуться друг друга.

Рассмотрим, например, поведение чаек. Они гнездятся на земле, где могут подвергаться нападению различных хищников. Из них вороны, ежи, другие чайки, лисы, человек опасны только для яиц и птенцов. Сапсан нападает только на взрослых чаек. Отсюда форма поведения чаек зависит от вида нападения. Если от сапсана они улетали, то при нападении других хищников они улетали от гнезда, но начинали воздушные атаки на хищника. В случае нападения ворон, чаек или ежей они сами нападали, если те близко подходили к гнезду. Формой разного поведения, связанного с размножением, является гнездование. Чайки, гнездящиеся в середине колонии, получают несомненное преимущество по сравнению с теми, которые селятся с краю или отдельно. Такое поведение объясняется большим успехом первых, которые оставляют большее потомство и, таким образом, данную форму поведения. Разные **поведенческие стратегии** возможны, например, при спаривании у стрекоз. Одни самцы перехватывают самок при полете к месту спаривания, а другая часть самцов ждет самок у основного места спаривания, и, в дальнейшем, пытается вытолкнуть конкурентного самца из тандема.

Высокая степень соответствия поведения животного его окружению является результатом естественного отбора по признакам, которые позволяют животным избегать хищников или хищникам оставаться незамеченными и нападать из засады на приближающуюся жертву. Одним из таких примеров является мимикрия и самым ярким примером служит богомол. Рассматривая эволюционные стратегии, которые влияют на поведение, необходимо отчетливо представлять ситуацию, при которой изменения в генотипе ведут к изменениям в поведении. Совсем необязательно, чтобы определенный генотип вытеснил все остальные. Такое

мало вероятно, т.к. во многих ситуациях невозможно определить, какая **стратегия поведения** является наилучшей, поскольку эффективность определенного поведения зависит также от стратегии поведения других животных.

Различают пищевое, оборонительное и репродуктивное поведения. Эти формы поведения имеют различное предназначение. Пищевое и питьевое поведение обеспечивают основу жизни животных, создают материальные предпосылки существования живых организмов. Оборонительное поведение служит животным для того, чтобы самим не стать пищей для других животных. Можно выделить активные формы оборонительного поведения и пассивные формы. Ясно, что они должны коррелировать с анатомическими признаками (свойствами) животных. Эти формы поведения необходимы для выживания особи. Наконец, необходимо выделить репродуктивное поведение, которое необходимо для выживания вида, хотя сулит многие опасности для особи. Здесь критерием сохранения этой формы поведения служит то, что такие особи дают потомство и передают данное свойство следующим поколениям.

Отдельное направление развития науки о поведении - это изучение феноменологии поведения и физиологических основ обучения, т.е. речь идет об изменении животным своего поведения в процессе накопления опыта. Обучение вызывает изменения в поведении, часто довольно продолжительные, поэтому рассмотрим эту форму поведения более подробно. Одним из определений является, что обучение – это процесс, состоящий в появлении адаптивных изменений индивидуального поведения в результате приобретения опыта. Это определение подчеркивает два важных признака обучения. С одной стороны, это - появление адаптивных изменений, и, с другой стороны, демонстрация того, что обучение является процессом.

Тема 2

Инстинктивное и врожденное поведение

Адаптивное поведение как обязательное условие выживания свойственно всем организмам, однако многие процветающие формы жизни прекрасно обходятся без научения и вспоминания. Такое присущее виду врожденное поведение обеспечивает адекватный ответ на специфические раздражители без научения, но оно имеет ограничения в диапазоне, и у него нет пластичности. В то же время приобретенные формы поведения, которые вырабатываются на опыте, обладают рядом преимуществ, среди них – большая гибкость, свобода корректировки при изменениях окружающей среды и возможность учитывать наблюдаемые последствия при жизни данного индивидуума. Однако для его приобретения необходимо время и опыт, которых многим особям не хватает.

Адаптация к условиям окружающей среды является необходимым условием выживания и жизнедеятельности организмов в процессе эволюции. Способность к жизнедеятельности при постоянных изменениях факторов среды определяется различными приспособительными механизмами, например, биохимическими, физиологическими, морфологическими, поведенческими. Механизмы адаптации возникли одновременно с самой жизнью и развивались прогрессивно с усложнением жизненных процессов, и чем выше уровень эволюционного развития организма, тем совершеннее и разнообразнее у него адаптационные механизмы. Развитие приспособительных механизмов организма соответствует потребностям и находит свое проявление в поведении – важнейшем способе адаптации к среде.

Животные в своей естественной среде обитания обычно прекрасно приспособлены к конкретным условиям. Возникает вопрос, *каким образом*

животные так хорошо приспосабливаются к окружающей среде?

Существует две основных возможности.

1) Обусловленность адекватными реакциями, запрограммированными в нервной системе животного при его рождении. Эти реакции называются **врожденными**. **Инстинкт** – это стереотипные двигательные реакции, свойственные всем особям одного пола данного вида, которые передаются от поколения к поколению по наследству. Сегодняшние представления об инстинктах не столь однозначны, как во времена Дарвина т.к. становится ясным, что развитие поведенческих реакций в ходе онтогенеза представляет тесный сплав генетической наследственности и влияния окружающей среды на развитие поведения. Пример инстинктивного поведения: недавно вылупившиеся птенцы запрокидывают голову, открывают рот и издают громкий писк. Родители помещают принесенную пищу в клювы птенцов.

2) Другое направление развития науки о поведении - это изучение феноменологии поведения и физиологических основ обучения, т.е. речь идет об изменении животным своего поведения в процессе накопления опыта. Обучаемость рассматривается как одна из главнейших форм поведения, т.к. **обучение** – это изменение поведения. Способность к жизнедеятельности при постоянных изменениях факторов среды определяется различными приспособительными механизмами, например, биохимическими, физиологическими, морфологическими, поведенческими. Механизмы адаптации возникли одновременно с самой жизнью и развивались прогрессивно с усложнением жизненных процессов, и чем выше уровень эволюционного развития организма, тем совершеннее и разнообразнее у него адаптационные механизмы.

Виды врожденных форм поведения

По биологической значимости:

✓ *Сохранительные рефлексы:*

- гомеостатические рефлексы (пищевой, дыхательный рефлексы, регуляция артериального давления, концентрации глюкозы в крови и т.д.);
- восстановительные (сон);
- рефлекс сохранения и продолжения рода (половой рефлекс, рефлекс заботы о потомстве).

✓ *Защитные рефлексы:*

- устранение вредных агентов, попавших на поверхность или внутрь организма (чесательный рефлекс, чихание, кашель и т.д.);
- активное уничтожение или нейтрализация вредных раздражителей, объектов (наступательное, активно-оборонительные, агрессивные рефлексы);

пассивно-оборонительные рефлексы (рефлекс отдергивания, рефлекс отступления, избегания, затаивания).

✓ *Ориентировочные рефлексы на новизну*

Одна из основных задач, возникающих при изучении поведения, состоит в выяснении элементарных единиц поведения. Существуют две основные концепции относительно таких элементов. Согласно одной из них, простейшими элементами являются **рефлексы**, из которых складывается более сложные формы поведения. Согласно второй концепции, поведение животных (особенно беспозвоночных и низших позвоночных) в значительной степени обусловлено **комплексами фиксированных действий** – стереотипными последовательностями двигательных актов.

Немедленные двигательные ответы на различные раздражители были подмечены давно, но само слово «**рефлекс**» появилось лишь в 18-м веке. Свой современный смысл это понятие приобрело в связи с экспериментальными исследованиями, касавшимися роли спинного мозга в двигательных реакциях. *И.М.Сеченов* и *Ч.Шеррингтон* сначала производили тщательный анатомический анализ иннервации различных мышц, а затем, используя полученные результаты, сумели количественно исследовать рефлекс, осуществляемые с помощью определенных нервов и мышечных групп. Их исследования позволили впервые представить рефлекс как целостную структурно- функциональную единицу и рефлекторная дуга стала доступна для анатомического и нейрофизиологического анализа.

Рефлексы часто рассматривают как одну из самых простых единиц поведения. Рефлекс, который заставляет нас закрыть глаза при вспышке света, или отдернуть ногу, наступившую на что-то острое, функционально очень важен. Кажется, что он не имеет ничего общего с видами поведения – строительство гнезда, демонстрация перед половым партнером, пробежка в лабиринте для получения пищи и т.д. Такие виды поведения обычно более сложны по форме, чем рефлексы, но наша цель состоит в том, чтобы показать, что и те, и другие составляют поведение и, что мы познаём некоторые основные черты механизмов поведения, изучая общие для тех и других свойства. Невозможно провести четкую границу между рефлексами и сложными формами поведения. Очевидно, что сложные формы поведения могут включать много рефлексов; рефлекс глотания является кульминацией сложного поведения при потоке пищи, а рефлексы, контролирующие равновесие и ходьбу, включены почти во все сложные формы поведения. Рефлексы и сложные формы поведения представляют собой крайние точки непрерывной шкалы.

Этологи рассматривали поведение как набор адекватных процессов, каждый из которых представляет интерес с точки зрения специфических преимуществ, которые он даёт животному. Они исследовали целостное поведение самых разнообразных видов и в результате тщательного наблюдения за свободным поведением животных в 1950 г. *Конрад Лоренц* пришел к выводу, что значительная часть отдельных двигательных актов и реакций на внешние стимулы можно описать как **комплексы фиксированных действий**.

