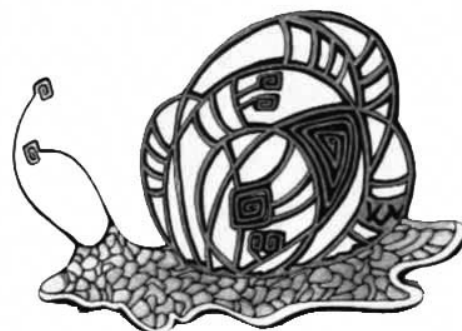


Т.Х. Богодвид, Х.Л. Гайнутдинов

НЕЙРОБИОЛОГИЯ ОБУЧЕНИЯ И ПАМЯТИ

Учебно-методическое пособие



КАЗАНСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ
2019

УДК 612.833.81+591.51

ББК 28.073

Б 74

*Печатается по рекомендации Учебно-методической комиссии
Института фундаментальной медицины и биологии КФУ,
протокол № 2 от 01 февраля 2019 г.*

Рецензент:

**Профессор кафедры охраны здоровья человека
засл. деятель науки РФ и РТ,
д.б.н., профессор Ситдигов Фарит Габдулхакович**

Богодвид Т.Х.

**Б 74 Нейробиология обучения и памяти / Богодвид Т.Х., Гайнутдинов
Х.Л. / – Казань: Казан. ун-т, 2019. – Учебно-методическое пособие. – 33 с.**

Учебно-методическое пособие предназначено для помощи в освоении курса лекций и семинарских занятий по нейробиологии обучения и 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, освещена роль биосинтеза и экспрессии генов, разобраны молекулярно-генетические механизмы обучения. Рассмотрены проблемы, связанные с изучением декларативной и процедурной памяти.

На 1-й стр. – схематическое изображение моллюска (улитки).

УДК 612.833.81+591.51

ББК 28.073

© Богодвид Т.Х., Гайнутдинов Х.Л., 2019.

© Казанский университет, 2019.

**© Поволжская государственная академия
физической культуры, спорта и туризма, 2019.**

ОГЛАВЛЕНИЕ

1. Введение	3
2. Темы и содержание дисциплины	3
<i>Тема 1. Стратегии поведения.</i>	<i>3</i>
<i>Тема 2. Инстинктивное и врожденное поведение.</i>	<i>4</i>
<i>Тема 3. Научение и память.</i>	<i>5</i>
<i>Тема 4. Соотношение памяти и внимания. Виды памяти.</i>	<i>6</i>
<i>Тема 5. Декларативная и процедурная память.....</i>	<i>7</i>
<i>Тема 6. Кратковременная и долговременная память, связь с</i> <i>биосинтезом белков и экспрессией генов.</i>	<i>8</i>
<i>Тема 7. Консолидация следов памяти. Формирование</i> <i>энграммы. Формирование и развитие памяти.</i>	<i>10</i>
<i>Тема 8. Реконсолидация следов памяти.....</i>	<i>11</i>
<i>Тема 9. Нейронная организация оборонительного поведения.</i>	<i>11</i>
...	
<i>Тема 10. Нейронная организация пищевого поведения.</i>	<i>11</i>
<i>Тема 11. Клеточные и нейронные основы обучения и памяти. ...</i>	<i>14</i>
<i>Тема 12. Мембранные механизмы простых форм обучения.</i>	<i>15</i>
<i>Тема 13. Биофизические механизмы ассоциативного обучения.</i>	<i>17</i>
<i>Тема 14. Синаптические механизмы пластичности.</i>	<i>18</i>
<i>Тема 15. Посттетаническая потенция и</i> <i>гетеросинаптическое облегчение как клеточные механизмы</i> <i>процессов обучения и памяти.....</i>	<i>20</i>
ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН СЕМИНАРСКИХ ЗАНЯТИЙ ПО КУРСУ "НЕЙРОБИОЛОГИЯ ОБУЧЕНИЯ И ПАМЯТИ"	23
САМОСТОЯТЕЛЬНАЯ РАБОТА СТУДЕНТОВ	23
КОНТРОЛЬНЫЕ ВОПРОСЫ	26
Вопросы к экзамену	29
РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА	31

1. Введение

Целью освоения дисциплины "Нейробиология обучения и памяти" является овладение современными знаниями и методическими подходами в области 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.

Что такое – поведение. Естественный отбор и поведение. 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. 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.

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.

Тема 2. Инстинктивное и врожденное поведение.

Инстинктивное поведение и научение. Врожденное поведение. Различие между рефлексом и фиксированным актом. 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. 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.

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.

Тема 3. Научение и память.

Преддетерминированность структуры нервной системы и изменчивость поведения. Виды научения. Ассоциативные и неассоциативные типы изменения поведения. Когнитивные формы научения. 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. 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 потенциация. 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.

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. 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. **Тема 4. Соотношение памяти и внимания. Виды памяти.**

Внимание. Соотношение памяти и внимания. Виды памяти. Рабочая (оперативная) память. **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.

Тема 5. Декларативная и процедурная память. Память на знания и на узнавание. 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**. 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 6. Кратковременная и долговременная память, связь с биосинтезом белков и экспрессией генов.**

Кратковременная и долговременная память. Биосинтез и долговременная память. Экспрессия генов. Молекулярно-генетические механизмы обучения. 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.

Кратковременная память переходит в долговременную в ходе процесса, который называется **консолидация**. Понятие консолидации 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. **Тема 7. Консолидация следов памяти. Формирование энграммы. Формирование и развитие памяти.**

Уникальность памяти. Память как процесс. Энграмма и способы ее формирования. Консолидация памяти. Контексты и ключи для улучшения памяти. Внимание как предшественник 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.

