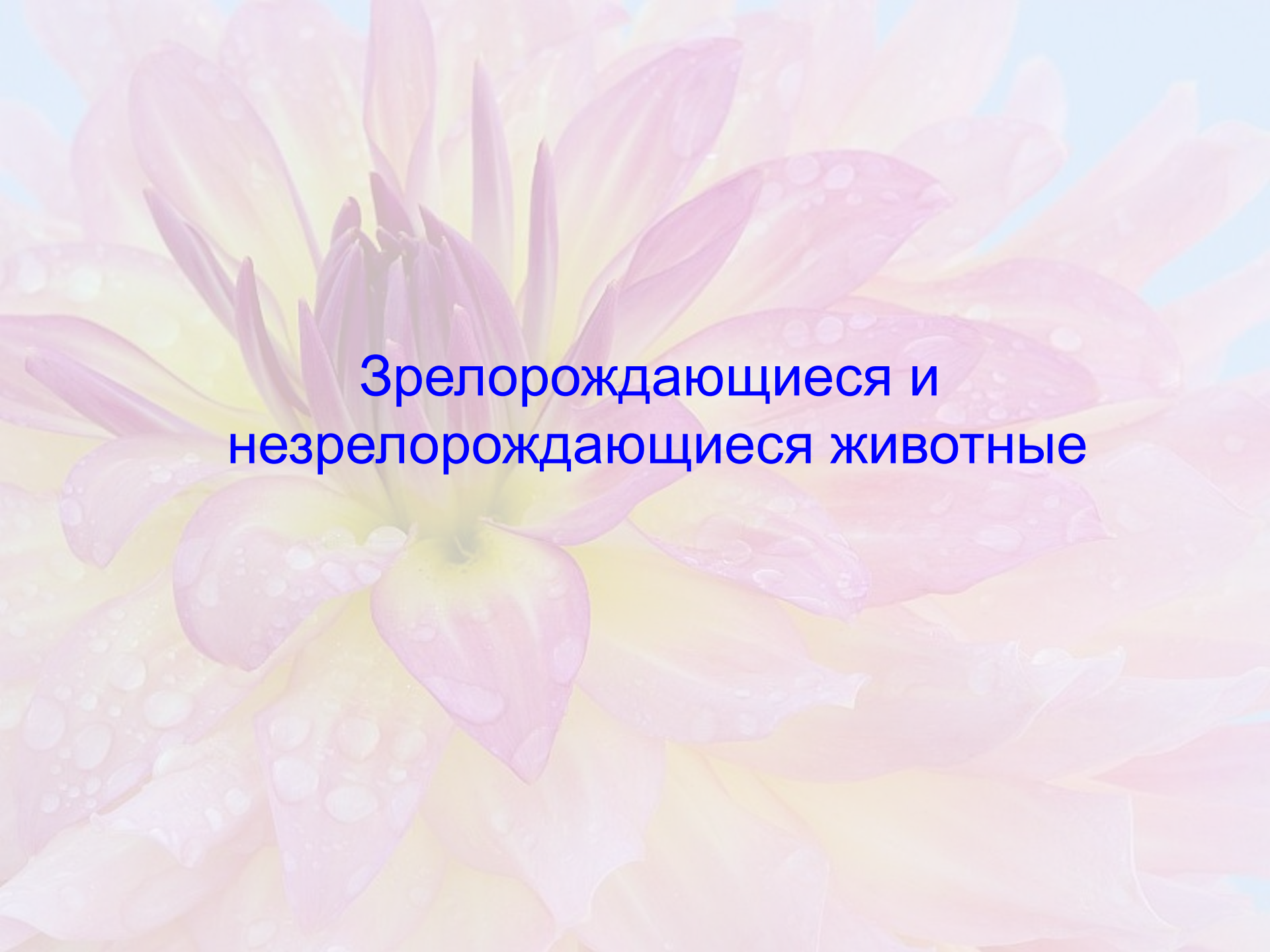


# Физиология высшей нервной деятельности

Формирование поведения в  
онтогенезе



**Зрелорождающиеся и  
незрелорождающиеся животные**

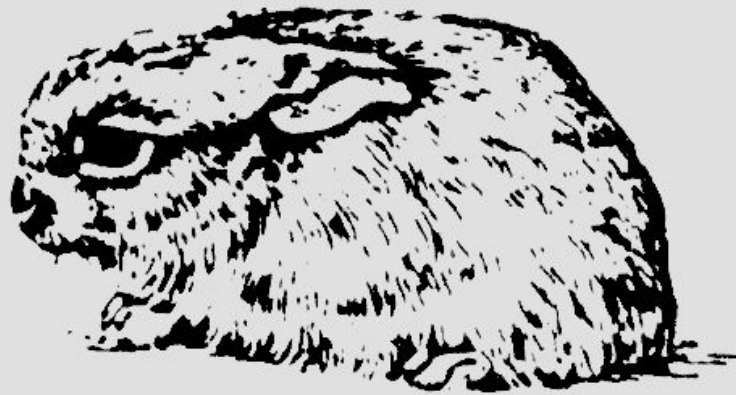


Примеры **птенцового**  
типа развития у птиц:  
птенцы голубя и воробья





Примеры **выводкового**  
типа развития у птиц:  
утята, цыплята



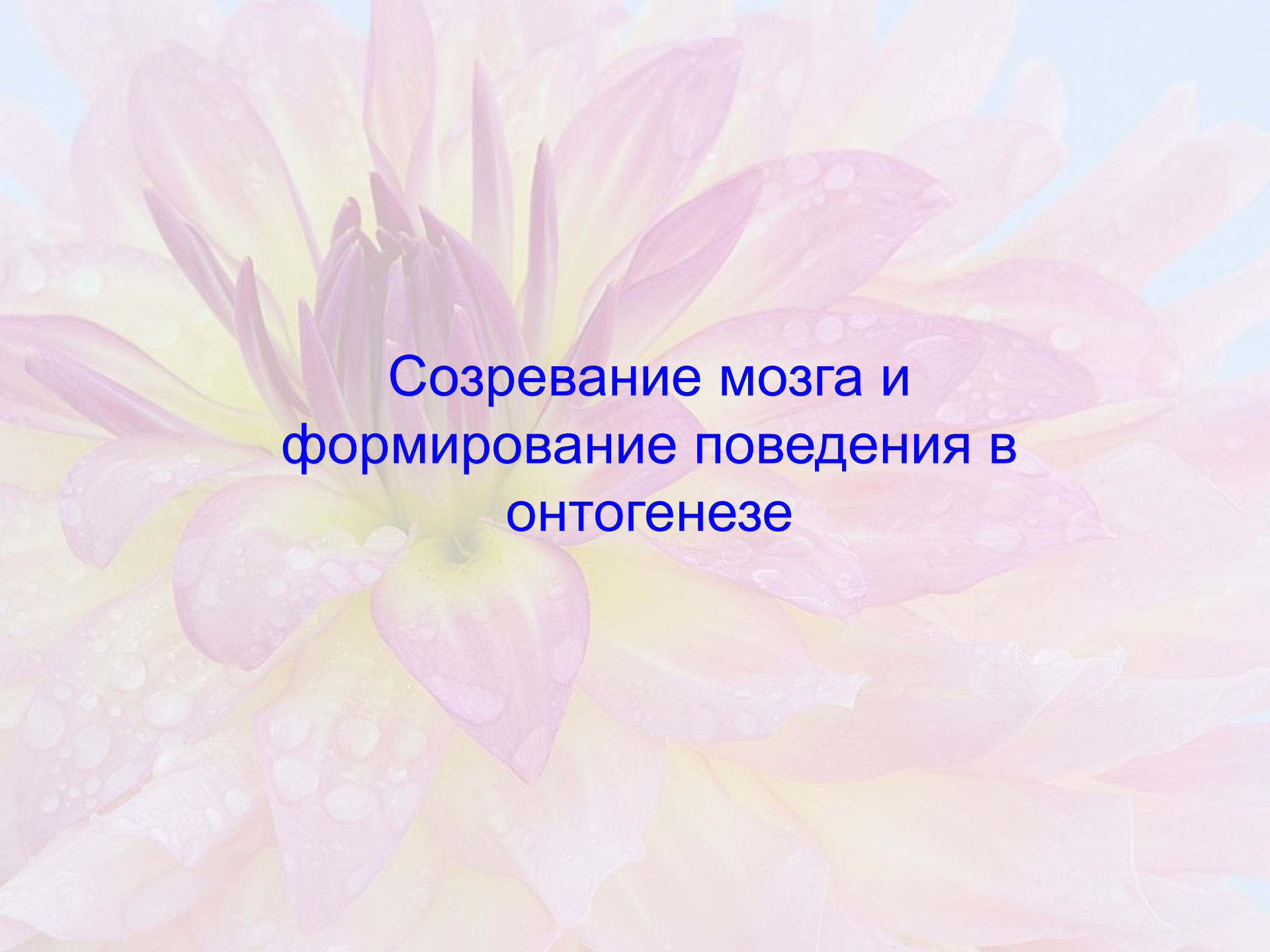
а



б

**зрелорождающиеся** и **незрелорождающиеся** животные:  
Новорожденный зайчонок (а) и крольчонок (б)

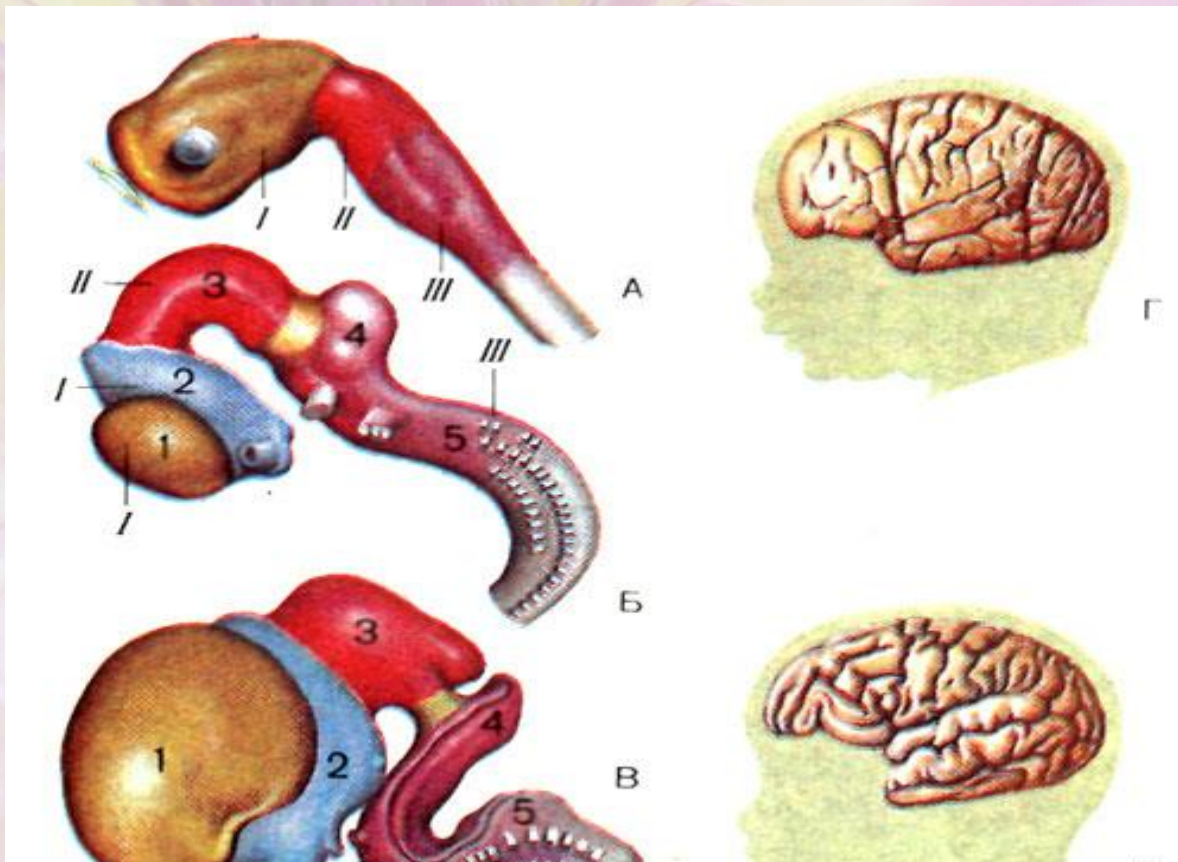
Тип развития зависит прежде всего от экологии животного (кролики живут в норах и могут себе позволить иметь беспомощных детенышей, зайцы – нет). Рождение незрелого детеныша, теоретически, позволяет сократить срок беременности - или, наоборот, **продлить время формирования мозга далеко за пределы срока беременности** (последнее оказалось важным для приматов, включая человека).



