

ПРИОБРЕТЕННЫЕ ФОРМЫ ПОВЕДЕНИЯ



Соотношение основных элементарных компонентов поведения (по Л. В. Крушинскому, 1977).

Большинство наблюдаемых нами видов реального поведения животных и человека включают в себя все три компонента одновременно.

Свойства приобретенных форм поведения:

- Формируются в процессе взаимодействия с окружающей средой;
- Индивидуальны;
- Непостоянны;
- Связаны с функцией высших отделов ЦНС, прежде всего корковых нейронов.

Классификация форм научения

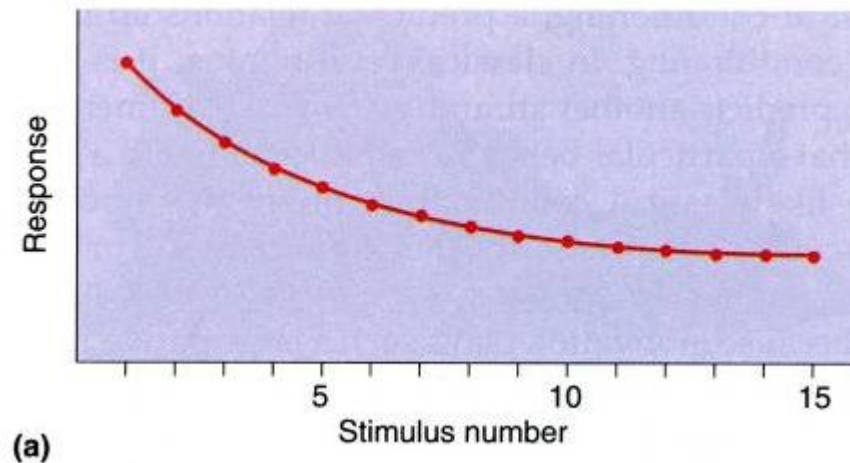
Категория	Основные формы
Неассоциативное обучение (простые формы)	Привыкание
	Сенситизация
Особые формы неассоциативного обучения, тесно связанные с инстинктом и/или разумом	Запечатление (импринтинг)
	Подражание
Ассоциативное обучение	Классический условный рефлекс
	Инструментальный условный рефлекс (обучение по типу проб и ошибок)
	Ассоциации между стимулами, возникающие без подкрепления
Когнитивное обучение	Латентное обучение, когнитивные карты
	Сенсорное (перцептивное) обучение
	Инсайт
	Рассудочная деятельность
	Элементарное мышление

Привыкание (габитуация)

Привыкание проявляется в форме постепенного угасания реакций организма при повторяемости или длительной экспозиции раздражителя.

Этот тип научения называется **стимул-зависимым**, так как эффект состоит в том, чтобы научиться избирательно не реагировать только на определенный стимул.

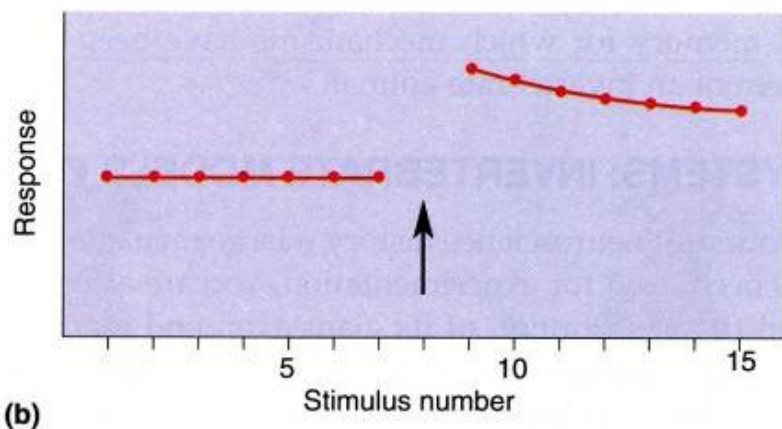
В процессе эволюции привыкание выступает как универсальный механизм подавления «лишних» реакций на несущественные, стабильные, неинформативные раздражители.



Изменение реакции в ходе **привыкания** к многократному воздействию стимула.

Сенситизация

это процесс, противоположный привыканию, связанный с повышением чувствительности к воздействию раздражителю, который приобрел в процессе онтогенеза какое-либо значение для субъекта.



Изменение реакции при **сенситизации**. Момент нанесения сенситизирующего стимула показан стрелкой (в качестве сенситизирующего стимула можно использовать болевую стимуляцию).

Практически у всех животных – от одноклеточных до человека – в ответ на многократное действие одного и того же стимула чувствительность организма к нему может повыситься (**сенситизация**) или снизиться (**привыкание**). Направление изменения зависит от многих условий, включая внутреннее состояние организма.

Как правило, **привыкание** происходит в случае отсутствия биологически значимых стимулов. Характерный пример – привыкание к новому индифферентному стимулу (угашение ориентировочной реакции).

Сенситизация, наоборот, скорее будет происходить в ситуациях, характеризующихся повышенной возбудимостью (например, неудовлетворенная мотивация, или какая-либо травмирующая ситуация).

ОРИЕНТИРОВОЧНЫЙ РЕФЛЕКС

Схема формирования «Нервной модели стимула» (по Соколову Е.Н., 1969)

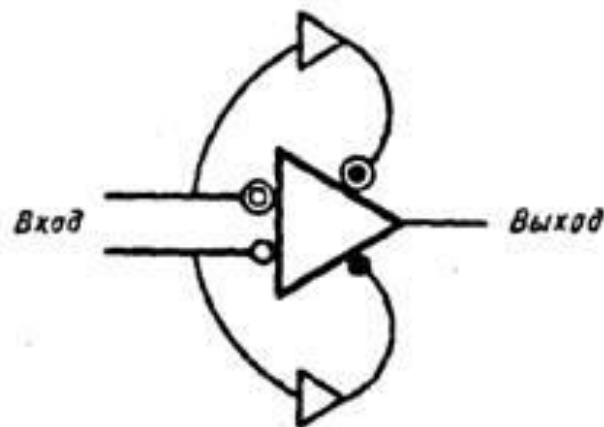
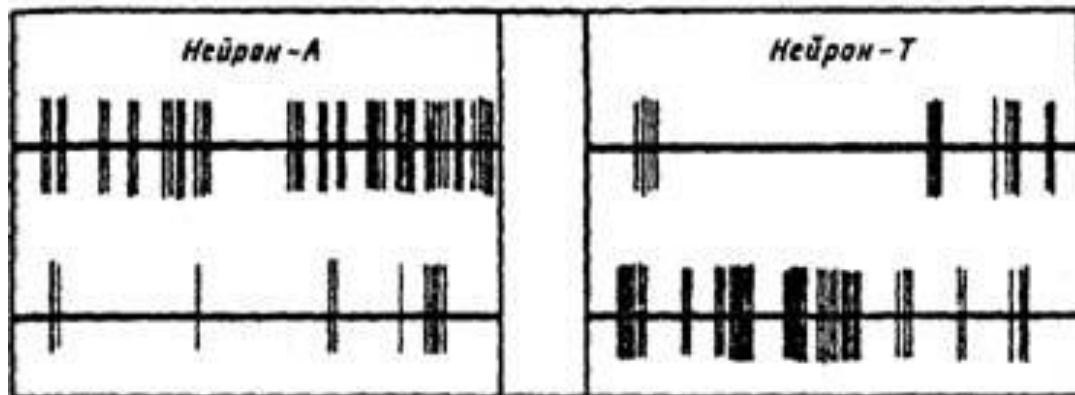
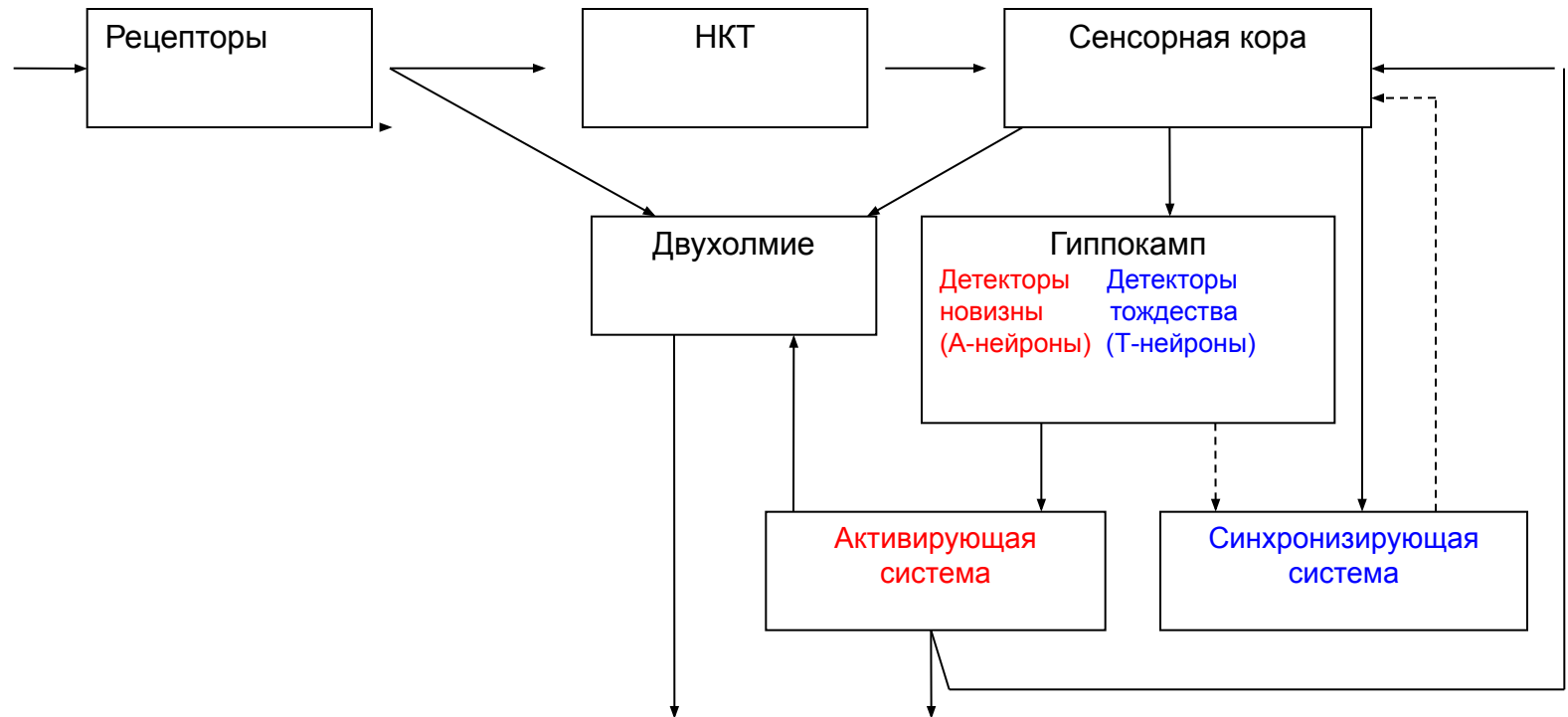
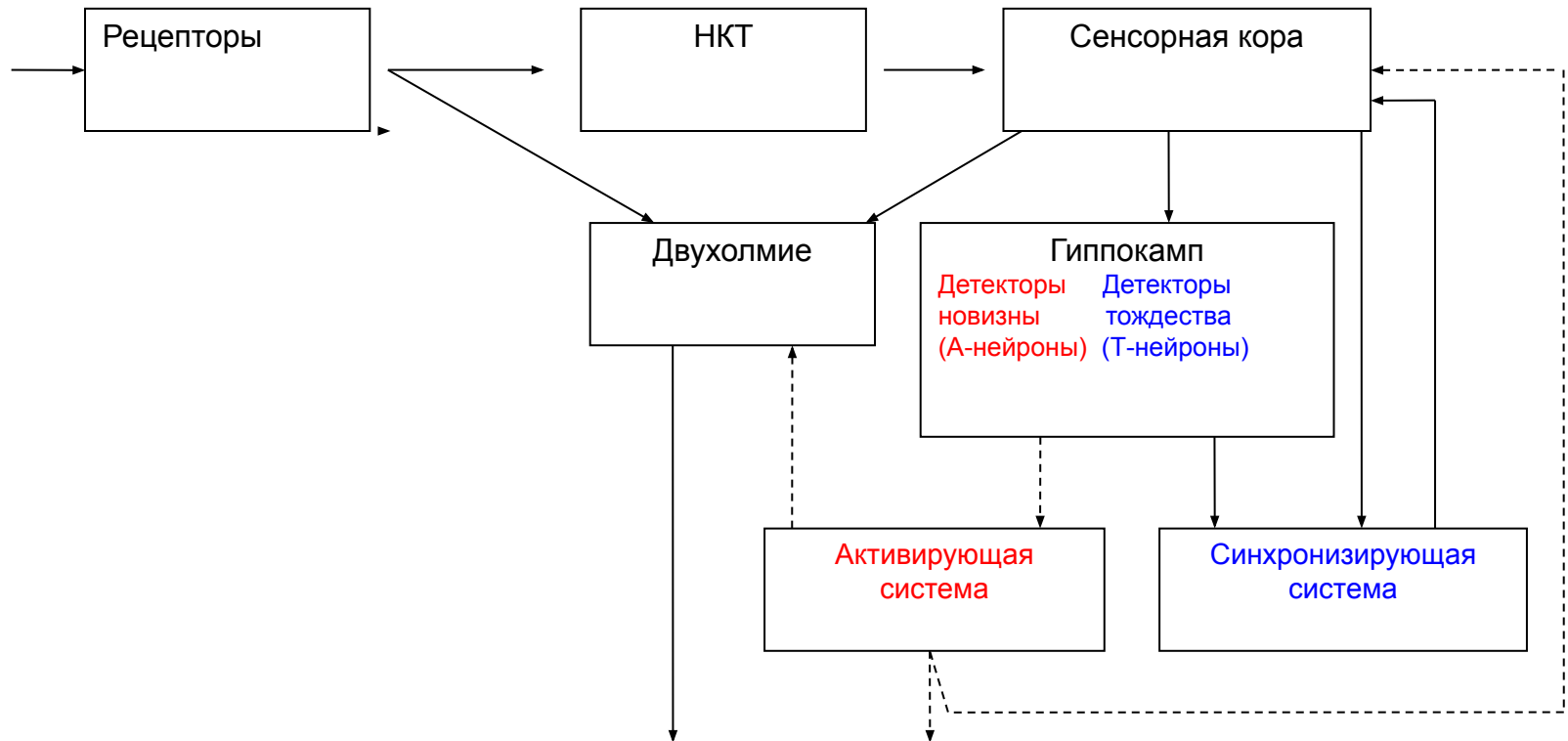


Схема формирования «Нервной модели стимула» (по Соколову Е.Н., 1969)



Восприятие нового стимула

Схема формирования «Нервной модели стимула» (по Соколову Е.Н., 1969)



Восприятие привычного стимула

Импринтинг

Запечатлѐние, или **импринтинг** (от англ. *imprint* — оставлять след, запечатлевать, отмечать) - в этологии и психологии специфическая форма обучения; закрепление в памяти признаков объектов при формировании или коррекции врождённых поведенческих актов. Объектами могут являться родительские особи (выступающие и как носители типичных признаков вида), братья и сестры (детёныши одного помёта), будущие половые партнёры (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 детёнышей млекопитающих за родителями и друг за другом.