Тема 3

Научение и память

Один из вопросов, который возникает при изучении обучения – как **преддетерминированность нервной системы** совмещается с очевидной изменчивостью поведения. Наиболее интересные ответы дают 2 теории: пластических и динамических изменений.

Гипотеза пластических изменений гласит, что при научении происходит функциональное (пластическое) изменение свойств нейронов или их связей. Она была выдвинута в начале 20-го столетия *Луigarо* и *Танци*. *Рамон-и-Кахал* объединил и развил представления о пластических изменениях. Современные варианты сформулировали *Ежи Конорски* и *Дональд Хебб*: несмотря на то, что нейроны и анатомические связи развиваются по плану, прочность и эффективность некоторых анатомических межнейронных связей определена не полностью. Жизненный опыт может изменить деятельность нейронов и эффективность некоторых синапсов. Эта гипотеза предсказывает, что нейроны и особенно некоторые типы синапсов, способны изменять свои свойства в результате изменений активности.

Под пластическими перестройками понимаются «любые изменения эффективности или направленности связей между нервными клетками, которые по длительности превышают обычные синаптические и импульсные процессы». **Пластичность** – основная и наиболее специфическая характеристика нервных клеток. Пластические изменения приводят к длительным модификациям клеточной и синаптической функций, которые позволяют объяснить простые видоизменения поведенческих реакций. Гипотеза о нейронной пластичности была предложена для того, чтобы примирить представление о детерминированности нервной системы с хорошо известным фактом изменчивости поведения, и она хорошо

предсказывает способность нейронов и особенно их синапсов изменять свои функциональные свойства в результате повторной активации.

Гипотеза динамических изменений гласит, что научение связано с появлением стойкой активности в цепях связанных между собой нейронов (А.Форбс). Позднее Лоренто де Но (1938) развил идею о реверберирующих цепях. Он обнаружил, что корковые нейроны часто образуют замкнутые цепи, благодаря этому нейронная активность могла бы поддерживаться циркуляцией (реверберацией). Психологи нашли идею о динамической активности нервной сети весьма привлекательной, прежде всего для кратковременной памяти из-за замкнутых сетей нейронов. Однако оказалось, что в таких нейронных сетях не все синапсы возбуждающие, а имеется много тормозных синапсов, и очень часто это были не петли самовозбуждения, а тормозные связи, препятствующие повторному возбуждению.

Обучение обеспечивает приспособление индивида к изменяющейся окружающей обстановке, к переменам во внешней и внутренней среде. Прежде всего, выделяют ассоциативные и неассоциативные формы обучения. **Неассоциативные формы обучения** – это привыкание, сенситизация, гетеросинаптическое облегчение, посттетаническая потенция. К **ассоциативному обучению** относят классический и инструментальный условные рефлексы. К обучению обычно не относят изменения реакций, связанные с сенсорной адаптацией, утомлением, т.е. с процессами в рецепторном или двигательном аппарате, а также функциональные перестройки, непосредственно обусловленные созреванием морфологических структур и систем организма. Экспериментальное исследование научения связано, прежде всего, с именами *Э.Торндайка* и *И.П.Павлова*, которые разработали две модельные системы или парадигмы предназначенные для исследования способности животных к научению: схемы инструментального и классического условного рефлексов. Под

влиянием этих двух ученых исследователи длительное время меньше интересовались поведением, а больше научением, т.е. изменениям поведения.

Спенсер ввел метод проб и ошибок, которым широко пользовался *Дженингс*, разработавший бихевиористский подход к психологии, заключавшейся в изучении поведения объективным путем. Наиболее сильно это направление было разработано *Эдуардом Торндайком* (1874-1949), который сформулировал ряд законов обучения (схема **инструментального условного рефлекса**) и отметил важность подкрепления: “научение идет быстрее, если вознаграждать только правильные действия...”. Бихевиоризм – это изучение поведения животных объективным путем. В основном это констатация факта, что животные могут приобретать полезные навыки, закрепляющиеся в результате упражнения. Возникновение бихевиоризма было прогрессивным явлением в истории психологии, т.к. было показано, что ассоциация – это не связь между идеями, а связь между стимулом и ответом организма.

Другой экспериментальный подход был независимо разработан *И.П.Павловым* (1849-1936) – подход, который мы знаем как теорию условных рефлексов или **классический условный рефлекс**. Он разделял раздражители на эффективные (безусловные) и неэффективные, которые позже были названы условными, причем повторение сочетаний этих стимулов в определенной временной последовательности ведет к возникновению ассоциаций между ними – образованию условного рефлекса. И.П.Павлов считал условный рефлекс центральным явлением в деятельности мозга, и именно условный рефлекс служил ему архимедовым рычагом для строго научного познания закономерностей деятельности мозга. Разработанный И.П.Павловым условно-рефлекторный метод привел к качественному сдвигу в исследованиях поведения и психической

деятельности. На основании использования метода условного рефлекса возникла и развилась физиология высшей нервной (психической) деятельности, основной задачей которой является изучение закономерностей и механизмов работы головного мозга.

Мы рассмотрели две основные модельные системы, или парадигмы, для исследования способности животных к научению: инструментальный и классический условный рефлексы. В обеих парадигмах устанавливается связь между двумя событиями. Инструментальный условный рефлекс связывает реакции животного и подкрепляющий стимул, а классический условный рефлекс – два раздражителя (условный и безусловный). В инструментальном условном рефлексе правильная реакция ведет непосредственно к подкреплению, а в классическом условном рефлексе экспериментатор предъявляет животному второй (безусловный) раздражитель через определенное время после первого (условного). Эти парадигмы означали важный шаг вперед, так как связывали концепцию научения путем ассоциаций с концепцией рефлекторного акта, что привело к решительному сдвигу, который сделал исследование научения доступным для экспериментального анализа.

Очень интересным фактом является **научение с одной попытки**, встречающееся даже у примитивных животных. Речь идет о встрече с очень сильными стимулами, в основном опасными для жизни, травмирующими. Событие может произойти только один раз, но это научение становится чрезвычайно устойчивым к затуханию. Прежде всего, такой вид научения относится к различным формам пищевых отравлений. Научение с одной попытки представляет собой чрезвычайно важную с точки зрения выживания характеристику для всех животных и ясно, что оно сформировалось на самых ранних этапах эволюции. Эта форма научения может также служить основой целого ряда фобий, которые обусловлены

однократным испугом. Существует большой набор более сложных форм научения, которые относят к **когнитивным формам научения**. Это относится, в том числе и к следующим парадигмам научения: латентному научению, сенсорному предобусловливанию, импринтингу, викарному научению.

Латентное научение – это научение без видимого вознаграждения, наблюдаемое, например, тогда, когда животное знакомится с окружающей средой путем ее обследования. Крысы, имевшие возможность изучать лабиринт в течение нескольких дней без вознаграждения, позже, в опытах с пищевым подкреплением, быстрее проходят нужный путь и делают меньше ошибок, чем контрольные животные, которые раньше не знакомились с лабиринтом. Крыса должна изучить весь лабиринт путем разведки без подкрепления; вознаграждение просто побуждает животное учиться быстрее (рис. 3). Латентное научение весьма распространено в природе и явно выражено в разведочном поведении животных, имеющих свой «дом».

Викарное научение – это научение через наблюдение, через показ. Нужно подчеркнуть, что хотя научение не передается генетически, но викарное научение – это способ передачи навыков и опыта, накопленных предыдущими поколениями молодым особям, потомству. Например, воспитание тигрицей своих детенышей. Важную роль этот способ передачи знаний играет у людей при передаче умений и хитростей ремесел, включая практические занятия у студентов.

Импринтинг обычно наблюдается у птиц, которые начинают передвигаться почти сразу после вылупления из яйца – это своего рода «привязанности», реакция следования за любым крупным движущимся предметом (в норме – матерью), который птенец видит сразу после своего появления на свет. Импринтинг иллюстрирует тесную связь между развитием и определенными типами приобретенного поведения, указывая на

то, что два процесса, возможно, имеют какие-то общие черты. Но важным отличием импринтинга от обычного научения является то, что эта форма научения может происходить только на определенной стадии развития животного и является необратимым. Импринтинг возникает быстро, но только в течение критического раннего периода развития; будучи однажды приобретен, он обычно не исчезает. Импринтинг больше всего изучен на примере реакции следования у птиц. Исследователи нашли, что тут могут быть особые предпочтения. Например, часто слишком интенсивные движения могут вызвать реакцию бегства, а не приближения. Также могут быть световые предпочтения. Показано также, что при необходимости преодолевать определенные барьеры, в некоторых случаях импринтинг закрепляется значительно прочнее. Явление импринтинга позволяет решать очень существенный вопрос для адаптации животных, перенося генетически наследуемый признак в конкретные условия проживания популяции.

Для многих форм обучения характерно плавное улучшение выполнения задачи, однако в некоторых моделях обучения, в основе которых лежит создание проблемной ситуации, было обнаружено явление резкого скачкообразного изменения хода научения, соответствовавшего нахождению решения задачи с последующим успешным повторением найденного решения. Это явление получило название **инсайта**, или озарения.

Одной из форм высшей нервной деятельности является элементарная рассудочная деятельность. Наиболее характерное свойство **элементарной рассудочной деятельности животных** – это их способность улавливать простейшие эмпирические законы, связывающие предметы и явления окружающей среды, и возможность оперировать этими законами при построении программ поведения в новых ситуациях. Эта форма адаптивного поведения может осуществляться при первой встрече организма с

необычайной ситуацией, создавшейся в среде его обитания. При этом согласно представлениям *Л.В.Крушинского*, степень развития элементарной рассудочной деятельности животных на всех ступенях филогенеза детерминирована уровнем развития мозга.