**Созревание мозга и  
формирование поведения в  
онтогенезе**

В периоде эмбриональной жизни происходит развитие именно тех функциональных систем, которые необходимы для осуществления **жизненно важных функций** новорожденного, приспособляющих его к внешней среде. Эта “подгонка” функциональных систем к экологии данного организма достигается **гетерохронным и избирательным созреванием центральных и периферических структур**, обеспечивающих животному приспособление функции к моменту его перехода в новую внешнюю среду.

Таким образом, формирование поведения в онтогенезе прежде всего определяется последовательностью созревания мозговых структур.







Пример специализированного ювенильного поведения. Птенцы ласточки просят пищу, открывая свой желтый клюв и издавая громкий писк.



Кормление птенцов скворцов в скворечнике. Определять момент возвращения родителей с кормом птенцы могут по затенению летка, по вибрации гнезда и другим подобным признакам.

Фото с <http://club.foto.ru/gallery/34/photos/593770>

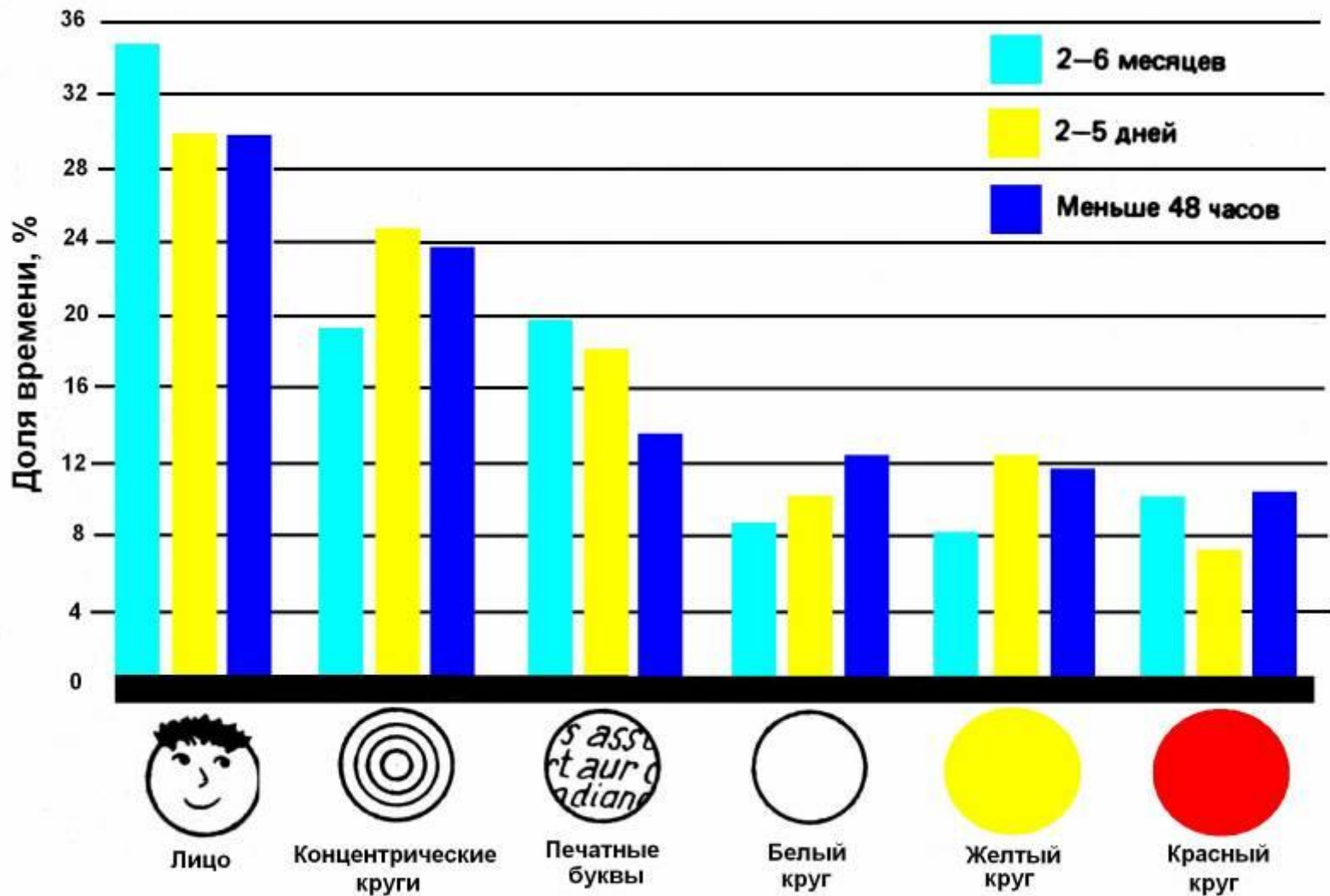


Леонардо да Винчи  
"Мадонна Литта"

Новорожденный ребенок сразу обладает набором **форм поведения, необходимых** для его выживания, в том числе сосать грудь, прижиматься к источнику тепла, сообщать плачем о своем дискомфорте.



Удержание новорожденного ребенка в висячем положении – младенческий хватательный рефлекс. У наших предков – обезьян – эта реакция позволяла новорожденному детенышу самостоятельно держаться за шерсть матери.



Измеряли время в течение которого новорожденный смотрит на различные фигуры. Уже с первых часов жизни он отдает предпочтение человеческому лицу.

**До созревания необходимых структур любой конкретный вид поведения не проявляется (или сильно упрощен).**

На этом фоне **предварительный опыт и тренировка**, как правило, мало влияют на формирование данного вида поведения.

Есть важные исключения из этого правила – в тех случаях, когда они определены генетически, например:

- птенцы певчих птиц запоминают пение своих родителей, а воспроизводят его лишь через год.

- дети начинают запоминать слышимую ими речь задолго до того, как начинают говорить сами.

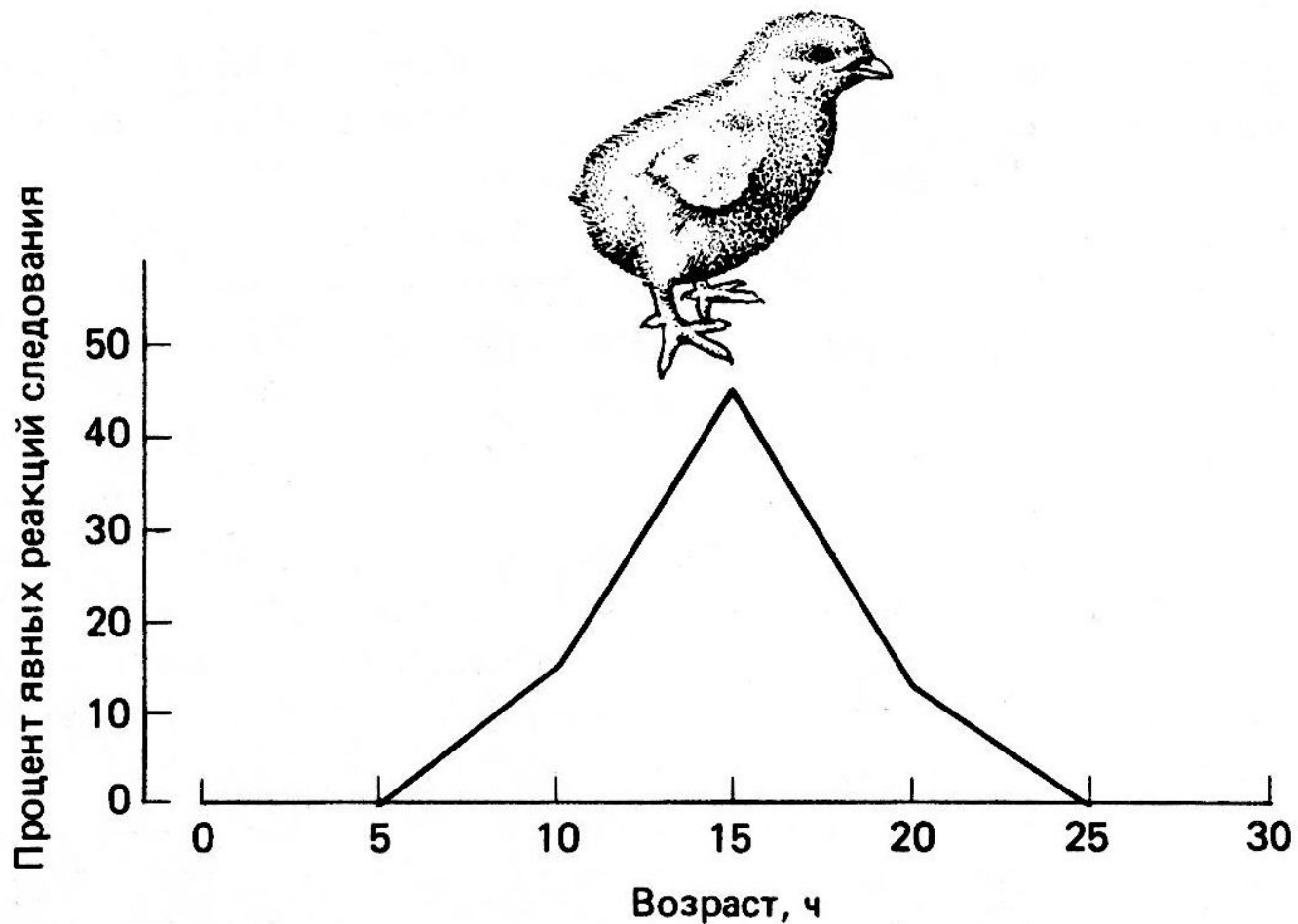
Сразу после созревания  
соответствующих структур начинается  
формирование данного вида  
поведения.

Во многих случаях на этом этапе  
крайне важны **личный опыт** и  
**тренировка**.

Если после созревания  
соответствующих структур мозга  
**организм не может реализовать**  
данную форму поведения, то она в  
дальнейшем **не формируется** или  
**оказывается сильно нарушенной**, и  
последствия часто бывают  
необратимыми.

