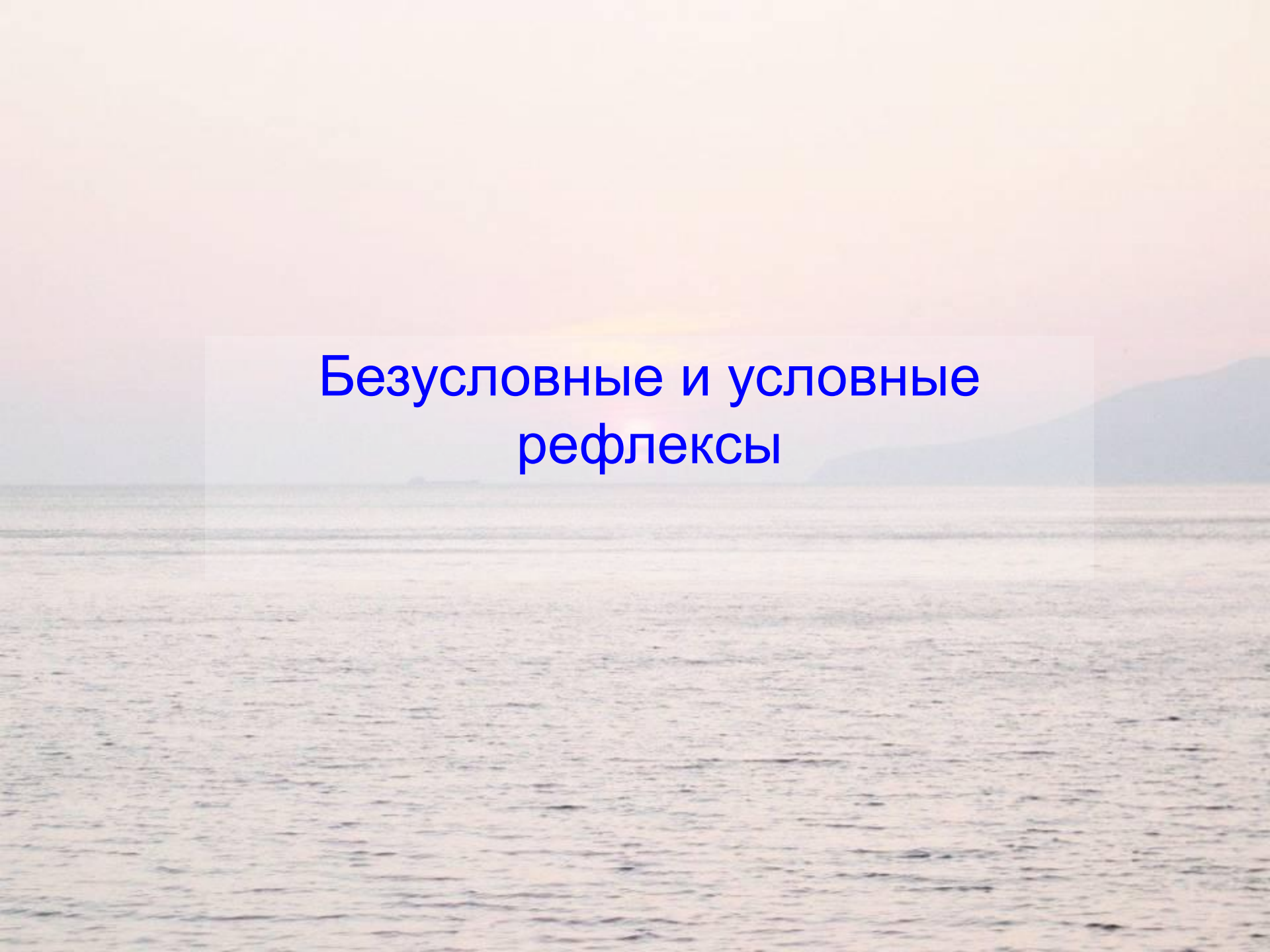


Физиология высшей нервной деятельности

Ассоциативное обучение:
Классический условный
рефлекс



Безусловные и условные рефлексы

Еще И. М. Сеченов выделял два рода рефлексов:

- постоянные, врожденные
- изменчивые, приобретенные в индивидуальной жизни.

И.П.Павлов развил такое разделение рефлексов на два принципиально различных рода.

Термин «**безусловный рефлекс**» введен И. П. Павловым для обозначения рефлексов, **безусловно** возникающих при действии адекватных раздражителей на определенное рецептивное поле.

Безусловный рефлекс — относительно постоянная, видоспецифическая, стереотипная, генетически закрепленная реакция организма на внутренние или внешние раздражители, осуществляемая при посредстве центральной нервной системы.

Наследственно закрепленные безусловные рефлексy могут возникать, тормозиться и видоизменяться в ответ на самые разнообразные раздражения, с которыми сталкивается индивидуум.

Таким путем ранее индифферентные раздражители приобретают качества биологически значимых сигналов. При этом образуются **условные рефлексy**.

Условные рефлексы — это индивидуально приобретенные системные приспособительные реакции животных и человека, возникающие на основе образования в центральной нервной системе **временной связи** между **условным (сигнальным)** раздражителем и безусловнорефлекторным актом.


Английский термин для названия условного рефлекса и условнорефлекторного обучения – «**conditioning**». Как результат неудачного обратного перевода этого термина на русский язык появился термин «**обусловливание**».

В англоязычной литературе классический условный рефлекс называется «**Pavlovian conditioning**».



Ученые, внесшие большой вклад в развитие
условнорефлекторной теории И.П.Павлова:

Л.А. Орбели, П. С. Купалов, П.К. Анохин, Э.А. Асратян Л.
Г. Воронин, Ю. Коноровский и многие другие.



Правила выработки
классического условного
рефлекса

При сочетаниях вслед за исходно индифферентным стимулом (например, звуком колокольчика) должен идти исходно значимый стимул (например, пища). После нескольких сочетаний индифферентный стимул становится **условным стимулом** – т.е. сигналом, предсказывающим появление биологически значимого стимула.

