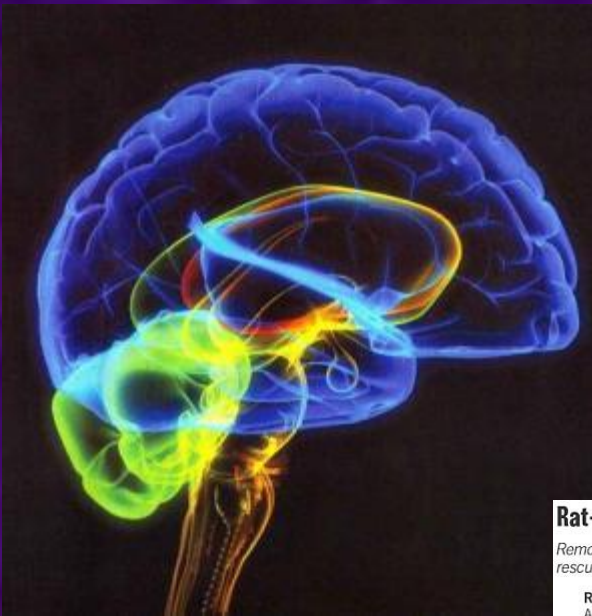


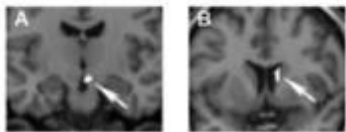
# Физиология ЦНС.

Курс лекций для студентов-психологов (дневн. отд., МГУ)

*Лектор: проф. Дубынин В.А.*



During fMRI, viewing a romantic partner led to activation of the right ventral tegmental area (A) and the right caudate (B)\*



fMRI-functional magnetic resonance imaging

Fisher H, Aron A, Brown LL. Romantic love: an fMRI study of a neural mechanism for mate choice. *J Comp Neurol* 2000;429:64-72. Reprinted with permission. Copyright 2000.

Deen DJ, Veltrop J. *OMG Science*. Vol 14, No 5, 2000

## Rat-ical innovation for remote rescue

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

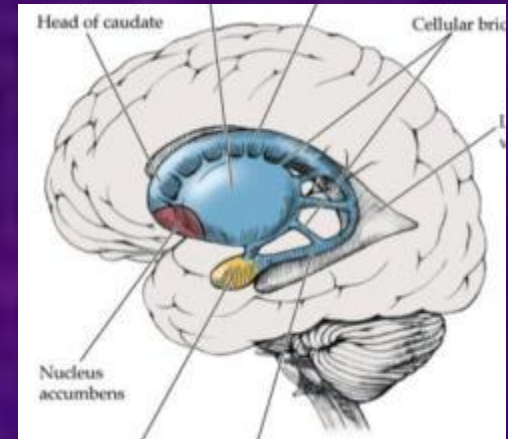
**Rat pack:**  
A backpack with a remote-controlled micro-stimulator delivers pulses to the brain.

Areas that control the whiskers  
Region that senses reward or pleasure

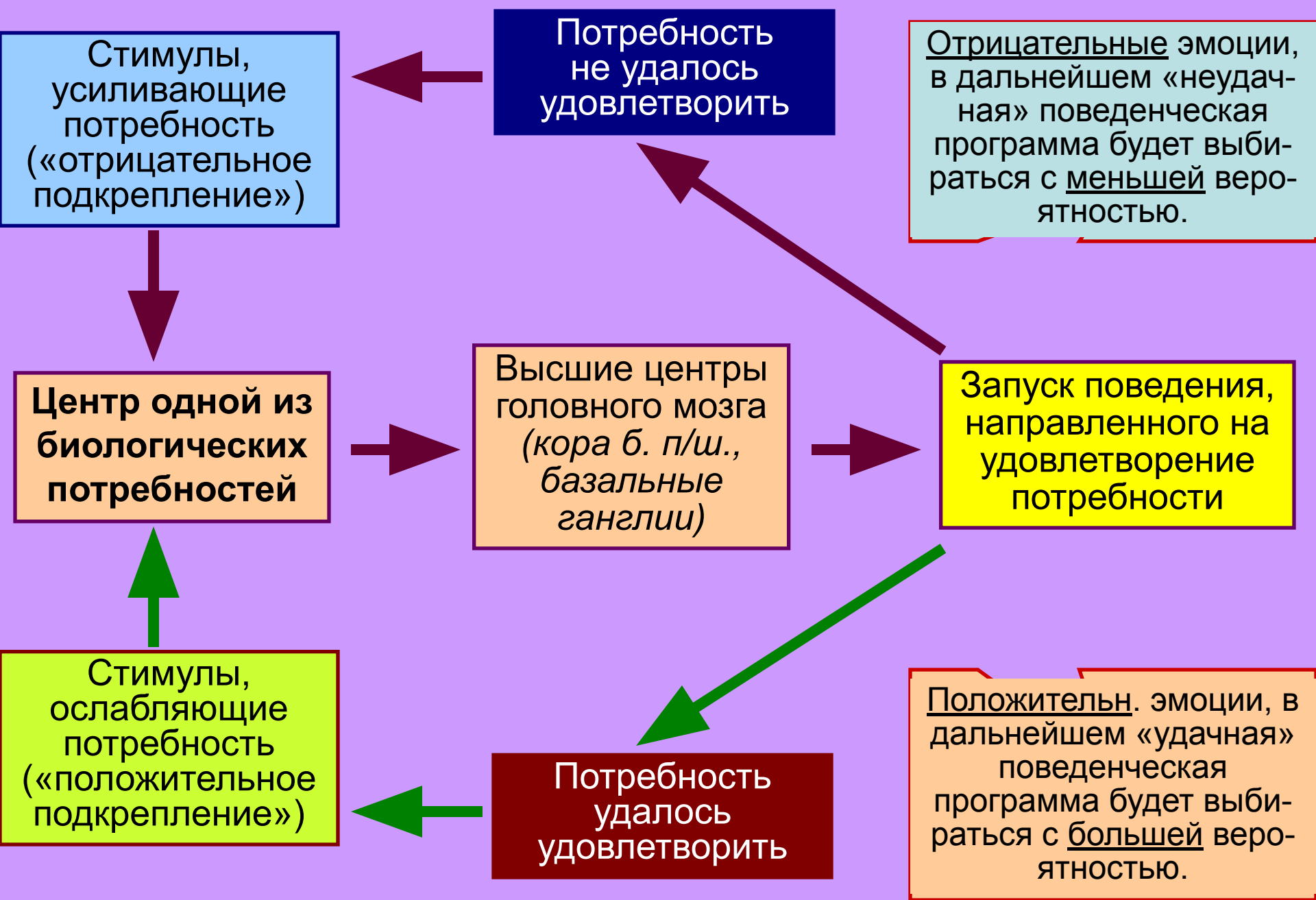
**Conditioned movements:**  
By stimulating the whisker-response areas of the brain, scientists can signal right or left movements. When the rat responds correctly, they signal the reward region.

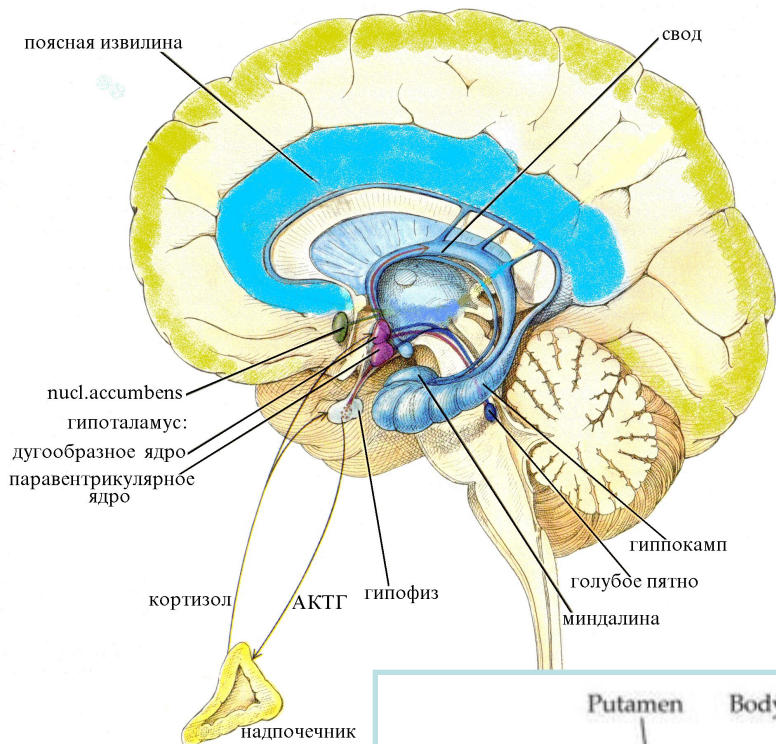
Source: *Nature*

Associated Press Graphic



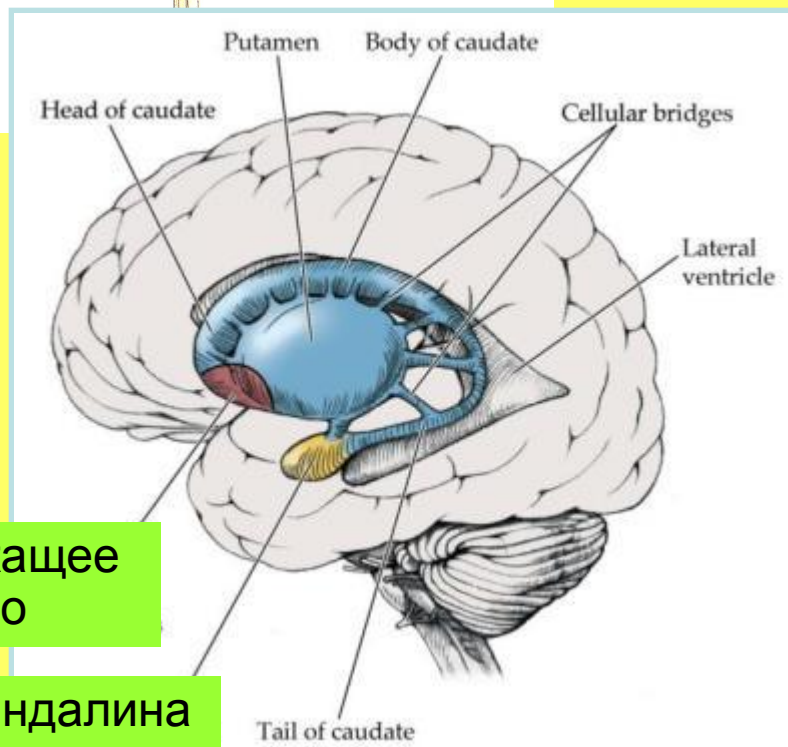
Лекция 12. Центры подкрепления, прилежащее ядро. Кора больших полушарий: механизмы обучения; гиппокамп. Миндалина, ассоциативная лобная кора, поясная извилина: запуск и оценка результатов поведения. Таламо-кортикальные отношения. Непроизвольное и произвольное внимание.





Структуры ЦНС, входящие в состав систем биологических потребностей, эмоций, положительного и отрицательного подкрепления:

*гипоталамус, миндалина  
прилежащее ядро (nucl. accumbens)  
 голубое пятно, поясная изв. и др.*



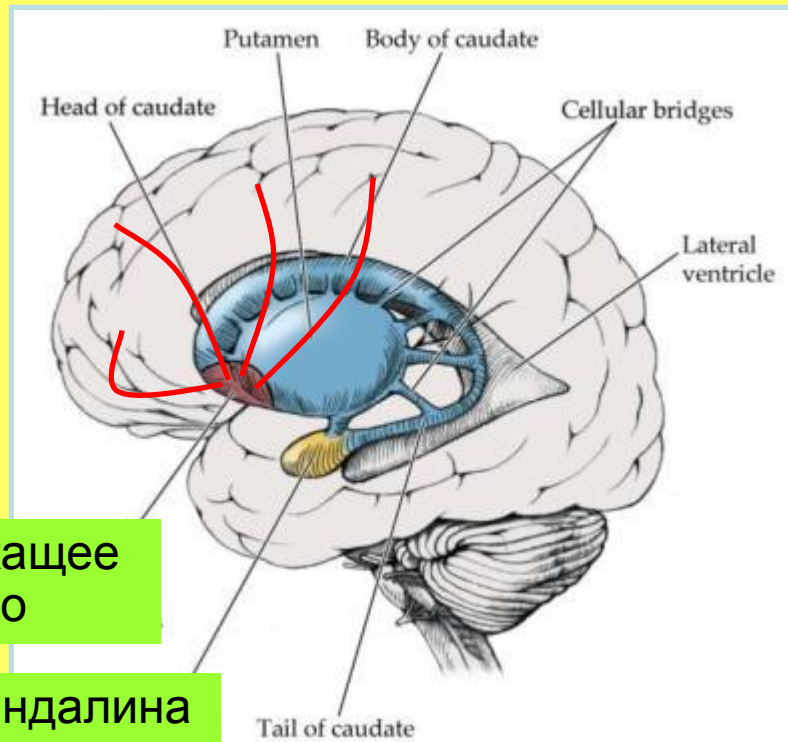
**Прилежащее ядро**  
**прозрачной перегородки:**

относится к базальным ганглиям; занимает передне-вентральную область полосатого тела, то есть стриатума, в которое также входят хвостатое ядро (caudate) и скорлупа (putamen) (на нижнем рис. отмечены синим).

Прилежащее ядро

Миндалина

**Прилежащее ядро** рассматривается как основной путь для передачи положительных эмоциональных сигналов (информации о получении положительного подкрепления) через передние ядра таламуса к коре больших полушарий. Такие сигналы играют важнейшую роль в запоминании («укреплении») поведенческих программ, позволивших удовлетворить тут или иную потребность.



Прилежащее  
ядро

Миндалина

**Прилежащее ядро**  
**прозрачной перегородки:**  
относится к базальным ганглиям; занимает передне-вентральную область полосатого тела, то есть стриатума, в которое также входят хвостатое ядро (caudate) и скорлупа (putamen) (на нижнем рис. отмечены синим).



**Прилежащее ядро** рассматривается как центр положительных эмоциональных реакций.

Центры конкретных биологических потребностей могут оказывать собственное подкрепляющее действие на нейронные цепи коры (параллельно с влиянием прилежащего ядра).

«Тонус» прилежащего ядра определяется DA-влияниями вентральной покрышки (VTA, см. лекцию по дофамину). Активация вентральной покрышки также ведет к положит. эмоциям и оказывает подкрепляющее действие.

**Центр одной из биологических потребностей**  
(например, пищевой)

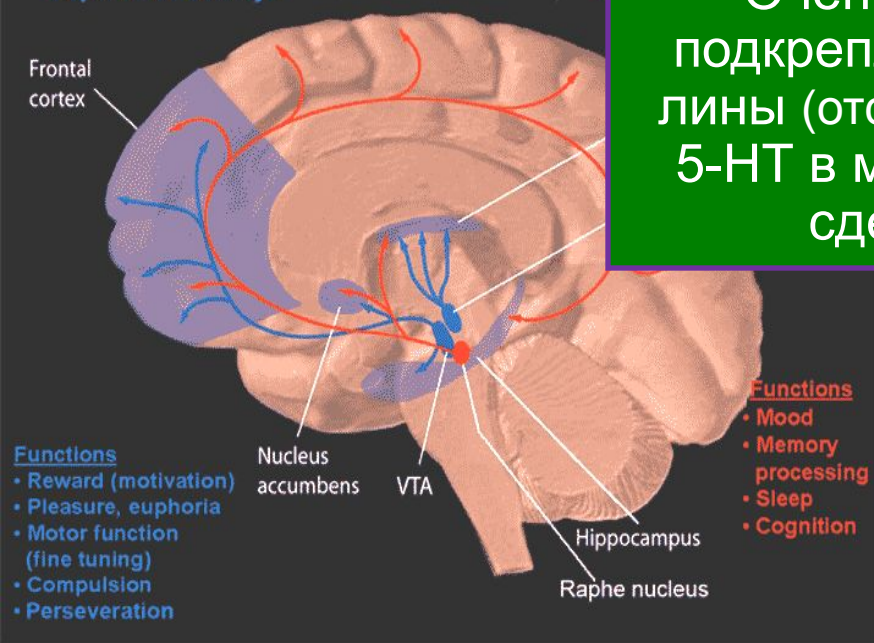
Снижение уровня потребности активирует **прилежащее ядро**, и его подкрепляющие сигналы поступают в кору, повышая значимость «удачной» поведенческой программы (обучение); на субъективном уровне испытываем положительные эмоции.