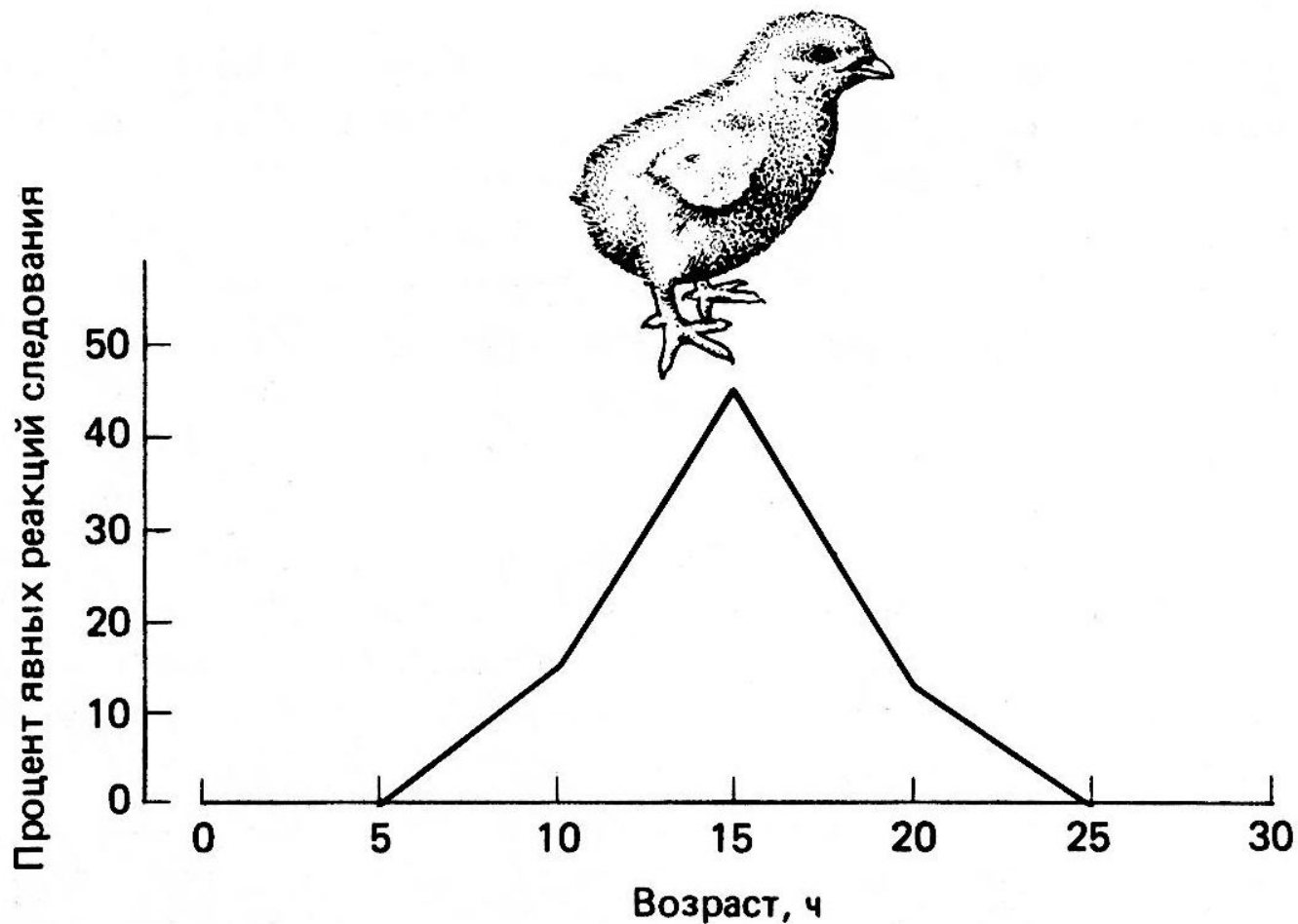
Импринтинг

(от англ. imprinting, оставлять след, запечатлевать, фиксировать) - специфическая форма научения у новорожденных высших позвоночных, при котором в их памяти автоматически фиксируются отличительные признаки поведения первых увиденных ими внешних объектов (чаще всего родительских особей).

Импринтинг возможен в течение определенного, обычно весьма ограниченного периода. Процесс импринтинга совершается чрезвычайно быстро, без внешнего подкрепления, и результат его, как правило, необратим.

Импринтинг: птенцы
запоминают мать и следуют
за ней





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

Эффект десенсибилизации по Вестермарку

Противоположным вариантом полового запечатления является т. н. десенсибилизирующий **эффект Вестермарка** — лица разного пола, воспитывавшиеся вместе в первые годы жизни, (в норме) чаще всего и в дальнейшем не испытывают сексуального влечения друг к другу.

3. Фрейд полагал, что члены одной семьи имеют естественное сексуальное влечение друг к другу, что заставляет общество налагать табу на инцест, а Вестермарк исходит из противоположной точки зрения, что табу возникает естественно и самопроизвольно, как компонент эпигенетического восприятия.

Однако многие психоаналитики продолжают поддерживать концепцию Фрейда.

Подражание (имитационное обучение)

С одной стороны, некоторые формы подражания жёстко заданы генетически и обеспечивают **формирование видоспецифического поведения**, например, пение некоторых певчих птиц (птица воспроизводит ту песню, которую слышала сама от родителей, ещё будучи птенцом) и др.

С другой стороны, животные с высоким уровнем развития поведения и мозга способны с помощью с помощью подражания быстро и эффективно **перенимать индивидуальный опыт других особей**, полученный ими как в результате ассоциативного, так и когнитивного обучения.

Имитационное научение, как и всякое научение вообще, можно подразделить на облигатное и факультативное.

При **облигатном имитационном научении** результат научения вполне укладывается **в рамки видового стереотипа**. Особенно это относится к молодым животным, которые путем подражания научаются выполнять некоторые жизненно необходимые действия обычного поведенческого "репертуара" своего вида.

Так, у молоди стайных рыб защитная реакция на появление **хищника (бегство)** формируется в результате подражания поведению других рыб при одном лишь виде поедания хищником членов стаи. Такое имитационное поведение является **"главным охранителем вида"**, ибо "громадное преимущество заключается в том, что "зрители", присутствующие при акте повреждения члена их же стада или их сообщества, вырабатывают рефлекторные защитные акты и таким образом могут в будущем избежать опасности".

Облигатное имитационное научение является также важным элементом реакции следования и распознавания молодыми млекопитающими **пищевых объектов**.

Путем облигатного имитационного научения молодые животные накапливают опыт в **гнездостроении** у птиц и шимпанзе и т.д.

Факультативное имитационное научение в простейших формах представлено в имитации **невидотипичных движений** на основе облигатного (аллеломиметического) стимулирования.

Сюда относятся случаи имитирования **обезьянами действий человека**, особенно при их содержании в домашней обстановке. Производимые ими при этом действия с предметами быта или инструментами выходят за рамки видового поведения. Поскольку здесь имеет место научение новым приемам манипулирования, в данном случае можно говорить о невидотипичном имитационном манипулировании.

Высшим проявлением факультативного имитационного научения следует явно считать **решение задач путем подражания** (или облегчение решения). При таком **"имитационном решении задач"** у животного-"зрителя" вырабатывается определенный навык в результате одного лишь созерцания действий другой особи, направленных на решение соответствующей задачи.

Способность к этому установлена у разных млекопитающих: человекообразных и низших **обезьян, собак, кошек, мышей**. У обезьян имитационное решение задач играет, очевидно, особенно большую роль.



Шимпанзе обучают своих детенышей раскалывать орехи, те обучаются с помощью подражания. На основе такого подражания формируется «**предкультура**» - прообраз культуры человека.



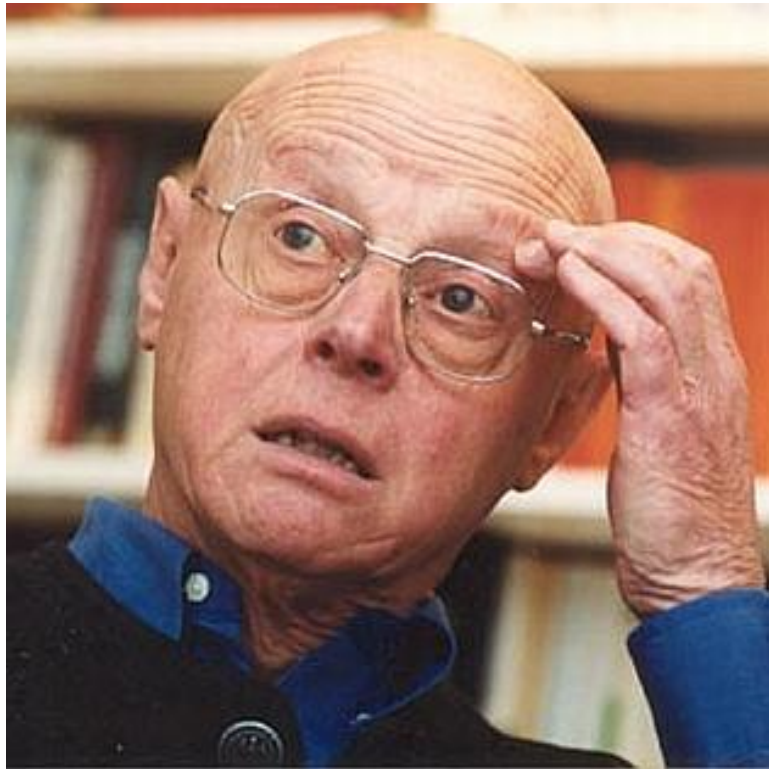
Развитая способность к подражанию является важнейшей предпосылкой к формированию культуры – т.е. форм поведения, передающихся между особями в популяции негенетическим путем.

Это свойство «обезьянничать» особенно характерно для приматов, но встречается и у других животных.

Описаны многочисленные примеры формирования элементарной культуры у животных в природе (например, технология раскалывания орехов и добывания муравьев и термитов у шимпанзе, купание у японских макаков) и в эксперименте (отмывание зерна и другого корма, размачивание хлеба и др.).

«Культура чаще является источником конфликтов, нежели синергизма. Культурные различия – это в лучшем случае помеха, а зачастую и катастрофа»

**Проф. Герт Хофстеде,
Амстердамский университет.**



Hofstede's Culturel Dimensions

Individualistic / Collectivistic	How personal needs and goals are prioritized vs. the needs and goals of the group/clan/organization.
Masculine / Feminine	Masculine societies have different rules for men and women, less so in feminine cultures.
Uncertainty Avoidance	How comfortable are people with changing the way they work or live (low UA) or prefer the known systems (high UA).
Power Distance	The degree people are comfortable with influencing upwards. Accept of inequality in distribution on power in society.
Time Perspective	Long-term perspective, planning for future, perseverance values vs. short time past and present oriented.
Indulgence / Restraint	Allowing gratification of basic drives related to enjoying life and having fun vs. regulating it through strict social norms.

РЕФЛЕКТОРНАЯ ДЕЯТЕЛЬНОСТЬ

Условный рефлекс

-универсальная и своеобразная форма взаимодействия организма со средой, опирающаяся на эволюционную биологию (И.М. Сеченов)

-индивидуально приобретённые сложные приспособительные реакции организма животных и человека, возникающие при определённых условиях на основе образования временной связи между условным (сигнальным) раздражителем и подкрепляющим этот раздражитель безусловно-рефлекторным актом (И.П. Павлов).



Отличия условных рефлексов от безусловных

<i>Безусловные рефлексы</i>	<i>Условные рефлексы</i>
Врожденные, отражают видовые особенности организма	Приобретаются в течение жизни, отражают индивидуальные особенности организма
Относительно постоянны в течение жизни особи	Образуются, изменяются и отменяются, когда они становятся неадекватными условиям жизни
Реализуются по анатомическим путям, определенным генетически	Реализуются по функционально-организующимся временным (замыкательным) связям
Свойственны всем уровням ЦНС и осуществляются преимущественно ее низшими отделами (спинной мозг, стволовой отдел, подкорковые ядра)	Для своего образования и реализации требуют целостности коры большого мозга, особенно у высших млекопитающих
Каждый рефлекс имеет свое специфическое рецептивное поле и специфические раздражители	Рефлексы могут образовываться с любого рецептивного поля на самые разнообразные раздражители
Реагируют на действие наличного раздражителя, которого уже нельзя избежать	Приспосабливают организм к действию стимула, которое еще предстоит испытать, то есть имеют предупредительное значение

Временная связь - это совокупность нейрофизиологических, биохимических и ультраструктурных изменений мозга, возникающих в процессе сочетания условного и безусловного раздражителей.

Раздражитель - любой материальный агент, внешний или внутренний, осознаваемый или неосознаваемый, выступающий как условие последующих состояний организма.

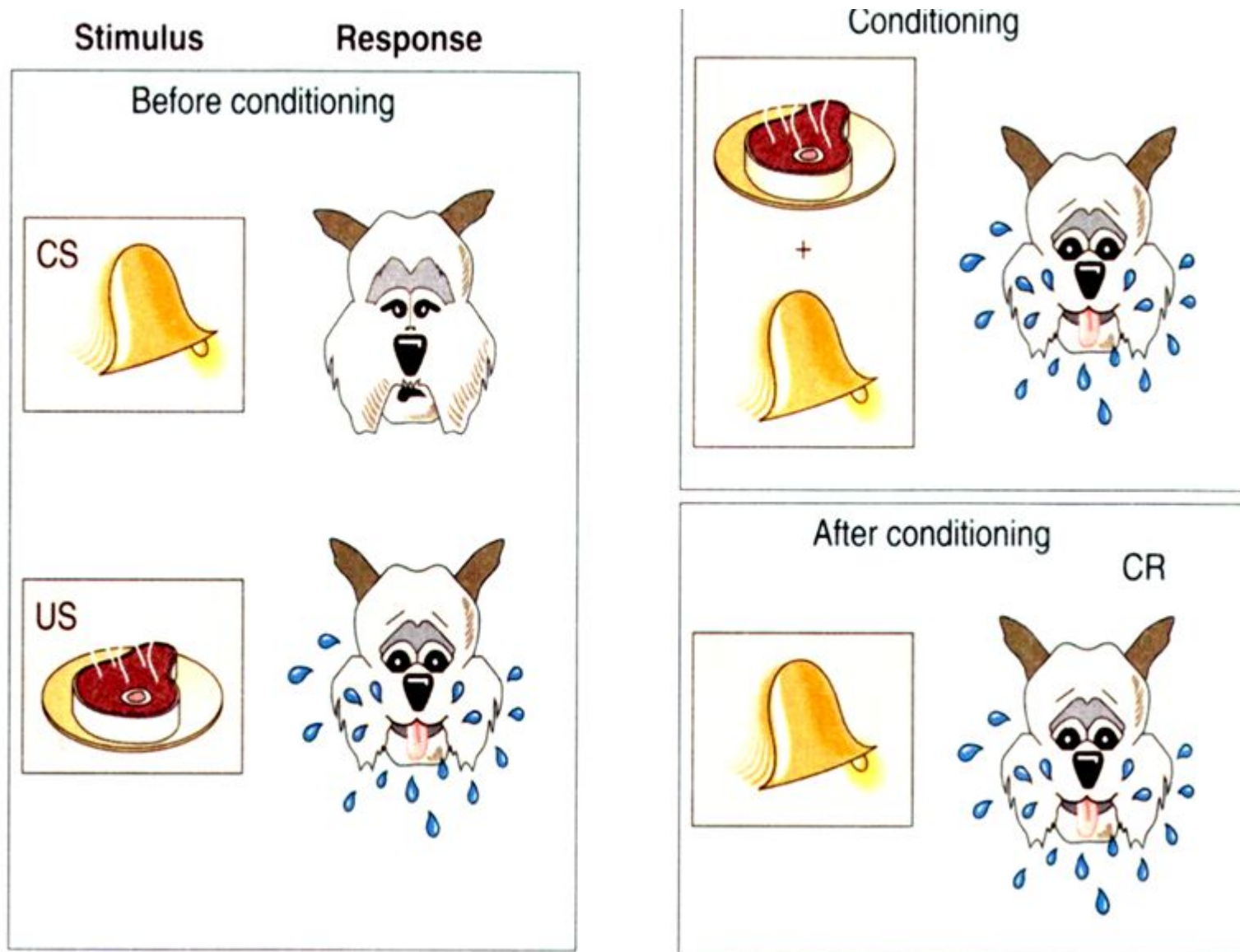
Сигнальный раздражитель (он же *индифферентный*) - раздражитель, который прежде не вызывал соответствующей реакции, но при определенных условиях образования условного рефлекса, начинающий ее вызывать.