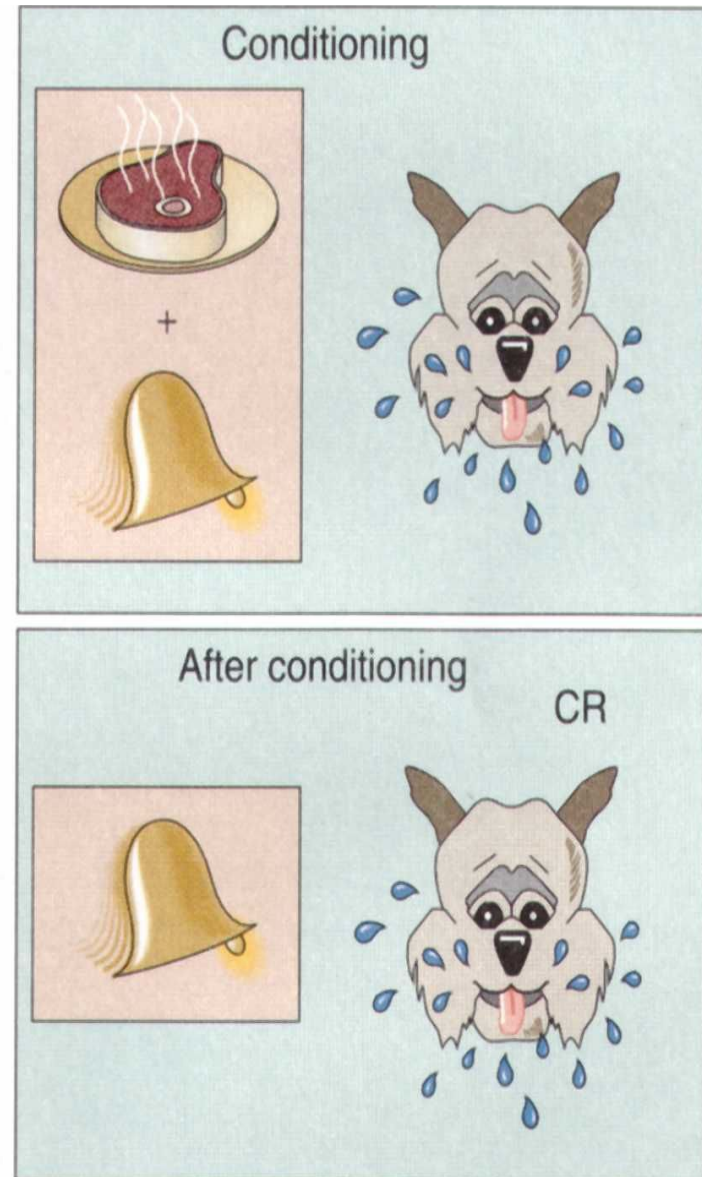
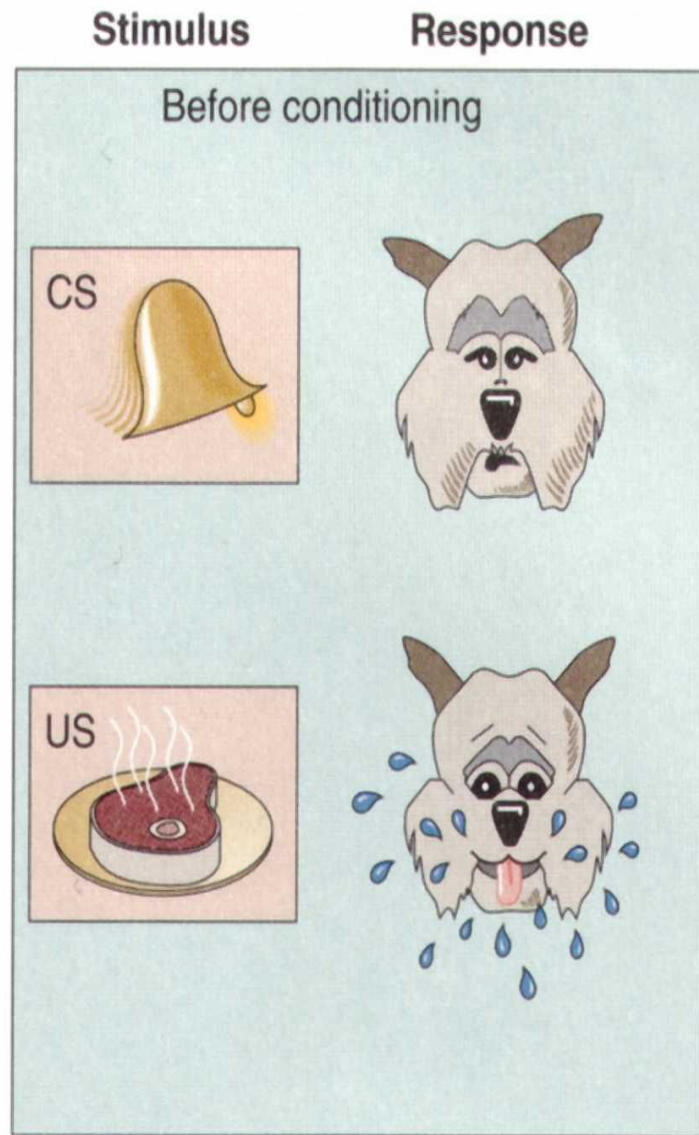
Значимость стимула может быть связана с любой мотивацией (голод, жажда, самосохранение, забота о потомстве, любопытство и т.п.)

Выработка классического условного рефлекса:

Процесс обучения: **УС** □ **БС** □ **БР**

Демонстрация (тест): **УС** □ **УР**

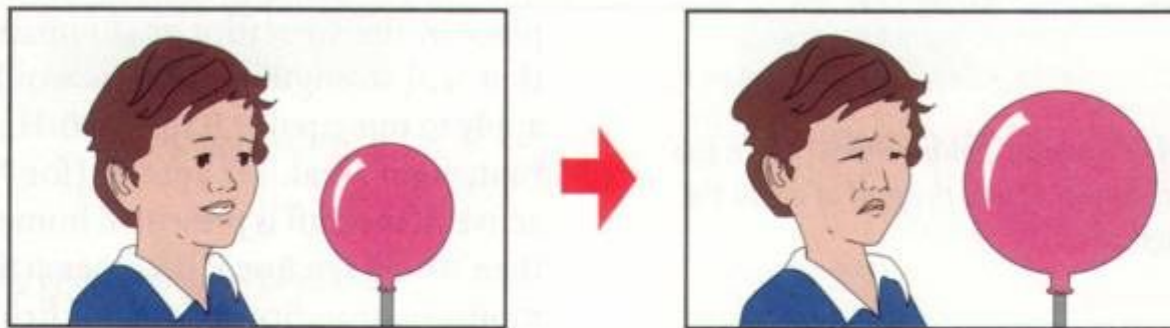
Примечание: термины «безусловный стимул» и «подкрепление» близки по смыслу и используются далее как синонимы.



Классический условный рефлекс с положительным подкреплением



The child watches the balloon grow large (neutral stimulus) until it bursts (US), which causes a defensive startle reaction (UR).



After the child's first experience with a bursting balloon, the mere sight of an inflating balloon (CS) elicits a defensive reaction (CR).