Стимулы, ослабляющие потребность («положит. подкрепление»): *рост концентрации глюкозы в крови, вкусовые ощущения, растяжение желудка*

**Кора больших полушарий:** запуск поведения, которое привело к удовлетворению потребности (*удалось поесть*)

**ОБУЧЕНИЕ**

## Dopamine Pathways



Очень велико медиаторное разнообразие подкрепляющих влияний: DA, NE, Ацх, энкефалины (отсюда – разнообразие наркотич. препаратов). 5-НТ в мозге позвоночных работает как фактор, сдерживающий избыточные эмоции.

Электрич. раздражение любой из этих зон вызывает положит. эмоции, что подтверждают опыты **Дж. Олдса** (метод самостимуляции).

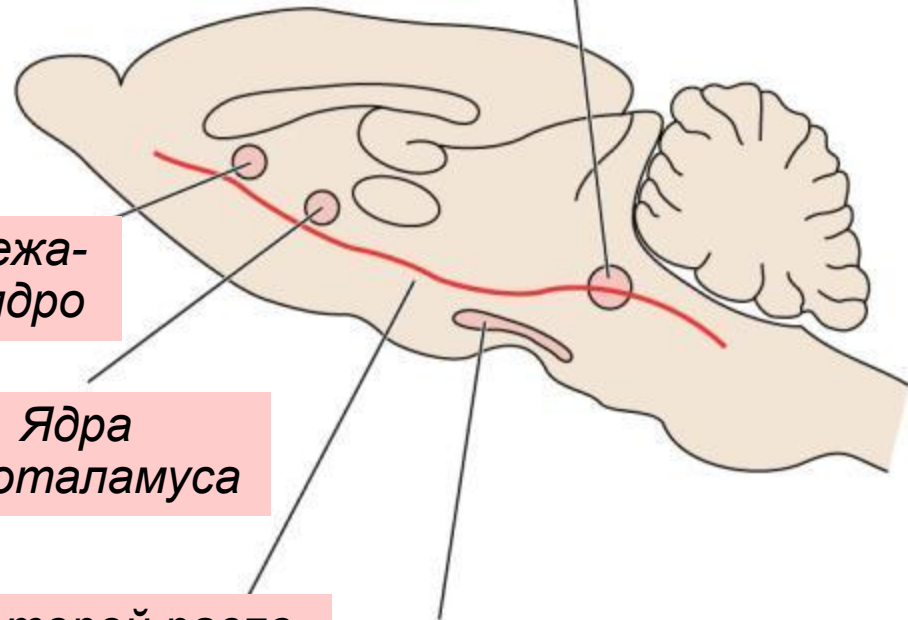
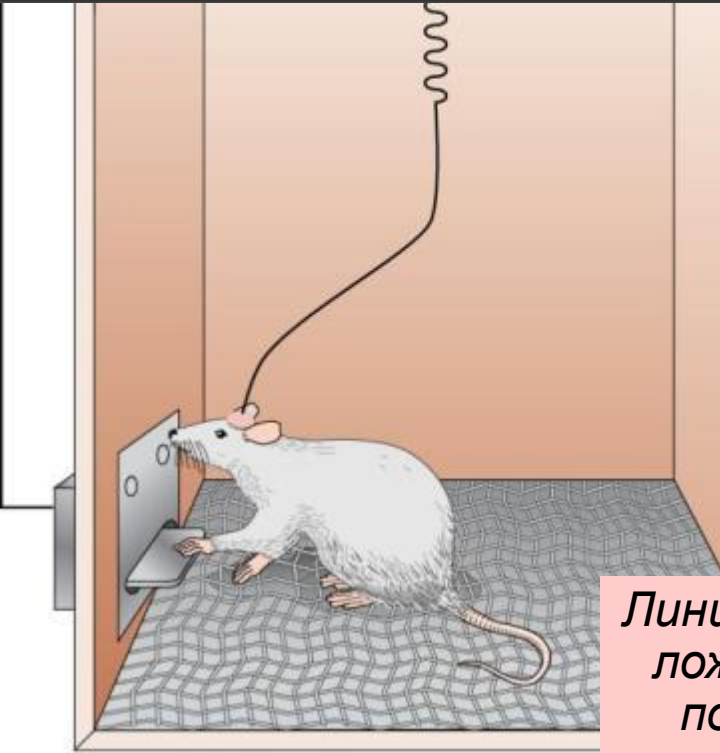
Голубое пятно

Прилежащее ядро

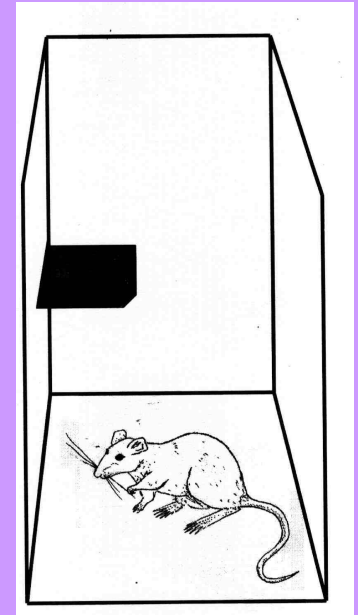
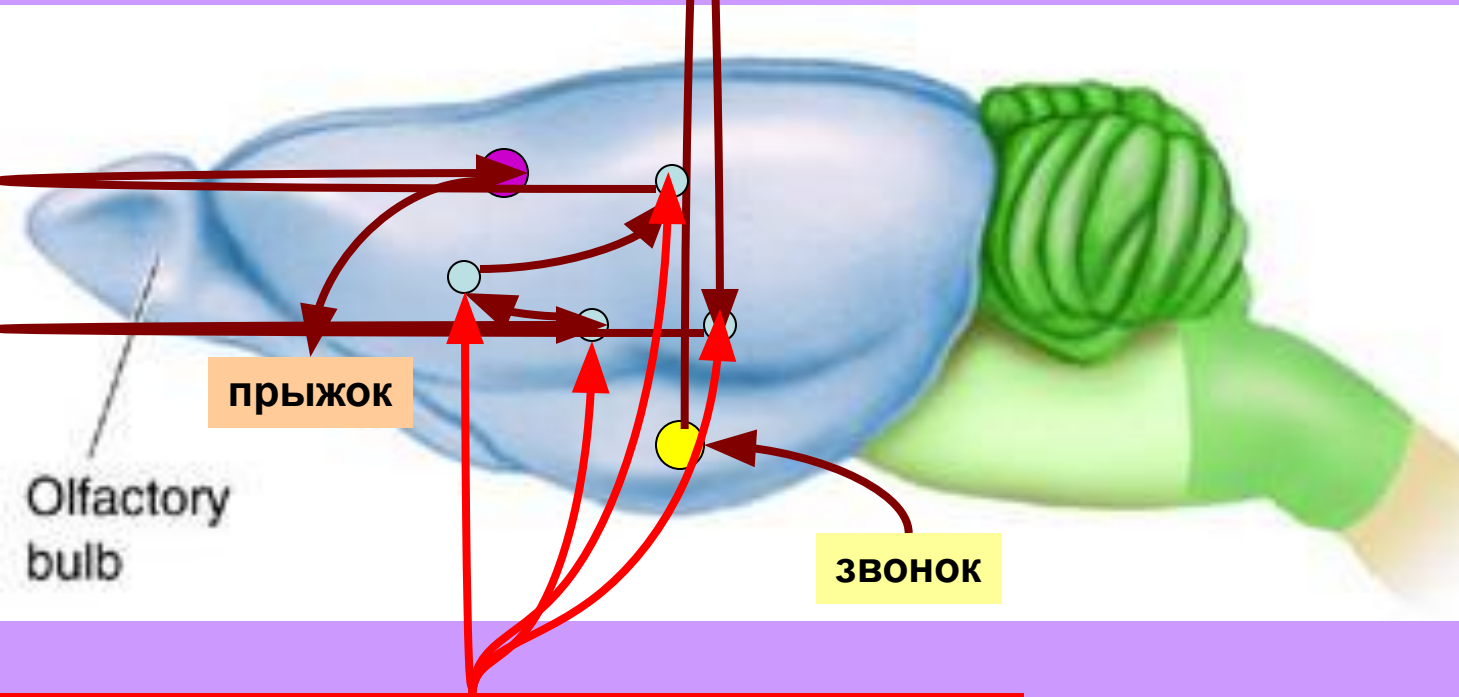
Ядра гипоталамуса

Линия, вдоль которой расположены основные центры положит. подкрепления

Вентральная покрышка



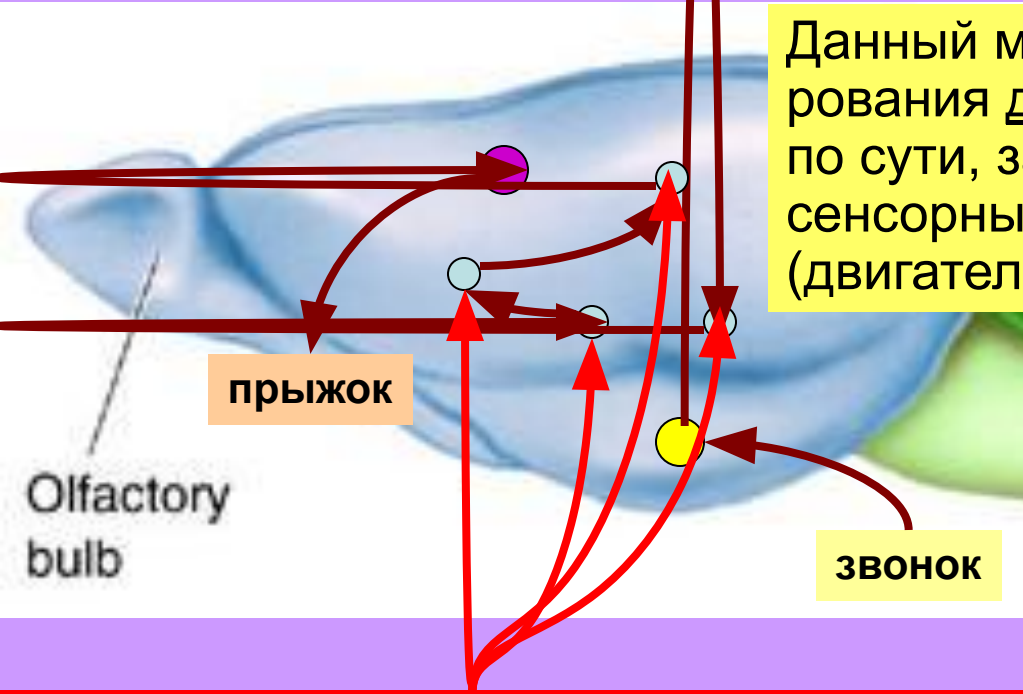
Вспомним лекцию, посвященную глутаминовой кислоте и ГАМК. Крысу учат прыгать на полку в ответ на звонок (иначе она получает удар эл. током). Это пример условного рефлекса («ассоциативное обучение»).



Теперь можно приблизить эту схему к реальности и добавить второй фактор: влияния центров положительного подкрепления. Эти влияния должны одновременно с сенсорными стимулами подействовать на обучающиеся нейроны – только тогда начнется синтез Glu-рецепторов.

Произошло формирование нового канала для передачи информации, образованного интернейронами коры за счет повышения эффективности Glu-синапсов. В основе – синтез белков-рецепторов к глутаминовой кислоте.

Вспомним лекцию, посвященную глутаминовой кислоте и ГАМК. Крысу учат прыгать на полку в ответ на звонок (иначе она получает удар эл. током). Это пример условного рефлекса («ассоциативное обучение»).



Данный механизм – главный способ формирования долговременной памяти, которая, по сути, заключается в ассоциациях между сенсорными стимулами и реакциями (двигательными и/или вегетативными).

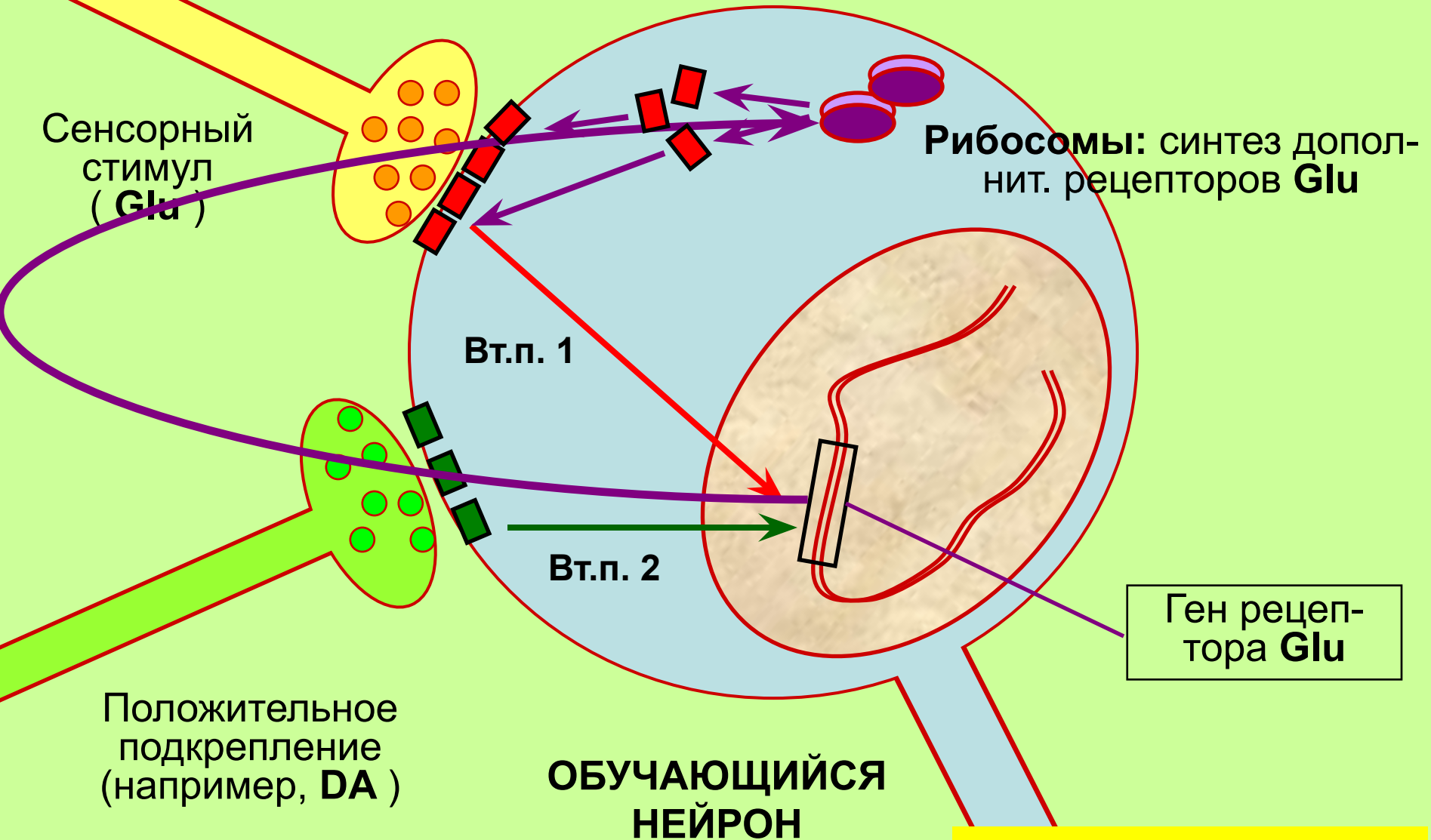
Эти ассоциации и есть «программы», значимость которых растет при успешной реализации. На уровне клеток такой рост означает увеличение эффективности обучающихся синапсов.

Теперь можно приблизить эту схему к реальности и добавить второй фактор: влияния центров положительного подкрепления. Эти влияния должны одновременно с сенсорными стимулами подействовать на обучающиеся нейроны – только тогда начнется синтез Glu-рецепторов.

Произошло формирование нового канала для передачи информации, образованного интернейронами коры за счет повышения эффективности Glu-синапсов. В основе – синтез белков-рецепторов к глутаминовой кислоте.