Тема 4

Соотношение памяти и внимания

Вниманием называют направленность и сосредоточенность сознания на определенных объектах или определенной деятельности при отвлечении от всего остального. Внимание не может быть поставлено в один ряд с такими психическими процессами как ощущение, восприятие, мышление. Любая деятельность человека требует выделения объекта и сосредоточенности на нем.

Многие жизненные психологические проблемы, казалось бы, связанные с памятью, на самом деле зависят не от памяти как таковой, а от возможности обеспечить длительное и устойчивое внимание человека к запоминаемому или припоминаемому материалу. Если удастся обратить внимание человека на что-либо, сосредоточить его внимание на этом, то соответствующий материал лучше запоминается и, следовательно, дольше сохраняется в памяти.

Память — одно из свойств нервной системы, заключающееся в способности какое-то время сохранять информацию о событиях внешнего мира и реакциях организма на эти события, а также многократно воспроизводить и изменять эту информацию. Память – самая долговечная из наших способностей. В старости люди помнят события детства. Существует несколько оснований для классификации видов человеческой памяти. Одно из них – деление памяти по времени сохранения материала, другое – по преобладающему в процессах запоминания, сохранения и воспроизведения материала анализатору. В первом случае выделяют мгновенную, кратковременную, оперативную, долговременную и генетическую память. Во втором случае говорят о двигательной, зрительной, слуховой, обонятельной, осязательной, эмоциональной и других видах памяти.

Оперативная память связана с хранением информации, необходимой для решения конкретной задачи, в течение времени, которое требуется для ее решения. Но она отличается от кратковременной памяти, поскольку к оперативной памяти относятся только те следы, которые были воспроизведены. Кроме того, в ее состав входит часть информации из долговременной памяти, которая используется для характеристики текущей информации. Использование языка существенно влияет на память. Тестирование памяти показывает, что словесное описание событий может предопределить ответ испытуемого, потому что словесная память сохраняется значительно прочнее, чем другие формы памяти. Исследования демонстрируют не только важную роль языка, но также показывают, что память является активным процессом.

Наша память всегда приспосабливается к полученной информации, пытается ее осмыслить. Когда мы говорим о механизмах памяти, то мы говорим о процессах, через которые должен пройти любой человек, чтобы запомнить нужную информацию, а впоследствии ее воспроизвести. Основными процессами памяти являются: запоминание, сохранение, воспроизведение и забывание.

Запоминание – запечатление в сознании человека полученной информации, которая является необходимым условием обогащения опыта человека новыми знаниями, нормами поведения. Запоминание может быть произвольным, запланированным, а также непроизвольным, протекать независимо от воли человека.

Сохранение – удерживание в памяти полученных знаний в течение относительно длительного времени. При этом следы памяти не исчезают, а фиксируются в мозге, даже после исчезновения возбудителей, их вызвавших.

Воспроизведение – активизация закрепленного ранее содержания. Этот этап вспоминания или воспроизведения лежит в основе познавательных процессов. Благодаря этой фазе информация извлекается из библиотеки памяти.

Забывание – процесс, противоположный сохранению. Процесс забывания всегда интересовал исследователей. Было выяснено, что наибольший объем информации забывается в первый день после запоминания. Забывание может нести как негативную, так и позитивную функцию. Например, память о событиях, связанных с мучительными чувствами.

Тема 5

Консолидация следов памяти. Формирование энграммы. Формирование и развитие памяти

Память – самая долговечная из наших способностей. В старости люди помнят события детства. Случайно обороненное слово может навеять воспоминание о давно минувших событиях, воскресить давно забытые черты лица, пейзаж. Память определяет нашу индивидуальность и заставляет нас действовать тем или иным образом наравне, а может быть и в большей степени, чем любая другая отдельно взятая особенность нашей личности. Для каждого из нас **память уникальна**. Память позволяет нам осознавать нашу индивидуальность, а также личности других людей. Мы должны помнить, что следы памяти – это живые процессы, которые трансформируются и наполняются новым содержанием всякий раз, когда мы их оживляем. Большая часть истории человечества протекала до появления современных технологий, даже до появления письменности. В первобытных сообществах память о жизни отдельных людей, истории семей и племен передавалась в устной форме. То, что не удерживалось в индивидуальной памяти или не передавалось в процессе устного сообщения, навсегда забывалось.

Память является одной из основных когнитивных функций, она позволяет нам вспоминать прошедшие события, мысли, ощущения, взаимосвязь между ними. Память является способностью мозга к получению информации, ее кодированию, хранению и извлечению. Формирование памяти происходит в несколько стадий: кратковременная память, долговременная память, долгодлящаяся память. Память из кратковременной формы переходит в долговременную, в которой она может храниться длительное время, этот феномен называют консолидацией памяти. Консолидация играет ключевую роль в процессах формирования и

сохранения памяти, т.к. она определяет кодирование и длительность хранения энграммы. Долговременная память устойчива к блокаде биосинтеза белка, этот этап консолидации нуждается в экспрессии генов и синтезе новых белков.

Когда мы говорим о механизмах памяти, то мы говорим о процессах, через которые должен пройти любой человек, чтобы запомнить нужную информацию, а впоследствии ее воспроизвести. Основными процессами памяти являются: запоминание, сохранение, воспроизведение и забывание. Наиболее общепринятая гипотеза предполагает, что формирование энграммы осуществляется в два этапа. Сначала наблюдается **кратковременная фаза**, которая характеризуется неустойчивым состоянием и длится примерно в течение часа. Именно на этом этапе след памяти очень уязвим для действия различных амнезирующих веществ и воздействий. Второй этап – это переход следа памяти в устойчивое состояние, которое не меняется в течение продолжительного времени (сутки и более) – **долговременная память**. Фиксация энграммы осуществляется в процессе **консолидации**.

Основные положения теории консолидации следующие:

- Фиксацию следа памяти обеспечивает процесс консолидации.
- След памяти тем устойчивее, чем больший интервал времени проходит от момента завершения обучения до момента предъявления амнестического агента.
- След памяти можно разрушить, если он еще не консолидировался или консолидировался частично.
- Прерывание процесса консолидации приводит к физическому уничтожению энграммы.
- Разрушенный след памяти не восстанавливается, так как действие амнестических агентов необратимо.

Тема 6

Кратковременная и долговременная память, связь с биосинтезом белков и экспрессией генов

Понятие о кратковременной и долговременной памяти или концепция временной организации памяти является общим для большинства теорий памяти. Поэтому важным является определение критериев принадлежности энграммы к той или иной стадии ее развития. Было выделено **два хранилища памяти: кратковременное и долговременное**. По мнению одних исследователей, в кратковременной памяти след удерживается от нескольких секунд до нескольких часов, а в долговременной – от нескольких часов до нескольких дней, после чего переходит в постоянное хранение. Согласно другим представлениям, в кратковременной памяти след находится несколько секунд, а в долговременной – от нескольких секунд до нескольких лет. На самом деле эти различия, скорее всего, отражают тип памяти, который был исследован – процедурная или декларативная память.

Основные характеристики кратковременной памяти следующие:

- Кратковременная память необходима для перехода следа в долговременную память.
- Содержимое кратковременной памяти быстро угасает (оно может быть разрушено различными амнестическими воздействиями).
- Объем кратковременной памяти ограничен, в отличие от долговременной памяти, которая практически постоянна, а объем ее бесконечен.

Основные характеристики долговременной памяти следующие:

- След памяти, прошедший консолидацию и попавший на хранение в долговременную память, не подвергается разрушающему действию амнестических агентов.
- Энграмма в долговременной памяти, в отличие от кратковременной, устойчива, время ее хранения не ограничено, так же как и сохраняемый объем информации.

Объем кратковременной памяти индивидуален. Он характеризует природную память человека и обнаруживает тенденцию к сохранению в течение всей жизни. Им в первую очередь определяется механическая память, ее возможности. С особенностями кратковременной памяти, обусловленными ограниченностью ее объема, связано такое свойство, как замещение. Оно проявляется в том, что при переполнении индивидуально ограниченного объема кратковременной памяти человека вновь поступающая информация частично вытесняет память, хранящуюся там, и последняя безвозвратно исчезает, забывается, не попадает в долговременное хранилище. Это, в частности, происходит тогда, когда человеку приходится иметь дело с такой информацией, которую он не в состоянии полностью запомнить и которая ему предъявляется непрерывно и последовательно. Переход информации из кратковременной памяти в долговременную связан с рядом особенностей. В кратковременную память попадают последние 5-9 единиц информации, поступившие через органы чувств, они-то и проникают в первую очередь в долговременную память. Сделав сознательное усилие, повторяя материал, можно удерживать его в кратковременной памяти и на более длительный срок, чем несколько десятков секунд. Тем самым можно обеспечить перевод из кратковременной в долговременную память такого количества информации, которое превышает индивидуальный объем кратковременной памяти. Этот механизм лежит в основе запоминания путем повторения. Обычно же без повторения в долговременной памяти оказывается лишь то, что находится в сфере внимания человека. Данную особенность кратковременной памяти иллюстрирует следующий опыт. В нем испытуемых просят запомнить всего лишь 3 буквы и через 18с воспроизвести их. Но в интервале между первичным восприятием этих букв и их припоминанием испытуемым не дают возможности повторять эти буквы про себя. Сразу же после предъявления трех разных букв им предлагается в быстром темпе начать вести обратный счет тройками,

начиная с какого-нибудь большого числа, например с 55. В этом случае оказывается, что многие испытуемые вообще не в состоянии запомнить данные буквы и безошибочно их воспроизвести через 18с. Результаты показывают, что в памяти людей, прошедших через подобный опыт, сохраняется не более 20% первоначально воспринятой ими информации.