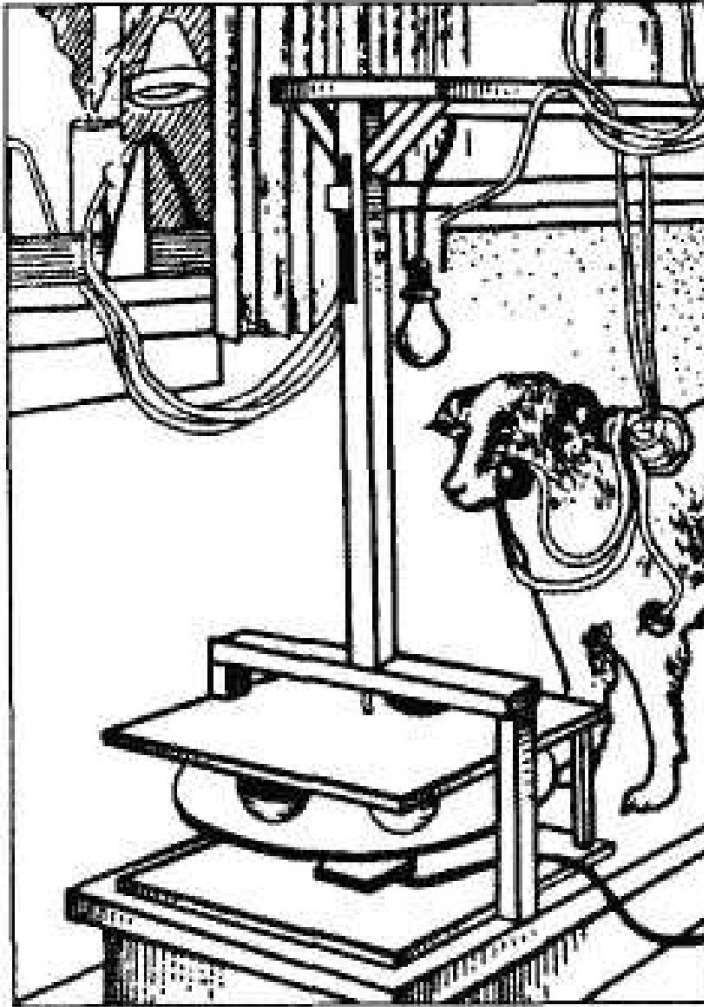
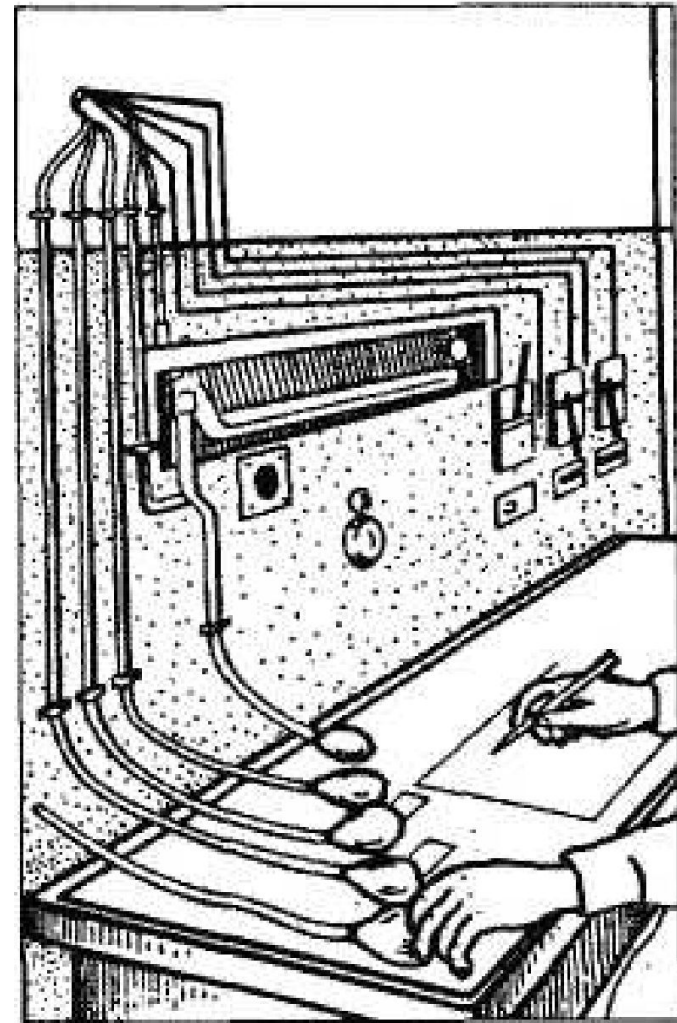
Классический условный рефлекс с отрицательным подкреплением



Иван Петрович Павлов
1849 – 1936



Эксперимент в лаборатории И.П.Павлова

A*Б*

Установка для исследования условных слюнных рефлексов по И.П.Павлову: А — внутренняя часть экспериментальной камеры; Б — внешняя часть

Правила образования условных рефлексов:

1. Необходимо совпадение во времени (сочетание) какого-либо индифферентного раздражителя (условного) с раздражителем, вызывающим соответствующий безусловный рефлекс (безусловный раздражитель).
2. Действие условного раздражителя должно несколько предшествовать действию безусловного (обратный порядок обычно неэффективен).
3. Условный раздражитель должен быть физиологически более слабым по сравнению с безусловным раздражителем и возможно более индифферентным, то есть не вызывающим значительной реакции. Безусловный стимул, наоборот, должен иметь достаточную силу.
4. Необходимо нормальное, деятельное состояние головного мозга.
5. Должны отсутствовать посторонние раздражители [*в лабораторных условиях!*].
6. Как правило, необходимо многократное повторение сочетаний.

При классическом условном рефлексе **условная реакция**, как правило, **повторяет безусловную реакцию или сходна с ней**.

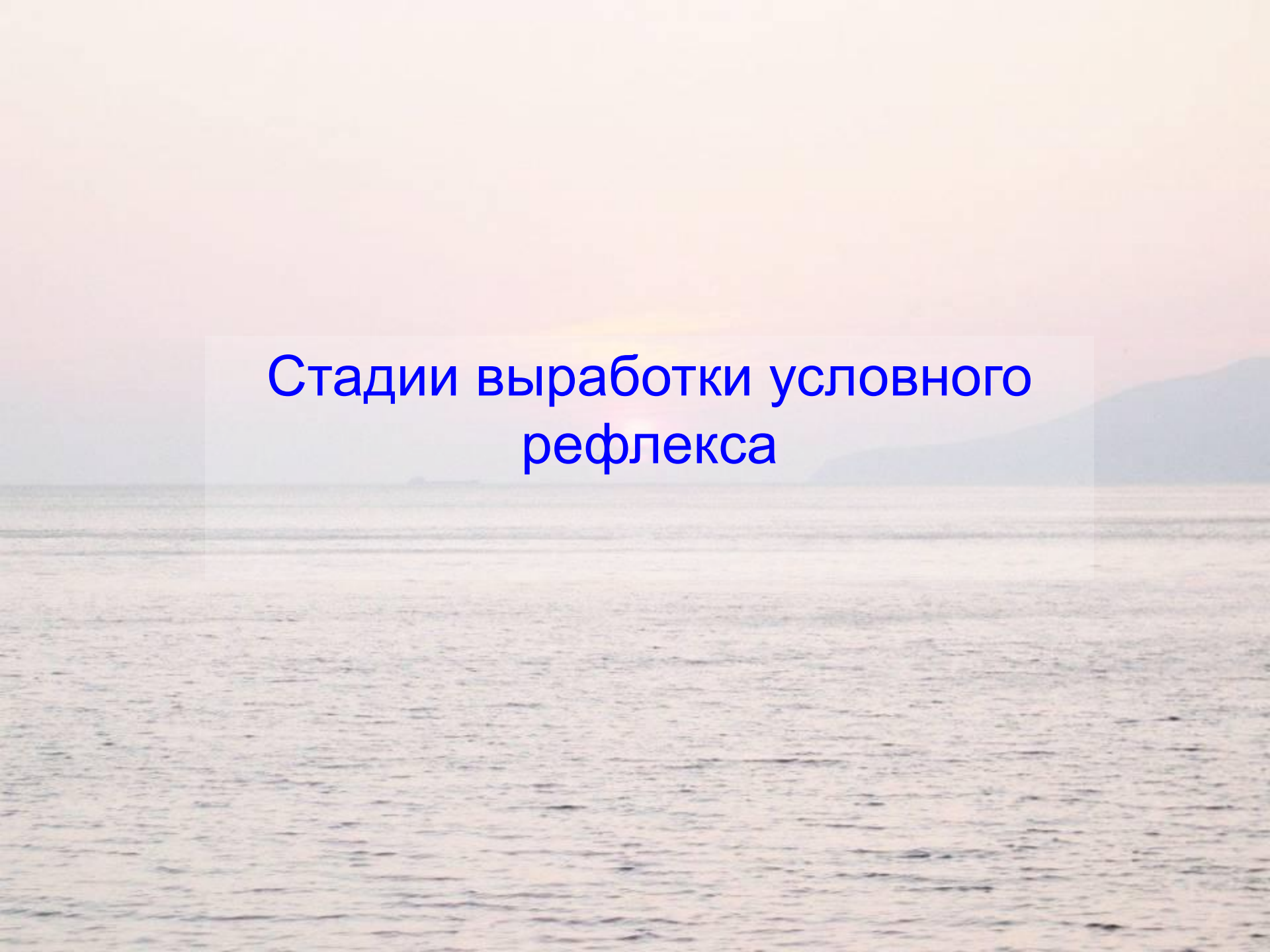
Встречаются и исключения из этого правила: например, болевой удар электрическим током, примененный в качестве БС, ускоряет сокращения сердца, однако УР после обучения обычно состоит в замедлении сердечных сокращений.