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



Рибосомы: синтез дополнитель. рецепторов Glu

Сенсорный стимул (Glu)

Вт.п. 1

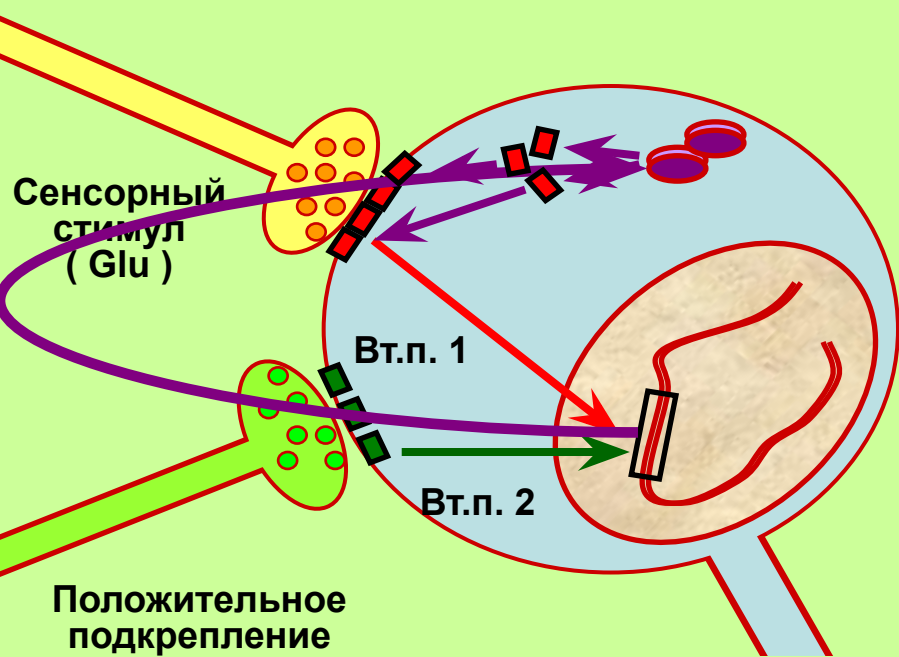
Вт.п. 2

Ген рецептора Glu

Положительное подкрепление (например, DA)

ОБУЧАЮЩИЙСЯ НЕЙРОН

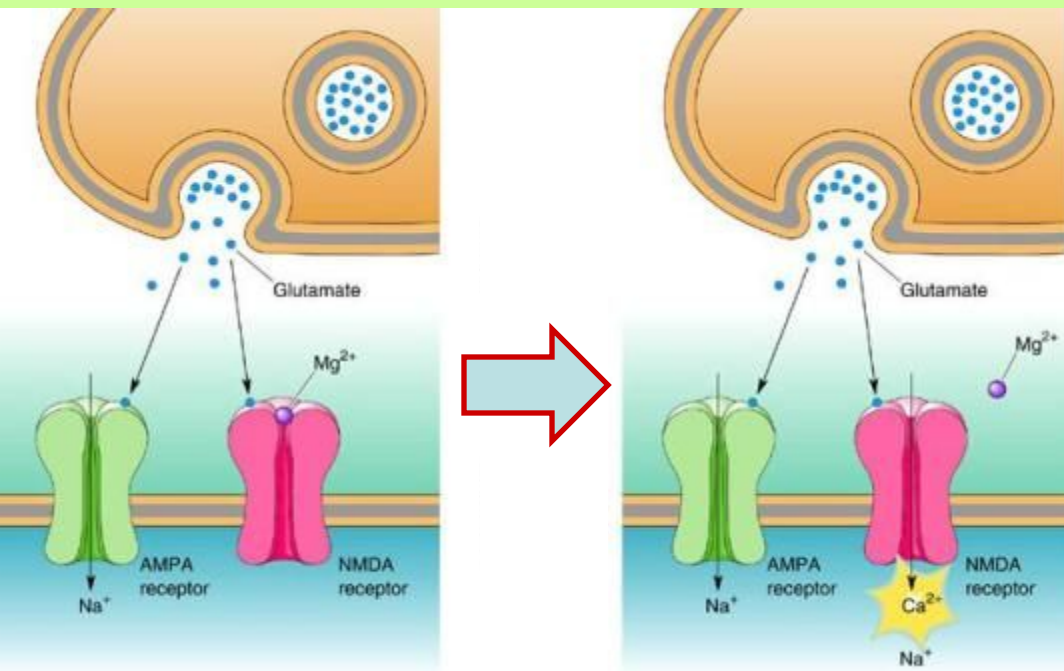
РЕЗУЛЬТАТ: сенсорный стимул запускает ПД и реакцию



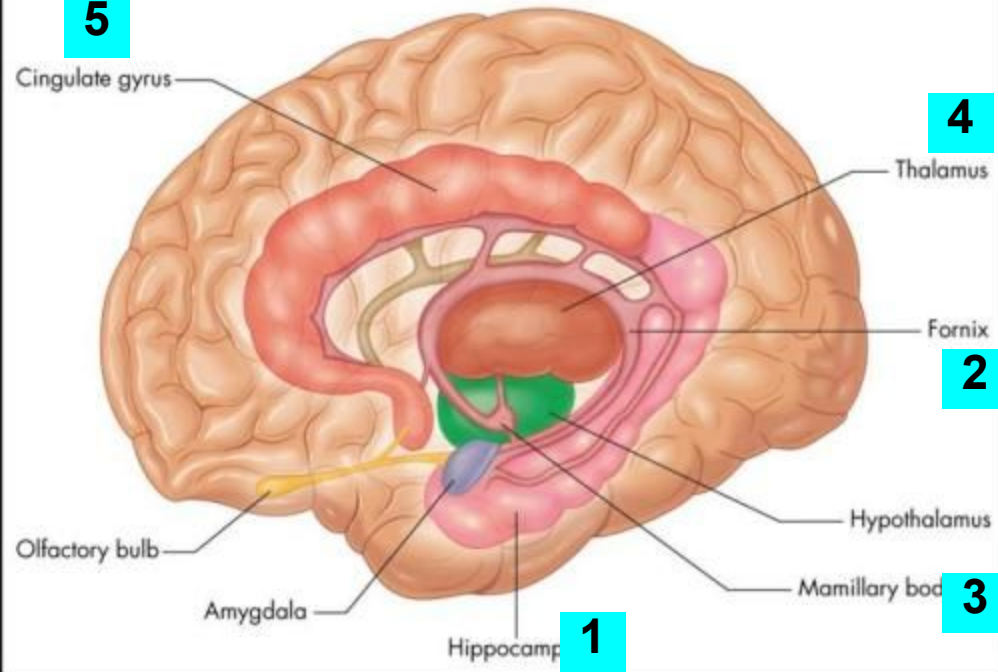
Подобного рода обучение идет медленно (часы и сутки), т.к. «раскачать» синтез доплнит. рецепторов непросто. Но это не единственный путь формирования нового канала для передачи информации.

В лекции о Glu и ГАМК был охарактеризован еще один способ – выбивание  $Mg^{2+}$ -пробок (NMDA-рецепторы).

Этот путь малостабильный (кратковременная память), но зато очень быстрый. Поэтому, как правило, информация сначала записывается в кратковременную память (ассоциации образуются за счет выбивания  $Mg^{2+}$ -пробок), а затем происходит «перезапись» в долговременную.



5



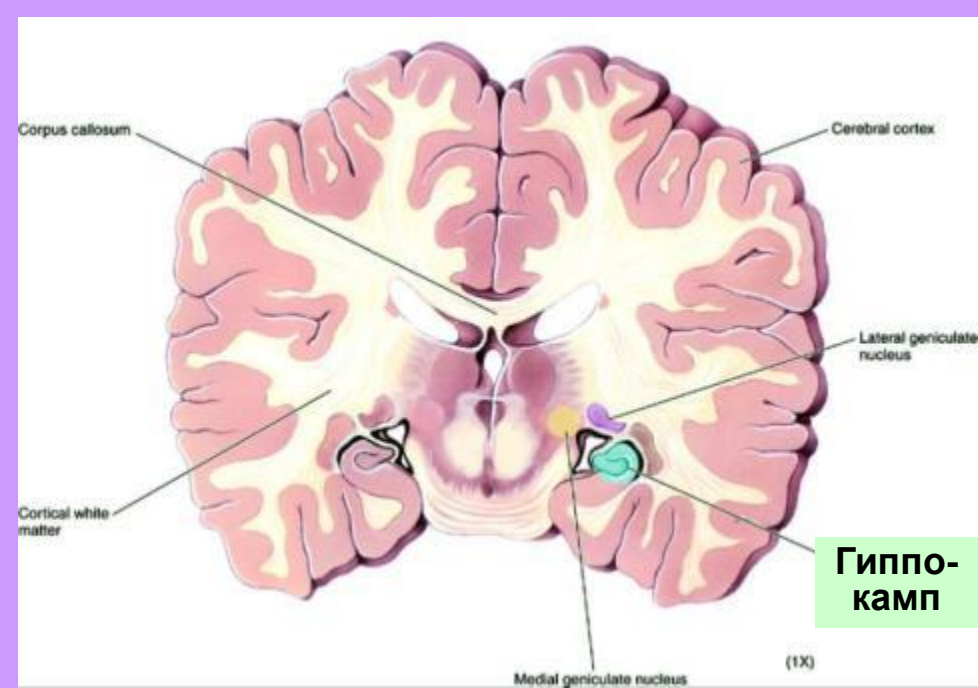
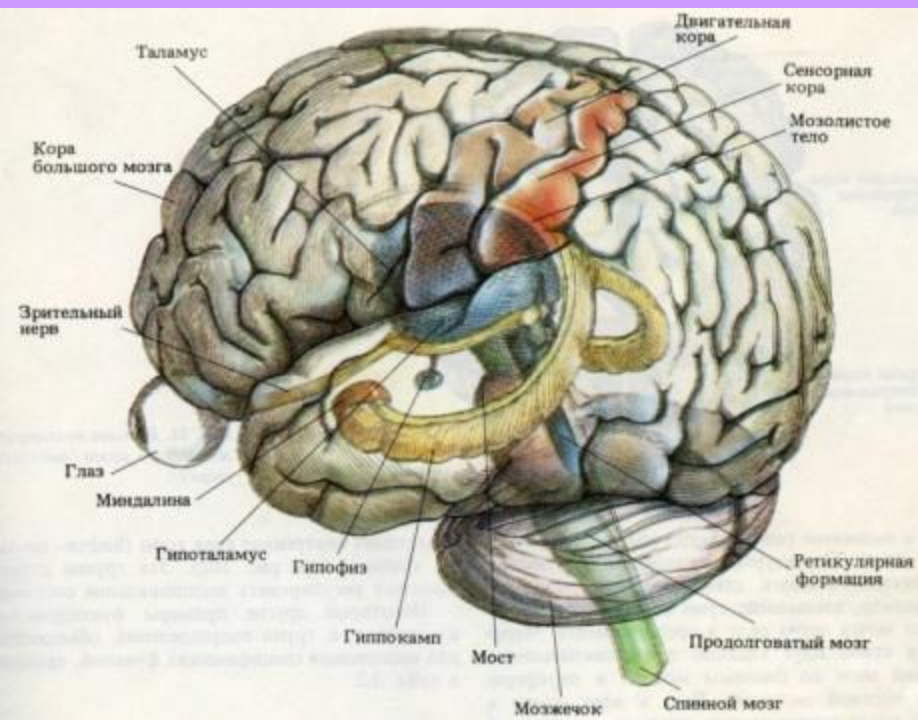
4

2

3

1

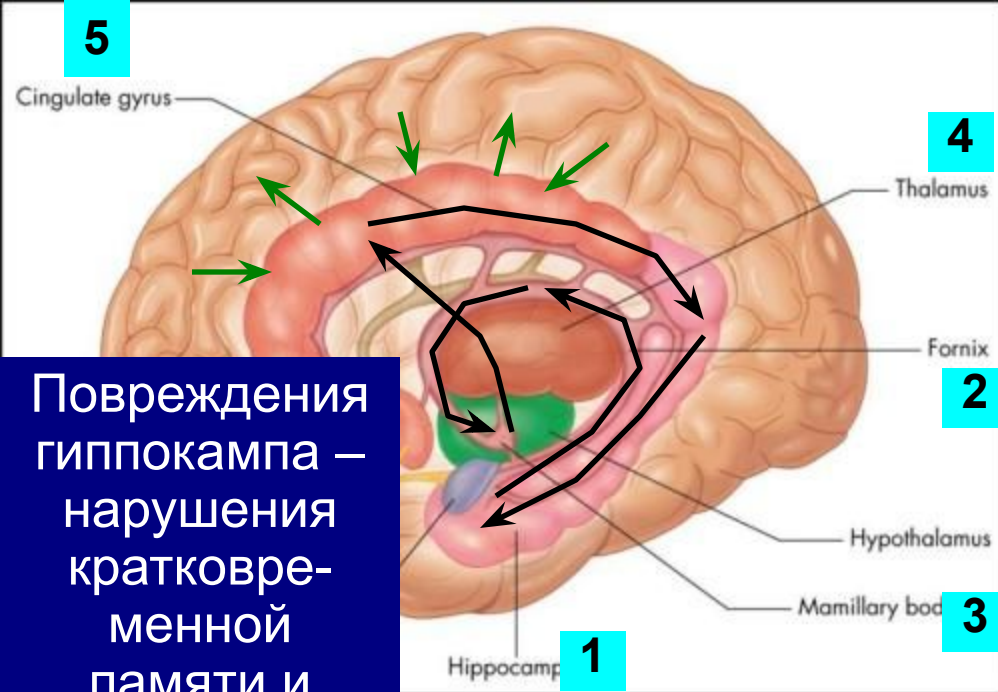
Больше всего синапсов с NMDA-рецепторами в гиппокампе (область старой коры в глубине височной доли). Гиппокамп (1) через свод (fornix, 2), мамиллярные тела (3) и передние ядра таламуса (4) связан с поясной извилиной (5), а поясная извилина через нейроны старой коры – опять с гиппокампом (круг Пейпеза - *Papez*).



Гиппокамп

(1X)

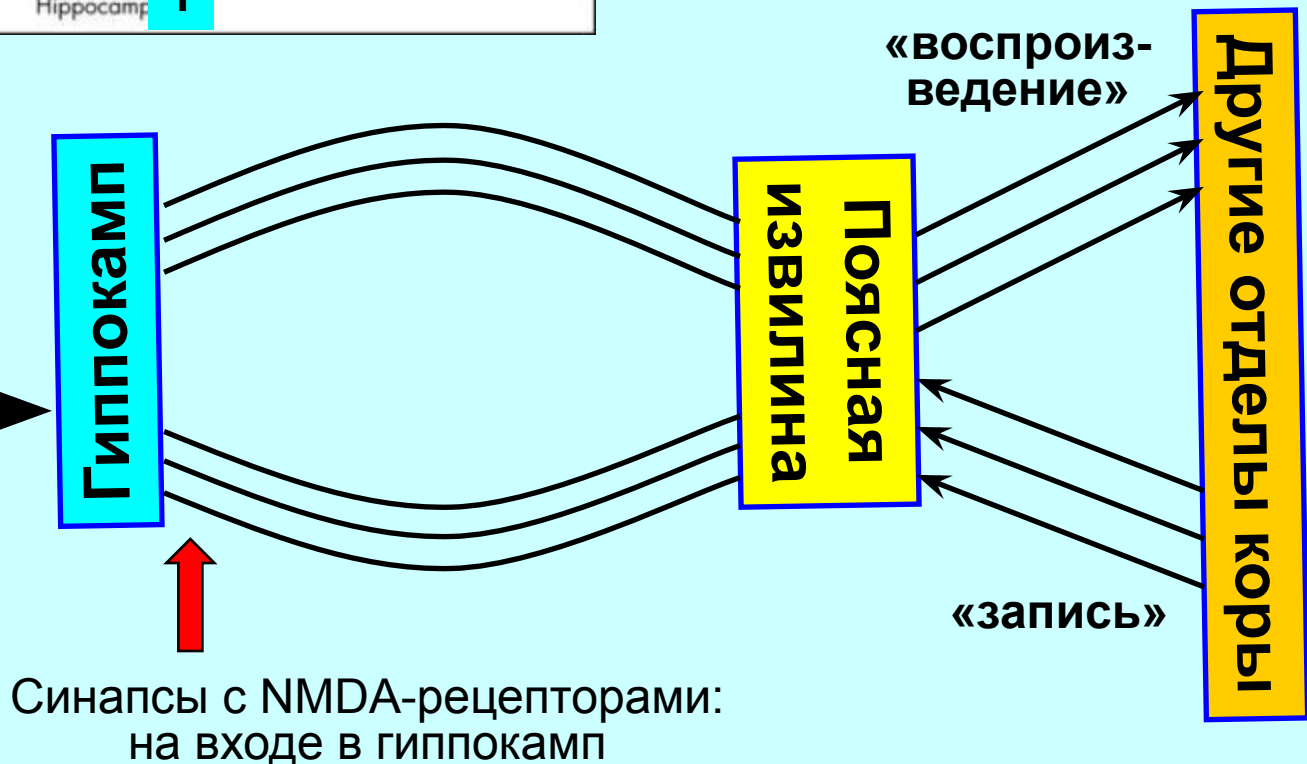




Больше всего синапсов с NMDA-рецепторами в гиппокампе (область старой коры в глубине височной доли). Гиппокамп (1) через свод (fornix, 2), мамиллярные тела (3) и передние ядра таламуса (4) связан с поясной извилиной (5), а поясная извилина через нейроны старой коры – опять с гиппокампом (круг Пейпеза - *Papez*).