Например, ребенок, не освоивший речь  
в первые годы жизни, в последствии  
уже никогда не сможет нормально





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



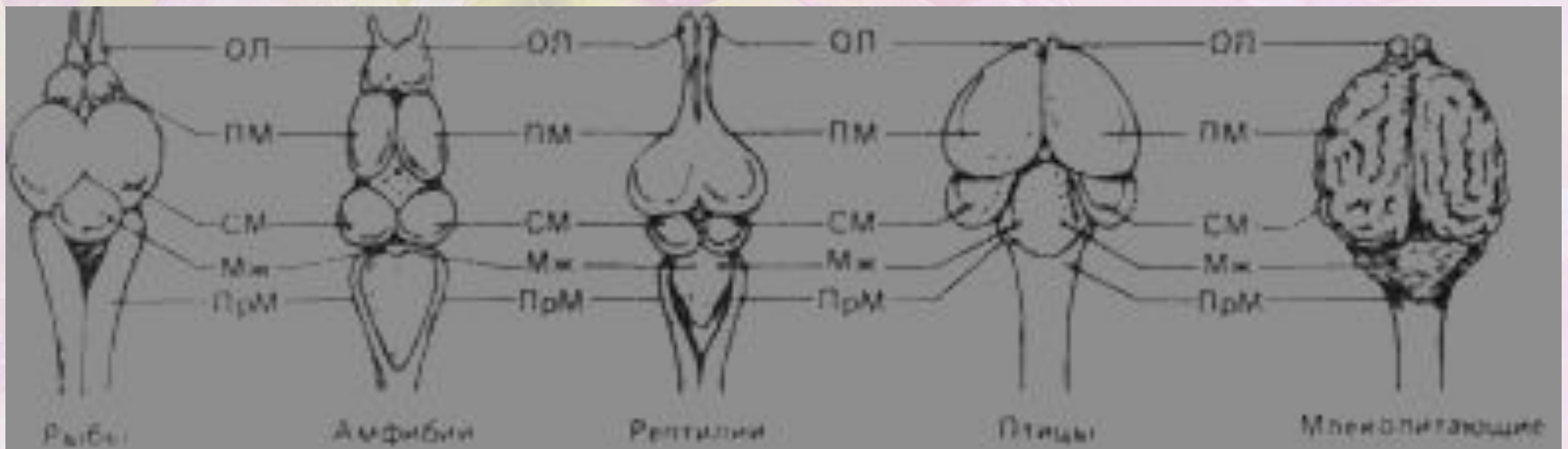
- **Запечатлѐние** или **импринтинг** (от [англ. imprint](#) — оставлять след, запечатлѐвать, отмечать) — специфическая форма обучения; **закрепление в памяти** признаков объектов при формировании или коррекции **врождѐнных поведенческих актов**.
- Объектами могут являться **родительские особи** (выступающие и как носители типичных признаков [вида](#)), братья и сестры (детѐныши одного помѐта), будущие половые партнѐры ([самцы](#) или [самки](#)), пищевые объекты (в том числе животные-жертвы), постоянные [враги](#) (образ внешности врага формируется в сочетании с другими поведенческими условиями, например, предостерегающими криками родителей), характерные признаки обычного места обитания (рождения).
- Запечатление **осуществляется в строго определённом периоде жизни** (обычно в детском и подростковом возрасте), и его **последствия чаще всего необратимы**.
- Наиболее изученная и показательная форма запечатления — **«реакция следования»** зрелорождающихся птенцов или детѐнышей млекопитающих за родителями и друг за другом.

# Филогенез коры больших полушарий

1936г. Капперс, Хьюбер, Кросби

«Сравнительная анатомия нервной системы позвоночных, включая человека»

Концепция линейного увеличения переднего мозга, сопровождавшегося усложнением коры

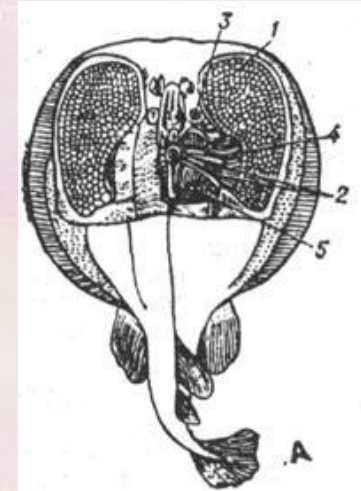
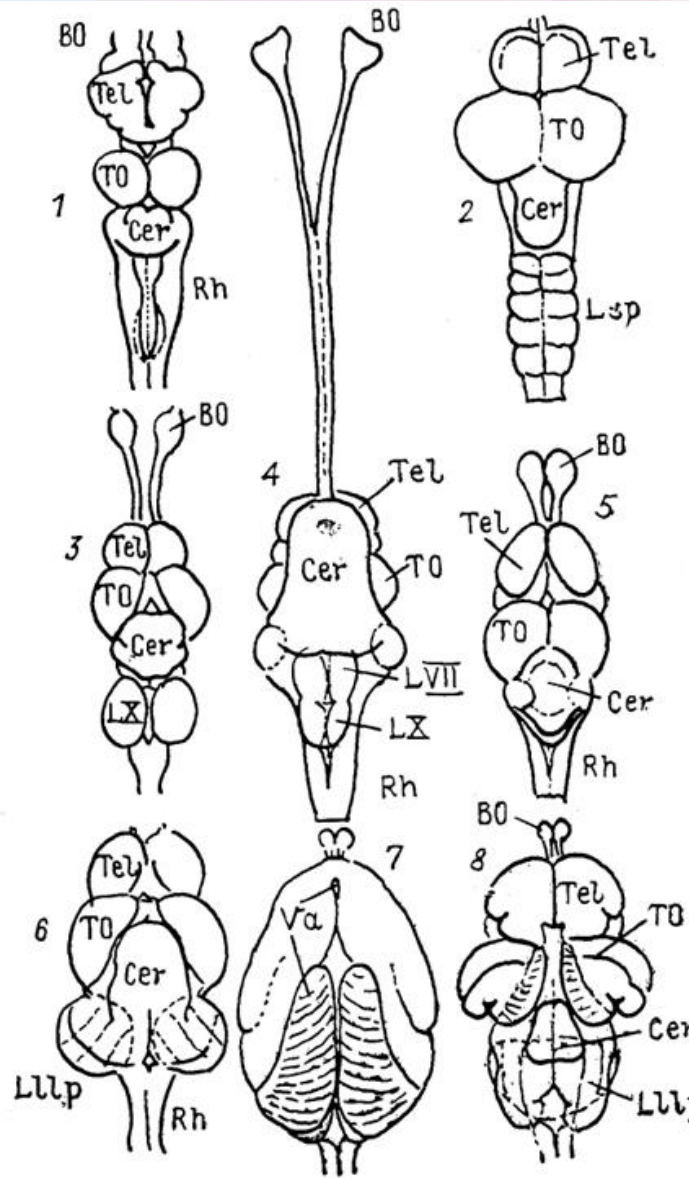
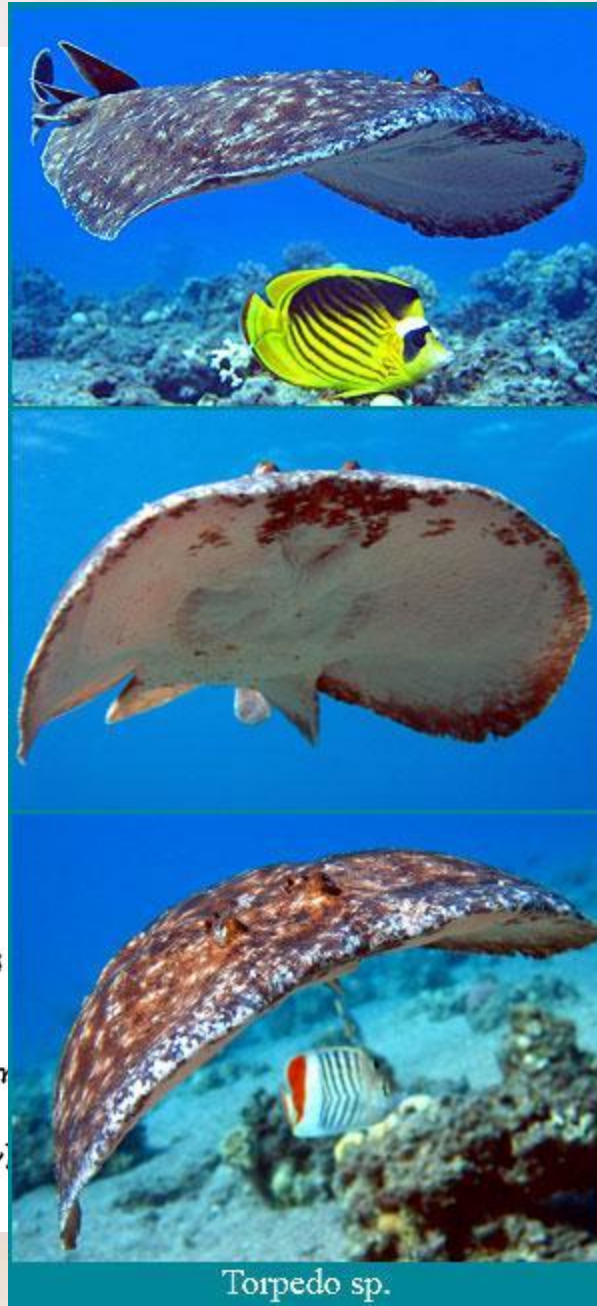


- 1. Линейное увеличение размеров переднего мозга**
- 2. Преобладание обонятельных путей на ранних этапах филогенеза, в дальнейшем – таламических путей**
- 3. У низших позвоночных нет длинных нисходящих трактов от коры**
- 4. Функции специфических трактов стабильны в разных группах позвоночных**
- 5. Сходные образования у различных позвоночных гомологичны (произошли от одной предковой структуры)**

1981 г. Норткатт с соавт. – концепция  
«филогенетической пластичности»

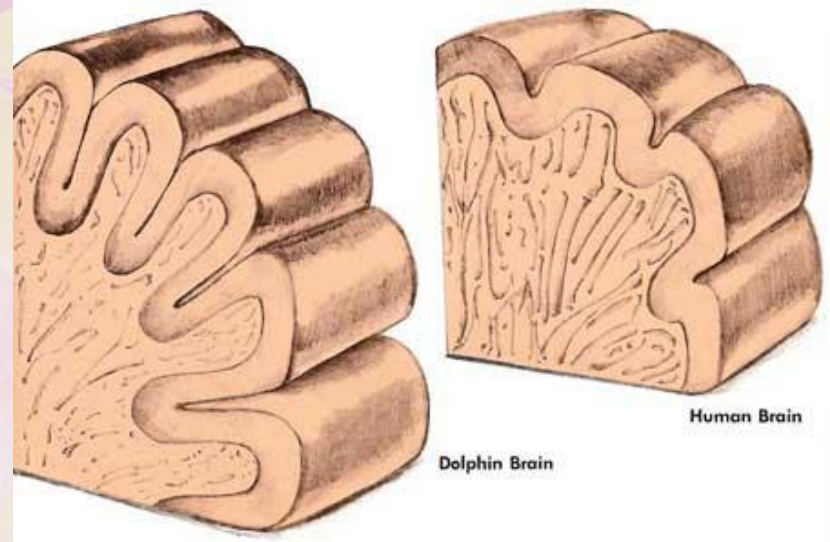
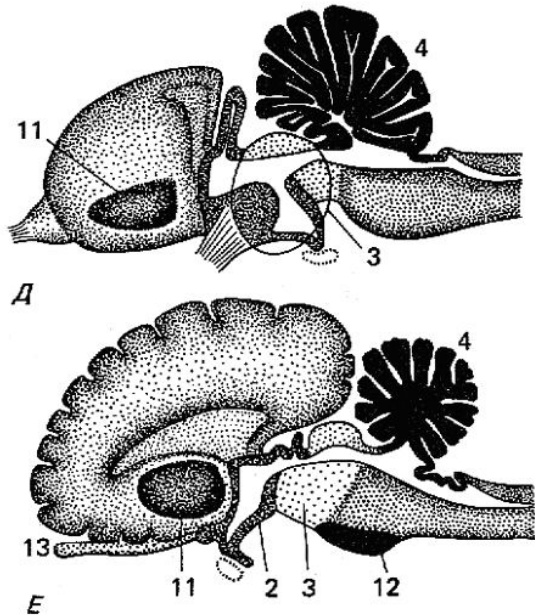
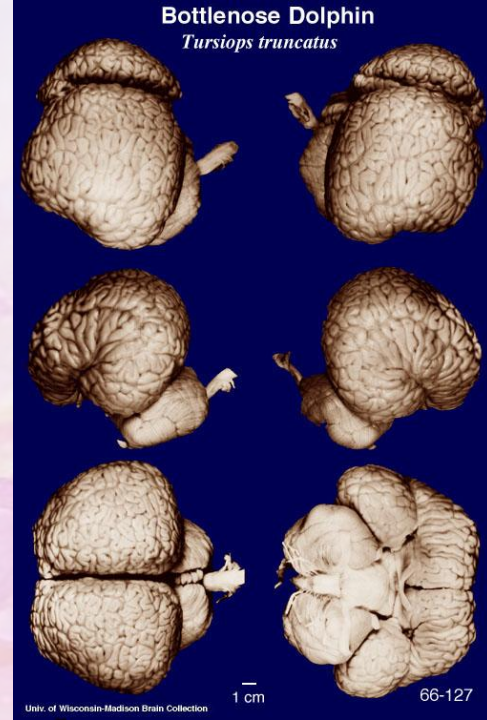
1. Независимые процессы увеличения размеров различных отделов у позвоночных
2. Умеренное развитие как обонятельных, так и таламических входов на ранних этапах филогенеза
3. У всех позвоночных представлены главные типы коры
4. У всех позвоночных есть длинные нисходящие тракты
5. У разных позвоночных за одну и ту же функцию могут быть ответственны различные тракты – «функциональная пластичность»
6. Сходные образования у разных животных часто бывают гомопластичны, т.е. развились независимо (конвергентная эволюция)