Эффект Гарсия (Garcia, Koelling, 1966) состоит в легкости образования классического рефлекса отвращения к пище, если после приема пищи (УС – вкус и вид пищи) возникают тошнота и рвота (БС).

1. Перерыв между УС и БС может быть необыкновенно большим (до нескольких часов, в то время как при обычных рефлексах наиболее эффективно время не более секунды).
2. Может развиваться после одного или нескольких сочетаний вещества и тошноты
3. Реакция чрезвычайно устойчива к угашению

Примеры некоторых классических условных рефлексов, используемых в лабораторных условиях на животных и людях в настоящее время:

- **Слюнный рефлекс** (сочетание любого УС с пищей) – проявляется в виде выделения слюны в ответ на УС.
- Различные **оборонительные реакции** и **реакции страха** (сочетание любого УС с электроболевым подкреплением, резким громким звуком и т.п.) – проявляется в виде различных мышечных реакций, изменения частоты сердечных сокращений, кожно-гальванической реакции и др.
- **Мигательные рефлекссы** (сочетание любого УС с воздействием на область глаза струей воздуха или щелчком по переносице) – проявляется в мигании веком
- **Реакция отвращения к пище** (сочетание пищи в качестве УС с искусственными воздействиями на организм, вызывающими тошноту и рвоту) – проявляется в отказе от соответствующего вида пищи несмотря на голод.
- и др.




Стадии выработки условного рефлекса

При формировании условного рефлекса по мере повторения сочетаний стимулов он проходит стадии генерализации и специализации.

На стадии **генерализации** можно вызвать условные реакции не только на сам условный стимул, но и на различные другие стимулы, отдаленно сходные с условным.

На стадии **специализации** реакция возникает лишь на условный стимул, а все остальные стимулы игнорируются. Специализация достигается лишь при очень большом числе сочетаний.

Латентное торможение проявляется в том, что если перед выработкой условного рефлекса предъявлять будущий УС изолированно без БС, то в дальнейшем проявится замедление выработки условного рефлекса.



Общие признаки и механизмы
образования условных
рефлексов по И.П.Павлову

В павловских лабораториях были определены следующие общие признаки условных рефлексов:

1. Имеют приспособительный характер. УР приспособляет поведение к конкретным условиям среды.
2. Образуются при участии высших отделов головного мозга (*как правило, кора больших полушарий, но не только*).
3. Приобретаются и отменяются в индивидуальной жизни каждой конкретной особи.
4. УР имеет **сигнальный** характер, то есть всегда предшествует, предупреждает последующее возникновение безусловного рефлекса. Таким образом, с помощью условных рефлексов животное может вовремя, т.е. заранее избежать опасности или подготовиться к захвату добычи, поискам полового партнера и т. д. – причем сделать это еще до появления соответствующих биологически значимых стимулов.