Стимул - воздействие, обуславливающее динамику психических состояний индивида (реакция) и относящееся к ней как причина к следствию.

Условия выработки условных рефлексов

- **Условие времени** - предварительность или одновременность действия условного и безусловного раздражителей
- **Условие силы** - безусловный раздражитель должен быть сильнее (жизненно значимее) условного
- **Условие индифферентности** - условный сигнал должен быть индифферентным
- **Условие сенсорного ограничения** - отсутствие посторонних раздражителей
- **Условие мозговой активности** - деятельное состояние центральной нервной системы

Пример классического условного рефлекса



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.

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.

1.2. 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.)

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.

1.4. 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 вырабатываются медленнее, а в некоторых случаях выработка рефлексa на экологически неадекватный стимул вообще невозможна).

2.2. По значимым признакам условного раздражителя:

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

2. По условному стимулу

2.3. 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

Стадии образования условного рефлекса:

- **Стадия прегенерализации** - кратковременная фаза, которая характеризуется выраженной концентрацией возбуждения и отсутствием условных поведенческих реакций;
- **Стадия генерализации** условного возбуждения (можно вызвать условные реакции не только на сам условный стимул, но и на различные другие стимулы, отдаленно сходные с условным);
- **Конечная - стадия специализации** (реакция возникает лишь на условный стимул, а все остальные стимулы игнорируются).

Основные характеристики условного рефлекса (по И.П.Павлову)

- 1) Приобретаемость условных рефлексов (врожденность безусловных рефлексов)
- 2) Индивидуальность условного рефлекса (видовой характер безусловного рефлекса)
- 3) Изменчивость и возможность отмены (торможения) условного рефлекса
- 4) Сигнальный характер и принцип опережающего отражения в условном рефлексе

И.П. Павловым

- создан *лабораторный метод* объективного изучения приспособительной деятельности человека и животных - *метод условных рефлексов*.
- *Приспособительно эволюционный смысл* для животного мира.
- попытка локализовать сам нервный процесс замыкания нервных связей в *коре головного мозга* у высших животных и человека. Представление о *коре головного мозга как о мозаике из возбуждений и торможений*.
- Наличие в коре головного мозга *процесса торможения*
- **Учение о физиологии анализаторов:** периферические рецепторы, проводящие пути и мозговые центры вплоть до коры больших полушарий.
- **Принцип системности** в работе коры головного мозга, способной формировать динамический стереотип деятельности, независимый от качества внешних раздражений.

Правила образования условных рефлексов

1. Для образования условных рефлексов необходимо *совпадение* во времени (сочетание) какого-либо индифферентного раздражителя (условного) с раздражителем, вызывающим соответствующий безусловный рефлекс (безусловный раздражитель).
2. Необходимо, чтобы действие условного раздражителя несколько *предшествовало* действию безусловного.
3. Условный раздражитель должен быть физиологически *более слабым* по сравнению с безусловным раздражителем и возможно более индифферентным, то есть не вызывающим значительной реакции. Физиологическая сила, например, пищевого безусловного рефлекса (слюноотделительного или иного) определяется уровнем пищевой мотивации. Физиологическая сила защитно-оборонительного безусловного рефлекса, избавляющего от угрозы самому существованию организма, несомненно выше, чем пищевого безусловного рефлекса. Индифферентность же условного раздражителя состоит в том, что он не должен вызывать безусловного рефлекса, используемого в качестве подкрепления.
4. Для образования условного рефлекса необходимо *нормальное, деятельное* состояние головного мозга.
5. Во время образования рефлекса должны быть *исключены* другие виды деятельности как ответной реакции на посторонние раздражения.

Общие признаки условных рефлексов

1. *приспособительный* характер, т.е. делает поведение особенно пластичным, подогнанным к конкретным условиям среды (времени, месту, качеству подкрепления и пр.).
2. Любые УР образуются при участии высших отделов головного мозга (а у насекомых, например, высших головных ганглиев). Поэтому приспособительные реакции простейших или кишечнорастворимых не могут быть отнесены к реакциям условно-рефлекторного типа.
3. УР приобретаются и отменяются в *индивидуальной жизни* каждой конкретной особи. Этим они принципиально отличаются от безусловных рефлексов, детерминированы генотипически. Случайно возникшие связи затормаживаются.
4. УР имеет *сигнальный* характер, то есть всегда предшествует, предупреждает последующее возникновение безусловного рефлекса. Смысл УР в том, чтобы обеспечить подготовку организма к какой-либо биологически целенаправленной деятельности. С помощью условных рефлексов животное может заранее избежать опасности или подготовиться к захвату добычи, поискам полового партнера и т.д.

ТОРМОЖЕНИЕ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

Нервные процессы:

- Процесс возбуждения формируется при воздействии разного рода раздражителей и обеспечивает формирование и закрепление новых необходимых в сложившейся ситуации форм поведения.
- Процесс торможения необходим для подавления ненужных реакций, избавления от «устаревших» условных рефлексов, обеспечивая адекватную реакцию на значимые в данный момент раздражители.

Эти оба процесса сосуществуют в структурах ЦНС при принципам отрицательной и положительной индукции.



Торможение

- отсутствие ожидаемой специфической реакции при действии порогового или даже надпорогового раздражителя или прекращение в этих же условиях какой-либо текущей деятельности или начавшейся двигательной или секреторной реакции

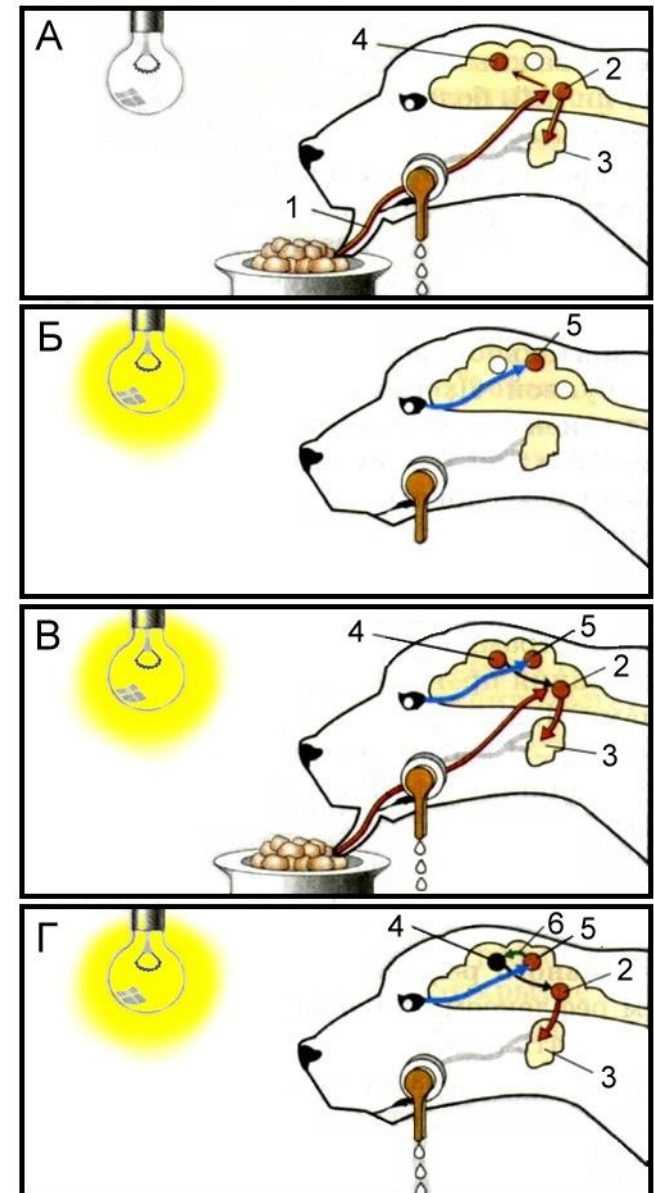
Из истории

- *Центральное торможение* (И.М. Сеченов, 1862)
- Ч. Шеррингтоном (1906) развивалось представление об активном торможении мышц-антагонистов в процессе рефлекторного акта
- А.А. Ухтомский (1923) выдвинул представление о *сопряженном торможении* при формировании доминанты

Торможение рефлексов

В коре головного мозга, наряду с процессами возбуждения протекают и процессы торможения. Различают два вида торможения — *внешнее и внутреннее*.

Внешнее торможение. Наступает в результате действия нового раздражителя. Новый очаг возбуждения тормозит существующий очаг. Характерно не только для коры, но и для низших отделов ЦНС, поэтому второе название — *безусловное торможение*. Например, посторонний шум тормозит у собаки слюноотделение.



Классификация торможения условных рефлексов (И.П. Павлов)

Внешнее (безусловное) торможение

- Гаснущий тормоз (ОР или болевое)
- Постоянный тормоз (ОР или болевое)
- Запредельное торможение

Внутреннее (условное) торможение

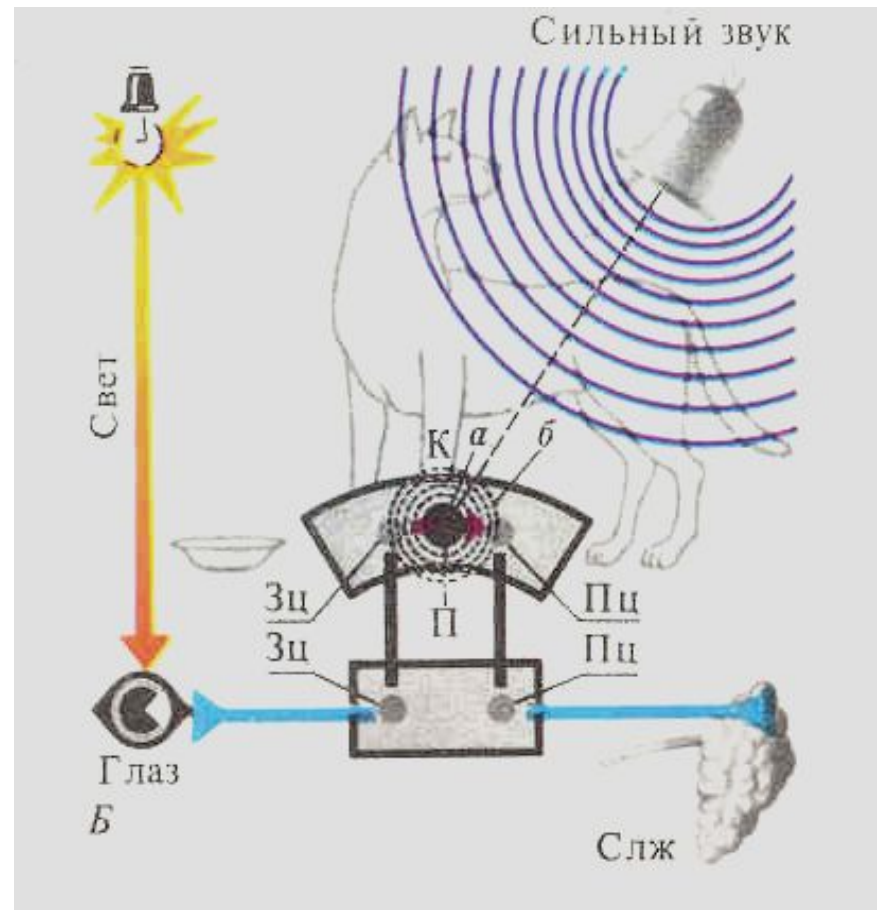
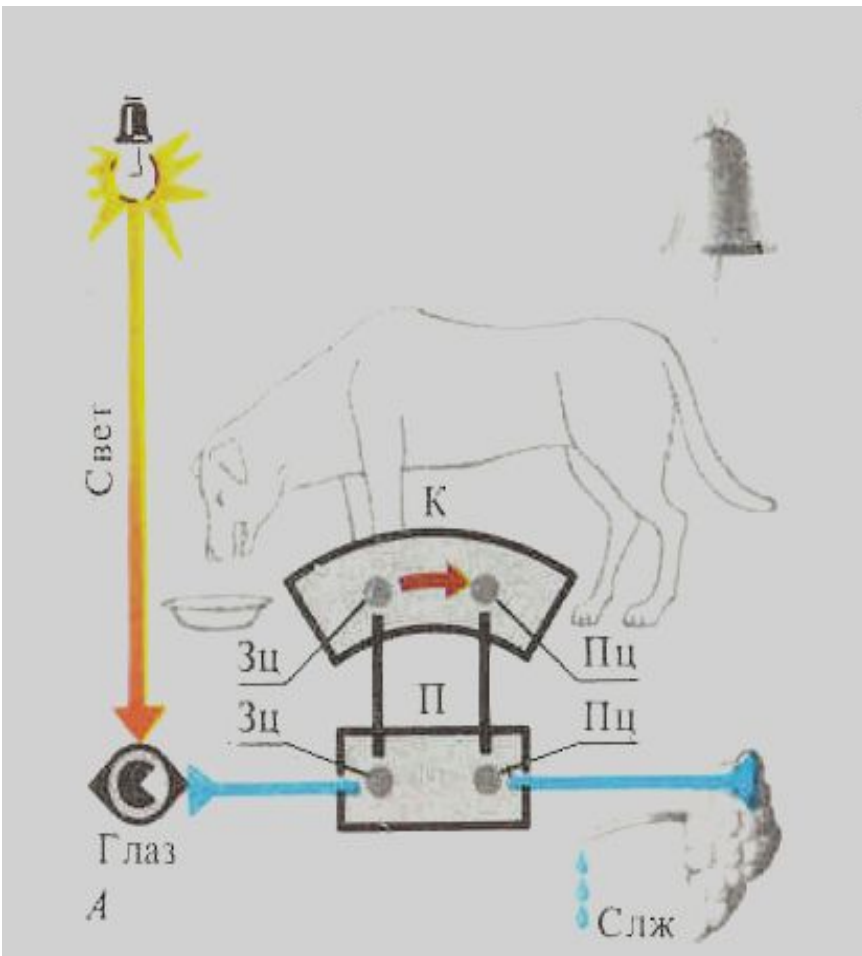
- развивается только в коре
- *неподкрепление условного раздражителя безусловным*
- Угасательное торможение
- Дифференцировочное,
- Торможение запаздывания,
- Условный тормоз.