У некоторых электрических рыб мозжечок достигает огромных размеров – иннервация электрического органа - электроплаксы



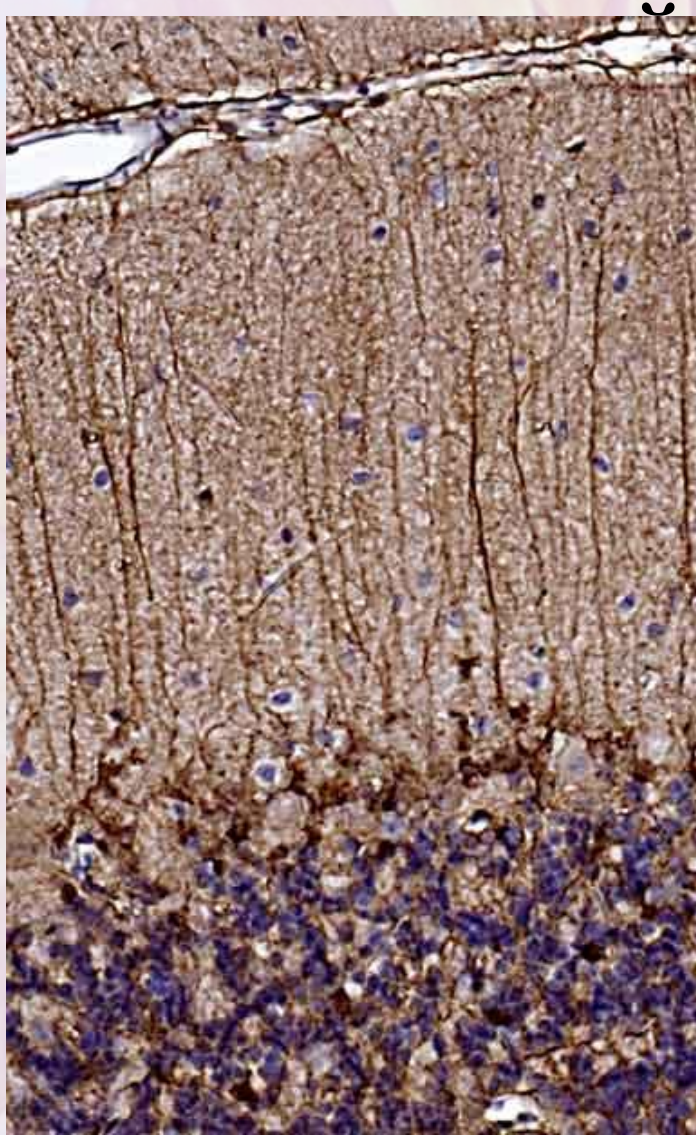
# Мозжечок и таламус

ПТИЦ



Большие полушария  
под фица

# Онтогенез коры больших

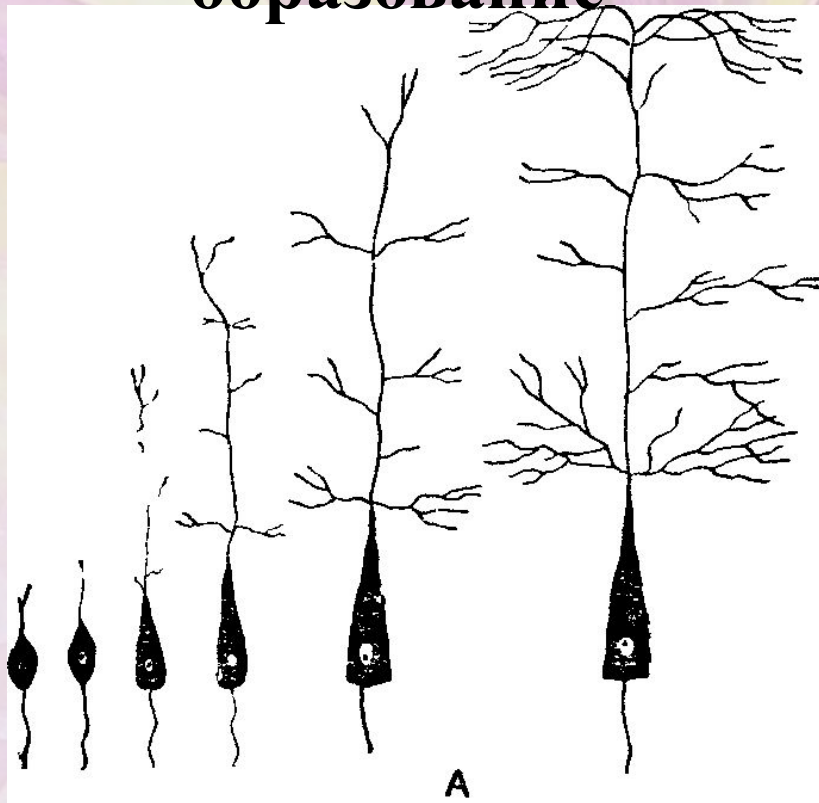


**Радиальная глия направляет миграцию нейронов из области своего «рождения» к месту конечной локализации**

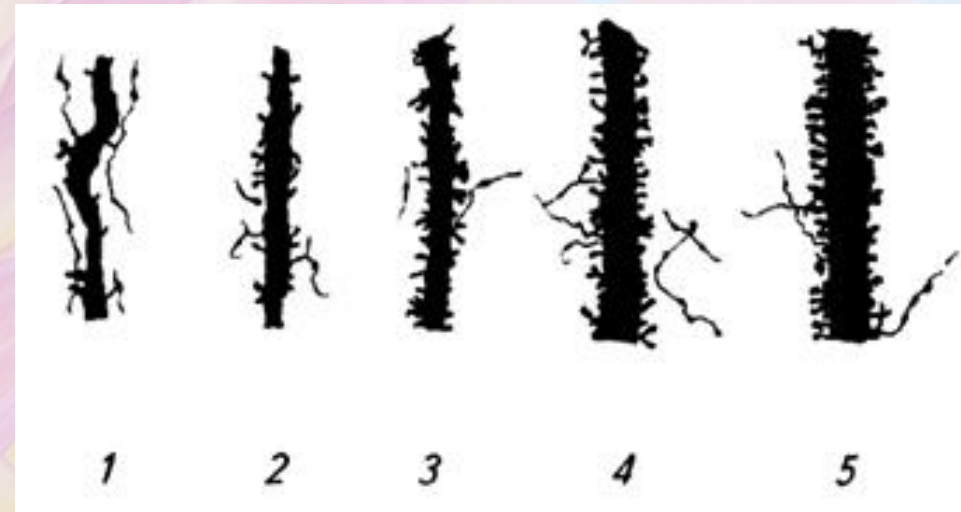
**Механизм выявлен Ракичем в 1978-81 гг:**

**в процессе развития коры нейроны, мигрирующие (миграция осуществляется изнутри кнаружи) первыми заполняют глубинные слои коры, а последующие клетки**

**Созревание  
нейронов  
происходит гораздо  
медленнее, чем их  
образование**



**Увеличение числа  
шипиков апикальных  
дендритов**

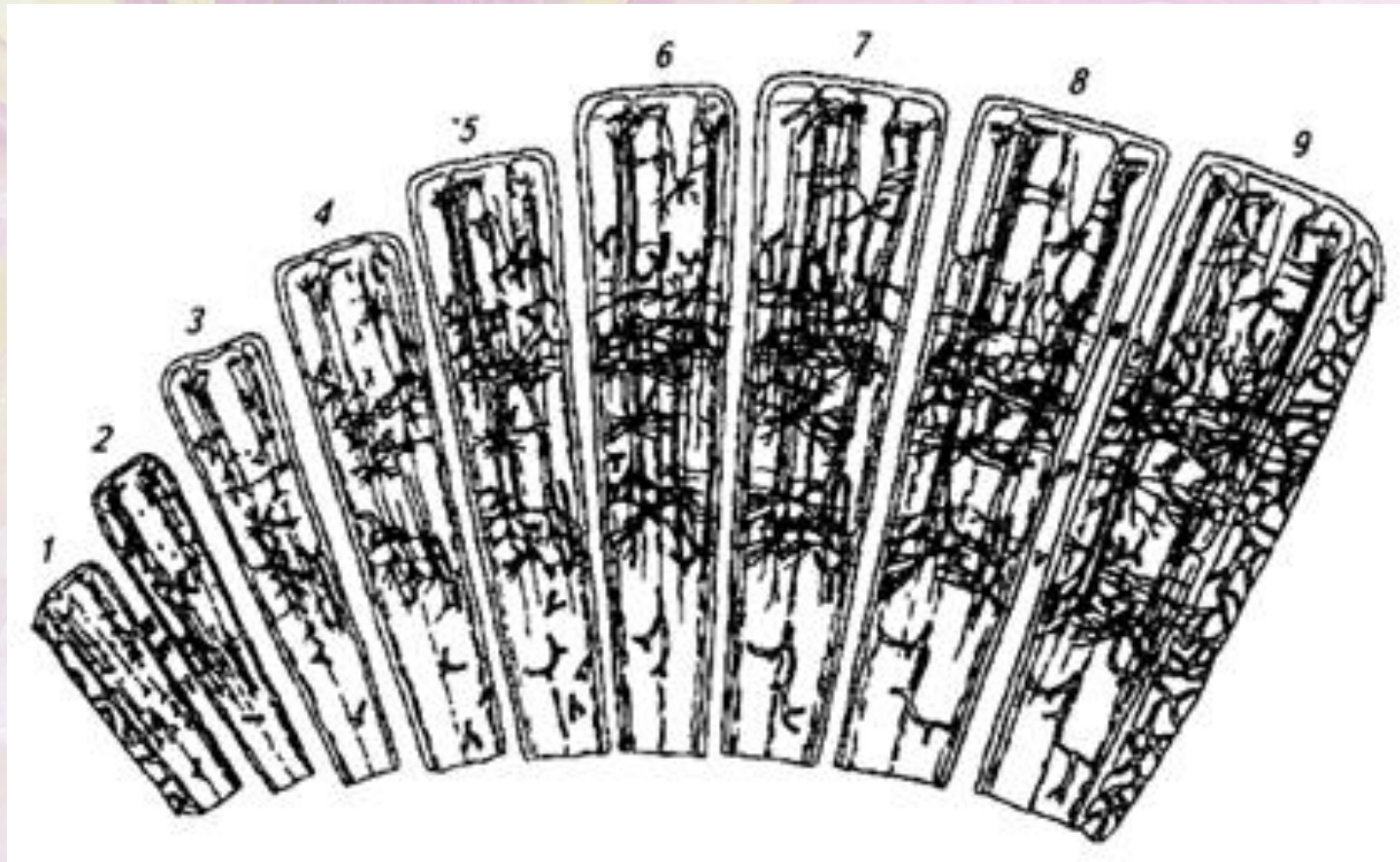


*1 - 5-месячный плод  
2 - 7-месячный плод  
3 - новорожденный  
4 - 2-месячный ребенок  
5 - 8-месячный ребенок*