Повреждения гиппокампа – нарушения кратковременной памяти и перезаписи в долговременную память.

Центры положит. подкрепления

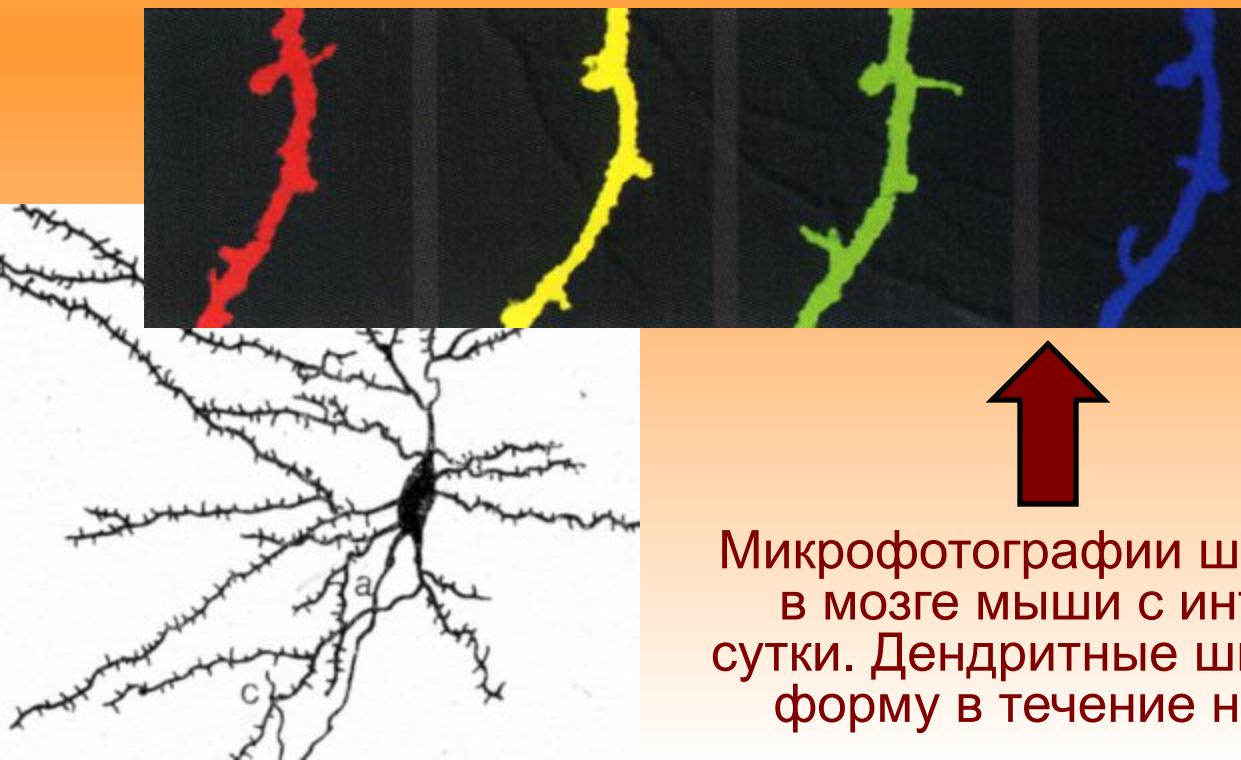




Кроме синтеза дополнит. рецепторов и активации NMDA-рецепторов, есть и другие способы повысить эффективность синапсов: на несколько минут-часов (фосфорилировать постсинаптические рецепторы; увеличить активность кальциевых каналов); на более длительное время (синтезировать больше медиатора; увеличить размер синапса – «дендритные шипики»).

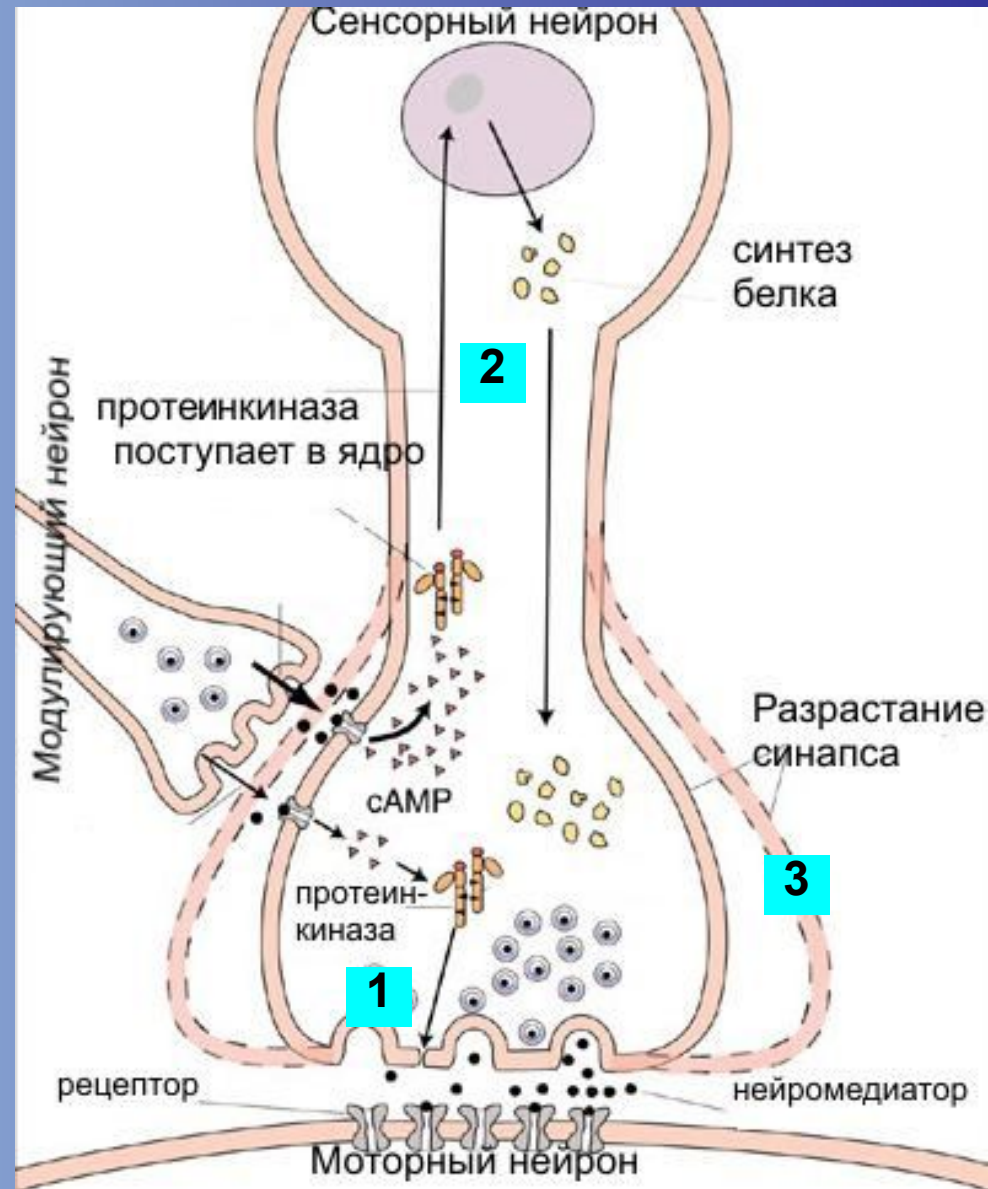


Напомню, что постсинаптическая клетка, получившая сигнал от центров подкрепления, может, в свою очередь, влиять на пресинаптические сенсорные окончания, например, с помощью анандамида.



Микрофотографии шипиков, сделанные в мозге мыши с интервалом в одни сутки. Дендритные шипики могут менять форму в течение нескольких минут.

## Морской моллюск аплизия выбрасывает чернила (защитная реакция).



**Эрик Кандел:** Ноб. пр. (2000) за описание ряда принципов обучения на уровне синапсов: белки-ферменты, реагирующие на появление вторичн. посредников («протеинкиназы»), могут влиять: (1) на активность  $Ca^{2+}$ -каналов; (2) на образование фермента, отвечающего за синтез медиатора; (3) на разрастание синапса.

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

Однако мозг умеет также активно избавляться от неэффективных программ («отрицательное обучение»).

Оно запускается центрами отрицательного подкрепления, которые включаются, если поведение не достигло успеха.

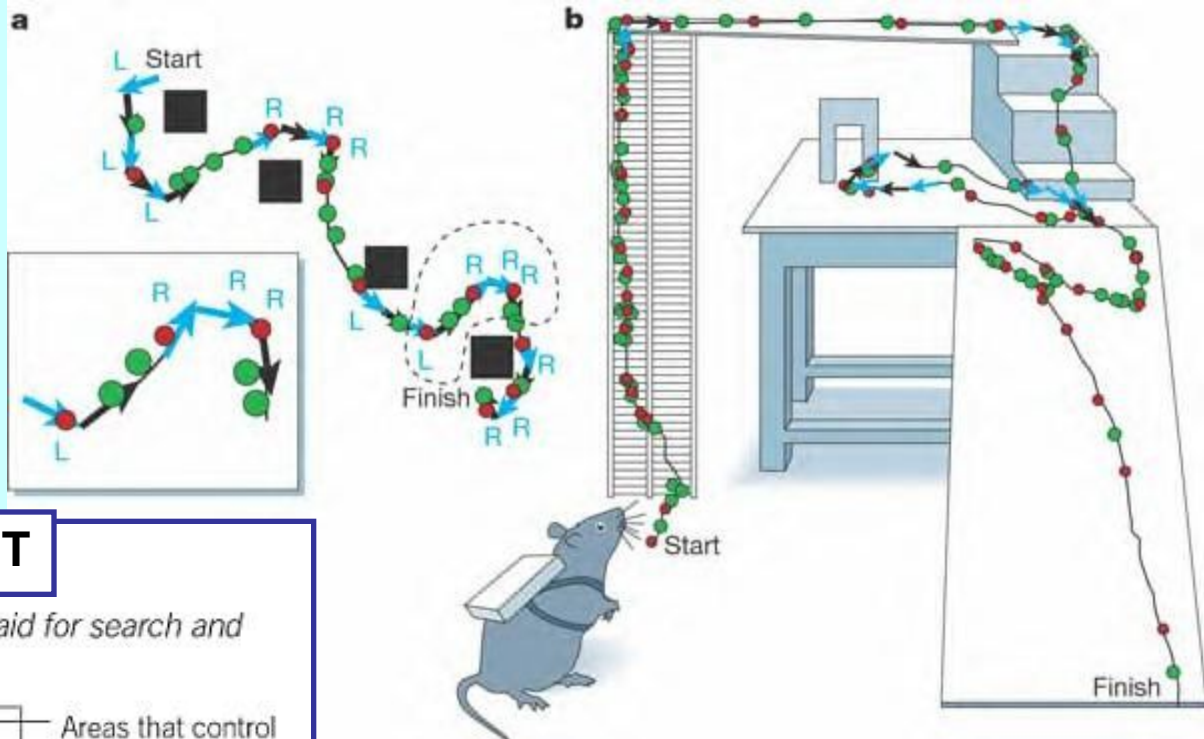
На субъективном уровне при этом возникают отрицательные эмоции, на уровне информационных каналов – ослабление эффективности синапсов либо подключение к каналам тормозных нейронов.

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

*На фото: Хосе Делгадо и бык.*



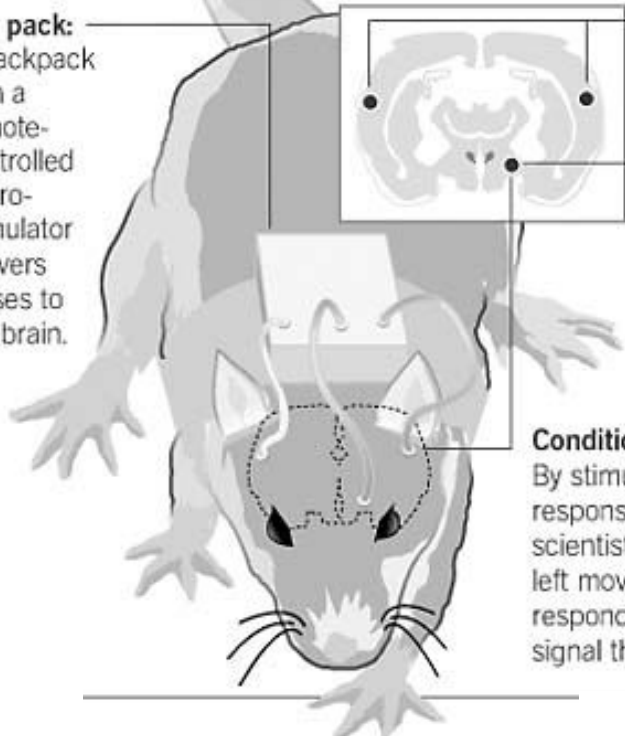




## КРЫСА – СУПЕРАГЕНТ

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

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



Areas that control the whiskers

Region that senses reward or pleasure

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

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

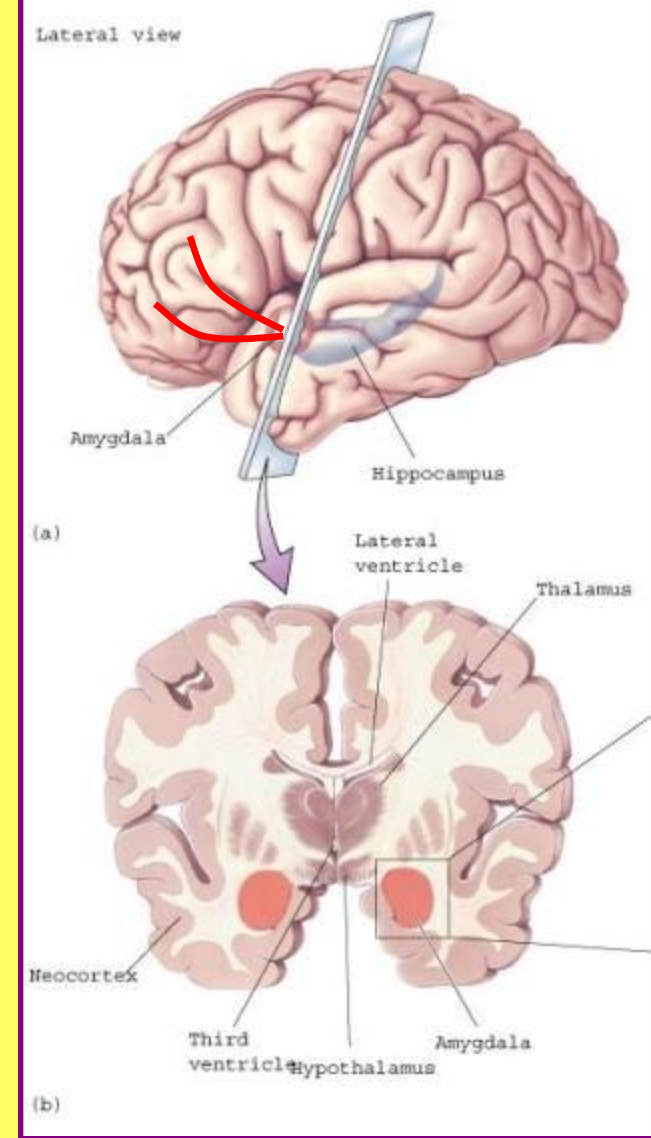


Но записать программу-ассоциацию – это еще не все. По ходу жизни мозг накапливает множество таких программ. И одна из наиболее сложных задач – выбрать среди них наиболее соответствующую текущим условиям.

На первом этапе нужно определить, чего больше всего хочется, то есть какая потребность доминирует («доминанта»); в каждый момент времени может быть только одна доминанта.

Для этого информация от центров потребностей (гипоталамус, миндалина) передается в ассоциативную лобную кору.