Кратковременная память переходит в долговременную в ходе процесса, который называется **консолидация**, которая объединяет два феномена, существующих на разных уровнях. Системная модель рассматривает консолидацию как процесс переноса информации из медиальных височных долей в неокортекс, что занимает недели и месяцы после обучения. Консолидация памяти на молекулярном уровне является процессом, происходящим в одних и тех же нервных клетках. Этот процесс зависит от экспрессии генов, синтеза белков *de novo* и завершается через несколько часов после обучения. Поэтому утверждается, что для формирования долговременной памяти необходим белковый синтез. Это утверждение доказывается экспериментами, показывающими, что при блокаде синтеза белков формирования долговременной памяти не происходит.

Многочисленные экспериментальные данные свидетельствуют, что при заблокированном биосинтезе кратковременная память сохраняется, однако в этих условиях не происходит консолидация и память не переходит в долговременную фазу. Примером могут служить эксперименты, проведенные под руководством профессора *Стэнли Роуза*. Им было показано, что выработка ассоциативной связи между клеванием бусины цыпленком и горьким вкусом приводит к изменению поведенческой реакции, к ряду последовательных событий в определенной области переднего мозга. Эти события завершались структурной модификацией синапсов и дендритов (что, естественно, требовало нового биосинтеза), приводящих к изменению электрических свойств нейронов.

Тема 7

Реконсолидация следов памяти

В последние годы было обнаружено, что долговременную память можно стереть или изменить при применении определенных воздействий. Поскольку эти воздействия должны применяться одновременно с блокадой белкового синтеза, явление было названо реконсолидацией. **Реконсолидация – процесс зависимой от белкового синтеза реорганизации памяти после её извлечения каким-либо из компонентов ситуации обучения.** Кроме периода чувствительности к блокаторам синтеза белка сразу после обучения, было убедительно показано, что напоминание (обращение к памяти, реактивация памяти) также связано с появлением периода чувствительности к блокаторам синтеза белка. Для воспроизведения доступен только активный след, большинство же следов памяти находится в неактивном состоянии. Реконсолидация не отменяет модификаций, обусловивших формирование долговременной памяти.

Вновь полученная информация какое-то время существует в лабильном состоянии. Однако потом, со временем, она становится стабильной, не чувствительной к разрушающим агентам, например к электрошоку, блокаторам синтеза белка, эпилепсии. Давно возникал вопрос, каким образом новая информация взаимодействует со старой памятью, как она в нее включается. Экспериментальные данные последних лет позволяют рассматривать память не как точное описание прошлых событий, а как динамический процесс обновления памяти. Установлено, что процессы формирования памяти и их хранения являются исключительно динамичными. Консолидированная долговременная память может подвергаться реорганизации в результате напоминания - предъявления обученному животному одного из компонентов ситуации обучения, после ознакомления животного с обстановкой.

Если животному напомнить предыдущий опыт и вскоре применить блокатор белкового синтеза, то консолидированная память об этом опыте исчезнет. Воспоминание сохраненной памяти - это не просто повторное воспроизведение, а реконструкция, попытка заново пережить то, что когда-то было. Фактически, если воспоминания, которые стали устойчивыми к ингибиторам экспрессии генов, извлекаются, они снова становятся лабильными в течение ограниченного времени. Выяснение природы и временной эволюции биологических изменений, сопровождающих кодирование, хранение и поиск, является ключом к пониманию формирования памяти.

Тема 8

Декларативная и процедурная память

Деление памяти на кратковременную и долговременную явно упрощает более сложную действительность, хотя временное измерение, естественно, нельзя игнорировать. Одним из первых можно провести различие между памятью на **действия** и памятью на **названия**. Можно обучиться езде на велосипеде и можно узнать его название. Эти два типа научения представляют существенно разные процессы и в разной степени зависят от времени и расстройств памяти. Название может быть забыто, например, после травмы, однако само умение езды на велосипеде человек не забывает, хотя обучается этому процессу путем проб и ошибок. Память в данном случае заключена и в мозгу, и в теле. В 80-х годах *Лари Сквайр* предложил усвоение навыков называть **процедурной памятью**, а запоминание сведений – **декларативной памятью**.

Процедурная память — это знание того, как нужно действовать. Процедурная память, вероятно, развивается в ходе эволюции раньше, чем декларативная. Привыкание и классическое обусловливание — это примеры приобретения процедурной памяти. Процедурная память основана на биохимических и биофизических изменениях, происходящих только в тех нервных сетях, которые непосредственно участвуют в усвоенных действиях.

Декларативная память обеспечивает ясный и доступный отчет о прошлом индивидуальном опыте. В отличие от имплицитной процедурной памяти, она является эксплицитной, сознательной. Память на события и факты включает запоминание слов, лиц и т.д. Содержание декларативной памяти может быть декларировано. Она зависит от интеграции в мозговых структурах и связей с медиальной височной корой и диэнцефалоном, повреждение которых становится причиной её нарушения. Организация декларативной памяти требует переработки информации в височных долях

мозга и таламусе. Структурой, важной для декларативной памяти, является гиппокамп (включая собственно гиппокамп и зубчатую извилину, субикулярный комплекс и энторинальную кору) вместе с парагиппокампальной корой. Внутри диэнцефалона важные для декларативной памяти структуры и связи включают медиодорзальные ядра таламуса, передние ядра, маммилоталамический тракт и внутреннюю медуллярную пластинку. В то время как декларативная память относится к биологически значимым категориям памяти, зависящим от специфических мозговых систем, недеklarативная память охватывает несколько видов памяти и зависит от множества структур мозга.

В последние годы часто их часто называют эксплицитной, осознанной (декларативной) и имплицитной, неосознанной (процедурной). **Эксплицитная память** связана с быстрым осознанным обучением. С ее помощью человек различает знакомые и незнакомые события. Декларативная (эксплицитная) память обеспечивает хранение информации, которая может быть четко сформулирована. **Имплицитная (процедурная) память** связана с медленным обучением, при котором испытуемый иногда сам не знает, чему и как он обучился. Происходит фиксация причинно-следственных отношений с помощью активности систем памяти, не касающихся общего запаса знаний. В этом типе обучения участвуют сенсорные и моторные области мозга, непосредственно контролирующие сенсорные входы и двигательную активность, которые сочетаются в том или ином задании.

Тема 9

Нейронная организация оборонительного поведения

Наш сенсорный опыт очень непосредственен, поэтому понять его гораздо легче, чем многие другие аспекты нервной деятельности. Мы все согласны с тем, что существуют виды органов чувств, которые информируют нас об окружающей обстановке. Это есть сенсорные модальности.

Оборонительное поведение наземных моллюсков более доступно для наблюдения в сравнении с другими формами активности. Основная стратегия улитки – быстро убрать наиболее выступающие части тела при появлении чего-то нового или опасного. Поведенческие исследования преимущественно касаются отдельных фрагментов именно этого класса реакций. У виноградной улитки наиболее полно изучена нейронная структура оборонительного рефлекса закрытия пневмостома. Закрытие дыхательного отверстия реализуется через командные нейроны оборонительного поведения: ЛПа3, ППа3, ЛПа2, ППа2, ЛПа5, которые относят к эфферентному звену этого безусловного рефлекса, так как импульсный разряд каждого из этих нейронов, мотонейроны реакции закрытия пневмостома в париетальных ганглиях. В висцеральном ганглии найдены спонтанно-активные нейроны, которые по косвенным приводят к движениям. На этот пул оказывают влияние командные нейроны закрытия пневмостома. Сенсорную часть оборонительного рефлекса закрытия вызванный внутриклеточным разрядом, приводит к реализации оборонительной реакции закрытия дыхальца. В последнее время идентифицированы характеристикам представляющие собой группу мотонейронов.

Совокупность определенным образом организованных мышечных единиц образует **моторное поле** рефлекса. Трансформация моторного поля во времени при реализации рефлекса образует траекторию его изменений в

пространстве состояний. При значительном различии рефлексов по организации их моторных полей каждый из них варьирует от реализации к реализации, так что траектория изменений моторного поля по времени по всем реализациям представляет собой полосу возможных изменений. Совокупность рецепторов, возбуждение которых приводит к возникновению определенного рефлекса, образует его **рецептивное поле**. Структура рецептивного поля рефлекса меняется в зависимости от ряда условий, связанных с внешней и внутренней средой организма.

Командный нейрон представляет собой интернейрон, возбуждение которого вызывает целостный поведенческий акт или его отдельный фрагмент путем активации одних и торможения других мотонейронов. Каждый командный нейрон характеризуется своим моторным полем. **Модуляторные нейроны** оборонительного рефлекса представлены пулом серотонинергических нейронов pedalного ганглия. Электрическое раздражение этих нейронов ведет к выделению серотонина, который, активируя аденилатциклазу, обеспечивает синтез цАМФ, приводит при участии цАМФ-зависимой протеинкиназы, к фосфорилированию белков, образующих кальциевые каналы. Серотонин как медиатор модулирующего нейрона переводит кальциевые каналы из закрытого состояния в рабочее, реактивное, состояние. Теперь приход нервного импульса к синаптической терминали вызовет дополнительное открытие кальциевых каналов и увеличение входа кальция, что, в свою очередь, приведет к увеличению амплитуды возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП) в командном нейроне. Таким образом, можно считать, что модуляторные нейроны – это функциональный класс клеток, участвующих в организации оборонительного поведения.