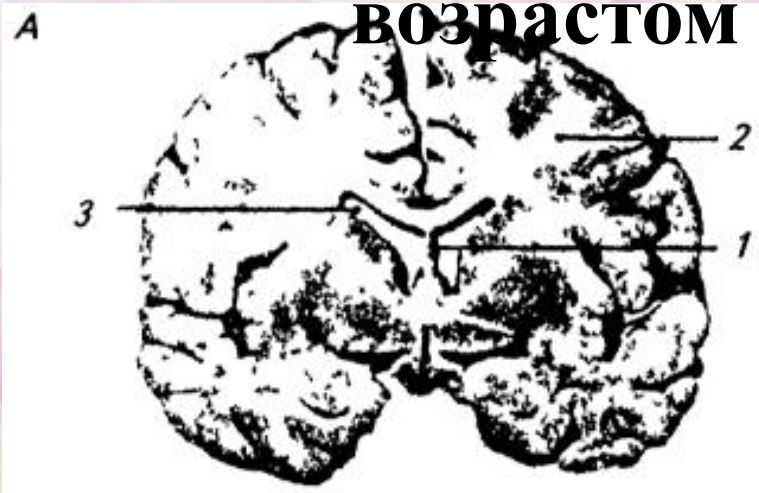


# Изменение цитоархитектоники коры ребенка (III слоя поля 37)

1 - новорожденный; 2 – ребенок 3 мес.; 3 – 6 мес.; 4 –  
1 год; 5 – 3 года; 6 – 5–6 лет; 7 – 9–10 лет; 8 – 12–14  
лет; 9 – 18–20 лет



# Изменение мозга с возрастом



**А – мозг человека  
45–50 лет**

**Б – мозг пожилого  
человека  
(после 70 лет)**



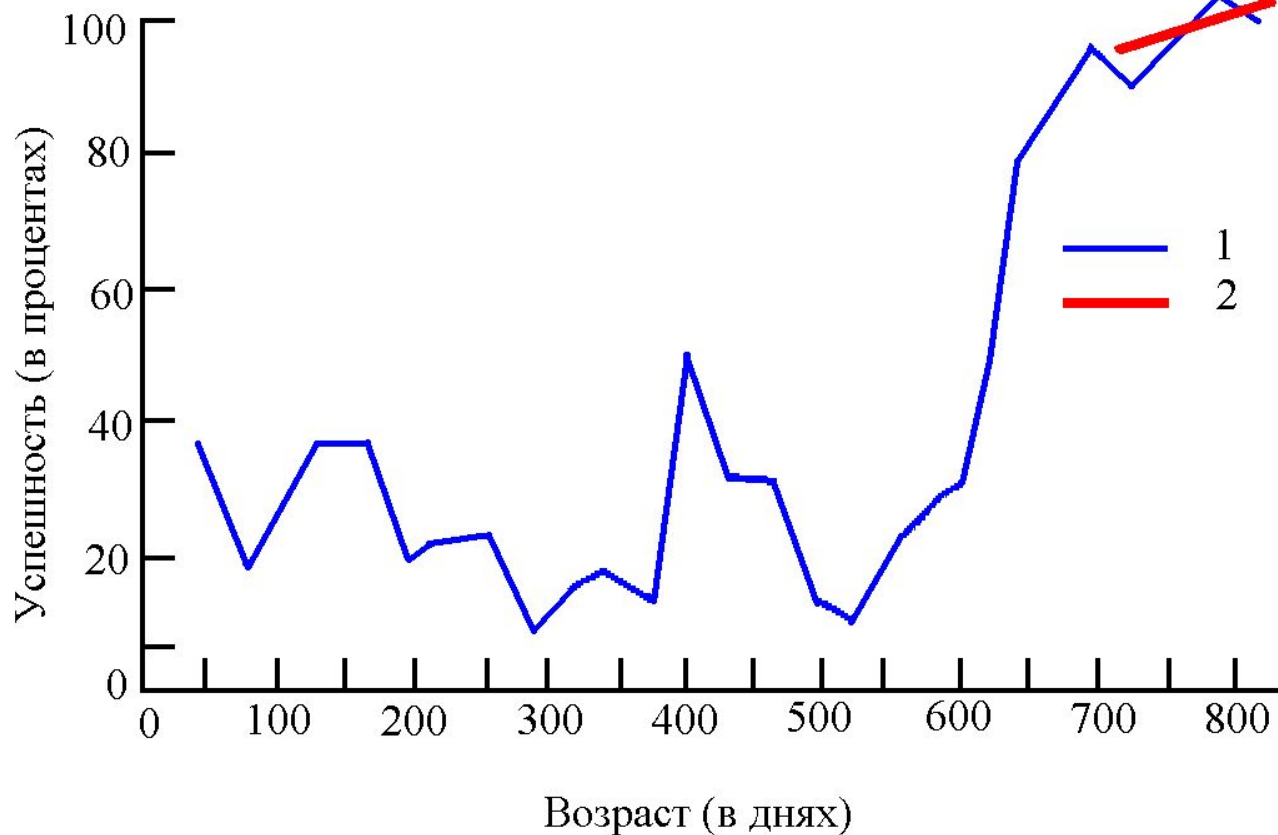
**1 - прозрачная  
перегородка  
2 – белое вещество  
3 – передний рог  
бокового  
желудочка**

**Число синапсов коры с 12 по 26 сут увеличивается в 7 раз, одновременно происходит гибель и перестройка связей**

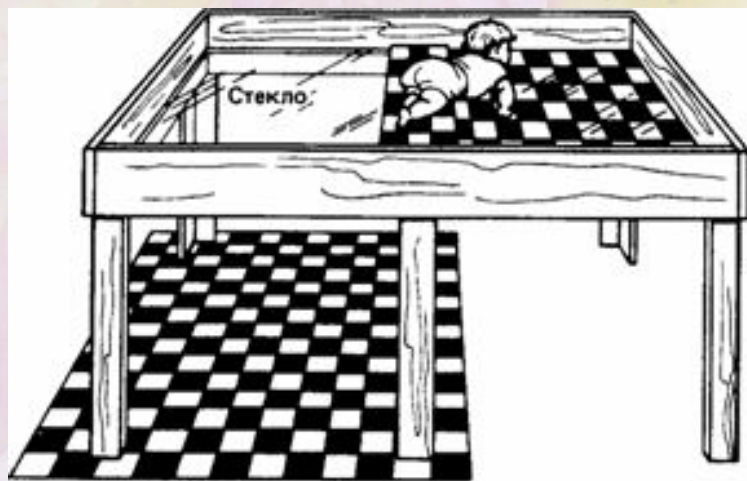
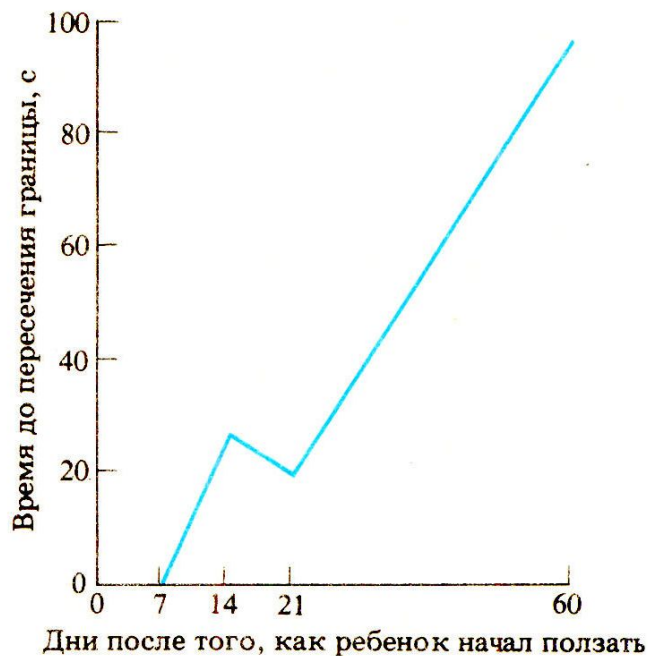
- 1. Развитие определяется генетической программой**
- 2. Окончательный результат зависит от влияний окружающей среды**

**Речь идет не только о том,  
какой нейрон будет созреть,  
но и о том, сможет ли он выдержать  
конкуренцию  
-за питательные вещества,  
-синаптические связи,  
-функциональную значимость**

**Борьба организма за существование  
отражает  
конкуренцию между нейронами  
внутри организма – в процессе  
конкуренции формируются именно  
те нейронные сети, которые смогут  
наиболее эффективно обеспечить  
адаптивное приспособление к среде**