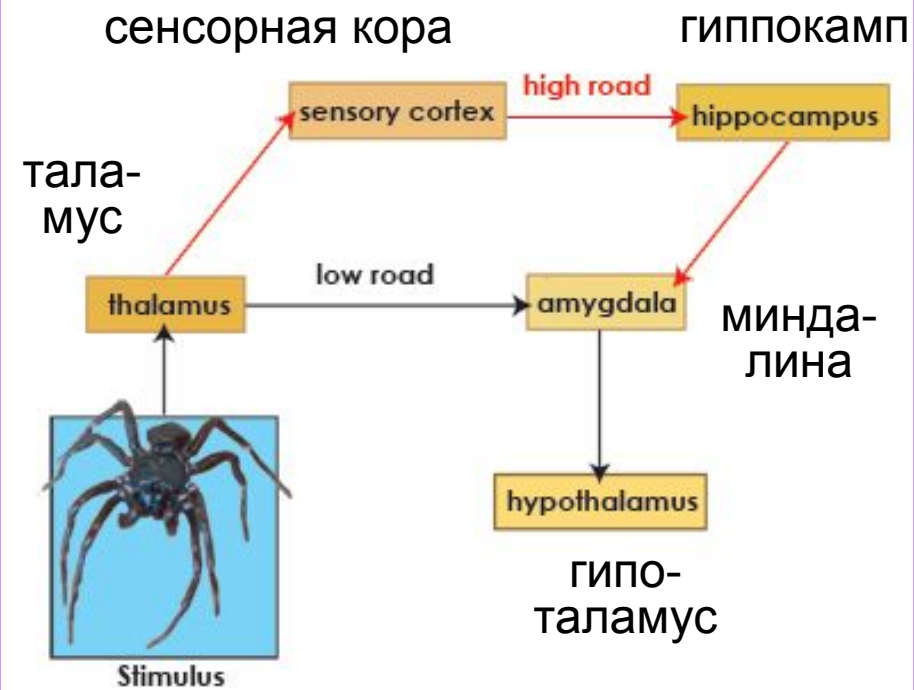
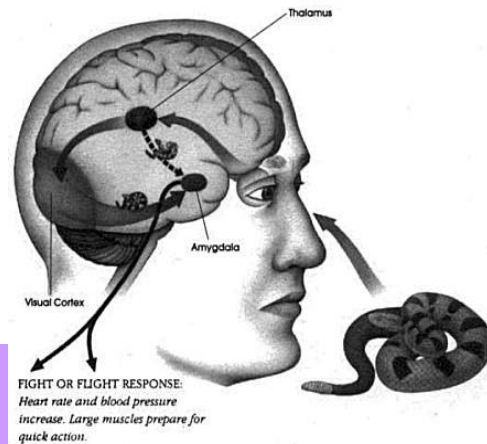
Здесь весьма значима **миндалина**: видимо, именно она во многом решает, какая потребность доминирует (выделяет доминанту), а также меняет доминанту при изменении условий, появлении врожденно значимых сенсорных сигналов и т.п.



# На прошлой лекции говорилось о влиянии миндалины на гипоталамус:

**Миндалина** собирает сигналы, (прежде всего, стрессогенные) врожденно значимые и ставшие значимыми в ходе обучения, и далее действует на гипоталамус; гипоталамус отвечает за вегетативную, эндокринную и, во многом, эмоциональную составляющие реагирования.

Кроме этого **миндалина** способна влиять на прилежащее ядро (сигналы о получении подкрепляющих стимулов), а также на кору больших полушарий (выбор и смена доминанты).



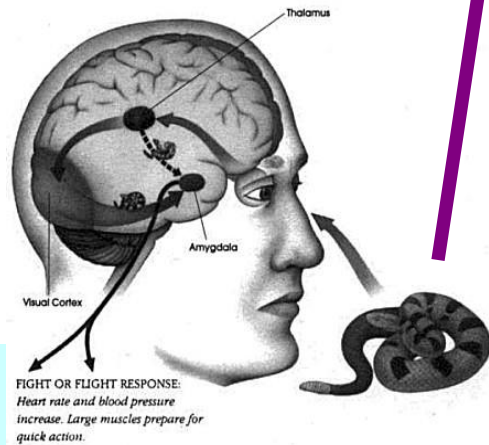
На этих схемах доминанта очевидна (хотя остается выбор между активно- и пассивно-оборонительной реакцией («fight or flight»). Однако обычно все сложнее, и несколько потребностей конкурируют друг с другом.

Потребность	Степень неудовлетворенности, ситуация 1	Степень неудовлетворенности, ситуация 2
пищевая	60%	60%
половая	20%	20%
В безопасности	5%	95%

~~Пищевая доминанта  
пищевая мотивация, запуск поиска пищи~~

Оборонительная доминанта  
(смена доминанты)

Кроме этого **миндалина** способна влиять на прилежащее ядро (сигналы о получении подкрепляющих стимулов), а также на кору больших полушарий (выбор и смена доминанты).



На этих схемах доминанта очевидна (хотя остается выбор между активно- и пассивно-оборонительной реакцией («fight or flight»). Однако обычно все сложнее, и несколько потребностей конкурируют друг с другом.

Те, кого заинтересовала **миндалина**, могут оценить богатство ее связей с сенсорной корой (1) и подкорковыми сенсорными зонами (2), с центрами подкрепления (3), вегетативной нервной системой (4).

Сейчас речь идёт о связях миндалины с ассоциативной лобной корой (5) – главным центром, принимающим решение о запуске поведенческих программ («центр воли и инициативы»).

При повреждении миндалины наблюдается нарушение процедуры выбора и смены доминанты, нервная система может «зависать» на той или иной потребности (*мании, психозы, в частности, гиперсексуальность, агрессивность, чрезмерное потребление пищи*).

При этом более «тонкие» потребности (*например, стремление доминировать в стае*) нередко вообще исчезают.

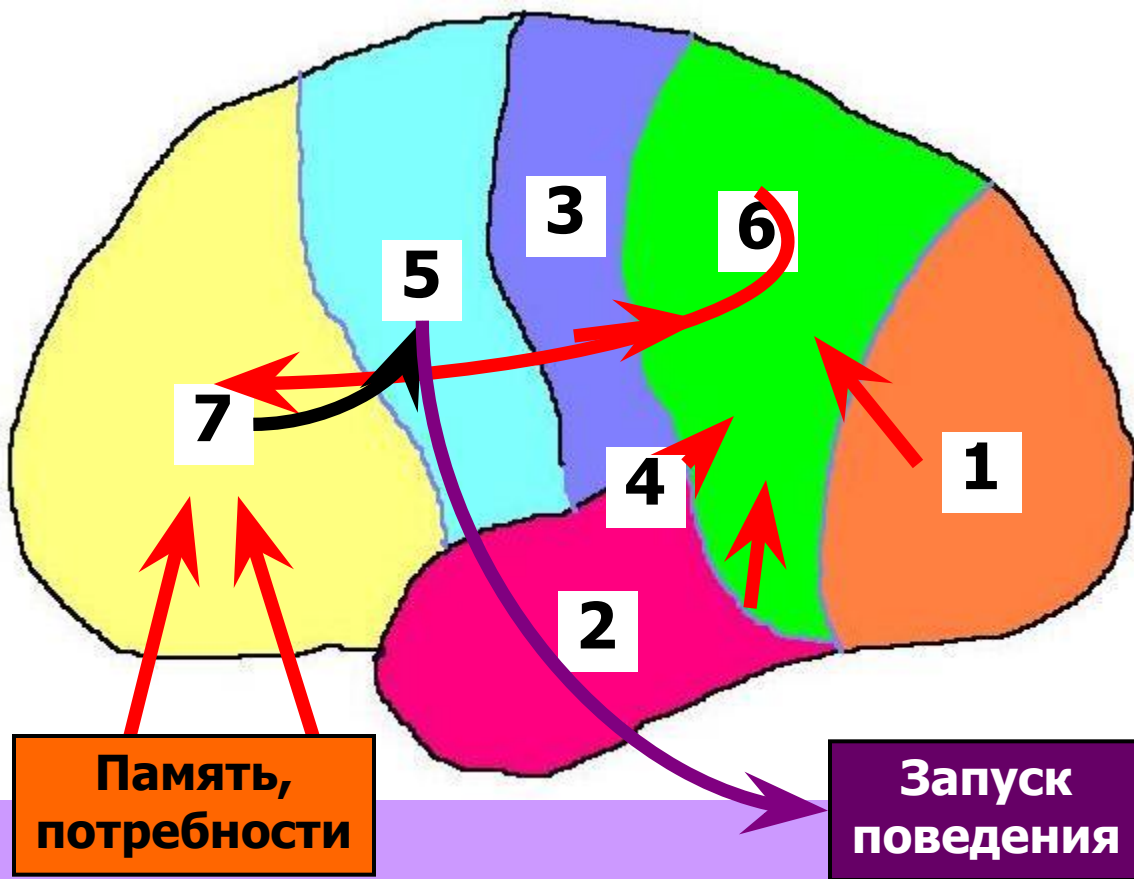
В тот момент, когда информация о доминирующей потребности попадает в лобную кору, можно говорить о возникновении **МОТИВАЦИИ**.

Потребность определяют как «избирательную зависимость организма от факторов внешней либо внутренней среды».

Мотивация – это «готовность к реализации деятельности, направленной на удовлетворение потребности».

Потребность неконкретна: «есть хочется...»; мотивация означает, что еще немного – и произойдет запуск поведения: «что бы такое съесть?».





## Функции различных зон новой коры:

1. Затылочная доля – зрительная кора.
2. Височная доля – слуховая кора.
3. Передняя часть теменной доли – болевая, кожная и мышечная чувст-ть.
4. Внутри боковой борозды (островковая доля) – вестибулярная чувст-ть и вкус.
5. Задняя часть лобной доли – двигательная кора.

**Память,  
потребности**

**Запуск  
поведения**

6. Задняя часть теменной и височной долей – **ассоциативная теменная кора**: объединяет потоки сигналов от разных сенсорных систем; здесь – речевые центры, центры мышления.

7. Передняя часть лобной доли – **ассоциативная лобная кора**: с учетом сенсорных сигналов, сигналов от центров потребностей, памяти и мышления принимает решения о запуске поведенческих программ («центр воли и инициативы»).



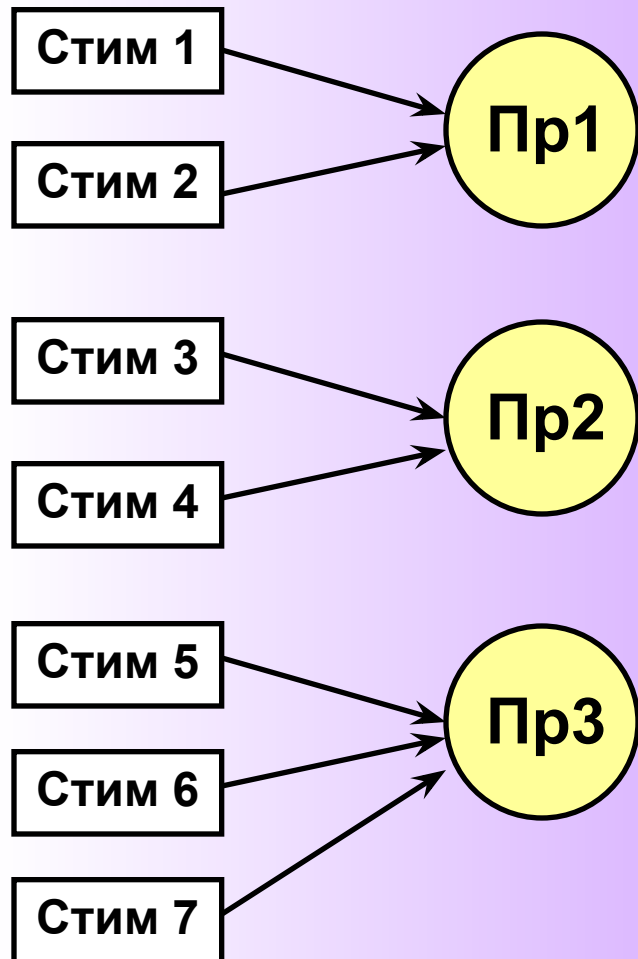
## Как происходит выбор поведенческой программы?

Судя по всему, выбор из «меню» возможных программ идет в три этапа:

1. Из всего многообразия программ выбираются («предварительно активируются») только те, которые связаны с удовлетворением доминирующей потребности.
2. На основе информации от сенсорных центров и ассоциативной теменной коры оценивается соответствие программ текущим стимулам, поступающим из внешней среды.
3. Учитывает «индивидуальная история» программы (ее «вес»), то есть общее число реализаций и доля успешных реализаций.



**Продолжим со второго этапа:** пусть доминирует пищевая потребность и конкурируют три программы **Пр1**, **Пр2** и **Пр3**:



## Как происходит выбор поведенческой программы?

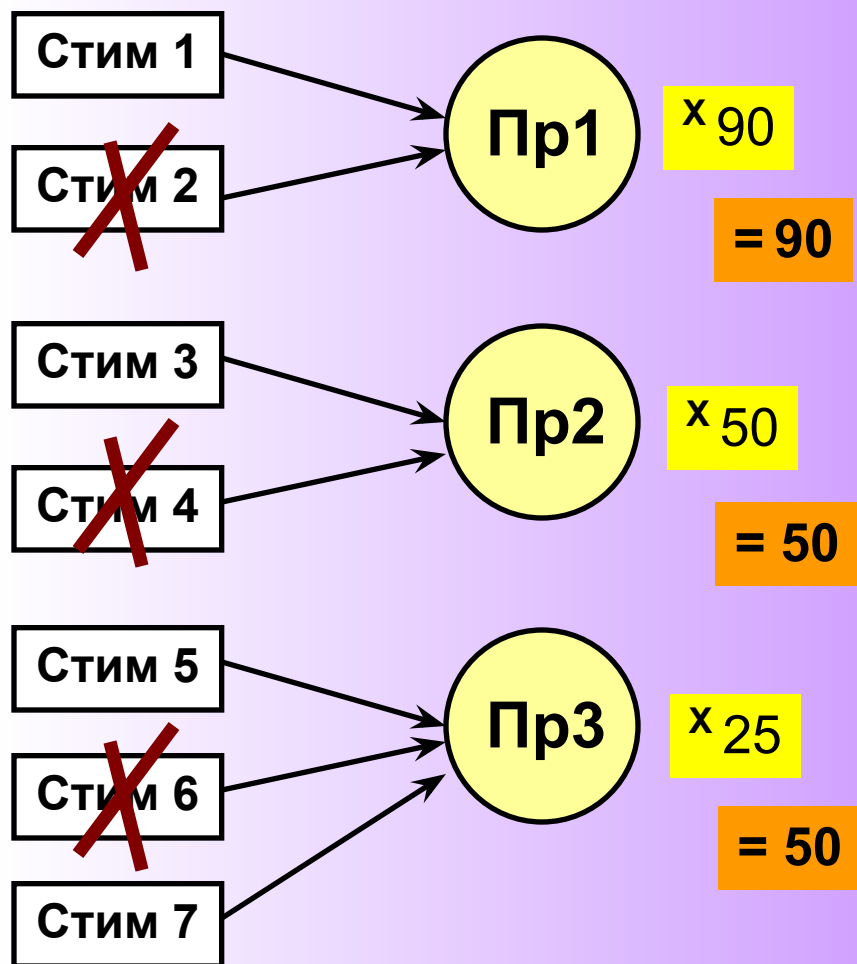
Судя по всему, выбор из «меню» возможных программ идет в три этапа:

1. Из всего многообразия программ выбираются («предварительно активируются») только те, которые связаны с удовлетворением доминирующей потребности.
2. На основе информации от сенсорных центров и ассоциативной теменной коры оценивается соответствие программ текущим стимулам, поступающим из внешней среды.
3. Учитывает «индивидуальная история» программы (ее «вес»), то есть общее число реализаций и доля успешных реализаций.

Каждая программа – результат предыдущего обучения в определенных условиях и настроена на присутствие определенных стимулов.

Эти стимулы и дают «баллы», если воздействуют на органы чувств.

Пусть в данный момент на организм действуют стимулы 1, 3, 5 и 7. Тогда на втором этапе выбора «вперед выходит» программа Пр3.



Третий этап – учет веса программы (эффективности соотв. синапсов).