Внешнее торможение

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

- *свойственно всем отделам нервной системы;*
- *его не нужно вырабатывать (врожденное);*
- *оно появляется одновременно с началом ориентировочно-исследовательского рефлекса, вызванного посторонним новым раздражителем, и проявляется в ослаблении или угнетении других рефлексов.*
- *Безусловное (врожденное) торможение УР называют внешним, так как причина его возникновения находится вне рефлекторной дуги тормозимого рефлекса.*
- **Врожденный**
- *По типу отрицательной индукции*
- **Вызывается ориентировочным рефлексом** далее индукционное торможение конкурирующих рефлексов

Внешнее торможение условного рефлекса



Внешнее торможение

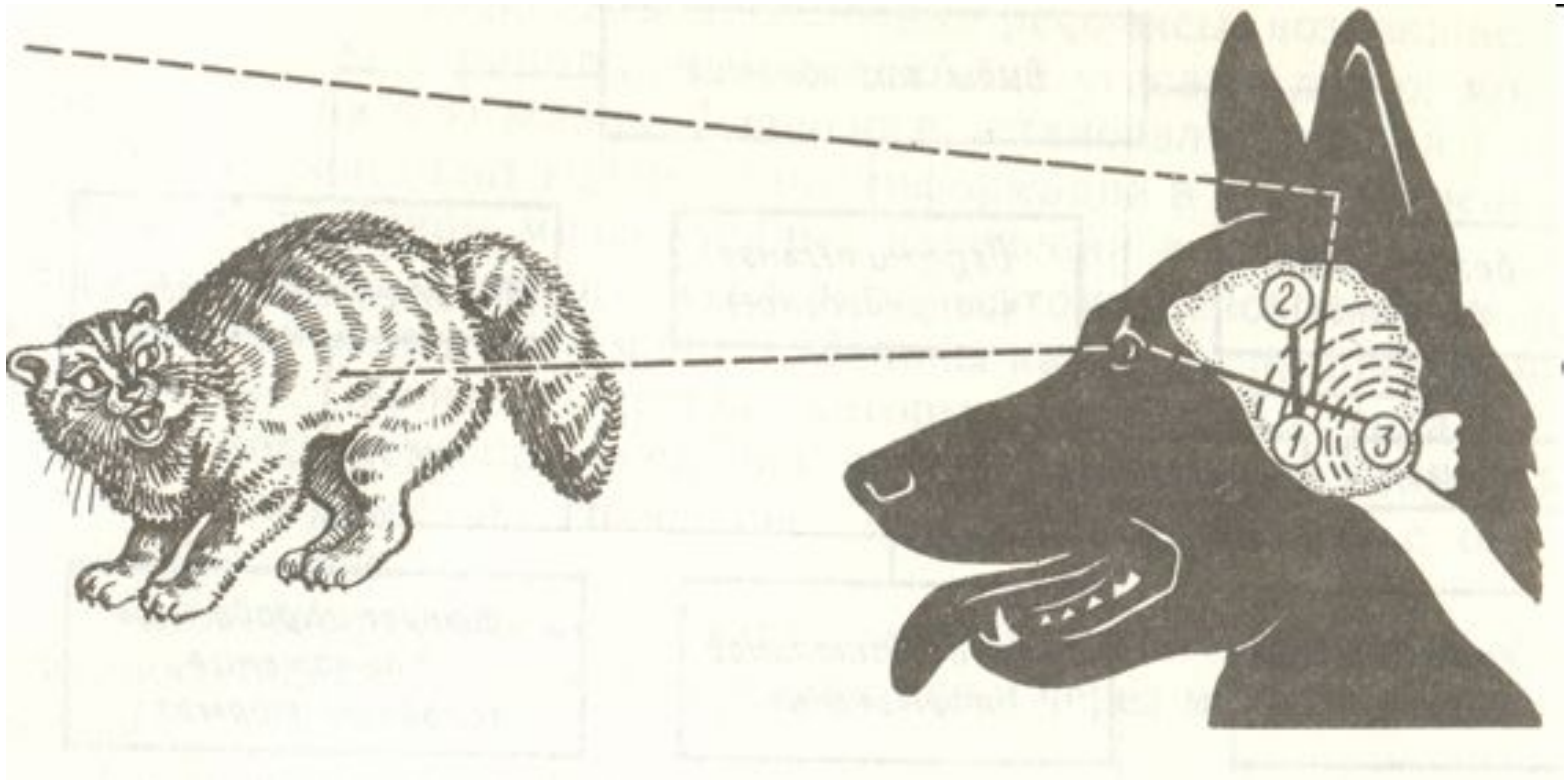


Схема внешнего торможения условного рефлекса на команду "Сидеть".

Гаснущий тормоз

- Неоднократное повторное раздражение вызывает ориентировочный рефлекс меньшей интенсивности, который затем в силу привыкания к этому раздражению и вовсе пропадает. Одновременно с этим постепенно снижается и эффект внешнего торможения
- развивается одновременно на разных уровнях головного мозга с участием ретикулярной системы ствола

Постоянный тормоз

- Стабильность внешнего торможения определяется физиологической силой того рефлекторного акта
- Например, оборонительные безусловные рефлексы на разные вредящие раздражения, включая болевые.
- Внешнее торможение может возникнуть и при выполнении условного рефлекса, например защитно-оборонительного

Упроченность рефлекса

- "Молодые" условные рефлексы тормозятся легче и на более длительный срок, чем более "старые", при одних и тех же условиях
- Болевые воздействия с внутренних органов обладают более длительным тормозным влиянием
- чем сильнее этот рефлекс, тем ярче выражено индукционное торможение конкурирующих форм рефлекторной деятельности
- половое поведение оказывается более сильным и тормозит защитно-оборонительные рефлексы

Например, Самцы птиц в брачный период жизни жертвуют своими перьями и другими "украшениями", становятся как бы нечувствительными к травмам

- *два антагонистических рефлекса - пищевой и оборонительный - не могут сосуществовать, более слабый тормозится под влиянием более сильного.*

Запредельное (охранительное) торможение

- наблюдается в тех случаях, когда условный раздражитель перестает подкрепляться безусловным.
- И. П. Павлов считал, что такое выработанное торможение возникает внутри центральных нервных структур самих условных рефлексов, а отсюда и его название — внутреннее
- увеличение ответа при увеличении интенсивности раздражителя будет наблюдаться лишь до определенного предела интенсивности раздражения и далее приведет к падению или полному исчезновению эффекта
- *предел работоспособности* - предел выносливости клетки в отношении раздражителей разной интенсивности и разной значимости (физической, информационной)
- Крайним случаем запредельного торможения является *оцепенение*
- Функция: ограждает клетки мозга от избыточного расходования энергетических ресурсов
- *зависит от функционального состояния нервной системы, возраста, от типологических особенностей, состояния гормональной сферы и пр.*
- имеет общие черты с БУР и УР

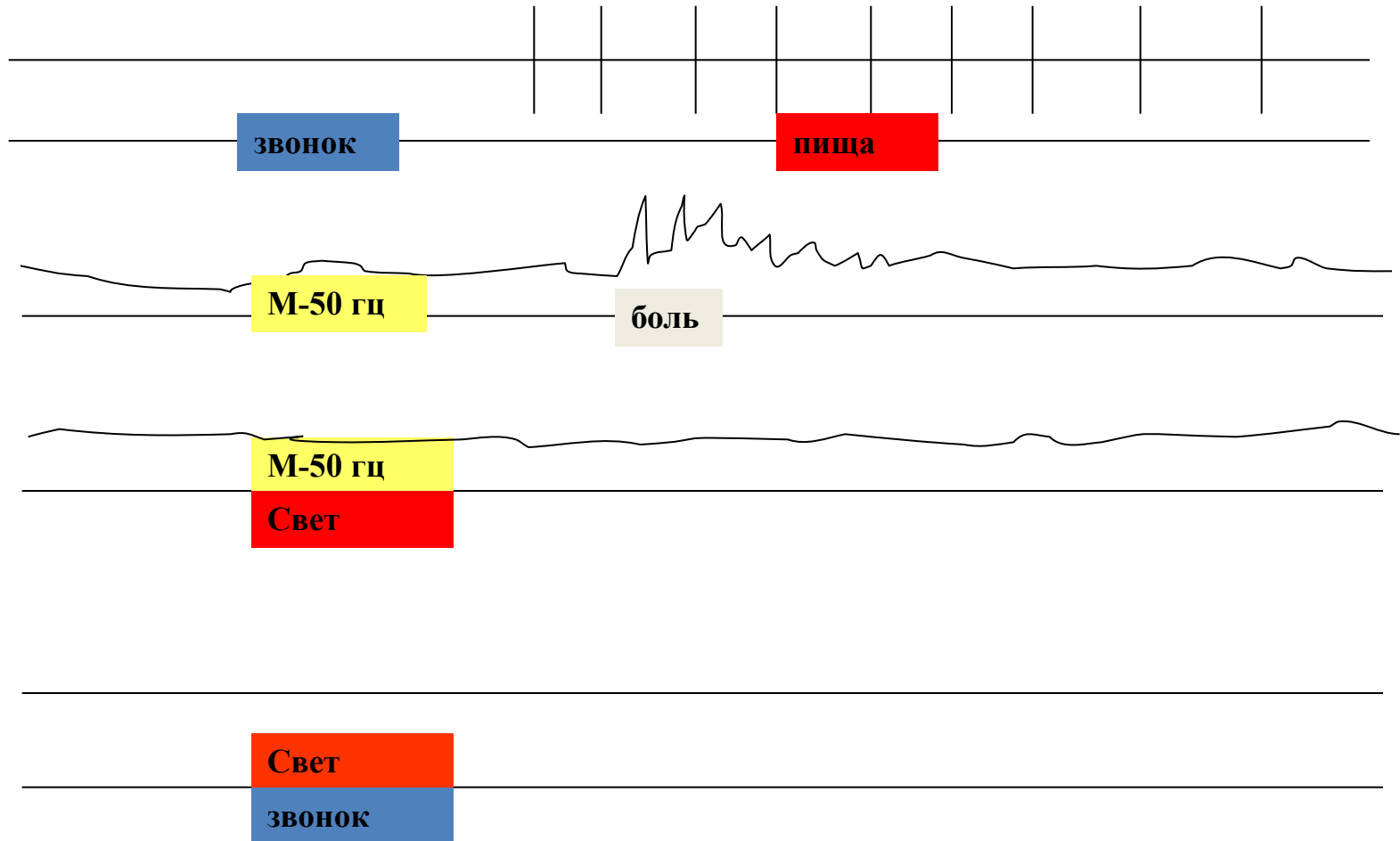
Внутреннее (условное) торможение

- торможения текущей условнорефлекторной деятельности, когда условный раздражитель перестает подкрепляться безусловным
- развивается постепенно, вырабатывается по общим законам условного рефлекса и является столь же изменчивым и динамичным
- возникает внутри центральных нервных структур самих условных рефлексов
- поддается *тренировке*
- зависит от физиологической силы безусловного рефлекса, подкрепляющего положительный условный сигнал

Например, выработать торможение реакции, ранее подкреплявшейся электроболевым стимулом, значительно труднее и требует гораздо больше времени, чем торможение подкрепленное пищевым БУР

- зависит от прочности ранее выработанного условного рефлекса
- способно взаимодействовать с БУР, в этих случаях возникает явление *растормаживания* или в результате *суммации* УР и БУР торможения их общий эффект может усиливаться

Сигнальное торможение



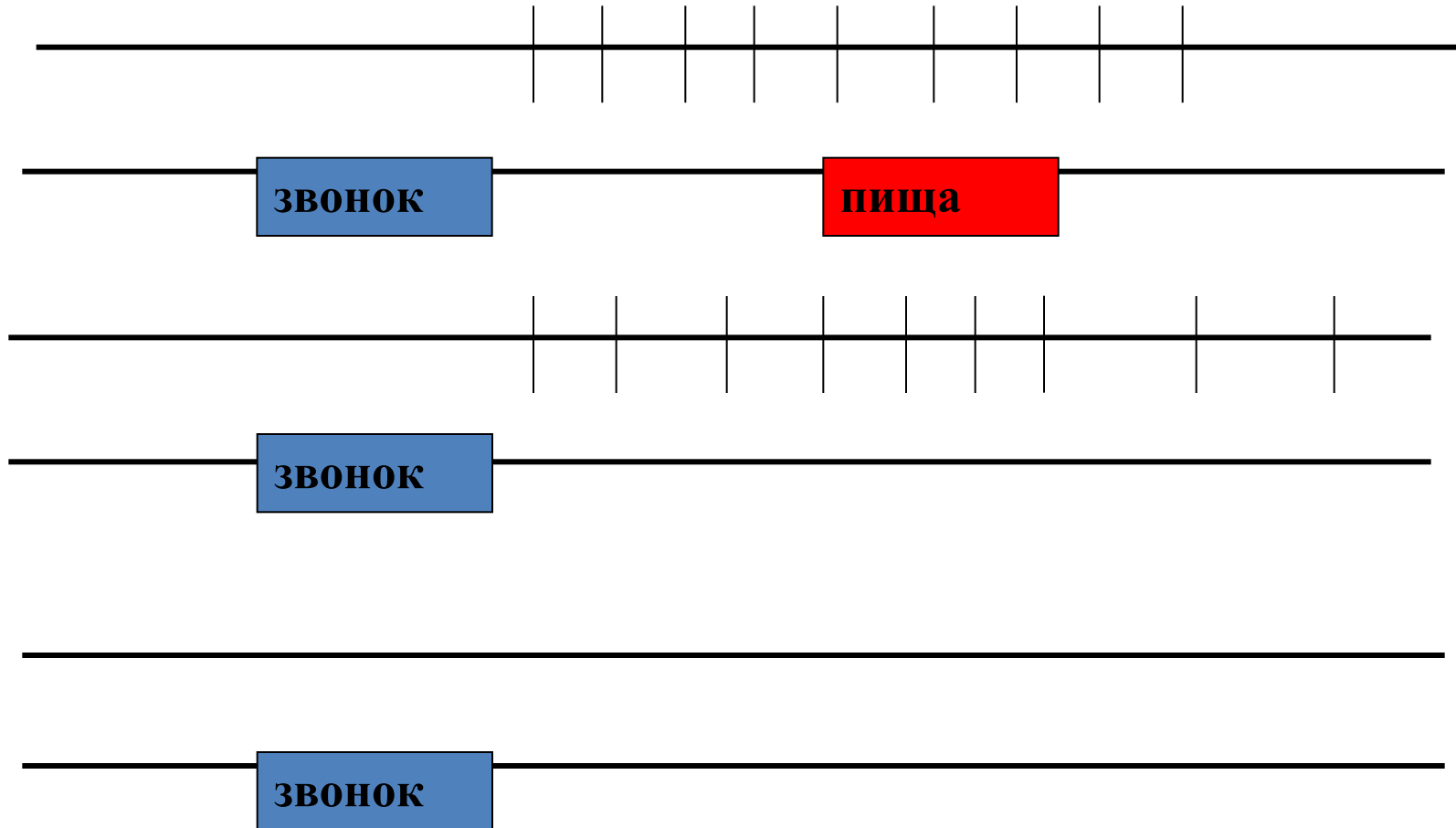
Угасательное торможение

- при отсутствии подкрепления условного сигнала безусловным

Например, если закончились пищевые ресурсы, выработанные на вид местности, то животное перестает посещать эту территорию. Вид местности, который раньше был положительным сигналом, теперь становится сигналом отрицательной реакции.