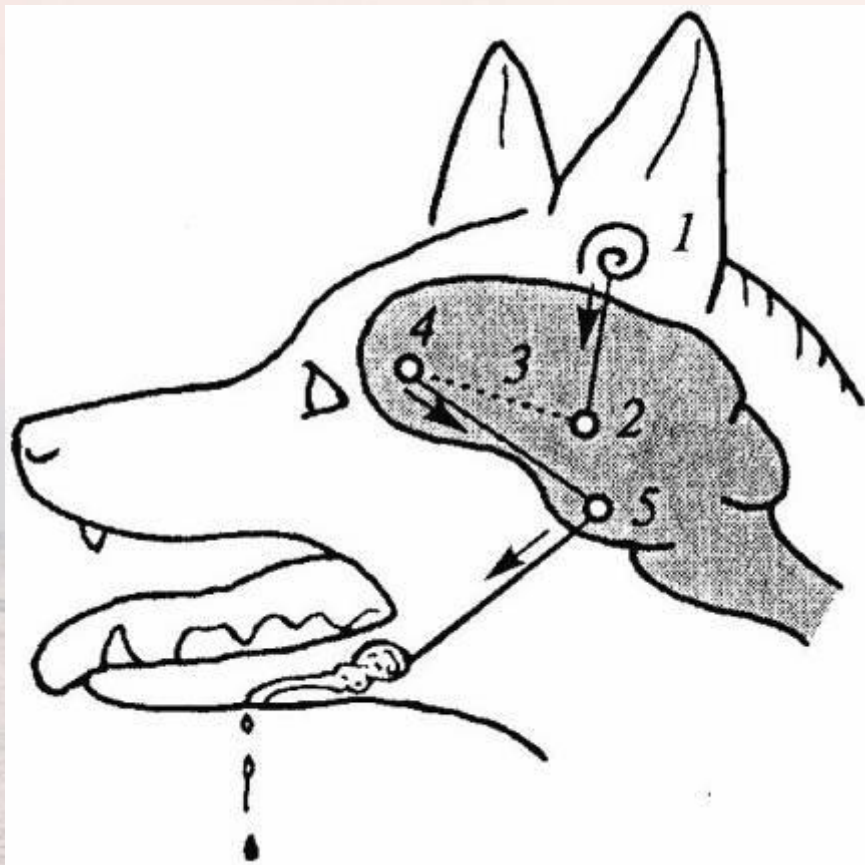
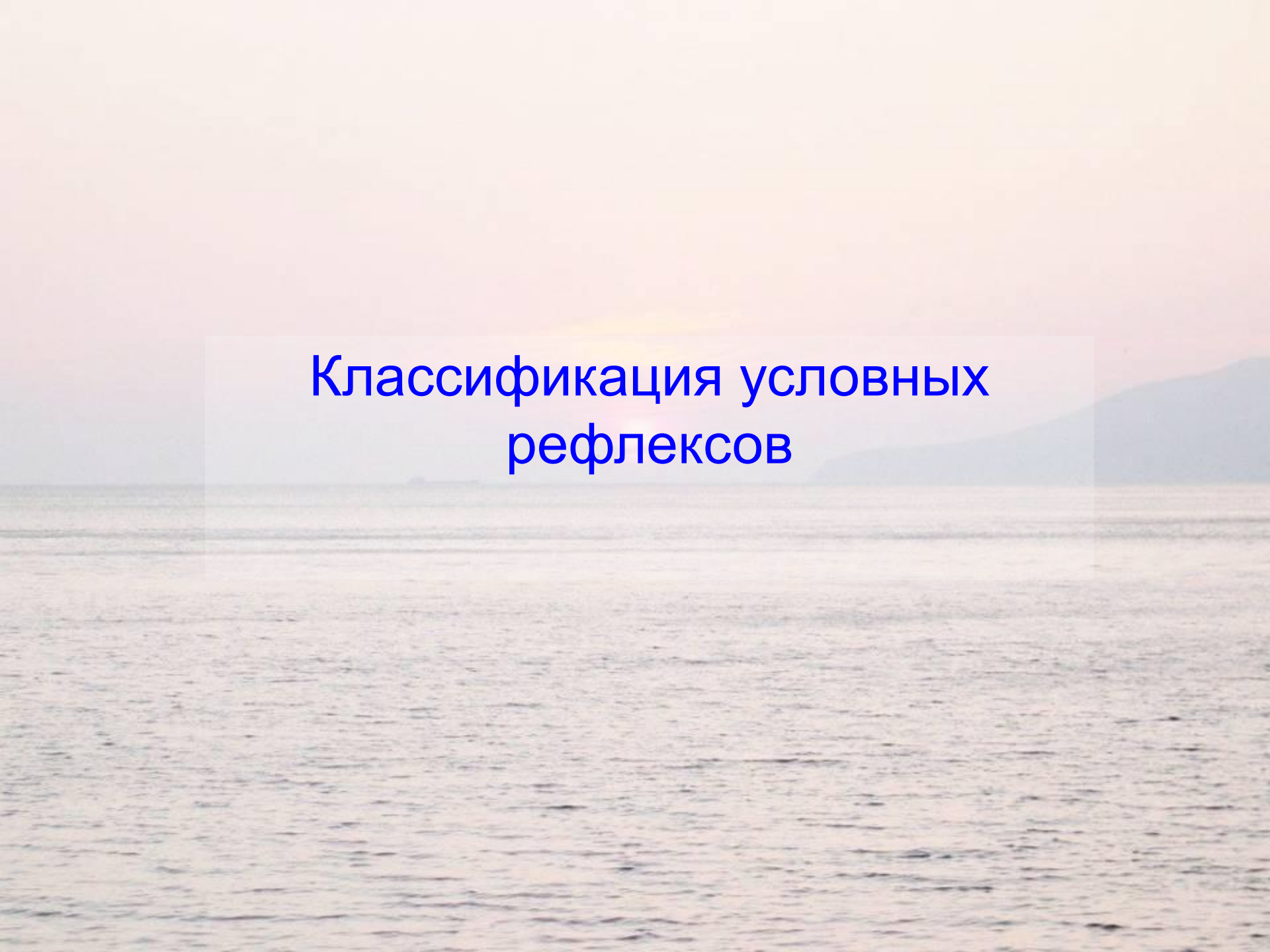


Схема образования условного рефлекса на звук по И.П.Павлову:

- 1 - кортиев орган;
- 2 - корковое представительство слухового анализатора в коре;
- 3 - временная связь пищевого условного рефлекса;
- 4 - представительство пищевого центра в коре;
- 5 - подкорковая часть пищевого центра

Примечание: данная схема была предложена преимущественно на теоретических основаниях, непосредственному физиологическому анализу в лаборатории И. П. Павлова работа мозга не подвергалась. В настоящее время считается, что схема условного рефлекса намного сложнее – отчасти потому, что его замыкание происходит одновременно во многих различных местах мозга.



Классификация условных рефлексов

Классификация классических условных рефлексов

1. По подкреплению (безусловному стимулу)

2. По условному стимулу

3. По соотношению действия во времени условного и безусловного раздражителей

(см. следующие слайды...)

Примечание: данная классификация применима не только к классическим, но и к инструментальным условным рефлексам.

1. По подкреплению

1.1. В зависимости от наличия или отсутствия подкрепления:

- **положительные** (подкрепляемые), вызывающие соответствующую реакцию организма
- **отрицательные**, или тормозные (неподкрепляемые), которые не только не вызывают соответствующей реакции, но и ослабляют ее.

1. По подкреплению

1.2. Согласно биологическому значению подкрепления (соответственно классификации безусловных рефлексов П.В.Симонова):

- **витальные** (пищевые, питьевые, оборонительные и пр.)
- **зоосоциальные** (половой, родительский, территориальный и пр.)
- **саморазвития** (исследовательский, имитационный, игровой и пр.)

1. По подкреплению

1.3. По характеру безусловной реакции на подкрепление:

- **вегетативные**: типичная реакция для классических условных рефлексов (изменения в КГР, дыхании, сердцебиении, кровяном давлении и т.п.)
- **двигательные**: иногда встречаются при классических рефлексах (моргание века, отдергивание руки от источника боли и т. п.), но более характерны для инструментальных условных рефлексов.

1. По подкреплению

1.4. По особенностям подкрепления:

- **первого порядка** – если в качестве подкрепления используется безусловный рефлекс
- **второго порядка, третьего и т.д.** – если в качестве подкрепления используется ранее выработанный прочный условный рефлекс

2. По условному стимулу

2.1. По характеру условного раздражения:

- **натуральные** – на естественные признаки безусловного раздражения
- **искусственные** – на искусственные условные сигналы (такие рефлексy выpaбатываются медленнее, а в некоторых случаях выработка рефлекса на экологически неадекватный стимул вообще невозможна).