Тема 10

Нейронная организация пищевого поведения

Пищевое поведение принято разделять на две основные фазы: appetitive и consummatory. **Appetitive фаза** состоит из движений, направленных на поиск пищи, тогда как **consummatory фаза** обычно представляет собой ритмичные движения различных пищедобывательных структур, прежде всего радулы, обеспечивающие поглощение пищи. Триггером, запускающим appetitive фазу пищевого поведения, обычно является запах пищи. Непосредственный контакт с пищей, определяемый при помощи механо- и хеморецепции, запускает следующую стадию пищевого поведения – consummatory. У хищных видов между appetitive и consummatory фазами пищевого поведения присутствует дополнительная фаза – фаза поимки жертвы. Для поимки жертвы зачастую используются высокоспециализированные структуры пищевого аппарата, адаптировавшиеся в процессе эволюции к тому или иному виду жертвы. После поимки жертвы *Clione* начинает быстро манипулировать щупальцами таким образом, чтобы отверстие раковины *Limacina* оказалось напротив ротового отверстия *Clione*. После этого происходит экстракция тела жертвы из раковины – наступает consummatory стадия пищевого поведения. На этой стадии *Clione* также использует специализированные пищевые структуры, возникшие в эволюции исключительно у гимносомат, – хитиновые крючки. Крючки находятся в массивных мышечных сумках, находящихся позади буккальных щупалец.

Тема 11

Клеточные и нейронные основы обучения и памяти

Основные “строительные блоки” в мозгу – нейроны или нервные клетки. Но они не являются единственными клетками в нервной системе: в перечень структурных элементов мозга следует также включить глиальные клетки, которые скрепляют нейроны и, вероятно, помогают питать их и удалять ненужные продукты обмена веществ; кровеносные сосуды и составляющие их клетки; различные покрывающие мозг оболочки и т.д. От тела клетки отходит главный отросток в виде цилиндрической нити – аксон, через который передаётся сигнал.

Разработать эффективный подход к изучению клеточных основ биологии поведения легче всего, сосредоточившись на каком-то одном организме, либо группе животных, имеющих преимущества перед остальными. Этот прием является стандартным и довольно часто позволяет сделать открытие. Ключевые принципы нейробиологии, как и других биологических наук выведены из работ на множестве разных организмах. Так, представления о генерации потенциала действия возникли в результате исследований на гигантском аксоне кальмара, о синаптической передаче – при изучении нервно-мышечного синапса, преимущественно лягушки, о зрительной интеграции – в работах на коре больших полушарий мозга кошки, о двигательной координации – на членистоногих и обезьянах. Этот подход приводит к быстрому формированию идей. При клеточном анализе у беспозвоночных – моллюсков можно составить **карты идентифицированных нейронов**, где нервную клетку можно узнать по различным характеристикам: размеру, цвету, форме, месторасположению, характеру реакции на электрический стимул или аппликацию медиатора, по биофизическим свойствам и, наконец, по их роли в определенном поведении. Можно также составить карту связей между клетками, а

отдельные клетки соотносить с сенсорными и моторными структурами, также выделить интернейроны и нейроны, выполняющие командные функции. К настоящему времени на этих объектах идентифицированы десятки нейронов, кроме того, большое число нервных клеток относится к идентифицируемым, то есть уникальным по своим свойствам и в силу этого поддающимся индивидуальному опознанию у каждой особи.

Было найдено, что открытые в ганглиях беспозвоночных животных идентифицируемые клетки образуют друг с другом строго определенные связи. Это привело к созданию «монтажных схем» разных поведенческих нейронных сетей и тем самым позволило точно исследовать причинную связь отдельных нейронов с поведением. Установление факта клеточного строения нервной системы ещё не означало раскрытия механизмов её функционирования. В нервной системе клетки выполняют многочисленные метаболические функции, а также несут функцию поддержания механической прочности. Однако нервная система отличается тем, что нейроны участвуют в переработке информации, а выполнение таких операций требует специфической организации системы нервных клеток в **нейронные сети**, которая позволяет передавать информацию по конкретным путям и объединять различные виды информации определенным образом. Более высокий уровень организации, чем отдельная нервная клетка – это мультинейронные сети, в которые организованы отдельные клетки с целью выполнения определенных функций, таких как зрительное восприятие или пищевые реакции. Ещё более высокий уровень организации – это многочисленные перекрывающиеся сети, которые оказываются задействованными в организации значительно более сложных форм поведения целого организма, таких, как сон, эмоции, мышление. Основу такой нервной организации составляют синаптические единицы, включенные в **мультинейронные сети** и ансамбли.

Тема 12

Мембранные механизмы простых форм обучения

Пластичность – это наиболее специфическая функциональная характеристика нервных клеток. Ее определяют как длительные модификации клеточной и синаптической функций, позволяющие объяснить простые видоизменения поведенческих реакций, способность к изменению реактивности под влиянием последовательных раздражений или при ассоциировании с другими факторами. При разработке клеточных и молекулярных подходов к анализу пластичности логично рассмотрение мембранных механизмов. Это связано, прежде всего, с тем, что фундаментальные положения, лежащие в основе современного понимания клеточной реактивности, возникли на признании первостепенной роли мембранных процессов (в первую очередь ионотранспортных) в обеспечении взаимодействия клеток с окружающей средой. Наиболее полно пластичность проявляется при ассоциативном и неассоциативном обучении. Первое общее предположение, лежащее в основе исследования обучения заключалось в том, что ассоциативные изменения – это свойства сложных сетей. Хебб предположил, что ассоциация может формироваться при совпадении запуска потенциалов действия на пресинаптическом и постсинаптическом нейронах (пре- пост совпадение). Другой механизм был предложен на основе исследований на моллюске *Aplysia*, где ассоциация формировалась при совпадении потенциала действия (ПД) в пресинаптическом нейроне с ПД в модуляторном нейроне (пре-модуляторное совпадение). Этот ассоциативный механизм получил название пре-модулирующего или облегчения, зависящего от активности. Поэтому следующим вопросом, который был поставлен перед нейробиологией обучения и памяти, - это вопрос о мембранных механизмах тех клеточных изменений, которые возникают при обучении.

Основные формы обучения – привыкание и облегчение, классический условный и инструментальный рефлекс достигаются определенным подбором раздражений и строго очерченных схем их распределения во времени. Это позволяет исследовать нейронную активность отдельных структур не только в условиях поведенческих реакций на бодрствующих здоровых животных с естественными стимулами, но и в опытах на более или менее изолированных препаратах с использованием искусственных, чаще электрических раздражений не только периферических нервов и образований, но и элементов центральной нервной системы. При этом эффект, получаемый в таких модельных опытах, оценивается, скорее, по характеру нейронных реакций и реже – по изменениям соответствующих эффекторных органов. Можно выделить два основных класса объектов, которые используются для исследования нейронных аналогов обучения: 1) различные виды препаратов нервной системы беспозвоночных и 2) центральные структуры головного мозга млекопитающих в условиях микроэлектродного отведения и в препаратах *in vitro* и в срезах.

Габитуацией называют постепенное уменьшение силы последовательных рефлекторных реакций, вызываемых повторными раздражениями. Привыкание определяется как форма неассоциативного обучения, а не как сенсорная адаптация. Привыкание представляет собой наиболее распространенный вид обучения в животном мире. Этим термином обозначается широко проявляемая в ежедневной жизни человека и животных модификация поведения при повторении или продолжающемся действии раздражителя, который не имеет серьезных последствий для организма. Наиболее характерной чертой этого вида обучения служит не приобретение новых реакций в поведении, а утрата или ослабление уже имеющихся. Формирование кратковременной габитуации и ее снятие не зависят ни от синтеза новых белков, ни от белков с очень быстрым кругооборотом. Анализ результатов, полученных на нервных клетках и

синаптических терминалях, позволяет сделать вывод, что привыкание развивается как за счет пресинаптических механизмов выделения медиатора, так и вследствие модификации эндогенных свойств постсинаптического нейрона и пластичности электровозбудимой мембраны - прежде всего Са-каналов и Са-зависимых К-каналов.

Сенситизация - это форма неассоциативного обучения, при которой у животного происходит значительное усиление величины вызванного рефлекса на ранее нейтральный стимул, следующего за нанесением сильных (повреждающих) стимулов в другом участке. Если после серии сильных безусловных раздражителей один раз предъявляется другой (неэффективный) раздражитель, то он способен вызвать реакцию, сходную с безусловной реакцией на сильные безусловные раздражители. Неоспоримо доказано, что изменения, связанные с сенситизацией, включают в себя увеличение амплитуды ВПСИ в моносинаптическом компоненте сенсомоторного синапса, т.е. в основе поведенческой сенситизации лежит гетеросинаптическое облегчение (ГСО). Сенситизацию можно определить как усиление рефлекторной реакции под влиянием сильного или повреждающего постороннего стимула. Между привыканием и сенситизацией существует ряд различий в механизмах формирования. Сенситизация происходит при воздействии не того раздражителя, который вызывает данный рефлекс, а постороннего и, таким образом, сенситизация является результатом возбуждения общих активационных систем, которое влияет на рефлекторную реакцию.

Тема 13

Биофизические механизмы ассоциативного обучения

Модификация поведения может быть связана со сложными последовательностями стимулов. Некоторые модификации связаны с активацией одного пути, который подвергается ритмической стимуляции. Но большинство из них, даже такие простые как дегабитуация и сенситизация, а тем более такие сложные, как выработка классических и инструментальных условных рефлексов, связаны с активностью двух разных путей. Для выяснения вопросов, возникающих при попытке исследования механизмов этих явлений, используют сложные комбинации стимулов в рамках так называемых нейронных аналогов или как их еще называют, электрофизиологических аналогов.