- Степень и скорость выработки угасательного торможения зависят от:
 - 1) прочности условного рефлекса (более прочно выработанные рефлексy 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).
- Пищевые условные рефлексy угашаются значительно быстрее оборонительных.
- трудно поддаются угашению двигательные оборонительные условные рефлексy.
- быстрее и прочнее образуется при тренировке
- угашение одного рефлекса ведет к ослаблению или даже исчезновению других рефлексов
- развивается волнообразно, и в его выработке наблюдаются индивидуальные

Угасательное торможение



Дифференцированное торможение

- при неподкреплении раздражителей, близких к подкрепляемому сигналу (*генерализация* - обобщение условных рефлексов)

Например, У собаки вырабатывается условный рефлекс на звуковой тон "ля". Все близкие к нему тоны при первом своем применении будут вызывать аналогичную реакцию.

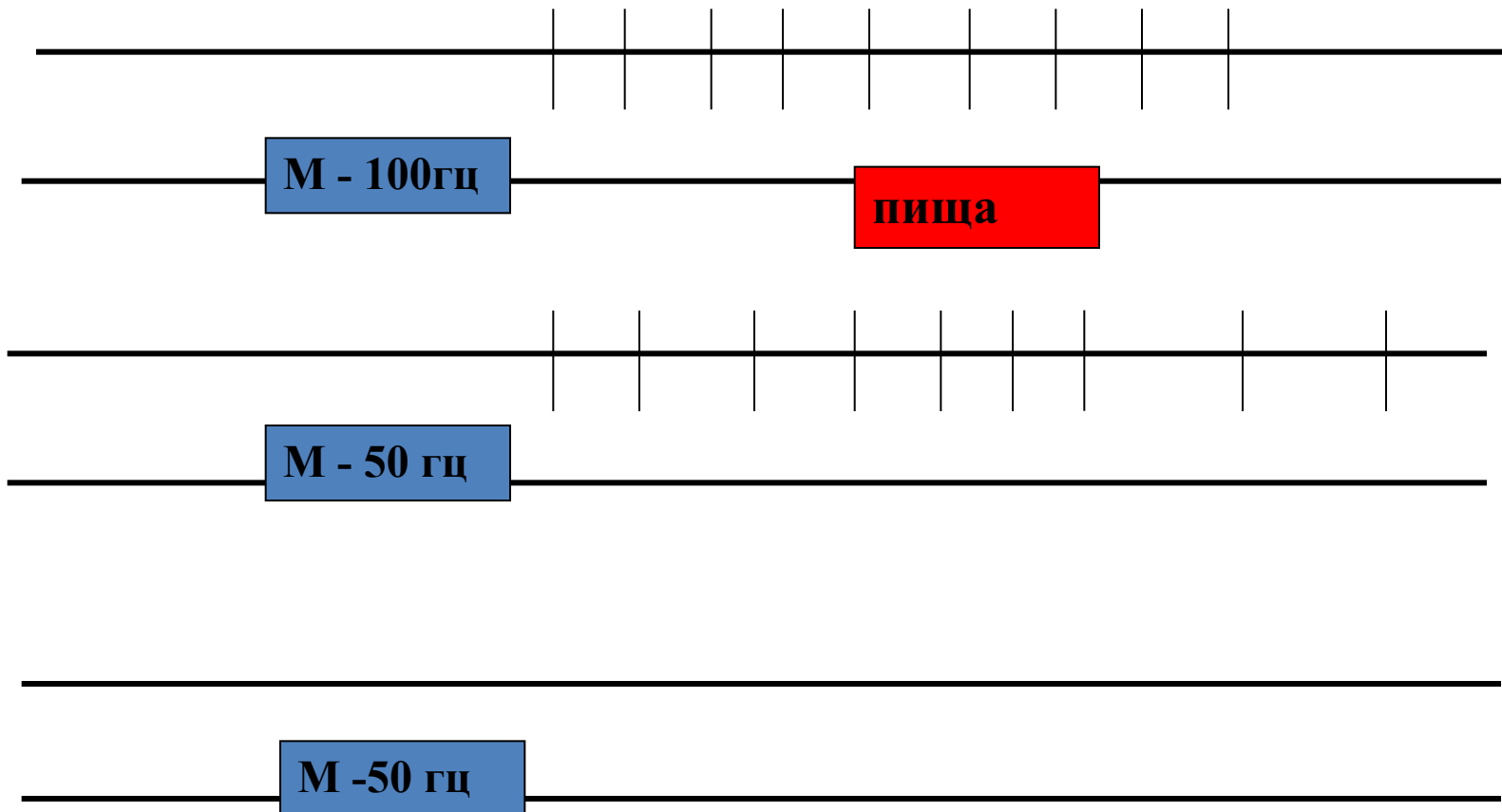
- в стадии генерализации условных рефлексов обнаруживается механизм доминанты
- После генерализации возникает *специализация* на подкрепленный УР или доминирующий УР за счет дифференцировочного торможения
- Генерализация в естественной среде, обеспечивает выполнение оборонительной реакции
- Специализация в этих условиях оказала бы пагубное влияние на животное, сильно ограничивая возможности его самозащиты

Например, вариации голоса хищника

Свойства:

- 1) чем ближе дифференцируемые раздражители, тем труднее на один из них (неподкрепляемый) выработать дифференцировочное торможение;
- 2) степень торможения определяется силой возбуждения, 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, что лежит в основе тонкого

Дифференцировочное торможение



Условный тормоз

- при неподкреплении комбинации из положительного условного раздражителя и индифферентного.

Например, у собаки образован пищевой условный рефлекс на звук. Если к этому сигналу присоединить свет от лампочки и их совместное действие не подкреплять пищей, то она перестанет вызывать пищевую реакцию. Хотя изолированное применение звонка будет вызывать обильное слюноотделение

Например, присутствие хозяйки (условного тормоза) подавляет пищедобывательную реакцию кошки на вид стола, которого нет в ее отсутствие.

- вариант дифференцировочного торможения

Свойства:

1. легче вырабатывается, если к слабому положительному (свет) раздражителю присоединяется сильный дополнительный (звонок).
2. Роль прибавочного раздражителя может играть след от примененного раздражения достаточно большой силы.
3. Если прибавочный раздражитель имеет недостаточную силу, то он может превратиться в условный раздражитель второго порядка . то есть выступить в качестве положительного сигнала основного УР.
4. Если прибавочный раздражитель приобрел свойства условного тормоза, то, будучи присоединенным к любому другому положительному сигналу, он затормозит УР.
5. Прибавочный раздражитель в первый момент своего применения в комбинации с положительным сигналом вызывает ОР и индукционное торможение условной реакции, затем превращается в индифферентный раздражитель (гаснущий тормоз), и, наконец, на месте безусловного торможения развивается условный тормоз.

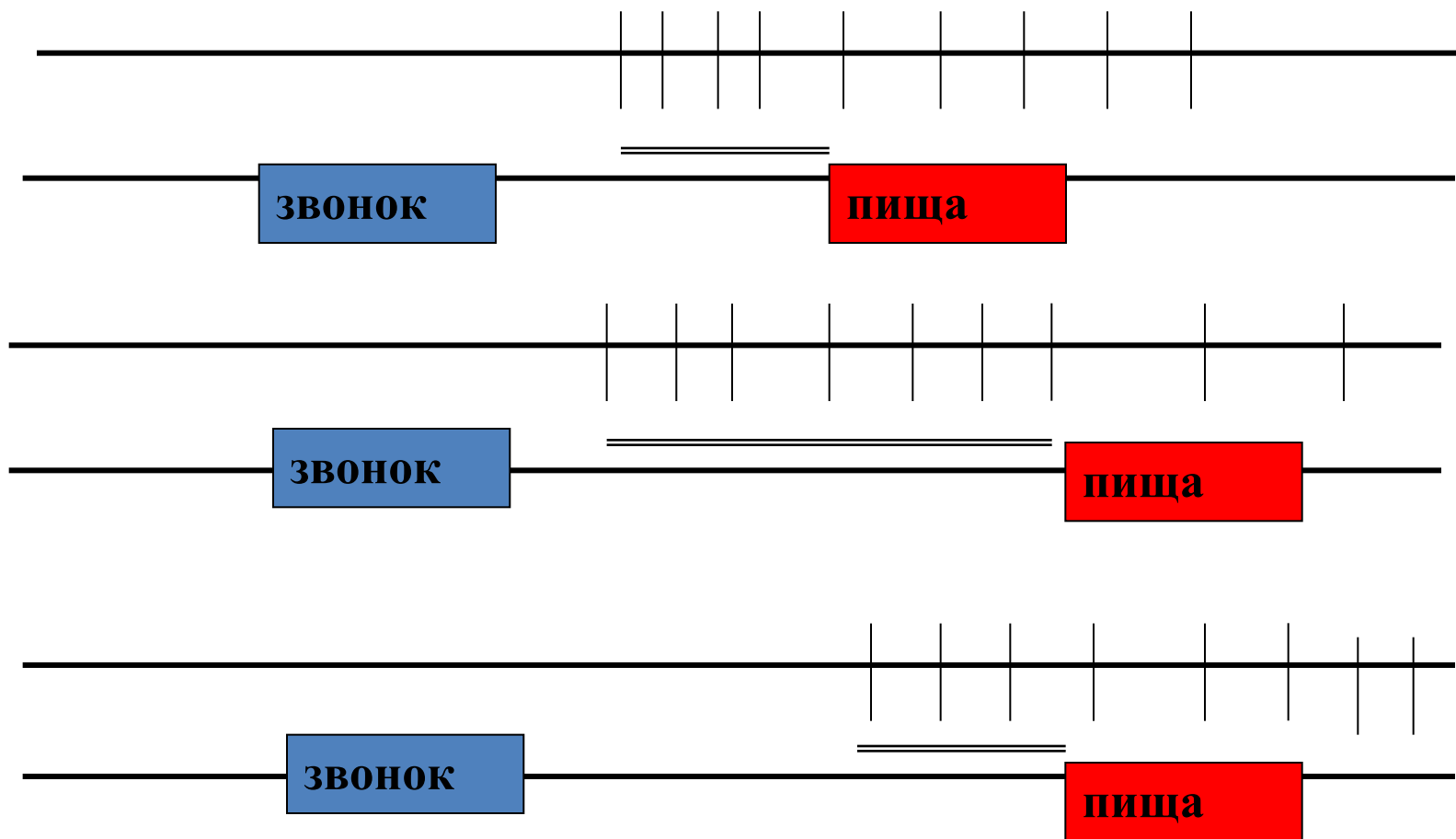
Торможение запаздывания

- подкрепление БУР не отменяется, а значительно отодвигается от начала действия условного раздражителя
- действует не один раздражитель, а два в комплексе, и второй компонент - это время.
- Первый период действия условного сигнала, который сопровождается торможением запаздывания, называется *недеятельной* фазой запаздывающего условного рефлекса.
- По истечении его торможение прекращается и сменяется возбуждением - так называемая *деятельная фаза* рефлекса.
- Адаптивное значение торможения запаздывания состоит в тонком анализе времени отставления раздражителя

Основные свойства

1. Чем сильнее условный раздражитель, тем труднее выработать торможение запаздывания.
2. Чем больше сила подкрепляющего рефлекса, тем труднее выработать запаздывание условного рефлекса.
3. Чем медленнее удлиняется от опыта к опыту изолированное действие условного раздражителя, тем легче вырабатывается запаздывание. Если подкрепление сразу отодвинуть от начала действия положительного сигнала на 2-3 мин, то запаздывание выработать чрезвычайно трудно.
4. Значительное упрочение совпадающих или короткоотставленных условных

Запаздывающее торможение



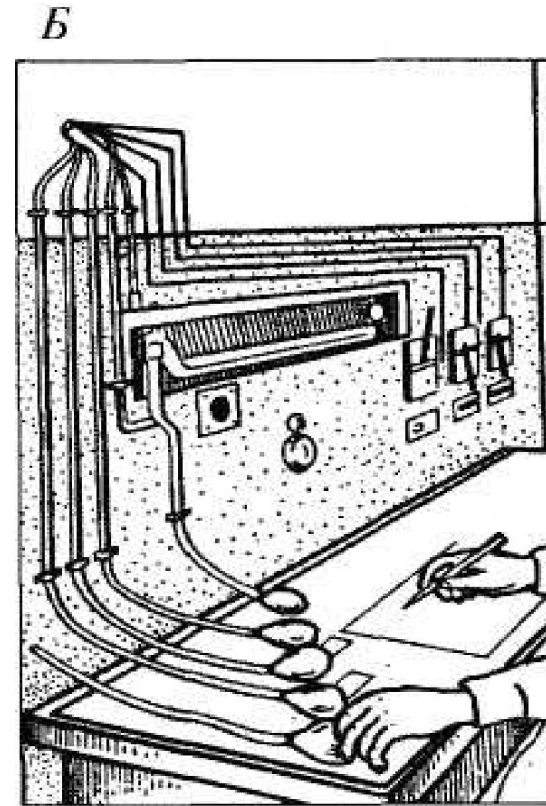
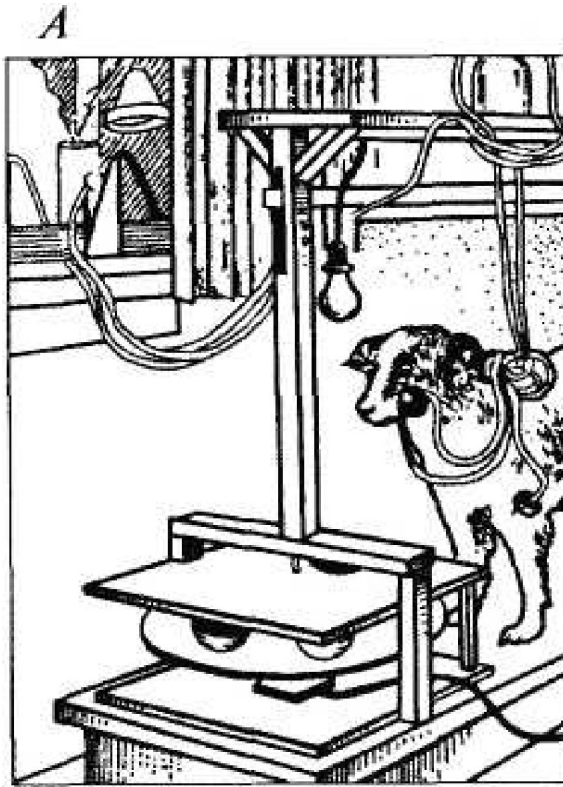
Взаимодействие разных видов торможения

- Взаимодействие условного и безусловного торможения в форме *растормаживания*, т.е. безусловное индукционное торможение, возникающее при ОР, временно ослабляет или полностью уничтожает эффект условного выработанного торможения (угасательного, дифференцировочного, условного тормоза и торможения запаздывания)
- взаимодействия разных видов торможения состоит в их *суммации*.