2. По условному стимулу

2.2. По структуре условного сигнала:

- **на простые раздражители** (звонок, метроном, вспышки света и пр.)
- **на одновременные комплексные раздражители**, состоящие из нескольких компонентов, действующих *одновременно* (например, свет + звук)
- **на последовательные комплексные раздражители**, отдельные компоненты которых действуют *последовательно*, накладываясь друг на друга
- **на цепи раздражителей**, когда отдельные компоненты сложного раздражителя действуют последовательно, не совпадая друг с другом, а безусловное подкрепление присоединяется к последнему из них

2. По условному стимулу

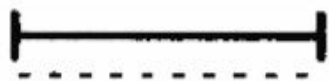
2.3. По значимым признакам условного раздражителя:

- на **абсолютные признаки** раздражителей (например, реакция на конкретную фигуру)
- на **относительные признаки** раздражителей (например, реакция на фигуру большего размера)

3. По соотношению действия во времени условного и безусловного раздражителей:

- **наличные** - при совпадении во времени условного раздражителя и подкрепления (**совпадающие, отставленные, запаздывающие**)

- **следовые** - при образовании которых условный раздражитель и подкрепление отделены друг от друга определенным временным интервалом



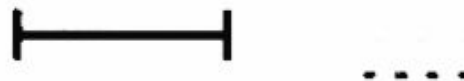
наличный совпадающий



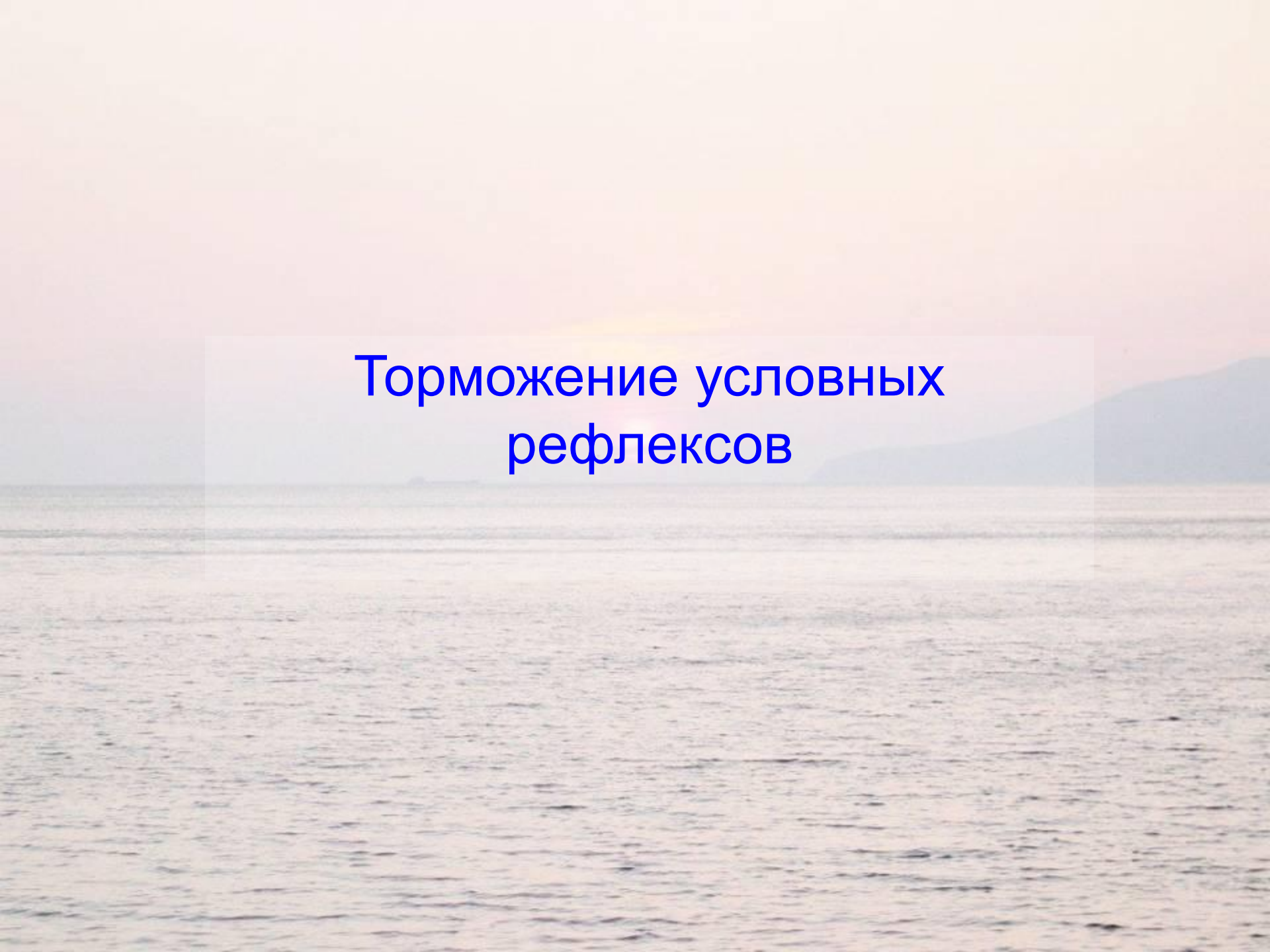
наличный запаздывающий



наличный отставленный



следовой



Торможение условных рефлексов

Виды торможения по И.П.Павлову:

1. **Внешнее (безусловное)** торможение.

- постоянный тормоз
- гаснущий тормоз

2. **Запредельное (охранительное)** торможение.

3. **Внутреннее (условное)** торможение.

- угасательное торможение (угашение)
- дифференцировочное торможение (дифференцировка)
- условный тормоз
- торможение запаздывания

Под **внешним торможением** понимается срочное подавление текущей условнорефлекторной деятельности при действии посторонних для нее раздражителей, вызывающих ориентировочный или другой какой-либо безусловный рефлекс.

Если эффект внешнего торможения снижается или исчезает в результате привыкания, то такой вид торможения называют **гаснущим тормозом**.

Постоянный тормоз наблюдается в том случае, когда привыкание к постороннему раздражителю не возникает.

Запредельное (охранительное) торможение

возникает при чрезмерной интенсивности раздражителей и носит защитный характер. Этот вид торможения зависит от функционального состояния нервной системы, возраста, от типологических особенностей, состояния гормональной сферы и пр.

Внутреннее (условное) торможение наблюдается в тех случаях, когда условный раздражитель перестает подкрепляться безусловным.

Такое торможение возникает не сразу, а развивается постепенно, вырабатывается по общим законам условного рефлекса.

И. П. Павлов считал, что такое выработанное торможение возникает внутри центральных нервных структур самих условных рефлексов, а отсюда и его название — внутреннее.

Согласно современным представлениям, при угашении условного рефлекса (т.е. при предъявлении УС без БС) происходит выработка другого, нового условного рефлекса, который тормозит исходную условную связь. При этом исходная связь остается невредимой.

Основные характеристики **условного торможения**:

1. Развивается при неподкреплении раздражителей.
2. Поддается тренировке, а значит выработка его при повторной процедуре облегчается. Однако заторможенный условный рефлекс может самопроизвольно восстанавливаться.
3. Зависит от индивидуальных свойств нервной системы организма (особенно от возбудимости).
4. Зависит от физиологической силы безусловного рефлекса, подкрепляющего положительный условный сигнал.
5. Зависит от прочности ранее выработанного условного рефлекса.
6. Условное торможение способно взаимодействовать с безусловным, в этих случаях возникает явление растормаживания, или, в других случаях, в результате суммации условного и безусловного торможения их общий эффект может усиливаться.

И. П. Павлов подразделил **условное торможение** на четыре вида:

- угасательное торможение (угашение)
- дифференцировочное торможение (дифференцировка)
- условный тормоз
- торможение запаздывания

Угасательное торможение развивается при отсутствии подкрепления условного сигнала безусловным.

Угасательное торможение часто называют **угашением** (англ. *extinction*).

Угашенный рефлекс часто самопроизвольно восстанавливается (по истечении некоторого промежутка времени, в котором объекту не предъявляют никаких стимулов).