Обучение – это изменение поведения. Под обучением понимают процесс приобретения новых знаний живым объектом, стоящим на любом уровне эволюции. Именно обучение обеспечивает приспособление индивида к изменяющейся окружающей обстановке, к переменам во внешней и внутренней среде. Аплизия, прудовик и виноградная улитка к настоящему времени являются наиболее распространенными объектами для изучения механизмов пластичности нервной системы. Результаты показывают, что определяющую роль в механизмах ассоциативного обучения, выполненного как на препаратах обученных животных, так и в рамках клеточных аналогов обучения, прежде всего, по выработке долговременного облегчения синаптической передачи в сенсомоторных синапсах, играют мембранные процессы.

1. Сигнал распространяется в нервной системе по нейронной сети от нейрона к нейрону посредством синаптической передачи, а также внесинаптическим путем. 2. Вопрос в том, как эта информация должна преодолеть этот путь, чтобы произошло обучение? 3. Сигнал должен

преодолеть барьер синаптической щели. 3. Постсинаптический нейрон должен быть готов эту информацию принять.

В нейронной сети ряда моллюсков найдено, что пластичность элементов этой сети, определяющей поведение моллюска, обеспечивается модуляцией величины залповой активности и увеличением продолжительности потенциала действия. Это, по-видимому, является базовым механизмом, посредством которого регулируются пластические модификации поведения. Найдены также изменения входного сопротивления нейронов, ионных токов, обеспечивающих генерацию ПД в нейронах. Интересной находкой является обнаружение долговременной деполяризации у гермисенды, наступающей в результате обучения. Показано повышение возбудимости в командных клетках нейронной сети оборонительного поведения виноградной улитки при разных формах обучения. Это выражается в снижении мембранного потенциала командных нейронов и порога генерации потенциала действия. **Долговременная деполяризация** мембраны и увеличение возбудимости сопровождаются также повышением внутриклеточной концентрации Ca^{2+} , которую можно регистрировать по абсорбции индикатора арсеназо III. Позднее эти результаты были подтверждены визуализацией внутриклеточного Ca^{2+} с помощью красителя fura-2. Повышение внутриклеточной концентрации Ca^{2+} при обучении можно смоделировать внутриклеточной инъекцией этих ионов, которая продлевает и усиливает длительную деполяризацию фоторецепторов типа В, получивших сочетанные стимулы. Рассмотренные результаты, полученные на разных модельных объектах, свидетельствуют, что изменение возбудимости нейрональной мембраны являются клеточными механизмами обучения и памяти.

Тема 14

Синаптические механизмы пластичности

Межклеточная связь осуществляется при помощи специфических молекул – химических **мессенджеров** (циркулирующих гормонов и нейромедиаторов). Как ни удивительно, но только немногие из этих молекул проникают в клетку – мишень для того, чтобы вызвать изменения в ее функционировании. Чаще всего происходит как бы игра «в телефон» на клеточном уровне: большинство сигналов передается через посредников. По наружной поверхности разбросаны своего рода **антенны – молекулы рецепторов**. Они распознают приходящие сигналы и приводят в действие внутриклеточные пути передачи информации, которые, в конечном счете, ведут к регуляции клеточных процессов, например, секреции, сокращения, метаболизма или роста.

Самым сложным распространенным видом соединений в нервной системе является химический синапс. Он отличается от других типов соединений между нейронами тем, что здесь существует поляризация ориентации в направлении от нейрона к нейрону. Поляризация определяется главным образом двумя признаками: 1) неодинаковой степенью уплотненности двух смежных мембран и 2) наличием небольших везикул вблизи синаптической щели. Здесь можно с уверенностью говорить о наличии пресинаптического и постсинаптического участков.

В основе пластичности нервной системы лежат изменения **синаптической эффективности**, проявляющиеся в результате воздействия на пре- и постсинаптические структуры нервной сети. Коммуникации между нервными клетками или между нейроном и другой возбудимой клеткой происходят в специфических регионах, названных **синапсами**. В **химических синапсах** взаимодействие между нейронами осуществляется с

помощью **медиатора**, вещества, выделяющегося из пресинаптического окончания и действующего на постсинаптическую структуру. Ответ последней называется синаптическим потенциалом. Синаптические потенциалы могут быть деполяризующими, либо гиперполяризующими. Молекулы медиатора должны преодолеть препятствие, которым является синаптическая щель. **Синаптическая щель** — это пространство между пресинаптической мембраной и постсинаптической мембраной от 20 до 30 нанометров шириной, которое содержит связующие пре- и постсинапс структуры, построенные из протеогликана. Молекулы медиатора, высвобождаемые из пресинапса, связываются с рецепторами на постсинаптической мембране, в результате чего в рецепторных макромолекулах открываются ионные каналы (в случае канальных рецепторов, что является наиболее распространенным их типом; при работе рецепторов других типов механизм передачи сигнала отличается).

Поступление электрического импульса к пресинаптической мембране включает процесс синаптической передачи, первым этапом которой является входение ионов Ca^{2+} в пресинапс сквозь мембрану через специализированные кальциевые каналы, локализованные у синаптической щели. Вошедшие в нейрон ионы Ca^{2+} , после активации ими везикул с медиатором, деактивируются. Функционирование синапса представляется следующим образом: 1) происходит синтез медиатора; 2) далее молекулы медиатора включаются в везикулы; 3) оставшиеся молекулы разрушаются ферментами; 4) пришедший потенциал действия вызывает слипание везикул с пресинаптической мембраной и высвобождение медиатора в синаптическую щель; 5) часть молекул связывается с рецепторами на пресинаптической мембране; 6) большая часть молекул связывается с рецепторами на постсинаптической мембране; 7) оставшиеся молекулы подвергаются химической деградации под воздействием ферментов.

Тема 15

Посттетаническая потенция и гетеросинаптическое облегчение как клеточные механизмы процессов обучения и памяти

Потенция, или повышение эффективности физиологических механизмов после периода предшествующей активности. Она широко распространена в природе, но в каждом отдельном случае механизмы её различны. Важную роль в деятельности нервной системы играет посттетаническая потенция (ПТП), выражающаяся в облегчении передачи сигнала через синапс в течение десятков секунд или нескольких минут после периода синаптической активности. В основе ПТП лежит увеличение вероятности выделения квантов медиатора из пресинаптических нервных окончаний. Предполагается, что ПТП — один из механизмов обучения и памяти.

Пластичность центрального синапса, проявляющаяся в результате его использования, впервые была продемонстрирована в 1947 г. *Ларраби и Бронком* в вегетативном узле звездчатого ганглия кошки. Существенный прогресс в понимании молекулярно-клеточных механизмов неассоциативного обучения связан с исследованиями посттетанической потенции в структурах центральной нервной системы млекопитающих, особенно в переживающих срезах гиппокампа. **Синаптическая пластичность** — это возможность изменения силы синапса (величины изменения трансмембранного потенциала) в ответ на активацию постсинаптических рецепторов. Этот механизм характерен для всех организмов, обладающих нервной системой и способных хотя бы ненадолго чему-либо научиться. Были найдены две модели, где развивается длительная потенция - это синапсы на мотонейронах спинного мозга лягушки и различные внутригиппокампальные системы млекопитающих.

В ходе высокочастотной активности в синапсах с исходно низким уровнем секреции медиатора нередко происходит увеличение амплитуды постсинаптического потенциала. Этот процесс носит название облегчение и имеет пресинаптическую природу. Увеличение амплитуды постсинаптических потенциалов при высокочастотной активности может иметь и постсинаптическую природу. Такой вид пластичности связан с повышением чувствительности постсинаптических рецепторов к медиатору и называется потенциацией. Амплитуда постсинаптического потенциала может определенное время (секунды и минуты) оставаться повышенной и после окончания высокочастотной активности синапсов.

После стимуляции перфорантного пути залпом электрических импульсов частотой 10-100 Гц и длительностью до 10 сек наблюдалось необычно продолжительное (до 10 часов) усиление активности нейронов зубчатой извилины гиппокампа. Этот феномен был назван **долговременной (длительной) потенциацией**. Стойкостью синаптического повышения длительная потенциация отличалась от ранее открытых гетеросинаптического облегчения и посттетанической потенциации. На самом деле ДП длится гораздо более 10 часов; этот эффект наблюдали и у наркотизированных животных с вживленными электродами, причем в этом случае потенциация сохранялась иногда на протяжении 16 недель после первоначальной кратковременной стимуляции. По-видимому, краткая электрическая стимуляция гиппокампа приводила к изменению электрических свойств этих клеток.

Долговременная потенциация (англ, long-term potentiation) — это быстро развивающееся устойчивое усиление синаптической передачи в ответ на высокочастотное раздражение. Этот вид пластичности может продолжаться дни и месяцы. ДП наблюдается во всех отделах ЦНС, но наиболее полно она исследована у глутаматергических синапсов нейронов

гиппокампа. Глутаматные рецепторы NMDA- и AMPA-подтипов играют ключевую роль в возникновении и проявлении ДП. В глутаматергических и в ряде других центральных синапсов, где наблюдается ДП, постсинаптическая мембрана имеет особые компоненты, обладающие повышенной плотностью при электронномикроскопическом исследовании.