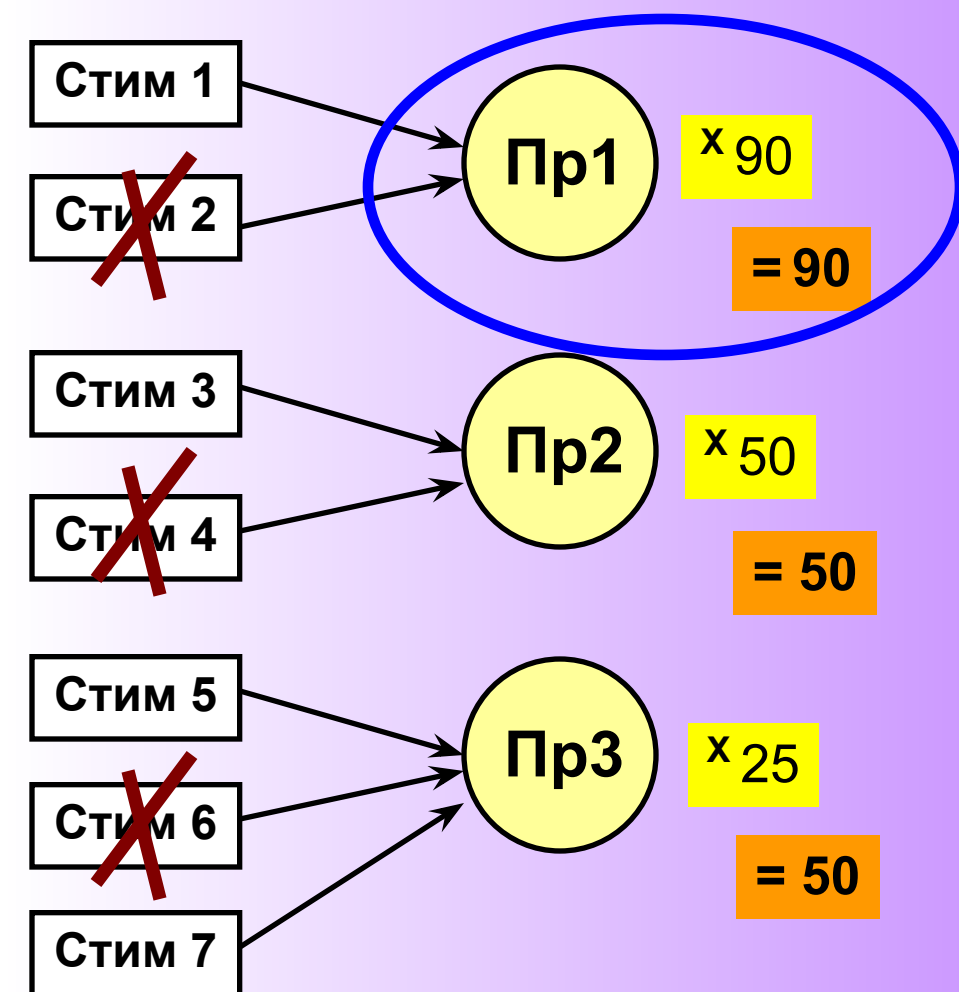
Пусть Пр1 – «старая добрая» программа, много раз реализовалась и практически всегда приводит к успеху; ее вес – 90% из 100% возможных.

Пр2 – давно известная программа, которая нередко «дает сбои» и не всегда приводит к получению положительного подкрепления; ее вес – 50%.

Пр3 – недавно сформированная программа, и эффективность соответствующих синапсов еще невелика (память не очень прочна); вес – 25% из 100%.



Победила программа Пр1. Данная ситуация демонстрирует, что нервная система предпочитает известные пути новым («стереотипизация поведения»), и это не очень хорошо с точки зрения адаптивности наших реакций, гибкого реагирования на изменяющиеся условия. На сознательном уровне желательно контролировать процесс выбора поведенческих программ и корректировать проявления стереотипизации.



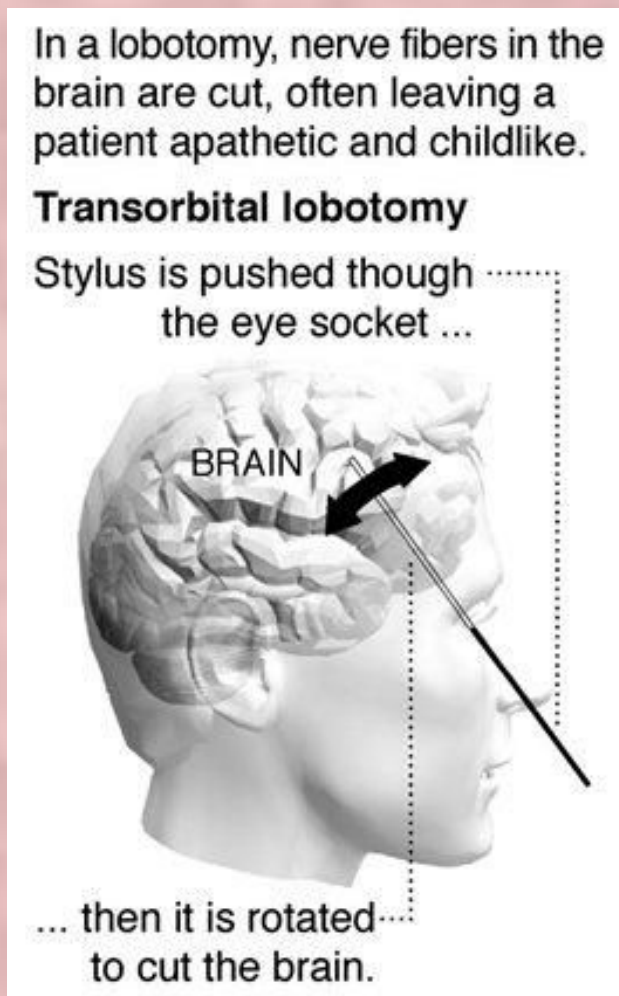
Третий этап – учет веса программы (эффективности соотв. синапсов).

Пусть Пр1 – «старая добрая» программа, много раз реализовалась и практически всегда приводит к успеху; ее вес – 90% из 100% возможных.

Пр2 – давно известная программа, которая нередко «дает сбои» и не всегда приводит к получению положительного подкрепления; ее вес – 50%.

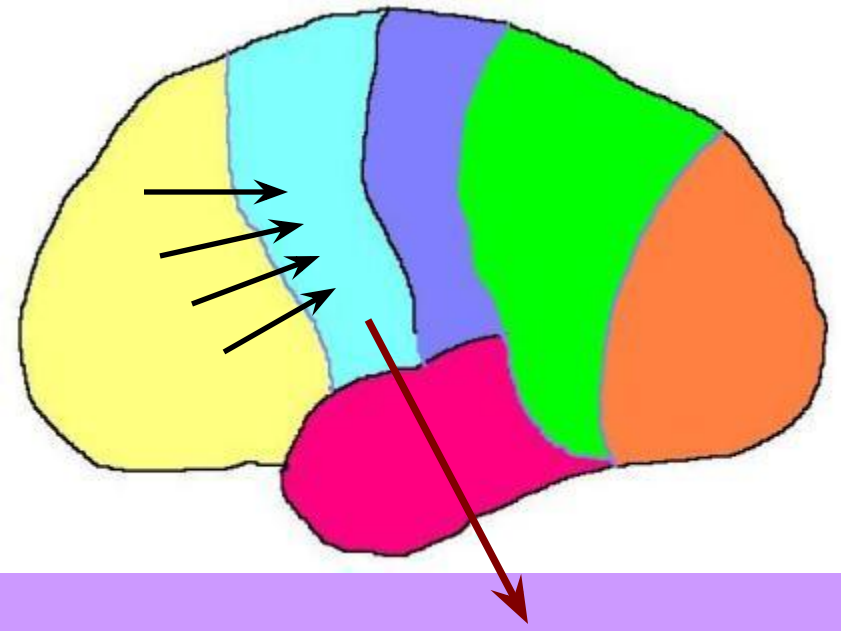
Пр3 – недавно сформированная программа, и эффективность соответствующих синапсов еще невелика (память не очень прочна); вес – 25% из 100%.

Победила программа Пр1. Данная ситуация демонстрирует, что нервная система предпочитает известные пути новым («стереотипизация поведения»), и это не очень хорошо с точки зрения адаптивности наших реакций, гибкого реагирования на изменяющиеся условия. На сознательном уровне желательно контролировать процесс выбора поведенческих программ и корректировать проявления стереотипизации.

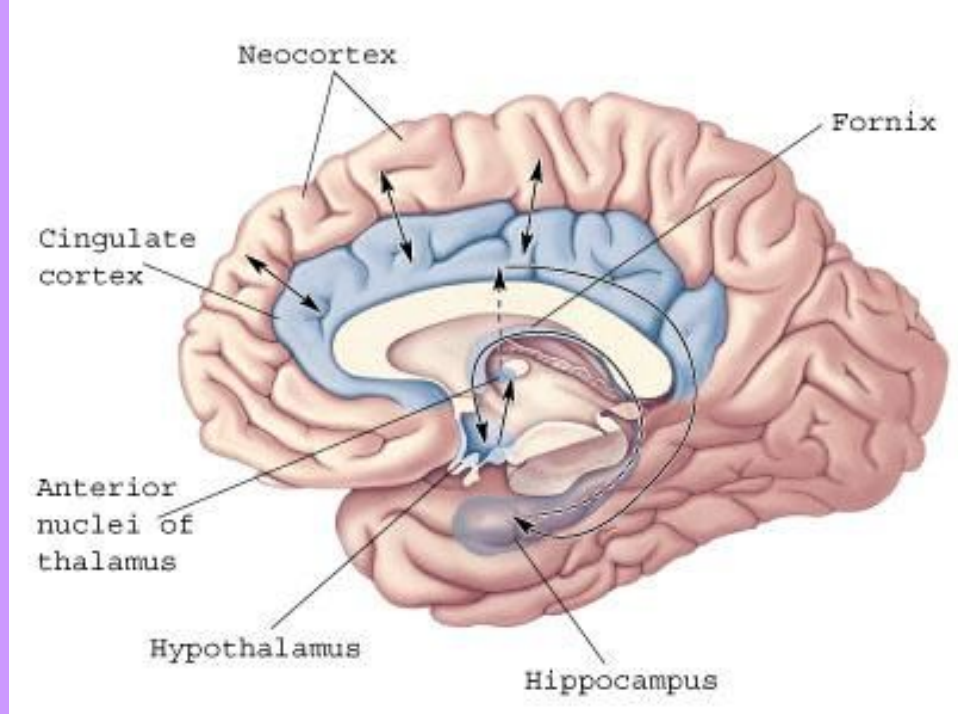


Повреждения ассоциативной лобной коры ведут к ухудшению качества выбора программ, а серьёзные повреждения – к прекращению выбора. В этом случае мозг «зависает» до получения команды извне либо до появления сильной внутренней потребности.

**Лоботомия:** перерезка волокон белого вещества, соединяющих ассоциативную лобную кору с остальным мозгом (Ноб. пр. 1949; **Эгаш Мониш**); через несколько лет появились нейролептики...



## Запуск поведения



После выбора программы, она передается для исполнения в заднюю часть лобной доли (премоторная и моторная кора), а уже оттуда запускаются конкретные двигательные реакции.

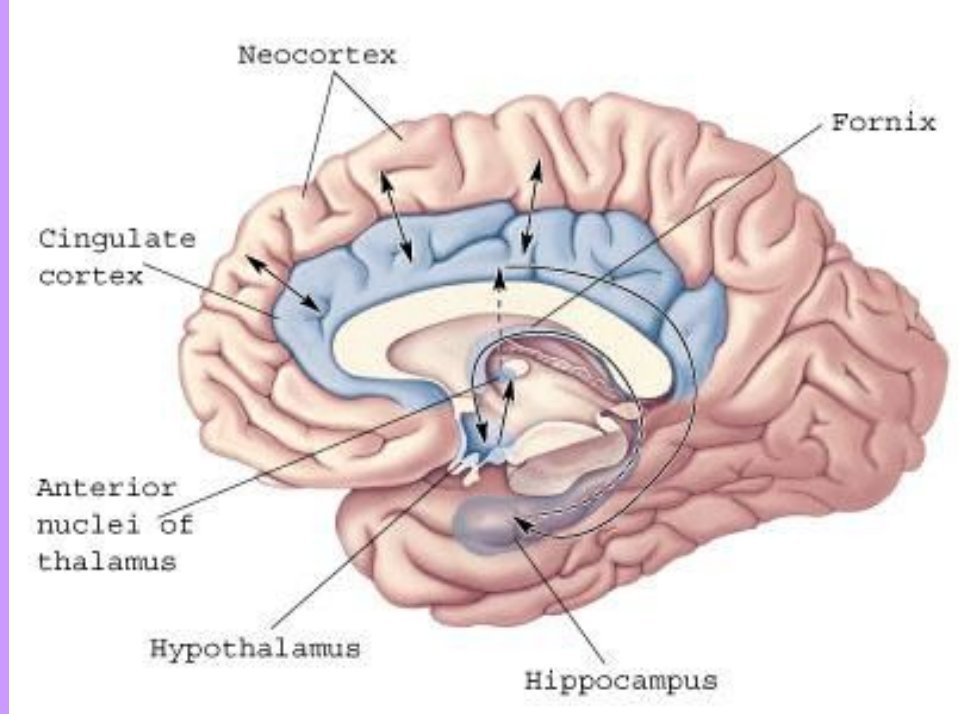
Однако есть еще одна проблема: многие поведенческие программы представляют собой длительные, многоэтапные акты. Соответственно, важно контролировать успешность не только программы в целом (получено либо нет положительное подкрепление), но и успешность каждого ее этапа.

Данную функцию выполняет, в первую очередь, поясная извилина.

**Поясная извилина** проходит над мозолистым телом; обеспечивает сравнение реальных и ожидаемых результатов поведения (реальные результаты = информация от сенсорных систем; ожидаем. результаты = память о предыдущ. успешных реализациях программы).

Результаты сравнения передаются в ассоциативную лобную кору и используются для коррекции выполняемых поведенческих программ.

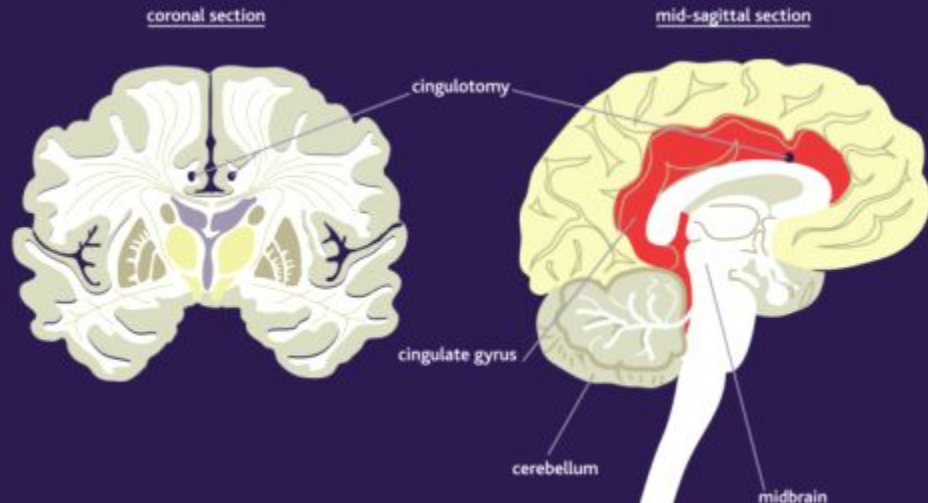
При совпадении реальных и ожидаемых результатов ассоц. лобная кора получает рекомендацию продолжать программу; параллельно сигнал поступает в центры положит. подкрепления, и мы испытываем положит. эмоции («всё идет, как надо»).



При несовпадении реальных и ожидаемых результатов ассоц. лобная кора начинает коррекцию программы; если несовпадение не устраняется – может произойти смена программы; параллельно сигнал поступает в центры отрицат. подкрепления, и мы испытываем отрицательн. эмоции («фрустрация»).



Легкость и быстрота смены программы (ассоциативная лобная кора), а также смены доминанты (миндалины) – важнейшая индивидуальная характеристика нервной системы («подвижность»).



Выраженность эмоций, связанных с деятельностью поясной извилины, очень индивидуальна; у флегматиков их меньше всего. В клинике рассечение поясной извилины используют для ослабления проявлений ряда психопатологий и даже для снижения влечения к наркотическим препаратам.

При совпадении реальных и ожидаемых результатов ассоц. лобная кора получает рекомендацию продолжать программу; параллельно сигнал поступает в центры положит. подкрепления, и мы испытываем положит. эмоции («всё идет, как надо»).

При несовпадении реальных и ожидаемых результатов ассоц. лобная кора начинает коррекцию программы; если несовпадение не устраняется – может произойти смена программы; параллельно сигнал поступает в центры отрицат. подкрепления, и мы испытываем отрицател. эмоции («фрустрация»).

Thalamus

Медиальные коленчатые тела (9) – с передачей слуховой чувствительности (височная доля).