Например, угашение условного рефлекса может ускоряться, если кроме неподкрепления применить умеренной силы посторонний раздражитель. Происходит суммация условного угасательного и безусловного индукционного торможения. Одновременная тренировка угасательного и запаздывательного торможения взаимно усиливают друг друга

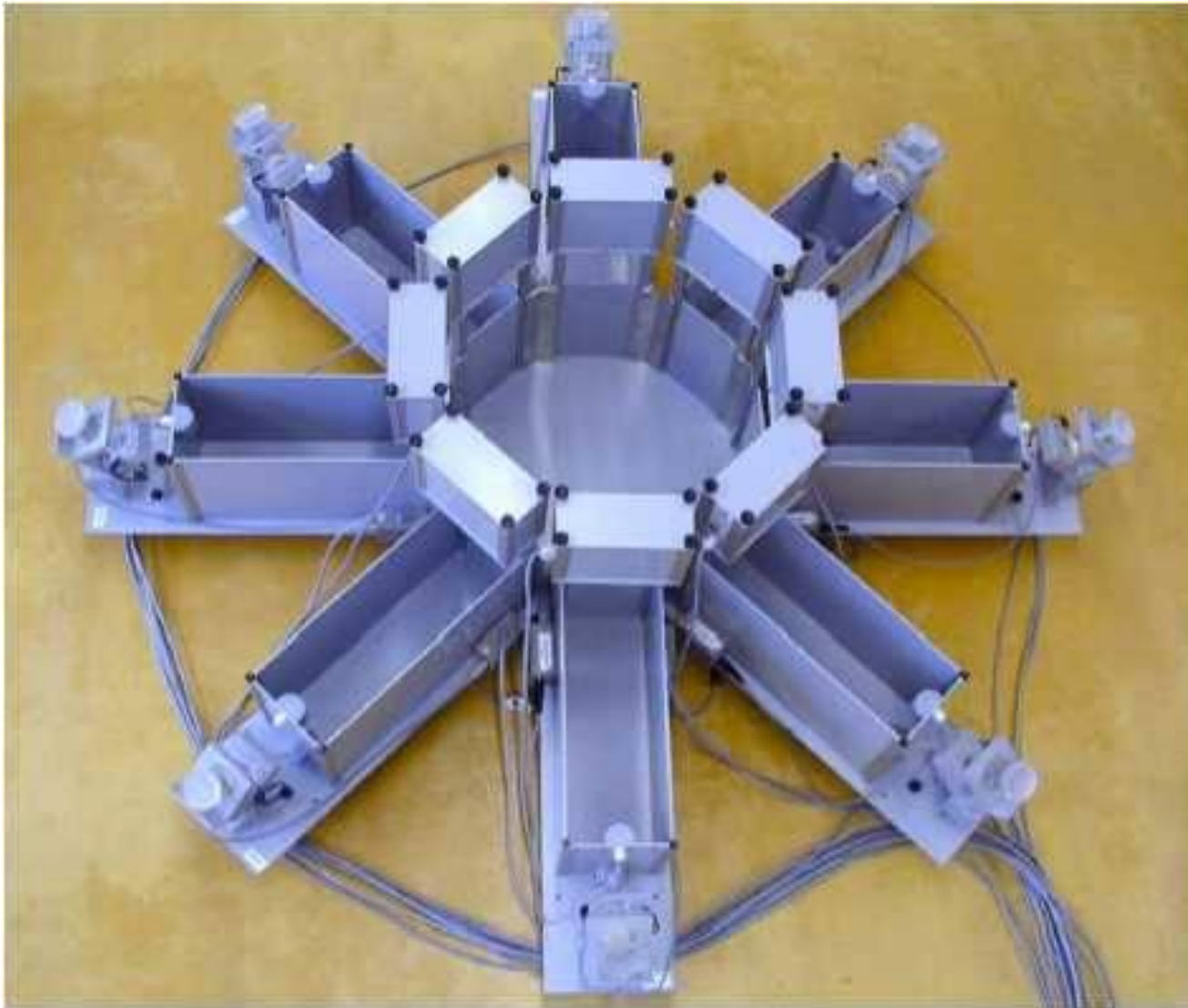
МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ УР

Методы изучения условных рефлексов



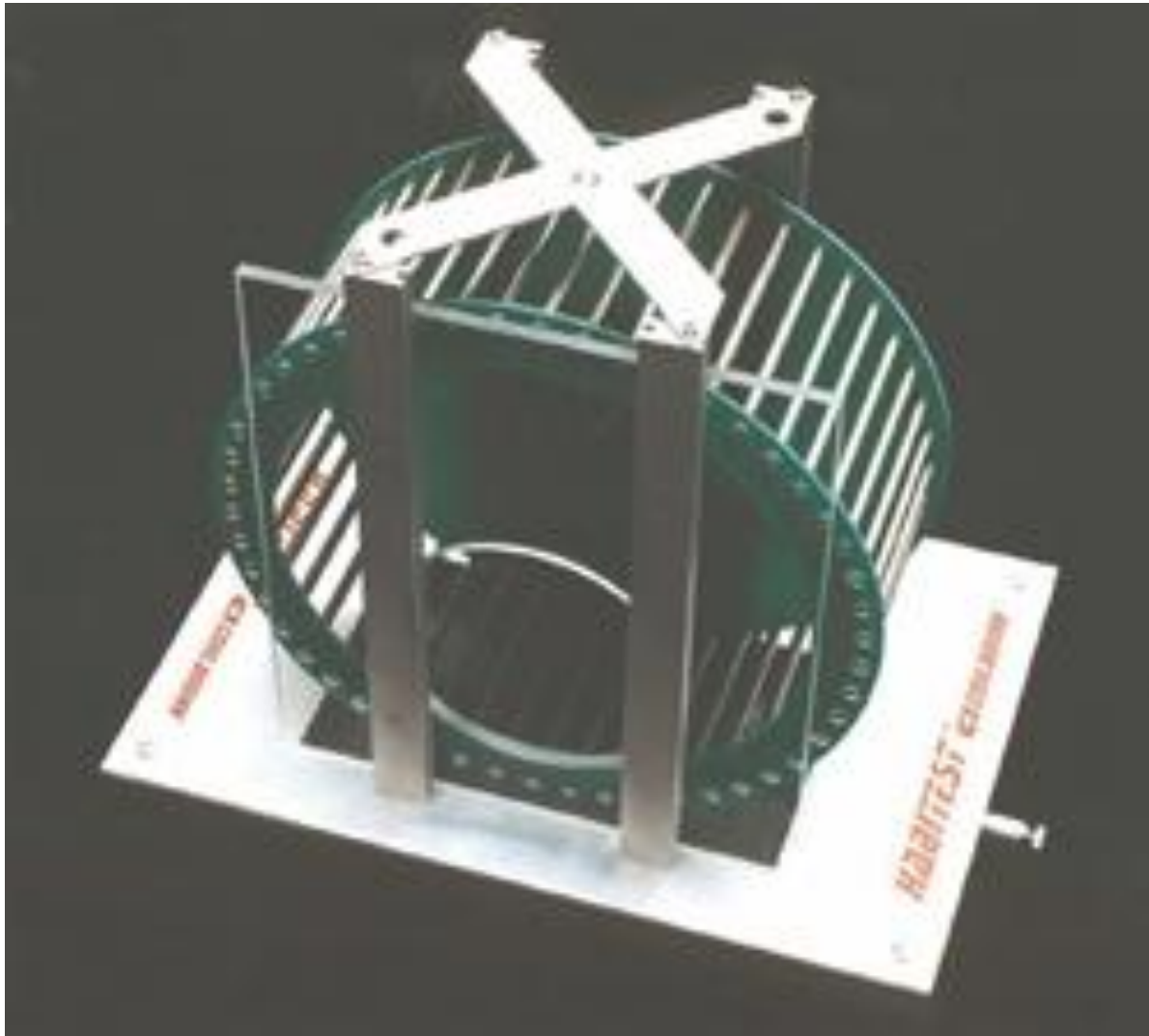
Установка для исследования условных слюнных рефлексов по И.П.Павлову: А — внутренняя часть экспериментальной камеры; Б — внешняя часть

Метод условных рефлексов



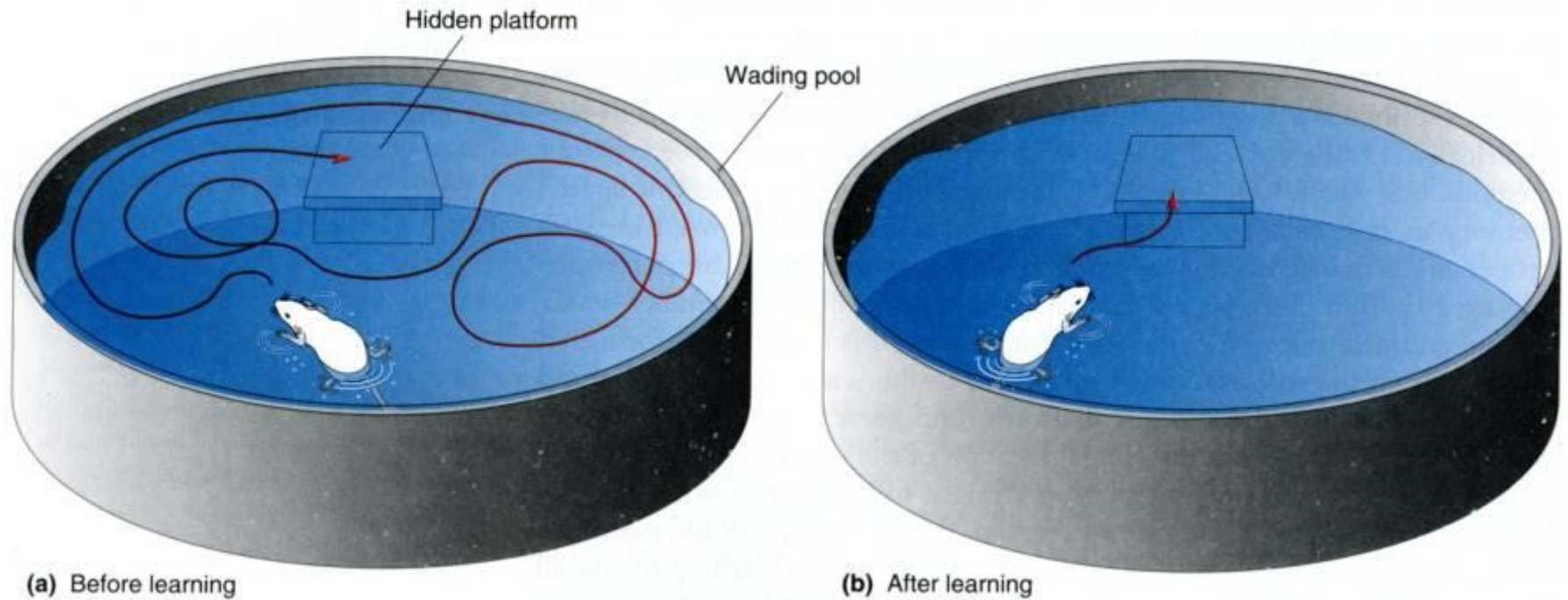
8-лучевой радиальный лабиринт (TSE Systems)

Метод условных рефлексов



Беговое колесо

Метод условных рефлексов



**Водный лабиринт, или лабиринт Морриса
(слева: до обучения, справа – после обучения)**

МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

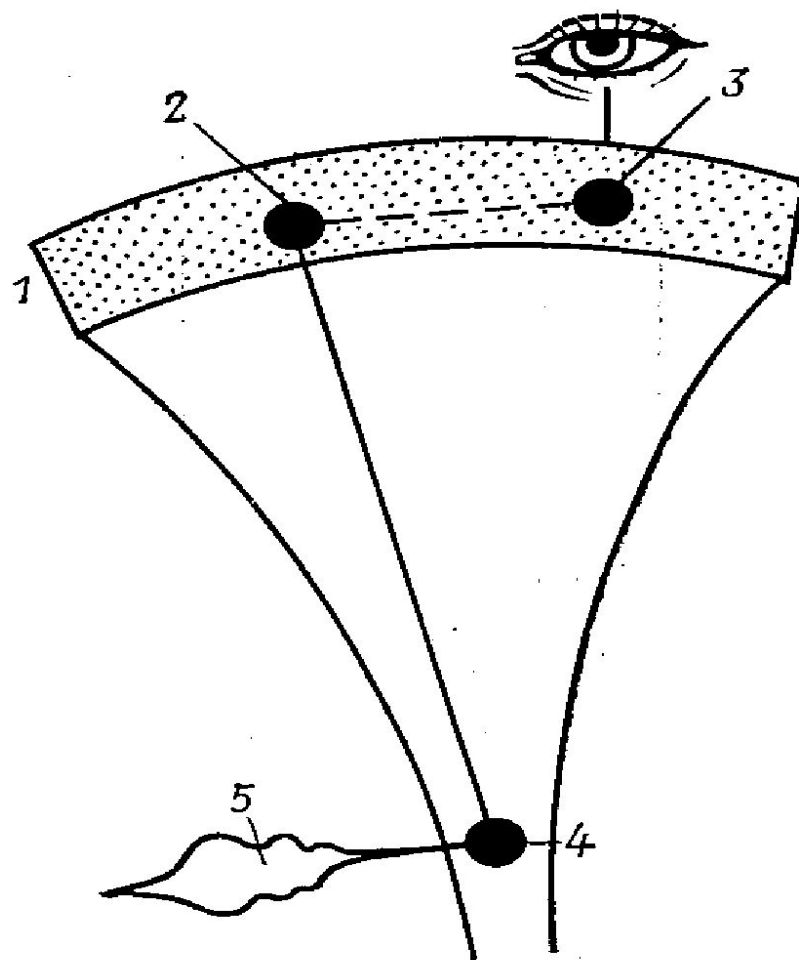
Основные характеристики условного торможения:

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.

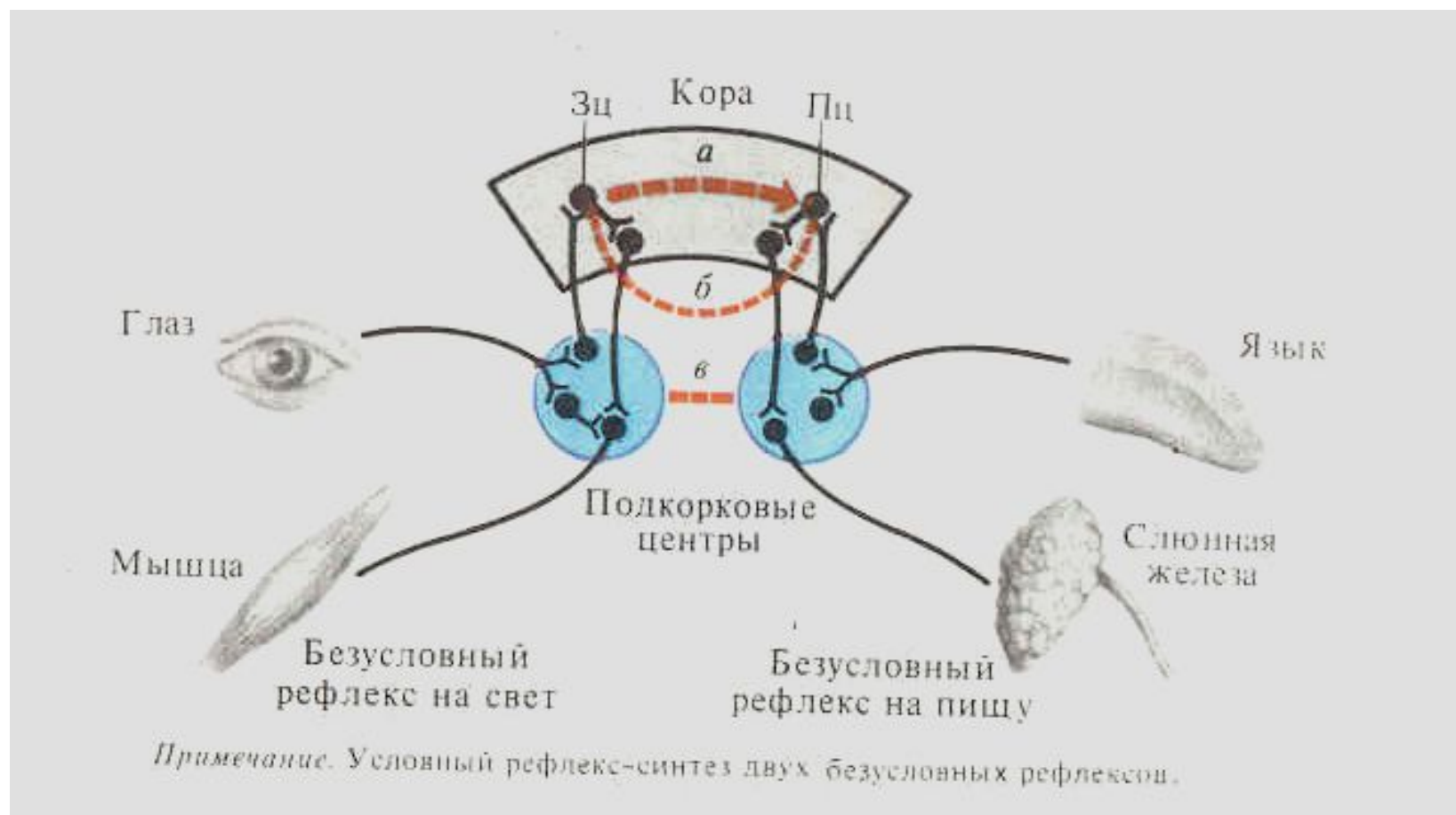
Механизм замыкания временной связи

- Теория двух корковых очагов И.П. Павлова - проторение пути
- Теория корково-подкорковых связей
- Теория конвергенции на 1 нейроне П. К.Анохина