Механизм долговременной потенциации

— При высокочастотной стимуляции нейронов гиппокампа выделяется большое количество глутамата, деполяризуется постсинаптическая мембрана и происходит активация NMDA–рецепторов. Значительный кальциевый ток через эти каналы приводит к повышению концентрации ионов Ca^{2+} в постсинаптическом нейроне.

— Ионы Ca^{2+} связываются с внутриклеточным белком - кальмодулином (Кальмодулин - Ca^{2+} -связывающий белок; связывание с Ca^{2+} в цитоплазме клеток изменяет его конформацию и превращает его в активатор ферментов, например, фосфодиэстераз или киназы лёгкой цепи миозина.

— Ca^{2+} -кальмодулинзависимая протеинкиназа II фосфорилирует AMPA–рецепторы. После фосфорилирования возрастает их ионная проводимость, что приводит к увеличению постсинаптического ответа на каждый квант нейромедиатора. Кроме того, данный фермент мобилизует дополнительные AMPA–рецепторы из цитоплазмы в постсинаптическую мембрану, что приводит к увеличению квантового состава ПСП.

Существует три основных подтипа ионотропных глутаматных рецепторов: NMDA (чувствительны к N-метил-D-аспартату), AMPA (связываются с -амино-3-гидрокси-5-изоксазолпропионовой кислотой) и каинатные рецепторы. NMDA- и AMPA–рецепторы играют ключевую роль в возникновении и проявлении ДП.

Проблема **механизмов ДП** может быть разбита на 3 части. Начальная последовательность событий, которая приводит в движение процессы модификации, - это индукция ДП. Набор механизмов, содержащих конечную причину синаптического повышения, называется экспрессией. Факторы, которые управляют продолжительностью повышения, называются сохранением. Полное понимание механизмов ДП требует исследования каждой из ступеней и путей, по которым они взаимодействуют. Таким образом, посттетаническая потенция и длительная потенция - хорошо известные формы синаптической пластичности, характерные для мозга млекопитающих. Основным проявлением этих феноменов служит увеличение ответа постсинаптической клетки вследствие высокочастотной стимуляции пресинаптических путей.

Гетеросинаптическое облегчение. Интересная находка в исследованиях синаптической пластичности - это, несомненно, открытие **гетеросинаптического облегчения (ГСО)**, выражающегося в увеличении амплитуды возбуждающего постсинаптического потенциала одного входа при раздражении другого афферентного пути. В этом случае ВПСП, возникающий в ответ на тестирующий стимул, может стать достаточно эффективным для запуска потенциала действия. Так, при раздражении серией сильных стимулов афферентного пути, конвергирующего в идентифицированном нейроне R2 аплизии, *Э.Кэндел* и *Л.Тауц* обнаружили, что амплитуда ВПСП увеличивалась в несколько раз - возникало устойчивое гетеросинаптическое облегчение. Такое облегчение не есть результат увеличения спайковой активности тестируемого интернейрона и появления там потенциала действия. Оно может служить строгим доказательством отличия гетеросинаптического облегчения от других форм пластичности. При гетеросинаптическом облегчении в результате активации одного пути возникает увеличение амплитуды ВПСП в ответ на раздражение другого

пути, и ранее неэффективный тестируемый ВПСП становится эффективным для запуска потенциала действия.

Такое облегчение не есть результат увеличения спайковой активности тестируемого интернейрона и появления там потенциала действия. Оно может служить строгим доказательством отличия гетеросинаптического облегчения от других форм пластичности. При гетеросинаптическом облегчении в результате активации одного пути возникает увеличение амплитуды ВПСП в ответ на раздражение другого пути, и ранее неэффективный тестируемый ВПСП становится эффективным для запуска потенциала действия. Сенситизирующий стимул хвоста аплизии или кожи виноградной улитки возбуждает группу модуляторных нейронов, этот гетеросинаптический процесс назван **пресинаптическим облегчением**. Некоторые из модуляторных нейронов являются серотонинергическими. Было обнаружено, что серотонин вызывает облегчение ВПСП в постсинаптическом нейроне аплизии, поэтому был сделан вывод, что медиатором, вызывающим гетеросинаптическое облегчение, является серотонин. Также было доказано участие цАМФ в гетеросинаптическом облегчении. Было показано, что пресинаптическое облегчение сенсорного нейрона происходит в результате цАМФ-зависимого возрастания электроуправляемого Ca-тока сенсорного нейрона.

ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН СЕМИНАРСКИХ ЗАНЯТИЙ ПО КУРСУ "ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПАМЯТИ"

Занятие № 1. Стратегии поведения. Их эволюционный смысл. **Занятие № 2.** Врожденное поведение. Инстинктивное поведение и научение.

Контрольная работа № 1. Классификация форм поведения. Врожденное и приобретенное поведение. **Контрольная работа № 2.** Пластичность нервной системы. **Занятие № 3.** Компьютерная и человеческая память. Память как процесс. **Контрольная работа № 3.** Новые стратегии в проблеме консолидации памяти.

Занятие № 4. Клеточный уровень в нейробиологии. Нейронная основа поведения. Структурная организация дуги безусловного рефлекса.

Контрольная работа № 4. Нейронная основа оборонительного и пищевого поведения. **Контрольная работа № 5.** Нейронные и биофизические механизмы ассоциативного обучения. **Занятие № 5.** Электрические потенциалы клетки. **Контрольная работа № 6.** Нейронные аналоги обучения. **Контрольная работа № 7.** Посттетаническая и длительная потенция.

САМОСТОЯТЕЛЬНАЯ РАБОТА СТУДЕНТОВ (СРС) включает следующие виды работ:- изучение теоретического лекционного материала; - проработка теоретического материала (конспекты лекций, основная и дополнительная литература). Самостоятельная работа выполняется студентами по заданию и при методическом руководстве преподавателя, но без его непосредственного участия. Самостоятельная работа подразделяется на самостоятельную работу на аудиторных занятиях и на внеаудиторную самостоятельную работу. Самостоятельная работа обучающихся включает как полностью самостоятельное освоение отдельных тем (разделов) дисциплины, так и проработку тем (разделов), осваиваемых во время

аудиторной работы. Во время самостоятельной работы обучающиеся читают и конспектируют учебную, научную и справочную литературу, выполняют задания, направленные на закрепление знаний и отработку умений и навыков, готовятся к текущему и промежуточному контролю по дисциплине.

Физиологические основы памяти – темы докладов: 1. Эволюция памяти. Естественный отбор. Естественный отбор и поведение. 2. Эволюция адаптивных стратегий. Истоки поведения. Классификация форм поведения.

3. Единицы поведения: рефлекторный акт, фиксированный акт, рефлекторный комплекс, комплекс фиксированных действий. 4. Инстинктивное поведение и научение. Этология – наука о поведении. Врожденное поведение. 5. Клеточный уровень в нейробиологии. Нейронная основа поведения. Структурная организация дуги безусловного рефлекса. Командные и модуляторные элементы. Нейронная организация элементарного и сложного поведения. 6. Генетика поведения и нейронная организация врожденного поведения. 7. Виды научения. Экспериментальные исследования поведения. Ассоциативные и неассоциативные типы изменения поведения, условные рефлексы. Когнитивные формы научения. 8. Компьютерная и человеческая память. Память как процесс. Энгграмма и способы ее формирования. Консолидация памяти. 9. Пластичность нервной системы. Гипотезы пластических и динамических изменений в нервной системе. Нейронные или электрофизиологические аналоги обучения. 10. Электрические потенциалы мозга. Мембранные механизмы привыкания и сенситизации. Молекулярная природа синаптической передачи. Ионные механизмы посттетанической потенциации. 11. Гетеросинаптическое облегчение – основа поведенческой сенситизации. Роль ионов кальция и циклических нуклеотидов в формировании гетеросинаптического облегчения и посттетанической потенциации. 12. Нейронные и биофизические механизмы ассоциативного обучения. Ассоциативное обучение в простых системах беспозвоночных. Сенситизация и выработка условных рефлексов. 13. Пачечная активность нейрона и продолжительность потенциала действия – базовые механизмы пластичности на уровне нейронных сетей. Роль кальциевых и быстрых калиевых каналов в механизмах формирования условного рефлекса. 14. Кратковременная и

долговременная память. Биосинтез и долговременная память. Экспрессия генов. Молекулярно-генетические механизмы обучения. Соотношение памяти и внимания. 15. Декларативная и процедурная память. Контексты и ключи для улучшения памяти. Нарушения памяти. Возможные воздействия на память. Соотношение кратковременной и долговременной памяти. 16. Клеточная нейробиология и аномальное поведение. Модели долговременной сенситизации рефлекса. Крайняя форма сенситизации – клеточная модель стресса. Долговременная сенситизация и ассоциативное обучение. Мембранные корреляты в командных нейронах.

КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ

1. Какие функции поведения вы знаете?
2. Включает ли поведение только процессы, при помощи которых животное ощущает внешний мир, или это также ощущение внутреннего состояния своего тела?
3. Существует ли связь между естественным отбором и поведением?
4. Как эволюционные процессы влияют на отбор форм поведения?
5. Как определить значение для выживания конкретных типов поведения?
6. Что такое инстинкт?
7. В чем состоит биологический смысл инстинкта?
8. Какие единицы поведения вы знаете?
9. В чем состоит различие между рефлекторным комплексом и комплексом фиксированных действий?
10. Истоки этологического подхода к исследованию (изучению) поведения.
11. Вызывают ли различие стратегий поведения у животных генетические факторы?
12. Вызывают ли различие стратегий поведения у животных факторы внешней среды?
13. Могут ли быть одинаковые стратегии поведения у разных животных?
14. Как идет формирование различных стратегий поведения у животных?
15. Какие необходимы условия для сохранения гена в популяции?