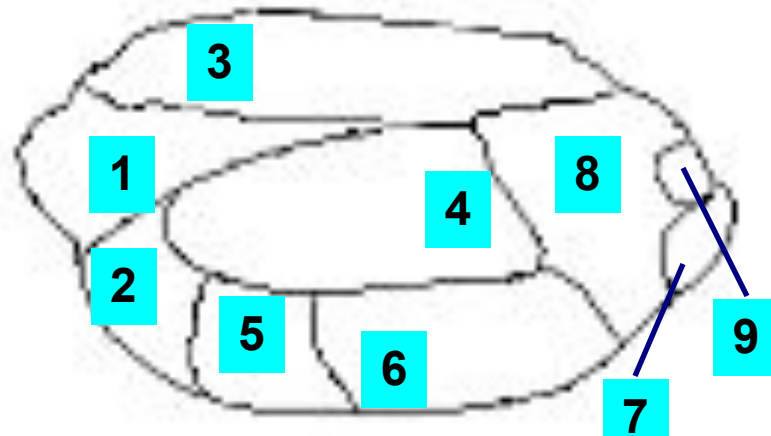


Латеральные коленчатые тела (7) и подушка (8) – с передачей зрительной чувствительности (затылочная доля).

Вентральные задние ядра (6) – с передачей кожной и мышечной чувствительности.

**Таламус** – фильтрует информацию, поднимающуюся в кору больших полушарий, пропуская сильные и новые сигналы, а также сигналы, связанные с текущей деятельностью коры. Подразделяется на ядра, избирательно связанные с разными по функциям зонами коры.

ВИД СВЕРХУ

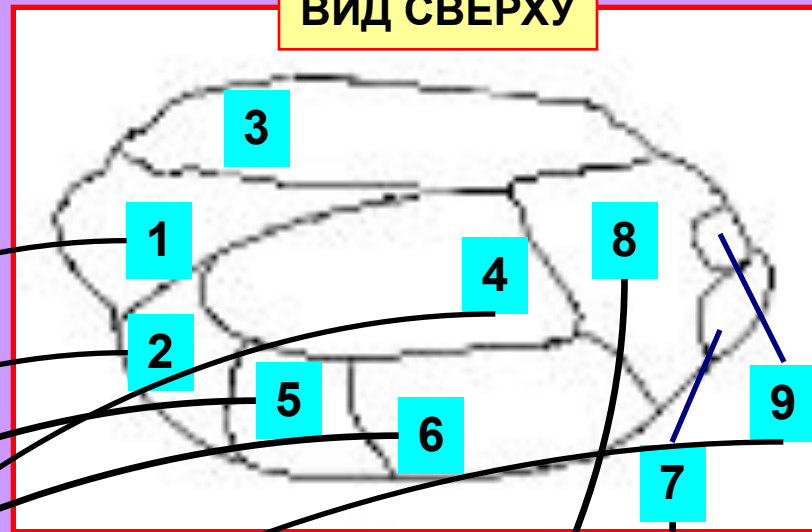


Передние ядра (1) и вентральные передние ядра (2) связаны с кругом Пейпеза, передачей сигналов от гиппокампа, прилежащего ядра, миндалины.

Медиальные ядра (3) связаны с центрами сна и бодрствования, дорзальные (4) – с ассоц. теменной корой.

Вентральные латеральные ядра (5) – с двигательной корой (задняя часть лобн. доли).

## ВИД СВЕРХУ



Медиальные коленчатые тела (9) – с передачей слуховой чувствительности (височная доля).

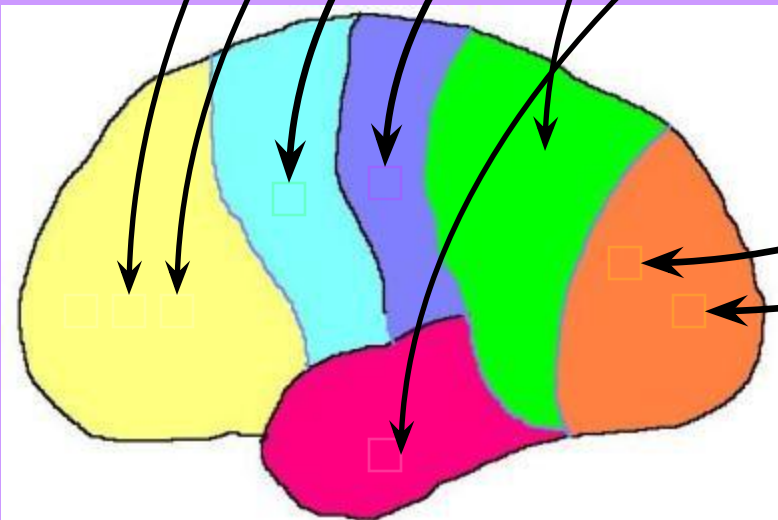
Латеральные коленчатые тела (7) и подушка (8) – с передачей зрительной чувствительности (затылочная доля).

Вентральные задние ядра (6) – с передачей кожной и мышечной чувствительности.

Передние ядра (1) и вентральные передние ядра (2) связаны с кругом Пейпеза, передачей сигналов от гиппокампа, прилежащего ядра, миндалины.

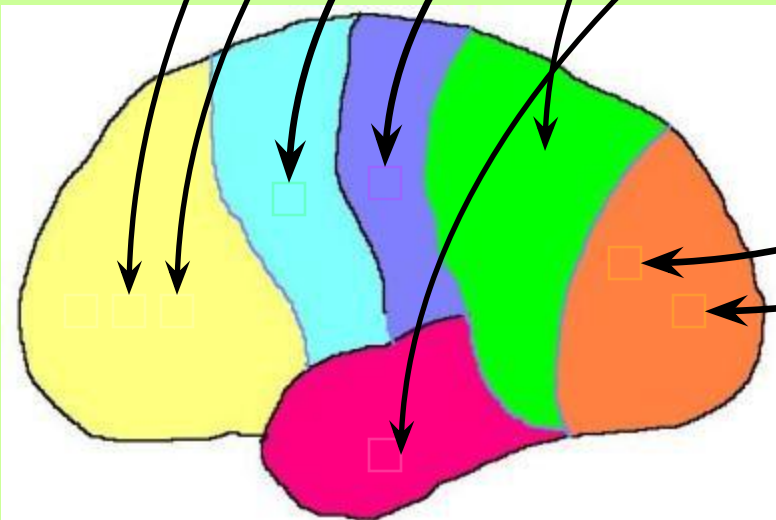
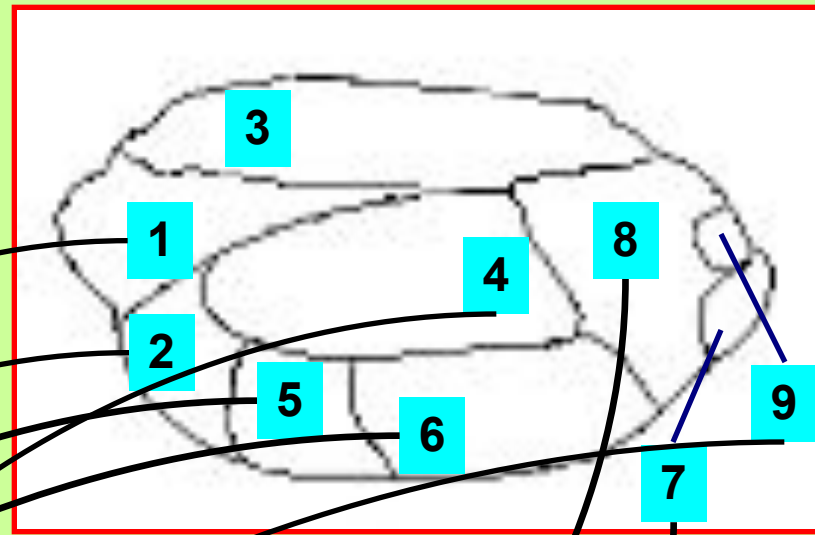
Медиальные ядра (3) связаны с центрами сна и бодрствования, дорзальные (4) – с ассоц. теменной корой.

Вентральные латеральные ядра (5) – с двигательной корой (задняя часть лобн. доли).



# Как таламус фильтрует информацию?

Основной принцип:  
латеральное  
торможение  
(«боковое торможение»).

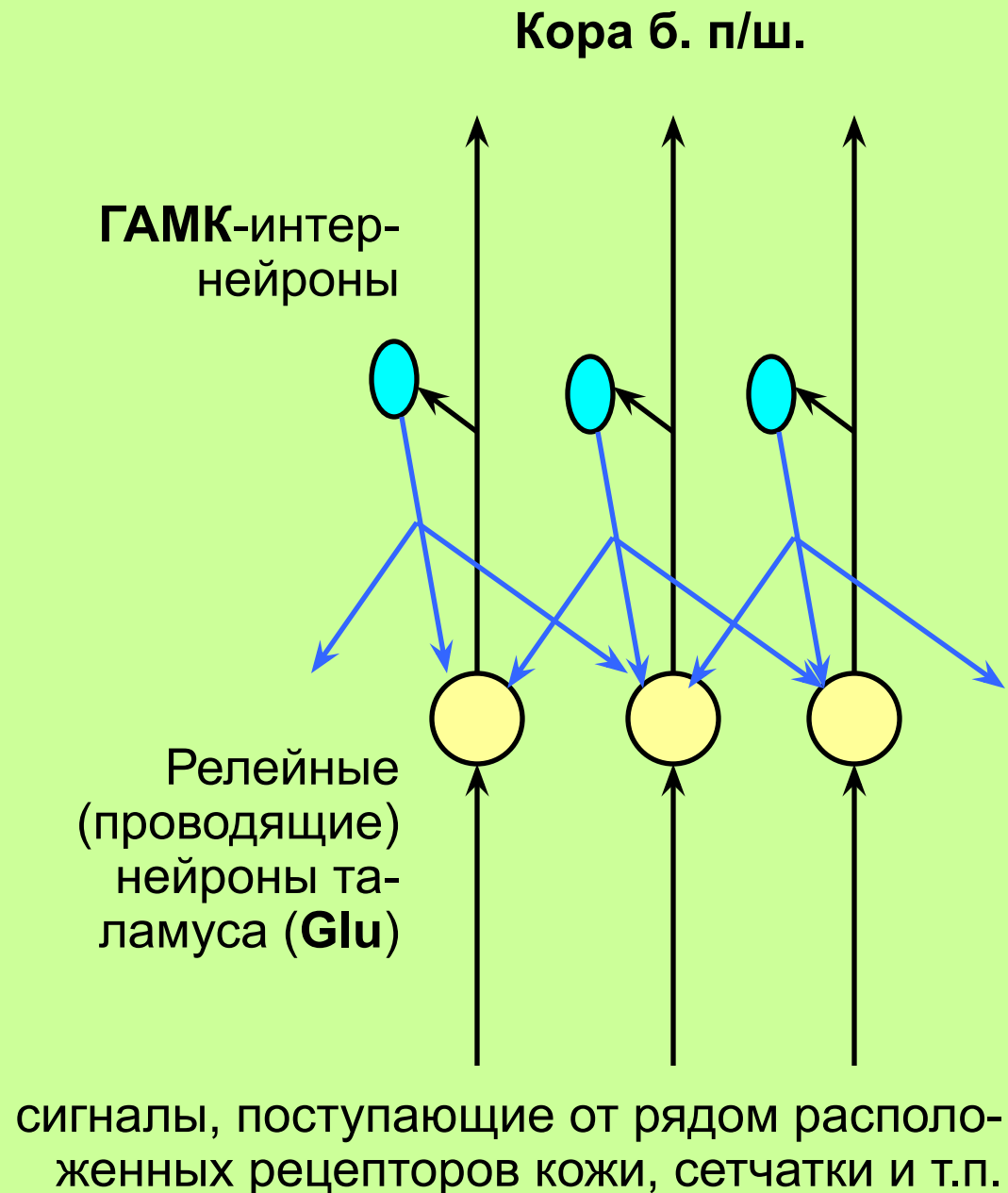




# Как таламус фильтрует информацию?

Основной принцип:  
латеральное  
торможение  
(«боковое торможение»).

При слабом равномерном сигнале эта сеть заторможена (возвратное и латеральное торможение). Но если по одному из каналов поступит сильный сигнал, то он не просто преодолит «тормозную завесу», но и уменьшит активность в соседних каналах («контрастирование» сигнала).

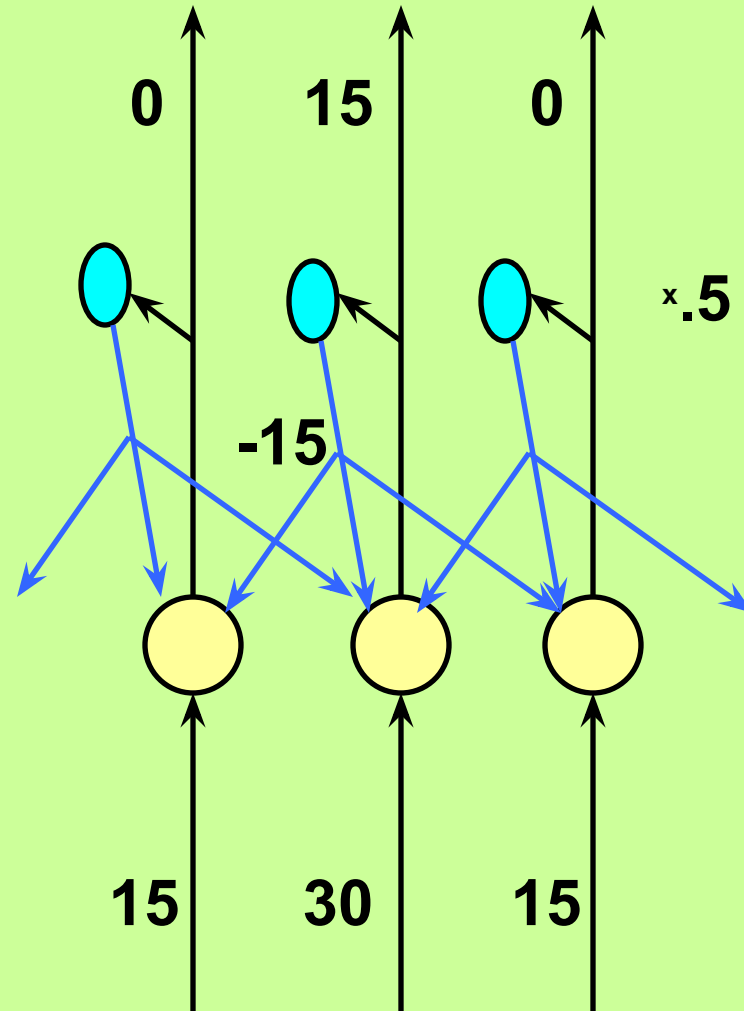


Пусть, например, фоновый сигнал равен 15 Гц, «полезный» сигнал по среднему каналу 30 Гц, а коэффициент торможения 0.5. Тогда «половина» сигнала будет со знаком минус возвращена релейным клеткам и вычтется из их активности.

При этом наиболее выраженное действие окажет самый возбужденный канал (торможение -15), который, хотя и снизит свою собственную активность, но зато полностью выключит соседние каналы («контрастирование»).

Сигналы, поступающие в такой форме, коре гораздо легче воспринимать и анализировать (улучшение отношения «сигнал/шум»).

Кора б. п/ш.