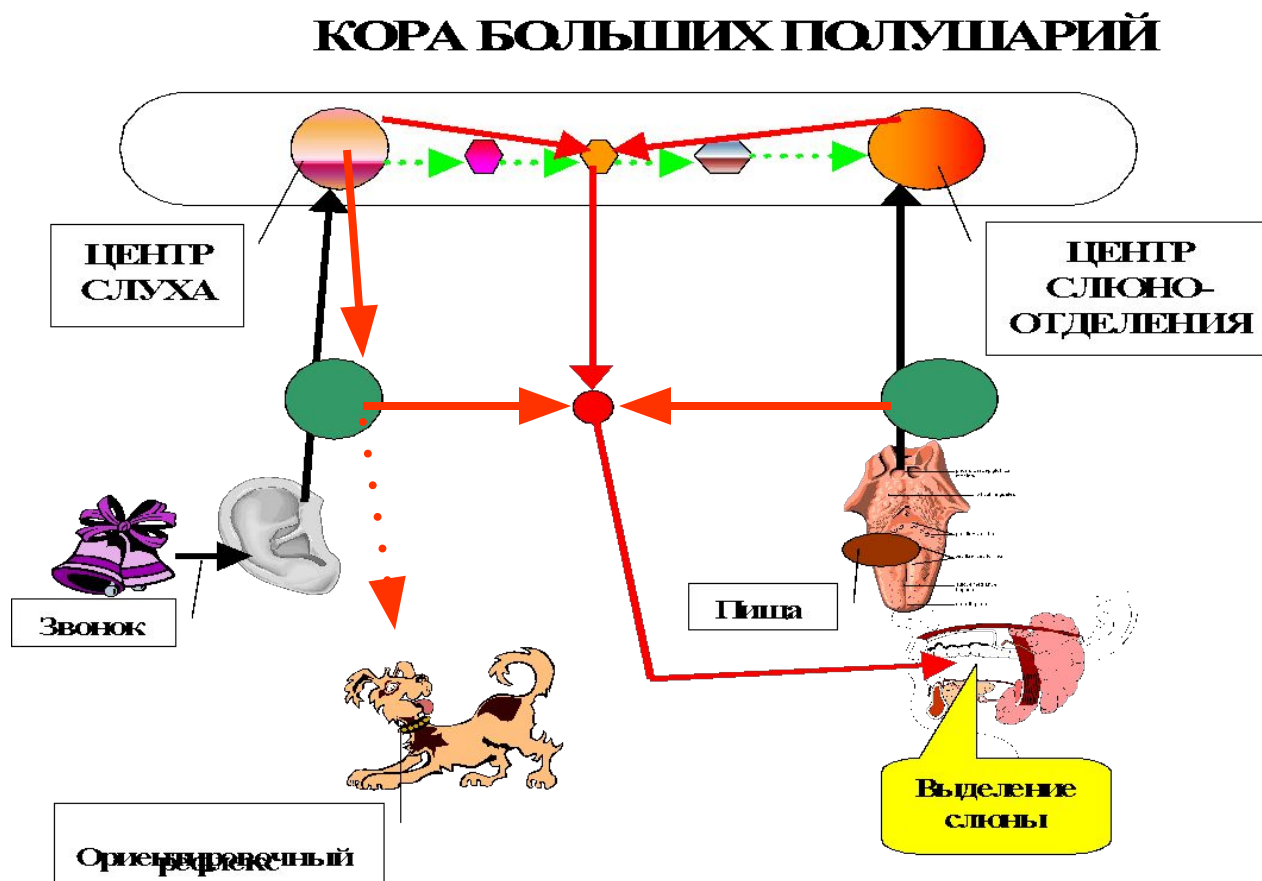
Образование временной связи по пути «кора-кора» (по И.П.Павлову)



Образование временной связи по пути «кора-подкорка-кора» (по Э.А. Асратяну)



Образование временной связи путем конвергенции на нейроне (по П.К.Анохину)



КОНВЕРГЕНТНАЯ ТЕОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ ВРЕМЕННЫХ СВЯЗЕЙ

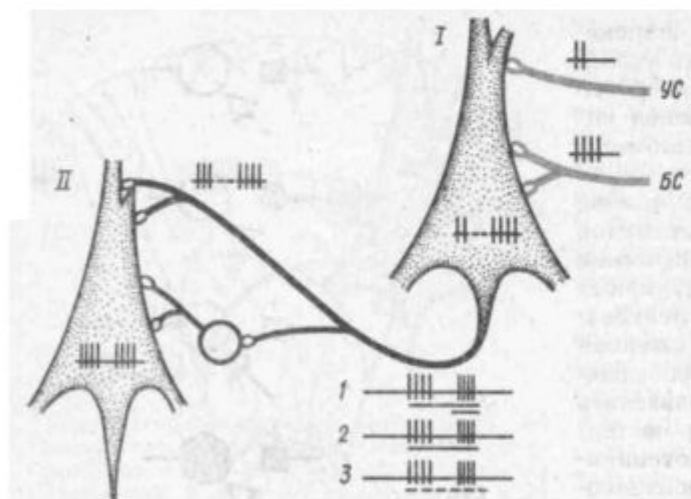
- *принцип общего пути* (Ч. Шеррингтон)
- *механизм **конвергенции*** (А.А. Ухтомский, 1954) - схождения множества афферентных импульсов в единственный анатомически ограниченный эфферентный канал

Например, конвергенция гетеросенсорных стимулов положена в основу понимания механизмов образования УР

- принцип доминанты - принцип подвижной и физиологической конвергенции нервных импульсов по отношению к области преобладающего текущего действия (А.А. Ухтомский)
- *пространственно-временная структура*
- механизмами реверберации возбуждения в нервных сетях
- **Следовые процессы** (*тонической и посттетанической потенциации*)

- конвергенция и потенция образуют некую общую цепь динамических процессов, связывающих интеграцию в пространстве (обусловленную конвергенцией) с интеграцией во времени (обусловленную постепенным нарастанием облегчения на окончаниях аксонов)
- Первичная конвергенция осуществляется преимущественно на клетках ретикулярных образований, таламуса и ствола мозга и передается на корковые нейроны в интегративной форме ("проецируемая мультивалентность"). Корковые структуры регулируют конвергентные свойства ретикулярных структур, что обеспечивает специализацию условного рефлекса

Гипотетическая схем передачи условной связи (М.Я. Рабинович, 1975)



Сочетание стимулов двух сенсорных модальностей (b_1 и b_2) приводит к образованию кратковременной связи типа сенсо-сенсорной ассоциации. Сочетание же каждого из сенсорных стимулов с биологически значимым подкреплением (а) эмоционально-мотивационного характера приводит к выработке устойчивой связи, обладающей свойствами условного рефлекса

- синаптические входы для условного и безусловного стимулов конвергируют на пресинаптической ("входной") клетке в цепи нейронов. Сложившаяся ассоциация ("интеграция") передается на постсинаптический нейрон ("выходной"), но по одному общему пути и для сигнального, и для подкрепляющего раздражителей
- "сцепление" следов условного и безусловного стимулов предполагает наличие специфических ультраструктурных и молекулярных преобразований в цитоплазме нейрона

Три типа проявлений мультисенсорной конвергенции (Л.Л. Воронин, 1974)

- 1) "специфический ассоциативный", при котором клетки ствола мозга, таламуса или коры реагируют специфическим ответом на стимулы разных сенсорных модальностей.
- 2) "специфический проекционный", при котором клетка реагирует специфической реакцией на адекватный для данной системы раздражитель и неспецифической - на стимулы других модальностей.
- 3) неспецифическим и характеризуется неспецифической ответной реакцией нейронов на разномодальные стимулы.

Разномодальная конвергенция

- пластический характер

Виды по принципу "от каждого ко всем" :

- *конвергенция анатомическая, или статическая,*
- *конвергенция функциональная, или динамическая.*

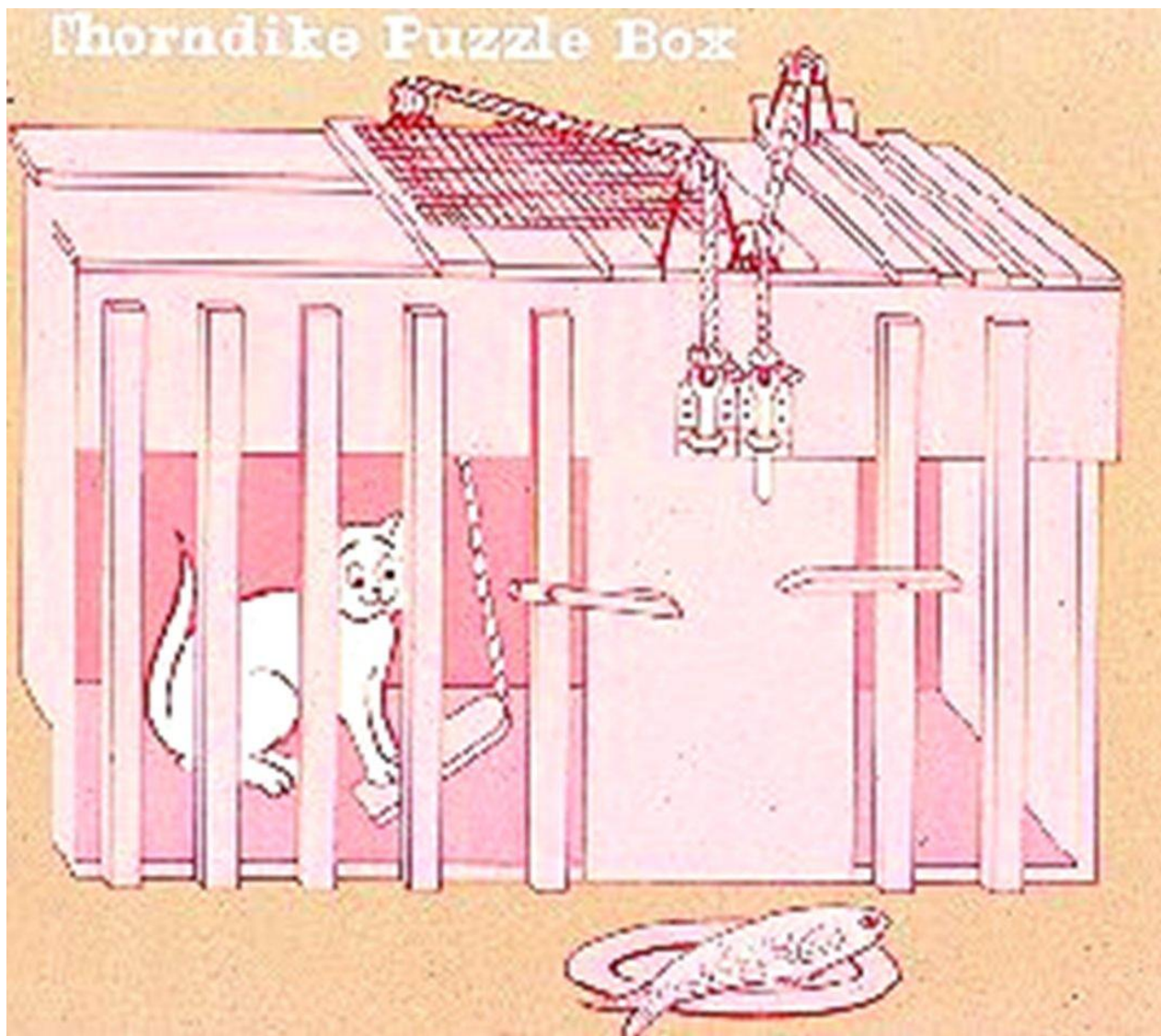
высокая вариативность свойств полисенсорных нейронов, и обуславливает многообразие их реакций на разномодальную стимуляцию (олигосинаптическая сеть в мозге)

Инструментальный условный рефлекс

*(оперантная форма научения) (лат. operatio
- действие)*

- вид ассоциативного научения, который основан на активной целенаправленной деятельности животного.