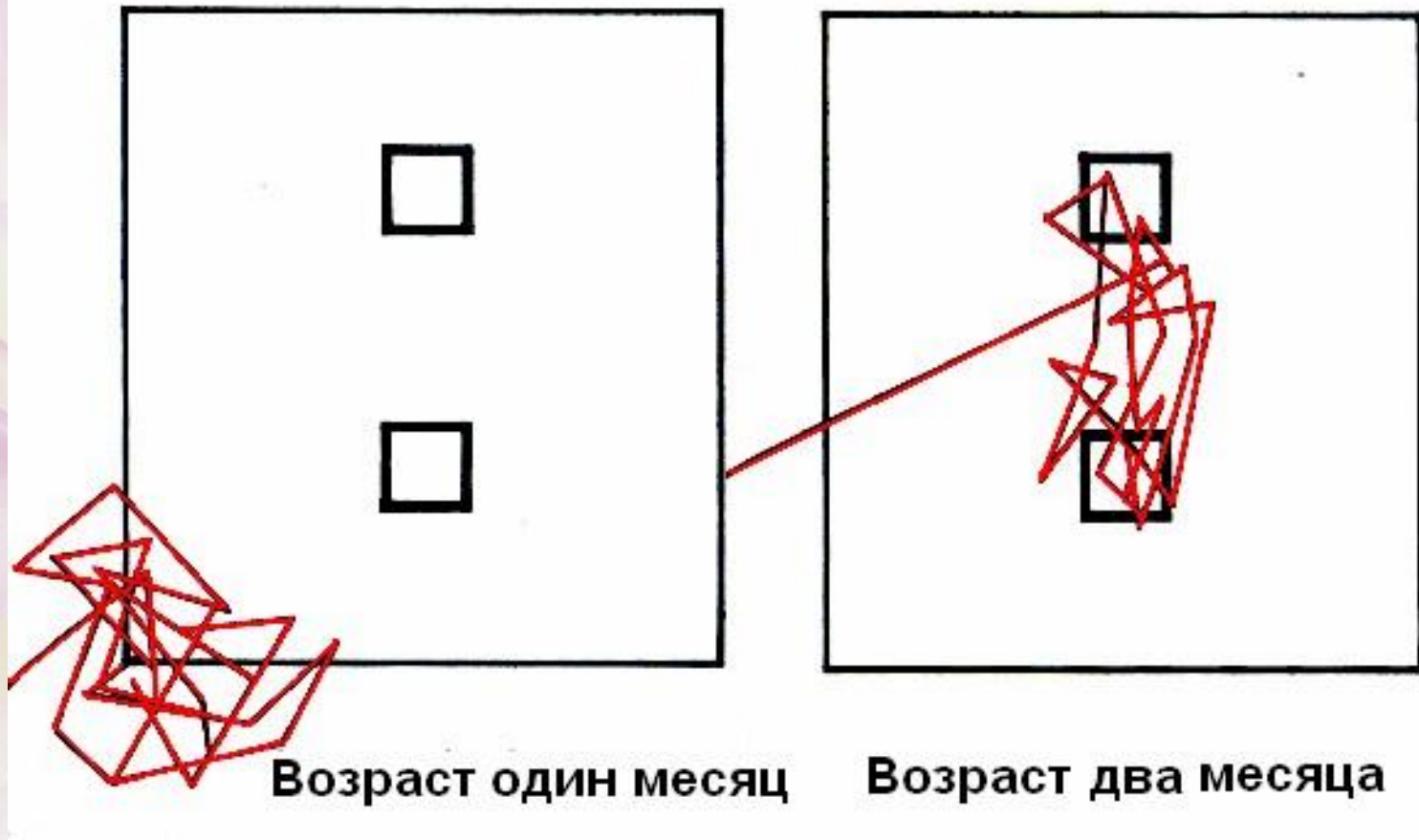


Процент просьб на горшок от общего числа случаев для тренировавшегося (1) и нетренированного (2) близнеца



Зрительный обрыв. Младенец ползет к матери по толстому листу стекла. На середине дистанции ребенок встречается со зрительным обрывом.

Результаты этого исследования (см. график) показывают, что **боязнь высоты - не врожденное чувство**: она развивается лишь после того, как ребенок приобретет некоторый опыт ползания.



Ребенок способен правильно направлять свой взор на объект не раньше возраста около 2 месяцев

## Развитие «постоянства объекта»



Способность создавать и удерживать внутреннее (умственное) представление об объекте – краеугольный камень познавательного развития

В психологии познавательного развития поведенческое проявление этого явления получило название «постоянство объекта (ПО)»

- **Пиаже (1952): ПО = понимание, что объект продолжает существовать даже тогда, когда он находится вне поля зрения**
- **Знает ли младенец, что предмет существует, когда его прячут?**
- **Пиаже показывал игрушку младенцу, потом накрывал ее салфеткой. Главный вопрос – пытается ли младенец достать спрятанную игрушку.**
- **Если нет, значит постоянство объекта не сформировано**
- **На основании таких опытов Пиаже считал, что до 9 месяцев у ребенка отсутствует эта способность**





На восьмом месяце у ребенка формируется представление о постоянстве объектов, и он преодолевает препятствие, чтобы достать спрятанный от его взора предмет.

**Формирование образов мира (внутренние представления об объектах) в ходе индивидуального развития ребенка опирается на совершенствование мозговых механизмов обработки сенсорной информации (восходящие процессы), механизмов удержания объектов в поле внимания и выделения значимых признаков объектов в соответствии с задачами деятельности (процессы нисходящей регуляции)**

Исследования Хайта (Haith, 1980), Джонсона, Познера, Ротбарта (Johnson, Posner, Rothbart, 1990,1991).:

Уже у **новорожденных** отмечается **непроизвольное внимание к движущимся объектам** (движение глаз в их сторону)

В возрасте **1-3 месяцев** внимание младенцев привлекается **зрительными стимулами, содержащими контрастные элементы и контуры**. Они фиксируют и долго удерживают взор (**obligatory looking**) на изображениях состоящих из чередования черных и белых квадратов (шахматных паттернов).

Выраженная **зависимость внимания от свойств зрительных стимулов** связывается с ограниченными возможностями обработки информации в **зрительной проекционной коре**, в которой относительно созревшими являются **нейронные сети (модули)**, способные выделять простые признаки (движение, ориентацию, контраст). **Способность удерживать взор** объясняется развитием к концу первого месяца жизни **нейронных связей от базальных ганглиев к передним бугоркам четверохолмия**.

Исследования Хайта (Haith, 1980), Джонсона, Познера, Ротбарт (Johnson, Posner, Rothbart, 1990,1991):

В возрасте **4-х месяцев** появляется способность к переключению **непроизвольного внимания с одного положения объекта (в центральном поле зрения) на другой (disengage) (на периферии)**, что связывается с развитием **теменных областей коры** и подтверждается **РЕТ исследованиями**.

**Формирование «постоянства объекта» у младенцев связано с созреванием нейронных сетей, участвующих в обработке зрительного сигнала и специализированных нейронных сетей, связанных с механизмами избирательного внимания.**

- ✓ **Во втором полугодии**, начиная с 7-8 мес., интенсивно развиваются первые формы **произвольного** внимания - **удержание** направления взора при удалении из поля зрения значимого объекта.
- ✓ Показано, что произвольное удержание внимания связано с интенсивным развитием высших центров контроля и регуляции - лобных долей.
- ✓ **Второе полугодие первого года жизни** - один из критических периодов в развитии внимания и формировании его мозговых механизмов.

**Развитие внимания ребенка в период от рождения до года.  
Развитие первых произвольных форм внимания у детей второго  
полугодия жизни.**

**Diamond, 1991 – в период от 9 до 12 мес. развитие элементов произвольного контроля, ребенок переходит при достижении привлекательного объекта от стратегии «достаю только то, что доступно по линии зрения» к стратегии «достаю через открытую часть коробки, даже если она находится не на линии зрения»**

**Строгонова, 1997 - лобные отделы мозга обеспечивают произвольное удержание внимания у детей 7-8 мес., что отражается на ЭЭГ в виде увеличения выраженности тета-колебаний в этих зонах мозга в ситуации «внутреннего контроля внимания» (удерживание взора на ширме, за которую спрятался экспериментатор, который до этого «пел и плясал» перед ребенком).**



**Развитие мозговой  
организации  
познавательной  
деятельности в  
раннем детстве и  
предшкольном  
возрасте**

Развитие произвольных форм внимания в период от 1 года до 4-х лет.

### Развитие сети управляющего внимания (Executive control network development)

Executive control network development – в рамках концепции Познера – развитие систем мозга, обеспечивающих контроль целенаправленного поведения, что включает выделение значимого раздражителя, подавление «конфликтующего раздражителя», определение ошибки, разрешение конфликта, подавление автоматизированных действий. Наиболее распространенный метод исследования этого вида внимания у детей и взрослых – различные варианты Stroop тестов.

Gerstadt, Hong, Diamond, 1994: дети в 3,5 года способны выполнять задания, содержащие конфликт между требуемым названием изображения и его привычным смыслом (день-ночь, картинки солнца и луны), при этом название, противоречащее привычному, требует больше времени.

Posner, Rothbart, 2000 исследовали детей в возрасте от 2-х до 3-х лет и обнаружили, что только к 3-м годам появляется способность «решать» конфликтные задачи, даже не требующие участия речи (проба на соотнесение изображения на экране (справа-слева) и двигательной реакции (ключи справа-слева)). В более раннем возрасте требуемая реакция заменяется повтором предыдущей (персеверация). Авторы связывают эти изменения с созреванием медиальных отделов лобной доли, играющих ключевую роль в обеспечении управляющих функций внимания.





**Развитие мозговой  
организации  
познавательной  
деятельности в младшем  
школьном и подростковом  
возрасте**

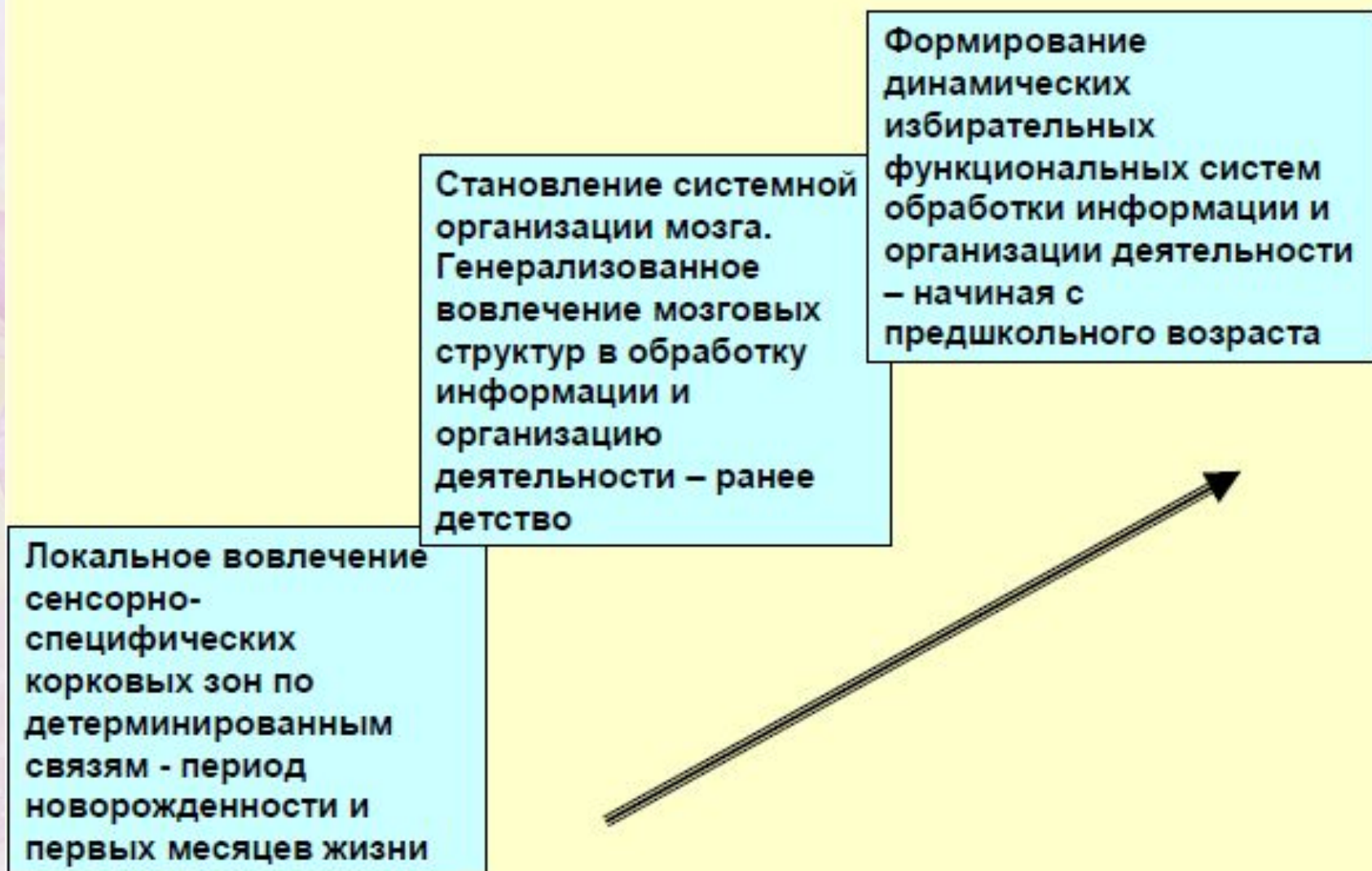
**Л.С. Выготский  
рассматривал возраст 7  
лет как критический для  
развития произвольной  
осознанной регуляции  
психической деятельности.**

**К 6-7 годам** происходит скачок в развитии нисходящих регуляторных систем мозга, обеспечивающих избирательную модуляцию коры при произвольном внимании и формирование функциональных корковых объединений в соответствии с задачами деятельности. На этой основе возможно дальнейшее развитие произвольной регуляции деятельности и сложных форм обработки информации, которая является важнейшим компонентом процесса обучения.