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 8. 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. **Тема 9. Нейронная организация оборонительного поведения.**

Сенсорные модальности и двигательные системы. Оборонительное поведение виноградной улитки. Нейронная организация оборонительного поведения виноградной улитки. Концептуальная рефлекторная дуга. Моторное поле рефлекса. Командные и модуляторные элементы. Нейромодуляция как способ управления. Наш сенсорный опыт очень непосредствен, 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 моллюсков. Пищевое поведение клиона. Сопряженные пары нейроны: активация и торможение поведенческой реакции. Взаимная регуляция нейронами противоположных сокращений мышц. 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.

Нервные клетки – это функциональные строительные блоки нервной системы. Выбор модельного объекта. Использование простых нервных систем. Идентификация нейронной цепи и картирование нейронов беспозвоночных. Нейронные сети. 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 соотнести с сенсорными и моторными структурами, также выделить интернейроны и нейроны, выполняющие командные функции. **Тема 12. Мембранные механизмы простых форм обучения.**

Нейронные аналоги обучения. Привыкание. Молекулярная модель процесса привыкания. Сенситизация. Клеточные механизмы сенситизации. Молекулярные механизмы сенситизации. 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 рефлексорных 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 повседневной 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 ВПСП 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.

Исследования механизмов пластичности. От каких параметров нервной системы зависит обучение? Мембранные корреляты 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.

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 находкой² является обнаружение долговременной деполяризации у гермисенды, наступившей 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 коммуникация. Исследования механизмов синаптической пластичности. Синаптическая передача. Везикулярный цикл. Экзоцитоз медиатора. Физико-химическая основа функциональной пластичности синапсов.

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.

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 вхождение 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.

Гетеросинаптическое облегчение. Потенция. Синаптическая активность. Эффективность синаптической передачи. Посттетаническая потенция. Длительная потенция. Механизмы длительной потенции. Свойства ДП. Индукция ДП, сохранение ДП, экспрессия ДП.

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. **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 облегчения 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 потенция 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 потенция 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.

ТЕМАТИЧЕСКИЙ ПЛАН СЕМИНАРСКИХ ЗАНЯТИЙ ПО КУРСУ "НЕЙРОБИОЛОГИЯ ОБУЧЕНИЯ И ПАМЯТИ"

Занятие № 1. Врожденное поведение. Инстинктивное поведение и научение. Занятие № 2. Клеточный уровень в нейробиологии. Нейронная основа поведения. Структурная организация дуги безусловного рефлекса. Контрольная работа № 1. Классификация форм поведения. Врожденное и приобретенное поведение. Контрольная работа № 2. Формы обучения. Занятие № 3. Компьютерная и человеческая память. Память как процесс. Занятие № 4. Электрические потенциалы мозга. Контрольная работа № 3. Кратковременная и долговременная память. Занятие № 5. Посттетаническая потенция и гетеросинаптическое облегчение. Контрольная работа № 4. Нейронные и биофизические механизмы ассоциативного обучения. Нейронные аналоги обучения. **САМОСТОЯТЕЛЬНАЯ РАБОТА СТУДЕНТОВ (СРС)** включает следующие виды работ: - изучение теоретического лекционного материала; - проработка теоретического материала (конспекты лекций, основная и дополнительная литература). **Нейробиология обучения и 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. Энграмма 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. Биохимические механизмы формирования и закрепления временной связи. Системы G-белков, ионы Ca^{2+} и другие элементы внутриклеточной сигнализации в механизмах ассоциативного обучения.15. Кратковременная и долговременная память. Биосинтез и долговременная память. Экспрессия генов. Молекулярно-генетические механизмы обучения. Соотношение памяти и внимания.16. Декларативная и процедурная память. Контексты и ключи для улучшения памяти. Нарушения

памяти. Возможные воздействия на память. Соотношение кратковременной и долговременной памяти.17. 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 стратегий 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 научения 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 потенция.

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. Энгграмма 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: рефлексорный акт, фиксированный акт, рефлексорный комплекс, комплекс фиксированных действий.

Билет № 15

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

РЕКОМЕНДОВАННАЯ ЛИТЕРАТУРА

Основная литература

1. Каменская, Марина Александровна.

Основы нейробиологии: учебник для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлению подготовки 510600 Биология и биологические специальности / М. А. Каменская, А. А. Каменский. Москва: Дрофа, 2014. 365 с. Научная библиотека им. Н. И. Лобачевского Казанского федерального университета 25.07.2014.

2 Гайнутдинов Х.Л., Богодвид Т.Х. Механизмы обучения и формирования памяти (учебное пособие). Казань: ООО «Интайп», 2013. 113 с.

3 Шульговский В.В. Физиология высшей нервной деятельности. М.АСАДЕМА. 2003.

4 Хэйес Н., Оррелл С. Введение в психологию. М.ЭКСМО. 2003.

5. МакФарленд Д. Поведение животных. М.Мир. 1988.

Дополнительная литература

1. Шеперд Г.. Нейробиология. В 2-х томах. М.Мир. 1987.

2. Гайнутдинов Х.Л., Гайнутдинова Т.Х. Проблемы памяти. Казань. ТГГПУ. 2006.

3. Роуз С. Устройство памяти. М.Мир. 1995.

4. Менинг О. Поведение животных. М.Мир. 1982.

5. Николлс Д.Г., Мартин А.Р., Валлас Б.Д., Фукс П.А. От нейрона к мозгу. М.УРСС. 2003.

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

интерактивные формы обучения:

<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>