16. Что такое обучение?
17. В чем состоит биологическое значение обучения?
18. Какие особенности объектов необходимы для исследования генетических аспектов поведения?
19. Основные принципы неассоциативных форм обучения.
20. Основные принципы ассоциативных форм обучения.
21. В чем заключается различие между ассоциативными и неассоциативными типами изменения поведения?
22. Основные принципы классического условного рефлекса.
23. Основные принципы инструментального условного рефлекса.
24. Охарактеризовать когнитивные формы научения.
25. Приемы экспериментального изучения научения.
26. Какие уровни исследования поведения вы знаете?
27. Импринтинг как форма изменения поведения, промежуточная между научением и врожденным поведением.
28. Консолидация памяти.
29. Энграмма и способы ее формирования.
30. Различия и сходство компьютерной и человеческой памяти.
31. Память как процесс.
32. Этапы памяти.
33. Свойства кратковременной памяти.

34. Емкость кратковременной памяти.
35. Свойства долговременной памяти.
36. Устойчивость кратковременной и долговременной памяти к амнестическим воздействиям.
37. Биосинтез и долговременная память.
38. Экспрессия генов и этапы памяти.
39. Виды памяти.
40. Память на знания и на узнавание.
41. Рабочая (оперативная) память.
42. Гипотезы формирования памяти.
43. Память как активный процесс.
44. Реконсолидация памяти при реактивации и напоминании.
45. Соотношение памяти и внимания.
46. Декларативная память как осознанная память.
47. Процедурная память как неосознанная память.
48. Разная временная шкала декларативной и процедурной памяти.
49. Контексты и ключи для улучшения памяти.
50. Модельные объекты. Какие требования предъявляются к модельным объектам для изучения клеточных механизмов обучения?
51. Нервная система и поведение.

52. Нервные клетки – это функциональные строительные блоки нервной системы.
53. Использование простых нервных систем.
54. Идентификация нейронной цепи и картирование нейронов беспозвоночных.
55. Нейронные сети.
56. Принципы нейронной организации поведения.
57. Каковы функции сенсорных, моторных и командных нейронов?
58. Модуляторные нейроны.
59. Какие органы чувств и модальности вы знаете у человека?
60. Сущность гипотез пластических изменений в нервной системе.
61. Сущность гипотез динамических изменений в нервной системе.
62. Привыкание при повторных предъявлениях стимула.
63. Сенситизации двигательных реакций при предъявлении сильного стимула.
64. Молекулярная модель процесса привыкания.
65. Молекулярная модель процесса сенситизации.
66. Клеточные основы обучения и памяти.
67. Языки мозга – электрические и химические.
68. Биоэлектрические характеристики клетки.
69. Мембранный потенциал нейрона.

70. Нервный импульс как единица переработки информации в нервной системе.
71. Порог генерации нервного импульса как показатель возбудимости нейрона.
72. Синапс, пре- и постсинаптическая области.
73. Выделение квантов медиатора.
74. Синаптические потенциалы.
75. Изменения синаптической эффективности как базис пластичности нервной системы.
76. Физико-химическая основа функциональной пластичности синапсов.
77. Гетеросинаптическое облегчение – основа поведенческой сенситизации.
78. Высокочастотная стимуляция пресинаптических путей. Посттетаническая потенция.
79. Длительная потенция (ДП) в гиппокампе.
80. Свойства ДП. Ассоциативная ДП. Индукция ДП, сохранение ДП, экспрессия ДП.
81. Значение ДП в обучении.
82. Модуляция кальциевого тока - универсальный механизм обучения и памяти.
83. Что такое дуга рефлекса?
84. Оборонительное поведение и условные рефлексы на его основе.

85. Пищевое поведение и условные рефлексы на его основе.
86. Нейронные аналоги обучения.
87. Каковы основные условия и критерии выработки условного рефлекса?
88. Взаимодействие сигнального и подкрепляющего входов.
89. Специфичность ассоциативного обучения к сочетанному предъявлению сигнального и подкрепляющего входов.
90. Изменения в функциональных характеристиках сенсорных, моторных, командных и модуляторных нейронах при обучении.
91. Пачечная активность нейрона и продолжительность потенциала действия – базовые механизмы пластичности на уровне нейронных сетей.
92. Аккумуляция деполяризации как один из первичных клеточных коррелятов ассоциативного обучения.
93. Нейронные механизмы формирования условного рефлекса.
94. Клеточные и мембранные механизмы ассоциативного обучения у моллюсков.
95. Роль командных нейронов в ассоциативном обучении.
96. Нейромодуляция как способ управления функционированием нейронной сети.

Вопросы к экзамену

Билет № 1

1. Эволюция памяти. Естественный отбор. Естественный отбор и поведение.
2. Клеточная нейробиология и аномальное поведение. Модели долговременной сенситизации рефлекса.

Билет № 2

1. Эволюция адаптивных стратегий. Истоки поведения.
2. Биохимические механизмы формирования и закрепления временной связи.

Билет № 3

1. Формы поведения, их классификация.
2. Роль кальциевых и быстрых калиевых каналов в механизмах формирования условного рефлекса.

Билет № 4

1. Инстинктивное поведение и научение.
2. Пачечная активность нейрона и продолжительность потенциала действия – базовые механизмы пластичности на уровне нейронных сетей.

Билет № 5

1. Этология – наука о поведении. Врожденное поведение. Контроль генами врожденного поведения.
2. Посттетаническая потенция.

Билет № 6

1. Психологический и нейробиологический подходы к изучению поведения и научения.
2. Длительная потенцияция.

Билет № 7

1. Пластичность нервной системы. Гипотезы пластических и динамических изменений в нервной системе.
2. Декларативная и процедурная память.

Билет № 8

1. Память как процесс. Консолидация памяти.
2. Сенситизация и выработка условных рефлексов.

Билет № 9

1. Кратковременная и долговременная память. Биосинтез и долговременная память.
2. Нейронные и биофизические механизмы ассоциативного обучения.

Билет № 10

1. Реконсолидация долговременной памяти при напоминании.
2. Гетеросинаптическое облегчение – основа поведенческой сенситизации.

Билет № 11

1. Виды научения. Экспериментальные исследования поведения.
2. Молекулярная природа синаптической передачи.

Билет № 12

1. Ассоциативные и неассоциативные типы изменения поведения, условные рефлексы. Когнитивные формы научения.
2. Электрические потенциалы мозга. Мембранные механизмы привыкания и сенситизации.

Билет № 13

1. Компьютерная и человеческая память. Память как процесс. Энграмма и способы ее формирования.
2. Нейронная основа поведения. Структурная организация дуги безусловного рефлекса. Командные и модуляторные элементы.

Билет № 14

1. Виды памяти. Память на знания и на узнавание.
2. Единицы поведения: рефлекторный акт, фиксированный акт, рефлекторный комплекс, комплекс фиксированных действий.

Билет № 15

1. Рабочая (оперативная) память. Гипотезы формирования памяти.
2. Клеточный уровень в нейробиологии.

РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

1. Николс, Д.Г. От нейрона к мозгу / Д.Г. Николлс, А.Р. Мартин, Б.Д. Валлас, П.А. Фукс— М.: УРСС, 2003. — 684 с.
 2. Шульговский В.В. Физиология высшей нервной деятельности с основами нейробиологии / В.В. Шульговский. — М.: АСАДЕМА, 2008. — 528 с.
 3. Каменская М.А. Основы нейробиологии / М.А.Каменская, А.А. Каменский. — М.: Дрофа, 2014. — 365 с.
 4. МакФарленд Д. Поведение животных. / Д. МакФарленд. — М.: Мир, 1988. — 520 с.
 5. Шеперд Г. Нейробиология. В 2-х томах / Г. Шеперд. — М. :Мир, 1987. — 454 с.
 6. Роуз С. Устройство памяти. От молекул к сознанию / С. Роуз. — М.: Мир, 1995. — 384 с.
 7. Менинг О. Поведение животных / О. Менинг. — М.: Мир, 1982. — 159 с.
 8. Хэйес Н. Введение в психологию / Н.Хэйес, С.Оррелл. — М.: ЭКСМО, 2003. — 688 с.
- 2 Богодвид, Т.Х. Нейробиология обучения и памяти (учебное пособие) / Т.Х. Богодвид, Х.Л. Гайнутдинов — Казань: Изд-во КГУ, 2019. — 33 с.

6. Герасимова, Е.В. Физиология нервной системы / Е.В. Герасимова, Р.Н. Хазипов, Г.Ф. Ситдикова— Казань: Казанский университет, 2012. — 4,37 п.л.

Перечень ресурсов информационно-телекоммуникационной сети "Интернет", необходимых для освоения дисциплины (модуля):

- <http://www.wehi.edu.au/education/wehitv/>
- <http://en.wikipedia.org/wiki/Brain>
- <http://www.biol.sc.edu/~vogt/courses/neuro/neurobehavior>
- <http://www.blackwellpublishing.com>
- <http://theoryandpractice.ru/videos/80-kody-mozga>
- электронная библиотечная система "БиблиоРоссика" - <http://www.bibliorossica.com/>
- электронная библиотечная система Издательство "Лань" - <https://e.lanbook.com/>
- электронная библиотечная система Консультант студента - <http://www.studentlibrary.ru/pages/classic.html>
- электронная библиотечная система ZNANIUM.COM - <http://znanium.com/>