**6-8 лет - критический период в развитии мозговых механизмов произвольного избирательного внимания, лежащего в основе контроля и организации целенаправленной деятельности.**

**В школьном и подростковом возрасте продолжается прогрессивная функциональная специализация мозговых систем обработки сенсорной информации**

## Этапы формирования мозговой организации когнитивных процессов



На всех стадиях онтогенеза можно выделить три основных фактора созревания мозга, влияющих на познавательное развитие:

- Созревание лобных долей и их афферентных и эфферентных связей, в особенности связей, обеспечивающих **нисходящую регуляцию активности других зон коры и подкорковых образований**
- Морфофункциональное созревание проекционных и ассоциативных зон коры, обеспечивающее **формирование восходящих систем обработки информации**
- Созревание внутрислоушарных и межполушарных связей, обеспечивающее **формирование функциональной специализации полушарий** в обеспечении различных познавательных функций

Все эти процессы взаимодействуют между собой и развиваются нелинейно, каждый из них и все вместе определяются индивидуальными особенностями, в свою очередь зависящими от биологических (генетических и средовых) и социальных условий, таких как раннее взаимодействие со взрослым и последующая совместная деятельность, в том числе обучение.

Если детеныш или ребенок растет в социальной изоляции (в особенности в отсутствии контакта с **матерью** и общения со **сверстниками**) **формирование поведения сильно нарушается.**

В дальнейшем особи, выращенные в отсутствии социального общения с представителями своего вида, часто **оказываются неспособны вырастить своих детенышей**, неспособны адекватно выражать эмоции и нормально взаимодействовать с представителями своего вида.

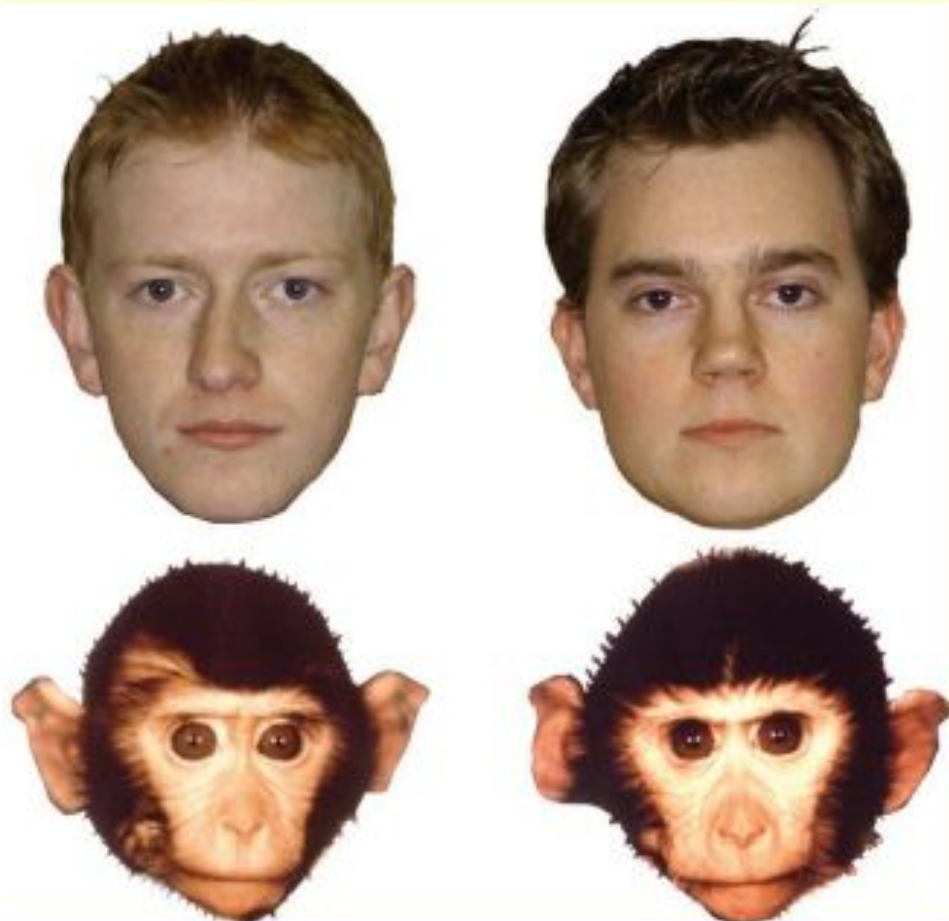
Уже на самых ранних стадиях онтогенеза человека формируются функциональные системы мозга, обеспечивающие восприятие и распознавание сигналов, значимых для социального взаимодействия – лиц и фонем

В течении второго полугодия жизни наблюдается «настройка» этих систем по отношению к преобладающим в окружающей среде параметрам лиц и речевых сигналов



Эксперименты Харлоу с суррогатными матерями: детеныши предпочитали проводить большую **часть времени с манекенами**, имеющими сходство с обезьяной и покрытыми мехом, хотя для кормления подходили к жесткому манекену из сетки, на котором была закреплена бутылочка с молоком.

У младенцев в первом полугодии жизни отмечается способность к различению как лица человека, так и лица обезьяны



	обезьяна	человек
6 мес	различает	различает
9 мес	Не различает	различает
взросл	Не различает	различает

Olivier Pascalis et al. Is Face Processing Species-Specific During the First Year of Life?., Science, 17 May 2002.

Способность к различению лиц оценивалась на основании времени рассматривания нового изображения в паре



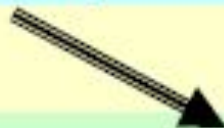
## Методологические основы нейрофизиологии когнитивной деятельности

Физиологические  
источники – физиология  
активности

(Ухтомский, Бернштейн,  
Анохин)

Психологические  
источники – культурно-  
историческая концепция  
психики

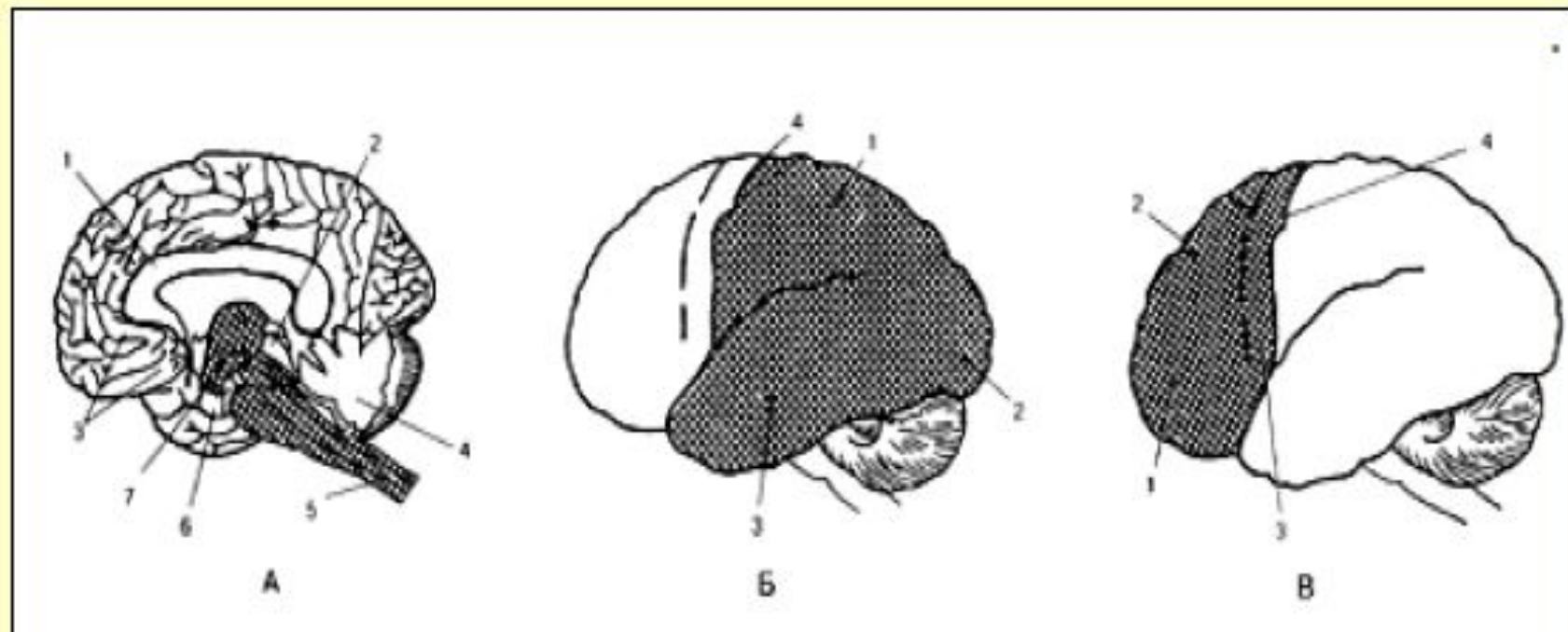
(Выготский, Леонтьев,  
Лурия)



- ✓ Активное приспособительное поведение обеспечивается различными взаимодействующими нейронными ансамблями, которые могут находиться в различных структурах мозга
- ✓ Объединение структур мозга в систему подчинено реализации задачи приспособительного поведения – достижению полезного результата. Такие динамические системы мозга характеризуются как функциональные.
- ✓ Состав функциональных систем и характер связей между составляющими их элементами динамичны и изменяются в процессе индивидуального развития

- ✓ **Морфо-функциональное созревание** мозга является **необходимым (но не достаточным) условием** формирования высших психических функций (понятие "зоны ближайшего развития" по Л.С. Выготскому).
- ✓ В онтогенезе человека мозговые механизмы поведения формируются как **динамичные функциональные физиологические системы** в результате овладения им орудиями (средствами) и операциями в ходе предметной деятельности (А.Н. Леонтьев) (принцип системной организации функций в онтогенезе)
- ✓ **Одна и та же психическая функция** может быть реализована **различными функциональными системами** в зависимости от морфо - функциональной зрелости мозга в целом и его отдельных структур (А.Р. Лурия) (принцип динамической локализации функций в онтогенезе)
- ✓ Каждая **психическая функция** проходит в своем развитии **периоды существенных качественных преобразований**, которые определяются как биологическими, так и социальными факторами. **Эти периоды для разных функций** могут не совпадать (принцип гетерохронии развития).