Степень и скорость выработки **угасательного торможения** зависят от:

1. прочности условного рефлекса (более прочно выработанные рефлексы угашаются медленнее);
2. физиологической силы подкрепляющего рефлекса (угасить пищевой условный рефлекс у голодной собаки значительно труднее, чем у сытой)
3. частоты неподкрепления (при остром неподкреплении угасательное торможение развивается в течение минут и часов, при хроническом неподкреплении — в течение многодневных экспериментов).
4. характера подкрепления: оборонительные рефлексы, в особенности с болевым подкреплением, весьма устойчивы к угашению; **пищевые условные рефлексы** угасают намного легче.

Дифференцировочное торможение развивается при неподкреплении раздражителей, близких к подкрепляемому сигналу.

Дифференцировочное торможение часто называют **дифференцировкой** (англ. *discrimination*).


Дифференцировочное торможение направляет формирование условного рефлекса от генерализации к специализации.

На стадии **генерализации** можно вызвать условные реакции на различные новые стимулы, сходные с условным.

На стадии **специализации** реакция возникает лишь на условный стимул, а все остальные стимулы игнорируются.


Основные свойства дифференцировочного торможения:

1. Чем ближе дифференцируемые раздражители, тем труднее на один из них (неподкрепляемый) выработать дифференцировочное торможение;
2. Степень торможения определяется силой возбуждения, развиваемого положительным (подкрепляемым) условным рефлексом. Как и в случае угасательного торможения, дифференцировочное торможение легче вырабатывается при пищевом подкреплении, чем при оборонительном, легче у накормленных животных, чем у голодных;
3. Выработка этого торможения происходит волнообразно;
4. Дифференцировочное торможение тренируемо.



Условный тормоз образуется при неподкреплении комбинации из положительного условного раздражителя и индифферентного.

При **торможении запаздывания** подкрепление не отменяется (как в рассмотренных выше видах торможения), а значительно отодвигается от начала действия условного раздражителя.