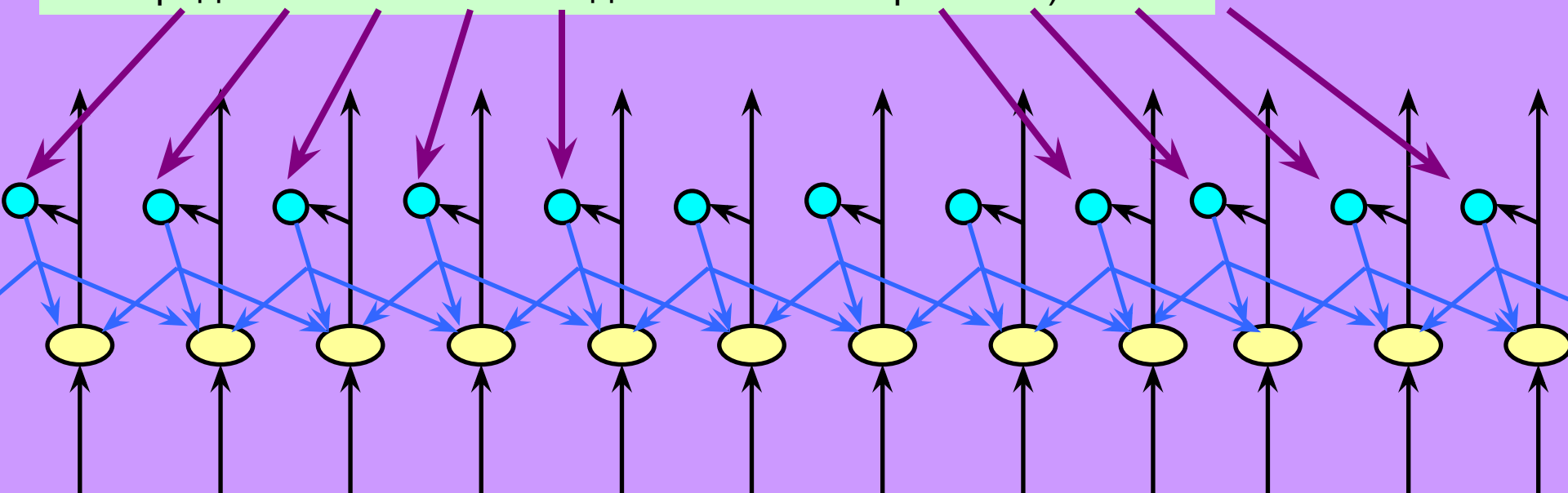
Таким образом, всякий сигнал (прежде всего, сенсорный) должен доказать, что «достоин» обработки в коре – только тогда он сможет миновать таламус.

## Таламус пропускает:

- (1) сильные сигналы;
- (2) новые сигналы (по «подсказке» четверохолмия);
- (3) сигналы, связанные с текущей деятельностью коры.

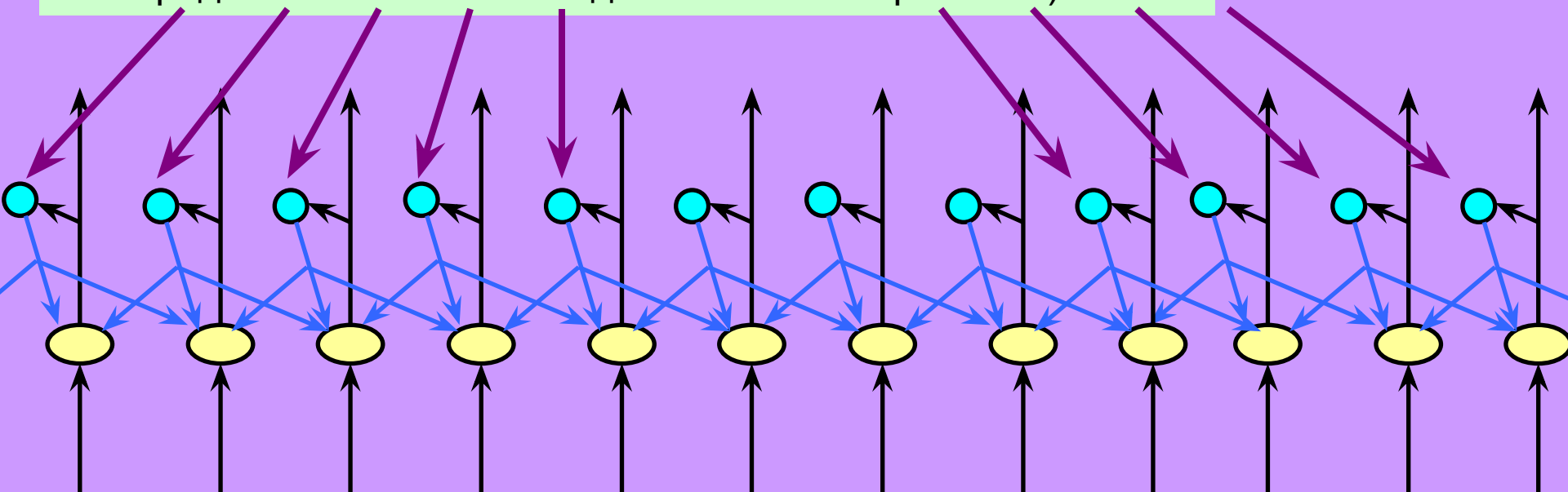
(1) + (2): «непроизвольное внимание»; настройку органов чувств на стимулы помогает осуществить ориентировочный рефлекс (см. лекцию 10).

(3): «произвольное внимание»; в основе – команды, передаваемые корой на тормозные интернейроны таламуса (пример: настройка слухового восприятия на определенный частотный диапазон – тембр голоса).



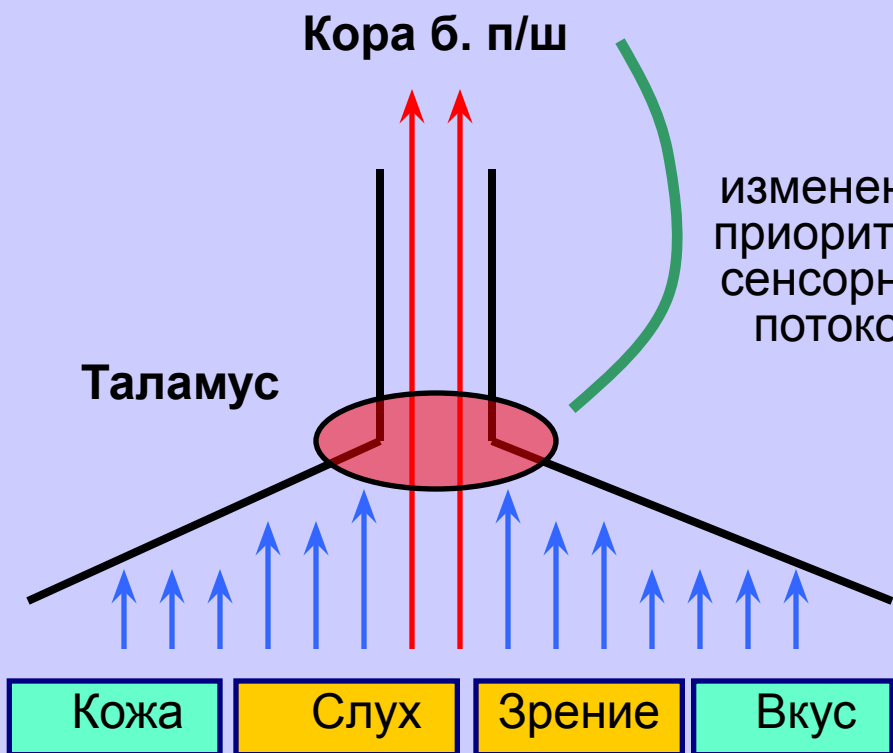
В целом деятельность таламуса можно сравнить с воронкой, пропускающей в кору только небольшую часть информации, причем положение «отверстия» воронки способна регулировать сама кора.

(3): «произвольное внимание»; в основе – команды, передаваемые корой на тормозные интернейроны таламуса (пример: настройка слухового восприятия на определенный частотный диапазон – тембр голоса).

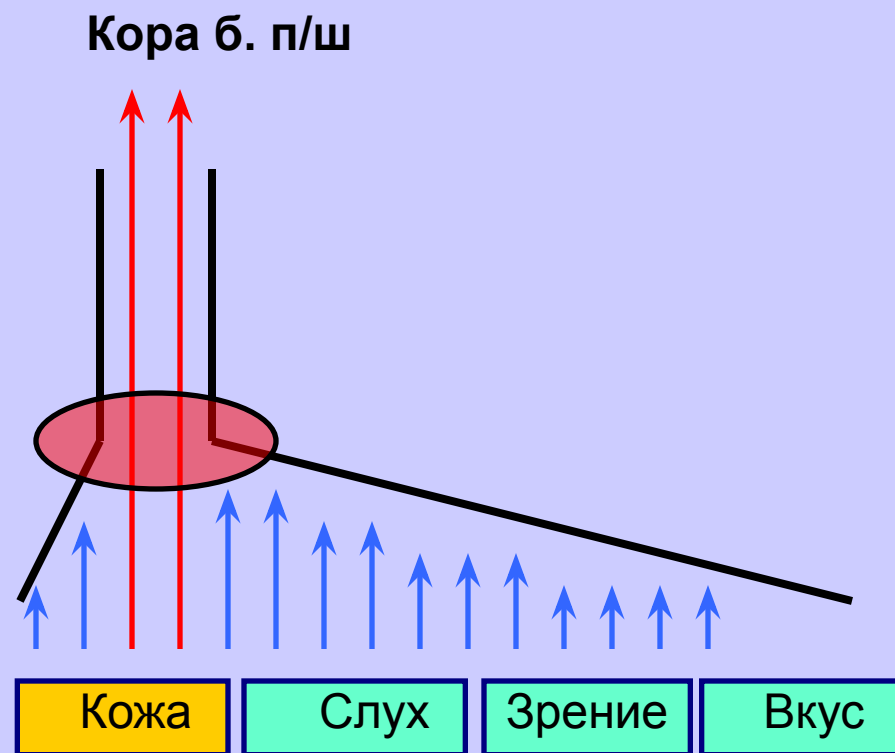




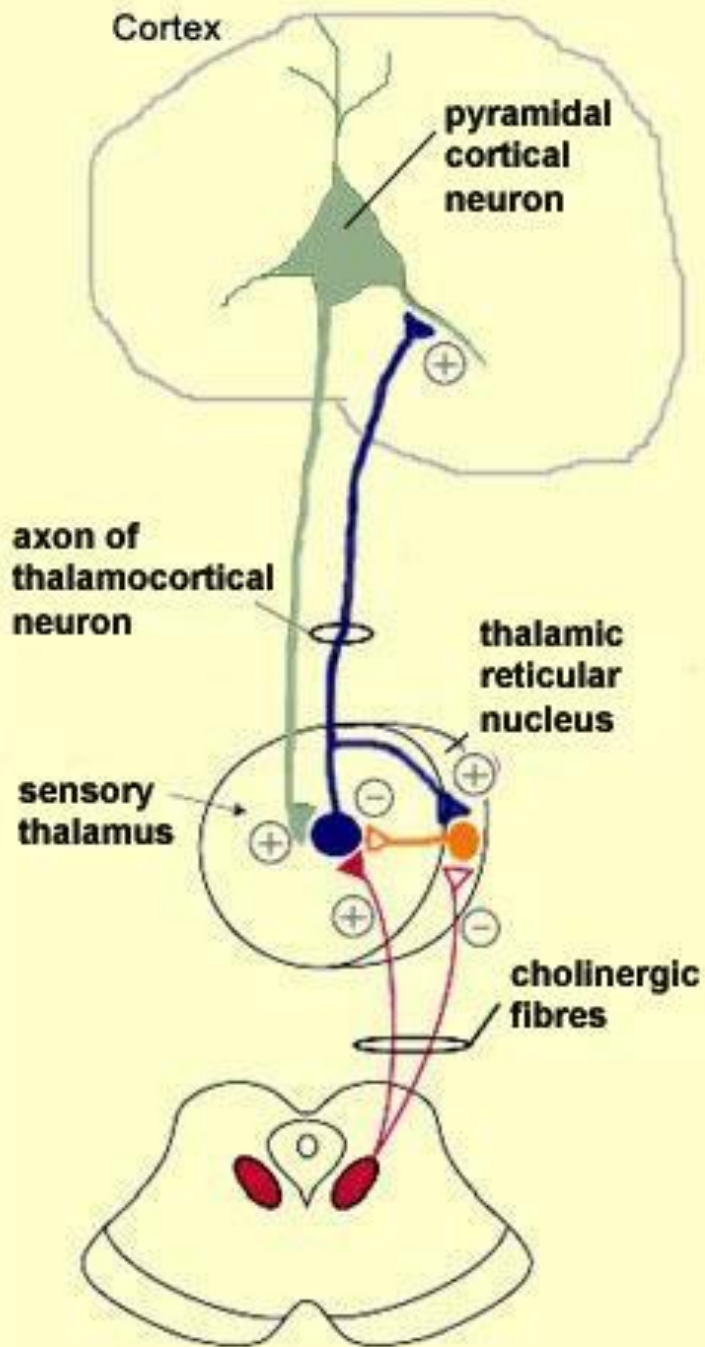
В целом деятельность таламуса можно сравнить с воронкой, пропускающей в кору только небольшую часть информации, причем положение «отверстия» воронки способна регулировать сама кора.



Студент слушает лекцию...



Как себя чувствует правая пятка?



Кроме «релейных» ядер, содержащих таламо-кортикальные нейроны, в таламусе имеются ядра, реализующие внутриталамические влияния.

На такие ядра эффективно влияют центры сна и бодрствования, регулируя поток сигналов, идущих в кору; особенно важную роль играет воздействие на ГАМК-нейроны медиальных ядер таламуса и ретикулярного (наружного) ядра таламуса.

Так, Ацх-центр бодрствования активирует работу релейных клеток таламуса не только напрямую, но и за счет торможения ГАМК-нейронов ретикулярного ядра; ядра шва (5-НТ) оказывают противоположное действие.

## **Лекция 12.** Центры подкрепления, прилежащее ядро. Кора больших полушарий: механизмы обучения; гиппокамп.

Миндалина, ассоциативная лобная кора, поясная извилина: запуск и оценка результатов поведения. Таламо-кортикальные отношения. Непроизвольное и произвольное внимание.

1. К какой группе структур относится и где находится прилежащее ядро прозрачной перегородки?
2. Какова специфика связей прилежащего ядра с корой больших полушарий? С гипоталамусом?
3. Охарактеризуйте функции прилежащего ядра как центра положительного подкрепления.
4. Как влияет на функции прилежащего ядра вентральная покрышка среднего мозга?
5. Как с помощью метода самостимуляции исследуются центры положительного подкрепления?
6. Какие два типа сигналов должны одновременно подействовать на обучающийся нейрон для запуска процесса формирования долговременной памяти (ДП)?
7. Как связана с процессом формирования ДП деятельность систем вторичных посредников?
8. Как вы думаете, почему блокада работы рибосом нарушает формирование ДП?
9. Как связаны с процессом формирования кратковременной памяти NMDA-рецепторы?
10. К какой группе структур относится и где находится гиппокамп?
11. Какие структуры и в какой последовательности включены в круг Пейпеза?
12. Каково значение поясной извилины, как структуры, входящей в круг Пейпеза?
13. Какие еще способы повышения эффективности работы синапсов (кроме синтеза рецепторов и удаления магниевых пробок) вам известны?
14. Расскажите о дендритных шипиках и вкладе их изменений в процессы обучения.
15. Где находятся центры отрицательного подкрепления и каково их функциональное значение?
16. К чему приводит активация (стимуляция) центров отрицательного подкрепления?
17. К какой группе структур относится и где находится миндалина?
18. Каковы связи миндалины с другими центрами головного мозга?
19. Охарактеризуйте роль миндалины как области, участвующей в выборе и смене доминанты.
20. Дайте определение понятий «потребность» и «мотивация».
21. Каковы последствия повреждения миндалины?
22. Где находится и с какими структурами связана ассоциативная лобная кора (АЛК)?
23. На первом этапе выбора поведенческой программы АЛК тесно взаимодействует с миндалиной. В чем состоит это взаимодействие?
24. На втором этапе выбора поведенческой программы АЛК учитывает, в первую очередь, сенсорную информацию. Как это происходит?
25. На третьем этапе выбора поведенческой программы АЛК учитывает «вес» поведенческой программы? Что это означает? Приведите пример.
26. Как общее число реализаций и успешность реализаций поведенческой программы соотносятся с ее «весом»?
27. Как «вес» поведенческой программы связан с эффективностью работы синапсов, обеспечивающих функционирование соответствующего информационного канала?
28. Каковы последствия повреждения АЛК (в том числе при лоботомии)?
29. В чем состоит значение поясной извилины, как структуры, осуществляющей сравнение реальных и ожидаемых результатов поведения?
30. Как АЛК реагирует на информацию о совпадении либо несовпадении реальных и ожидаемых результатов поведения?
31. Каковы последствия повреждения (рассечения) поясной извилины?
32. С какими структурами связано свойство «подвижности» нервной системы?
33. Перечислите основные сенсорные центры таламуса. К каким зонам коры они посылают сигналы?
34. С какими функциями и зонами коры связаны передние, латеральные и дорсальные ядра таламуса?
35. Назовите двигательное ядро таламуса. Где находится двигательная кора больших полушарий?
36. В чем состоит принцип латерального торможения при передаче нервных сигналов?
37. В чем заключается функция таламуса, как «фильтра» информации, поднимающейся в кору?
38. Какие нервные структуры связаны с функцией произвольного внимания? Приведите пример.
39. Как реализуется функция произвольного внимания? Приведите пример.
40. Как влияют на функционирование таламуса (и, следовательно, коры больших полушарий) центры сна и бодрствования?