## Структурно-функциональная организация мозга. Основные функциональные блоки головного мозга (по А.Р. Лурия)

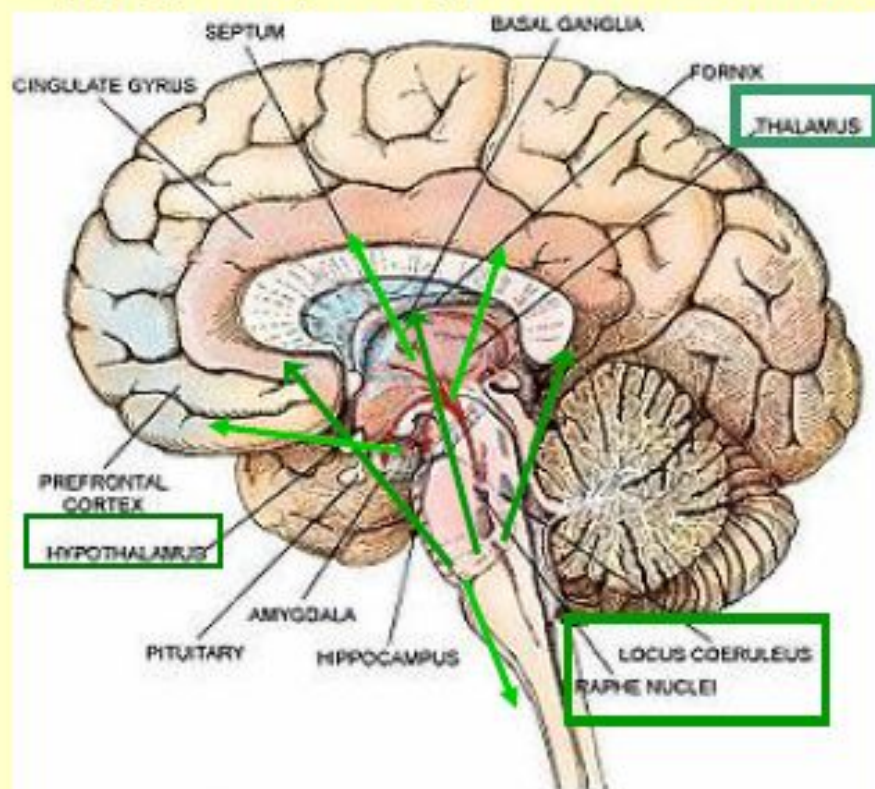


**I** Блок регуляции неспецифической активации мозга (тонуса и бодрствования), включает глубинные структуры

**II** Блок приема, переработки и хранения информации, включает основные анализаторные системы

**III** Блок программирования, регуляции и контроля психической деятельности, включает лобные отделы

## Структуры первого функционального блока



Parts of normal human brain  
Source: Washington University

Неспецифические модулирующие системы ствола мозга

## Структуры первого функционального блока

### Основные структуры лимбической системы

Longitudinal fissure

Правая цингулярная кора

Left cingulate

Левая цингулярная кора

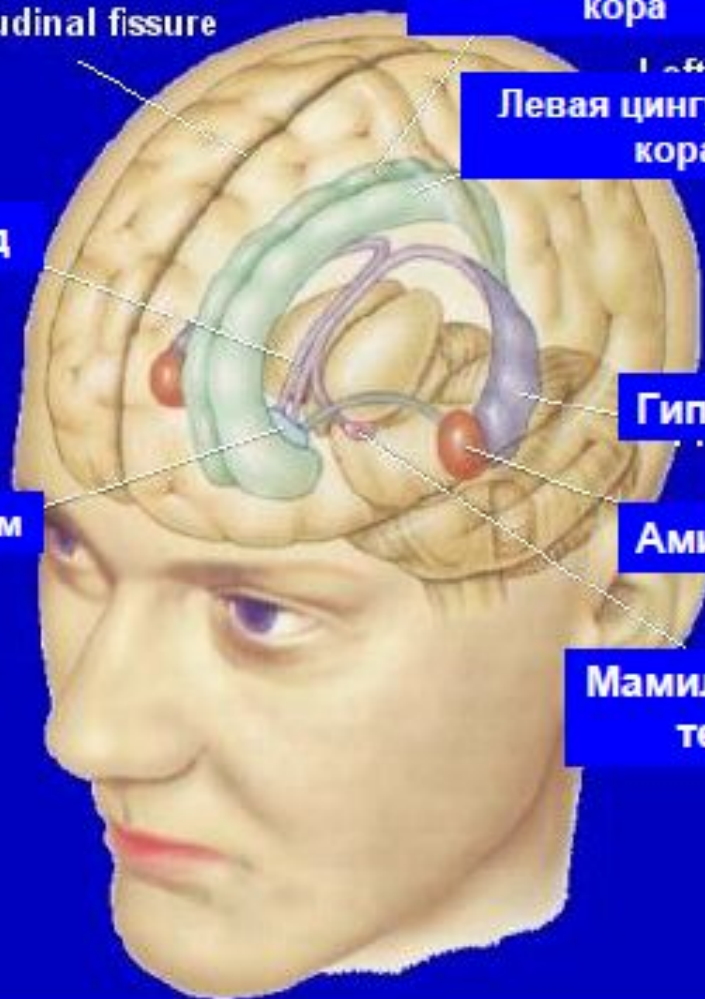
Свод

Гиппокамп

Септум

Амигдала

Мамилярные тела



Основные функции лимбической системы:

Участие в эмоционально-мотивационной регуляции поведения на основе оценки субъективной значимости информации (миндалина)

Обеспечение длительного произвольного поддержания внимания (cingularная кора)

Выявление «конфликтности» релевантной и нерелевантной информации (cingularная кора)

Сличение текущей информации со следами, хранящимися в памяти (гиппокамп)



**Функции структур второго функционального блока**

**Анализ и обработка сенсорной информации различной модальности**

**Модально-специфичные проекционные и ассоциативные (вторичные) зоны коры больших полушарий**

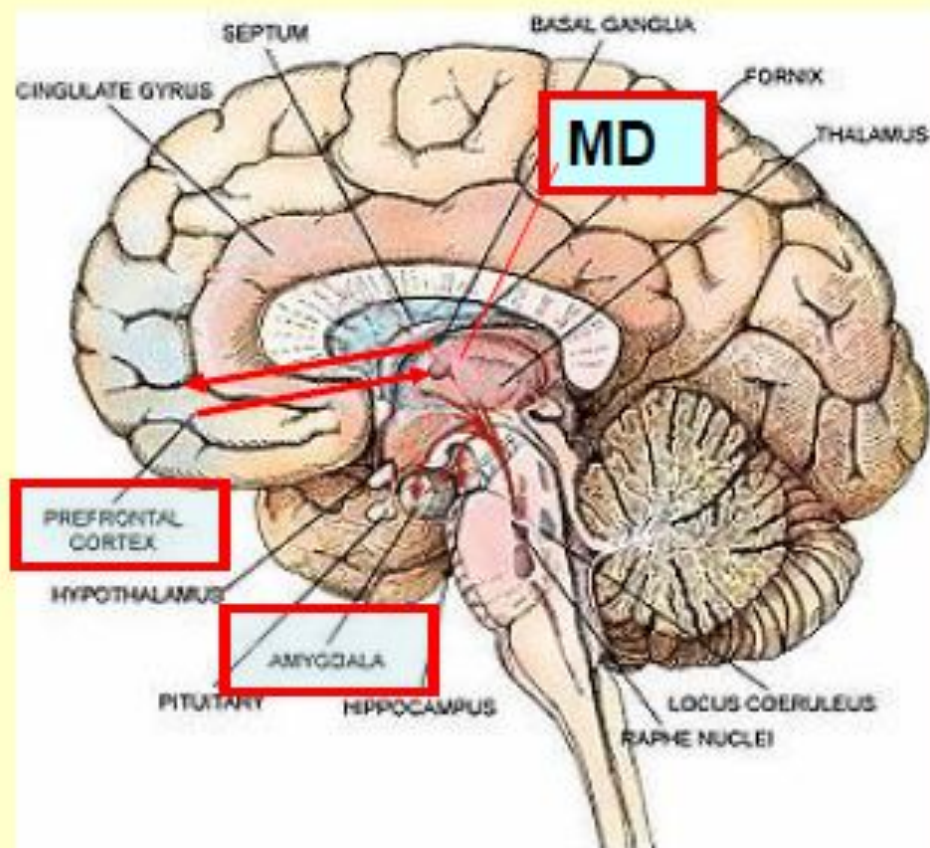
**Интеграция сенсорно-специфической информации и ее пространственный (симультаный) синтез**

**Интегративные ассоциативные зоны (третичные) на границе теменной и височной коры**

**Сохранение информации (функции памяти)**

**Все структуры второго блока**

## Структуры третьего функционального блока. Фронтоталамическая регуляторная система



Parts of normal human brain  
Source: Washington University

**Медиодорзальное ядро (MD) таламуса** имеет двухсторонние связи со структурами **лобной коры** (орбитомедиальными зонами, связанными с осознанием эмоциональных состояний, и латеральными префронтальными – управляющими зонами мозга). Фронтоталамическая система участвует в обеспечении **избирательной произвольной регуляцией, программирования и контроля познавательной деятельности**



# Функции структур третьего функционального блока

Контроль движений

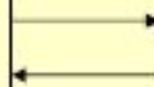
Первичная и вторичная моторная кора и базальные ганглии

Произвольная регуляция психической деятельности

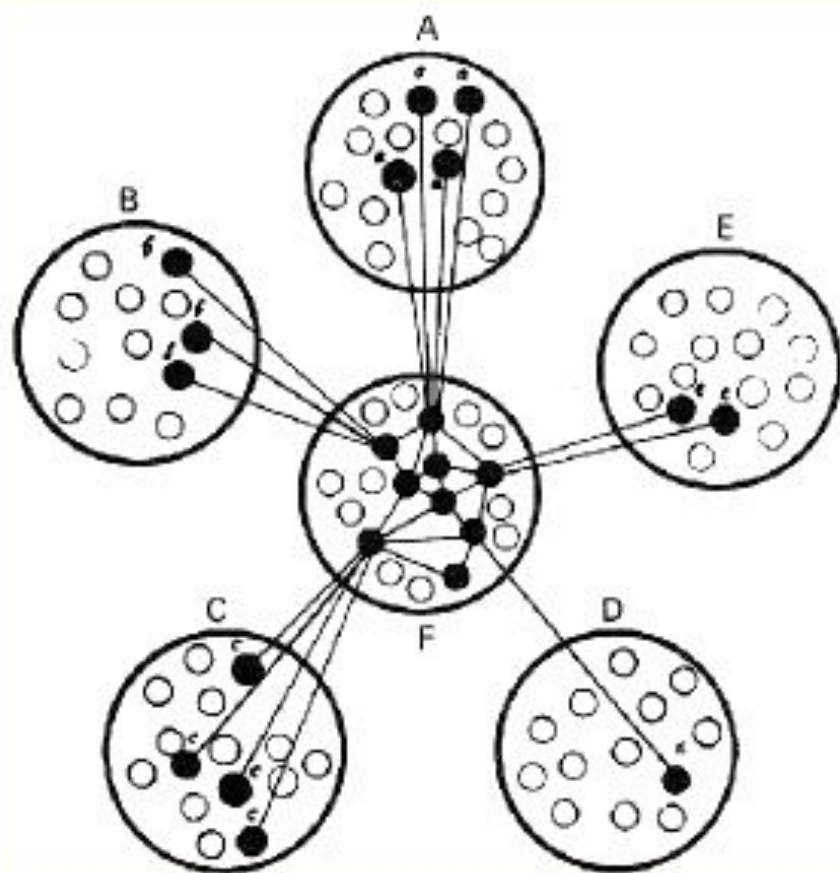
Высшие интегративные центры мотивационной системы – медиальная часть лобной доли и цингулярная кора

Управляющие функции: программирование и избирательный контроль поведения

Дорзолатеральная часть лобной доли фронтоталамическая система



## Теория системогенеза П.К. Анохина



В процессе раннего онтогенеза не целые органы (А,В,С, D, E) , но только их некоторые составляющие (а, b, с, d, e) быстро развиваются и интегрируются в функциональные системы (F), что обеспечивает жизненно-важные функции

Анохин П.К. Системогенез как общая закономерность развития, подготавливающая врожденную деятельность. Хрестоматия по возрастной физиологии. М.: Академия, 2002. С.117

**Онтогенез, также как и филогенез не является равномерным поступательным процессом. Развитие проходит поэтапно.**

**Одна стадия сменяет другую в результате взаимодействия различных факторов.**

**Часто переход от одной стадии к другой сравним с**



**мифическим  
Фениксом,  
который,  
сгорая,  
возрождается  
в своей новой,  
совершенно  
отличной**



**Спасибо за внимание!!**