Движение нервных процессов по И.П.Павлову

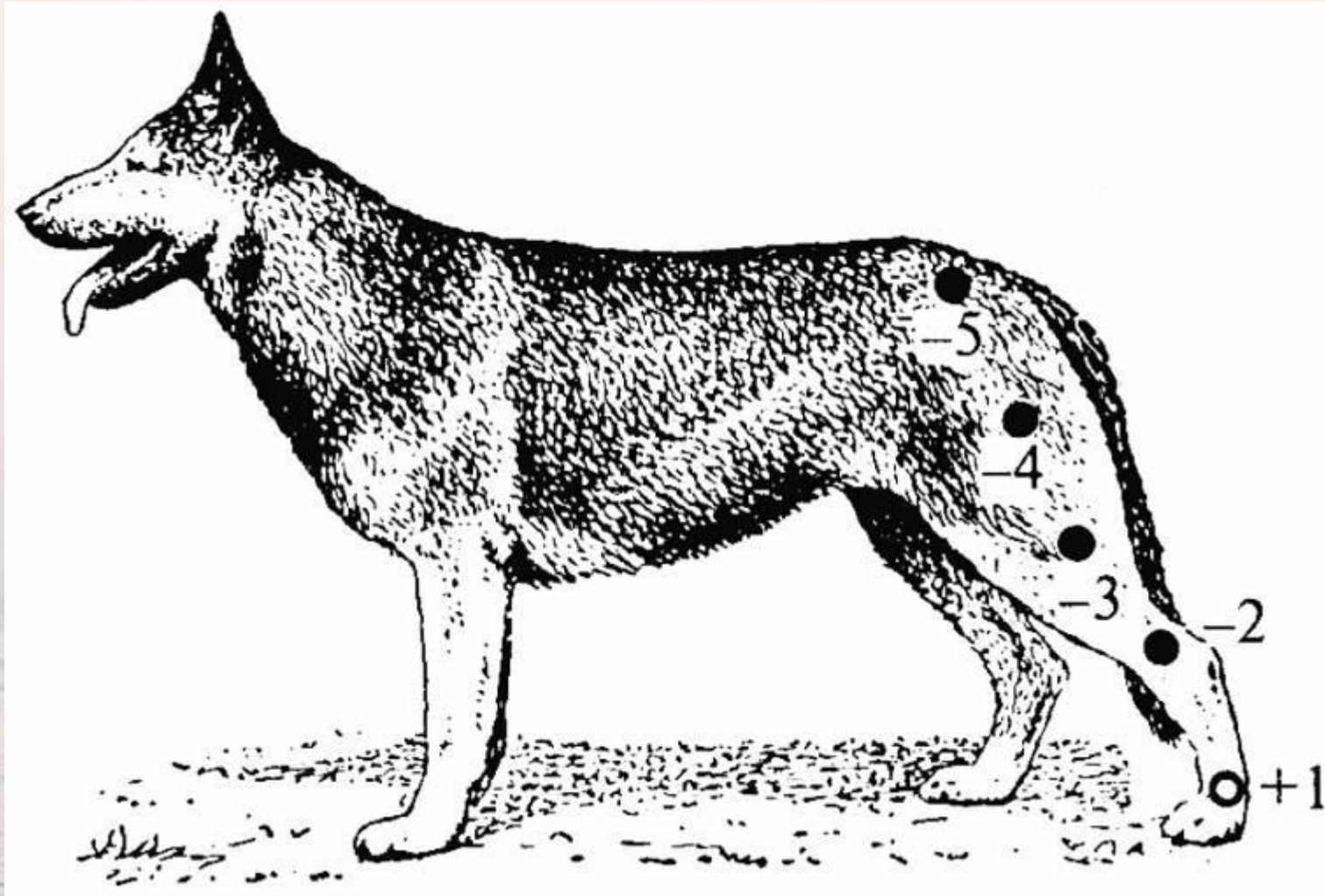


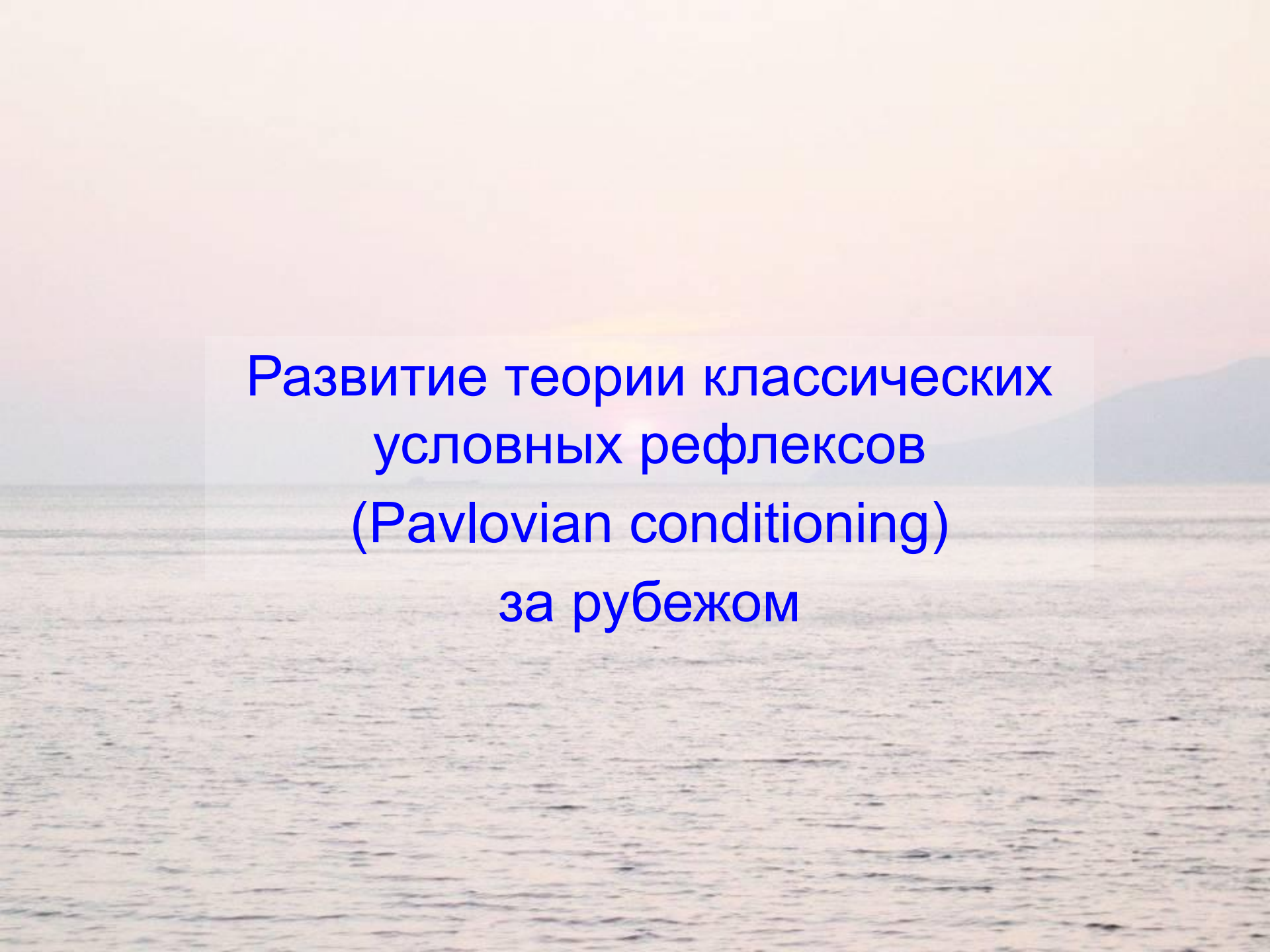
Схема опыта для изучения движения нервных процессов:
+ 1 — положительный раздражитель (касалка);
-2 — -5 — отрицательные раздражители (касалки)

Движение основных нервных процессов

Вся сложная высшая нервная деятельность животных и человека построена на работе двух основных процессов – **возбуждения** и **торможения**.

Они, взаимодействуя друг с другом, могут либо захватывать значительные участки коры (**иррадиация**), либо сосредоточиваться в отдельных пунктах (**концентрация**), - вызывая вокруг этого участка появление противоположного процесса (**одновременная индукция**).

Противоположный процесс также может возникать на месте основного очага вслед за первичным процессом (**последовательная индукция**).



Развитие теории классических
условных рефлексов
(Pavlovian conditioning)
за рубежом



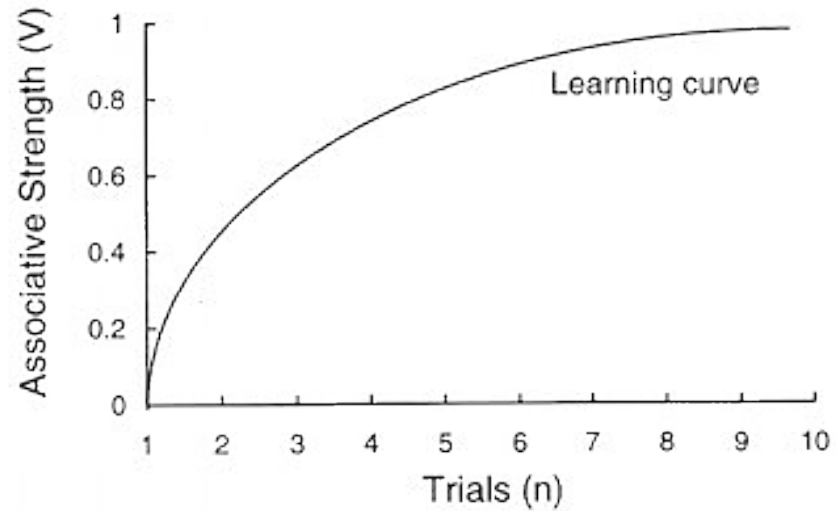
Роберт Рескорла (Robert Rescorla)

Теория классического обусловливания

Рескорлы-Вагнера

(Rescorla, Wagner, 1972):

$$\Delta V = \alpha\beta(V_{\max} - V)$$



V – сила условнорефлекторной реакции (ассоциативная сила УС) на данный момент (например, количество капель слюны);

ΔV – изменение силы условнорефлекторной реакции после одного предъявления УС;

V_{\max} – максимально достижимая сила условнорефлекторной реакции ;

α – потенциальная ассоциативная сила данного УС (например, потенциально можно выработать более сильную условную реакцию на громкий звуковой тон, чем на тихий);

β – потенциальная ассоциативная сила данного БС.

Согласно современным представлениям, при угашении условного рефлекса (т.е. при предъявлении УС без БС) происходит выработка другого, нового условного рефлекса, который тормозит исходную условную связь. При этом исходная связь остается невредимой.

После угашения могут наблюдаться три феномена:

Спонтанное восстановление – угашенный рефлекс неожиданно снова проявляется (обычно после некоторого перерыва).

Эффект возобновления: УР исчезает при смене контекста и возобновляется при возвращении объекта в исходный контекст, в котором производилась выработка.

Восстановление под влиянием подкрепления: изолированные предъявления БС способны восстановить угашенный рефлекс.

Феномены, демонстрирующие, что одного лишь сочетания стимулов во времени не всегда достаточно для формирования условной связи:

Затенение: если использовать составной (комплексный) стимул в качестве УС и один компонент будет более сильным (заметным), чем другой, то только сильный компонент станет условным, а слабый будет игнорироваться, хотя формально оба компонента сочетаются с БС.

Блокировка: если выработать рефлекс на простой стимул, а затем продолжать выработку, объединив исходный простой стимул с другим стимулом в новый комплексный стимул, то выработки рефлекса на второй компонент стимула не произойдет (он так и останется индифферентным для животного).

Теория классического обусловливания Николаса Макинтоша (Mackintosh, 1975):

Животные и люди ищут информацию, предсказывающую биологически значимые события (например, БС). Когда прогнозирующие сигналы найдены, повышенное **внимание** уделяется этим сигналам, в то время как остальным сигналам внимания уделяется меньше.

Эта теория хорошо объясняет эффекты затенения и блокировки, а также эффект **латентного торможения** (замедление выработки условного рефлекса, если перед выработкой предъявлять будущий УС изолированно без БС)



А мою бабушку оперировал сам академик Павлов...

А.Б.Ч.П.Ж.О.—