Эксперимент Э.Торндайка с «проблемным ящиком» - первое исследование инструментального условного рефлекса

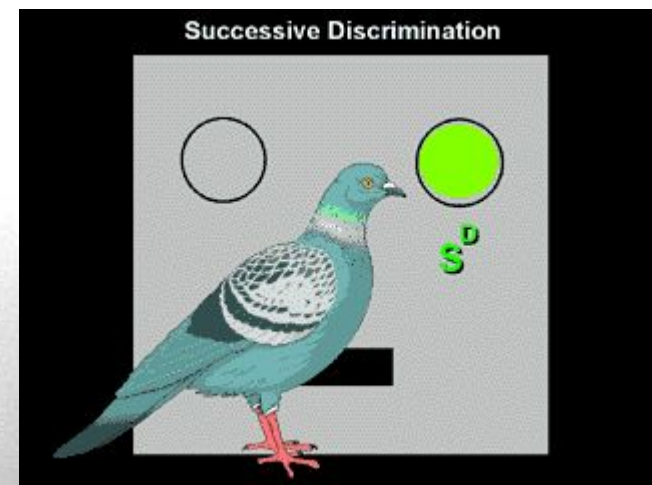
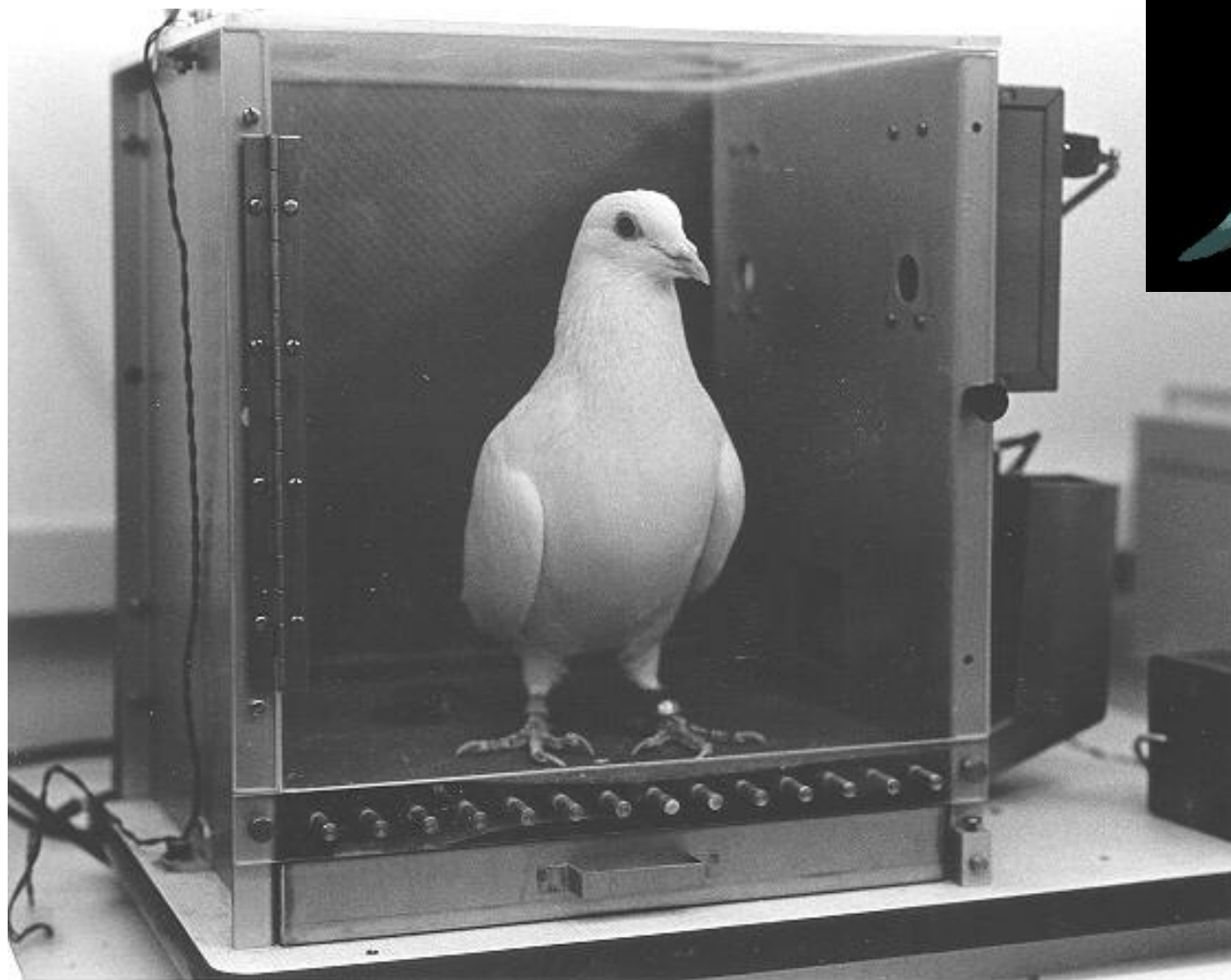


Дрессировка животных основана на принципах инструментального условного рефлекса

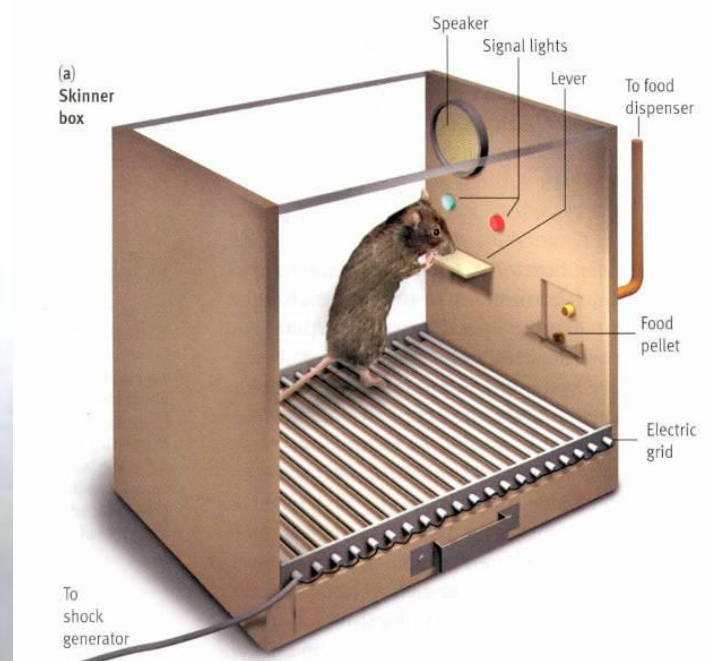
МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ФОРМ НАУЧЕНИЯ



Экспериментальная камера («камера Скиннера») с двумя рычагами, двумя лампочками, верхней подсветкой, электропроводным полом и автоматической кормушкой (TSE Systems)

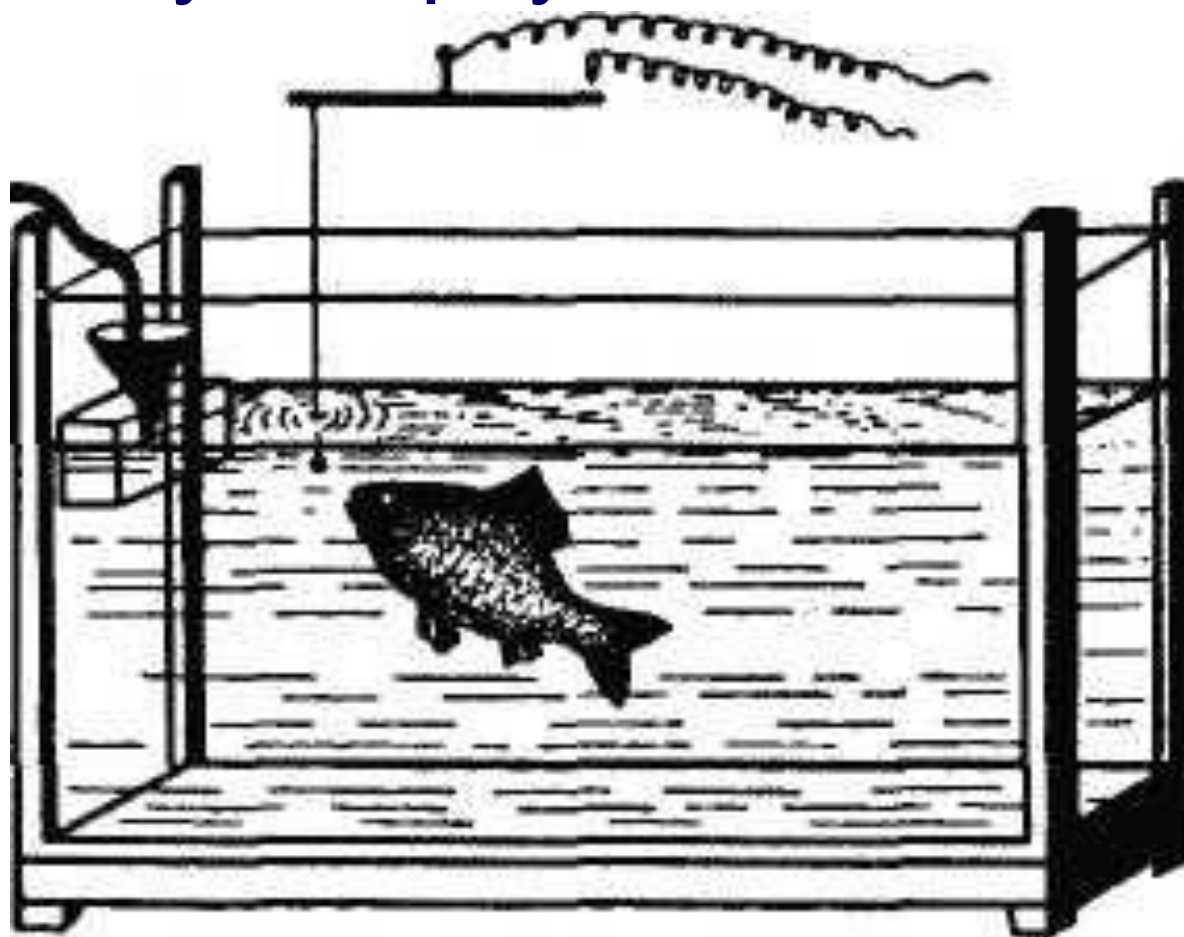


Камера Скиннера для голубей



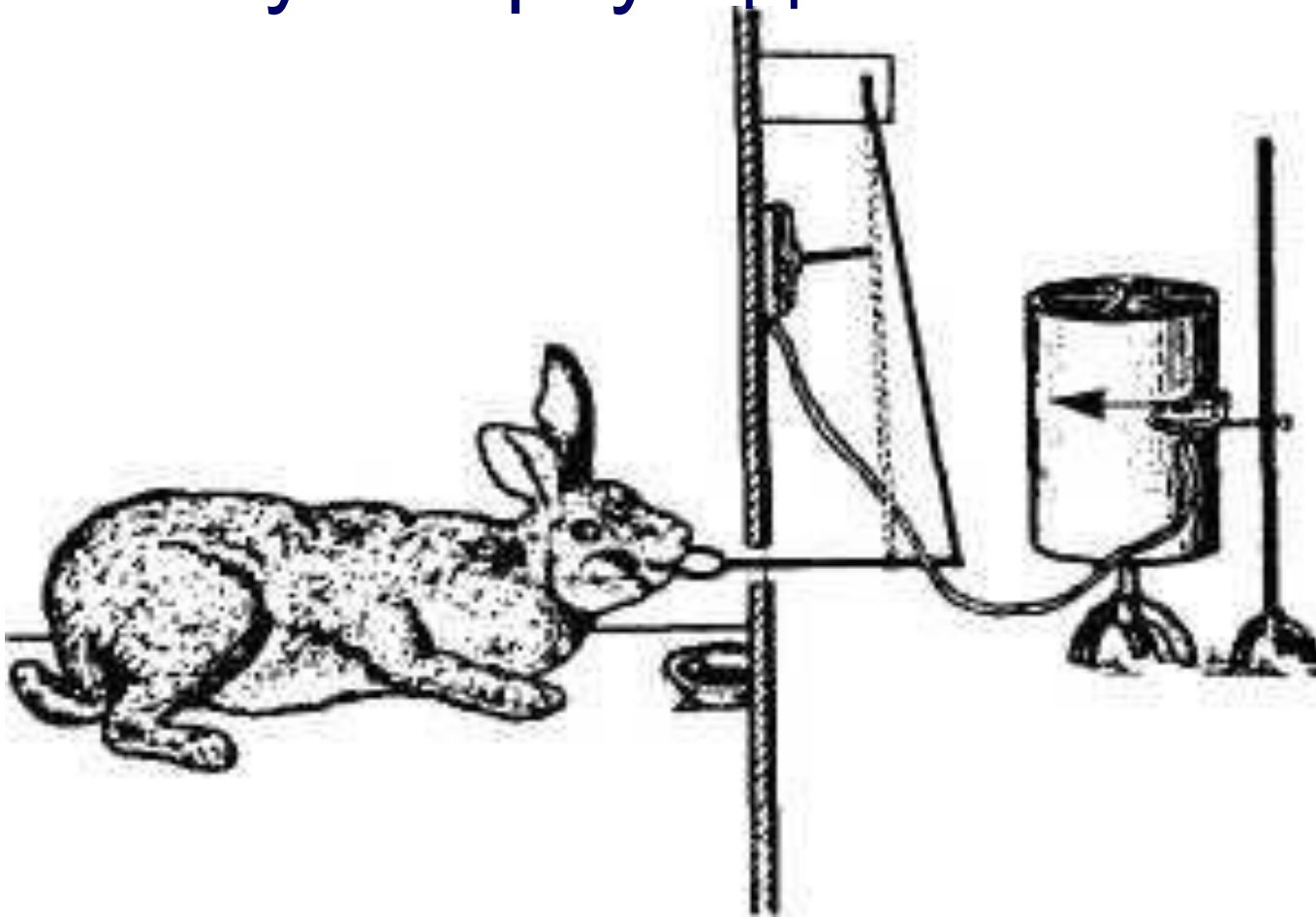
Камера Скиннера для крыс

Методики, оценивающие манипуляторную деятельность



Пример экспериментальной установки для изучения
условных пищедобывательных рефлексов у рыб

Методики, оценивающие манипуляторную деятельность



Пример экспериментальной установки для изучения условных пищедобывательных рефлексов у кролика

Методики, оценивающие манипуляторную деятельность



Пример экспериментальной установки для изучения
условных пищедобывательных рефлексов у собаки

Методики, оценивающие локомоторную деятельность

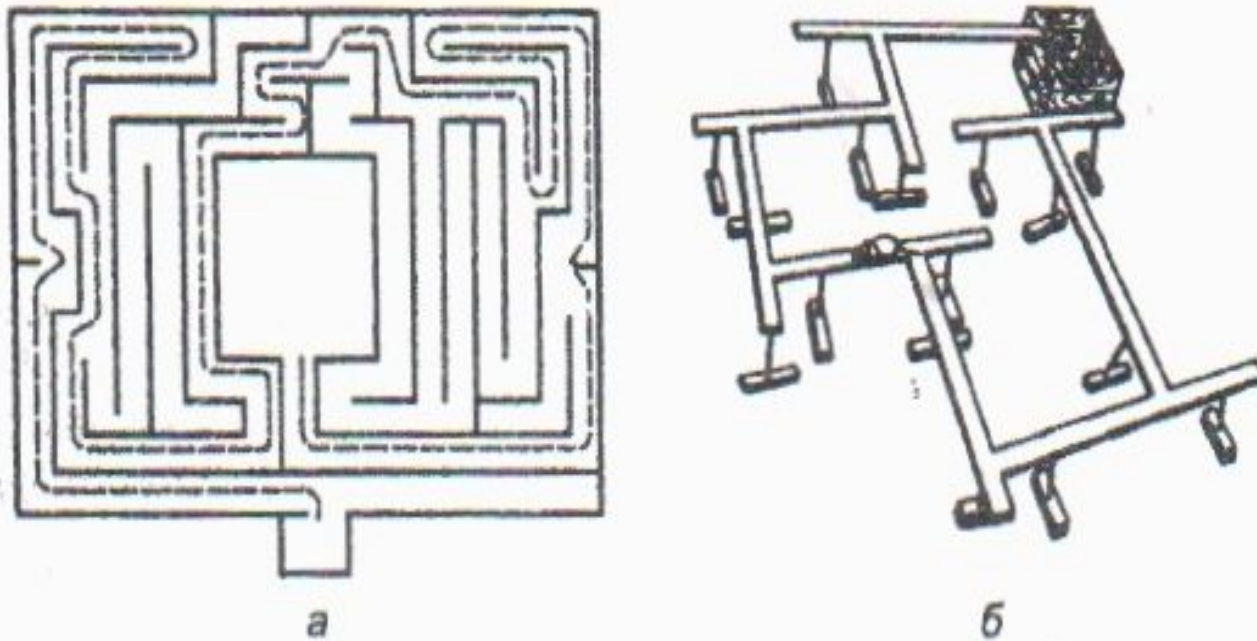


Рис. 38. Лабиринты: а — план лабиринта, применявшегося в зоопсихологических исследованиях (лабиринт Смолла); б — лабиринт из «мостиков» (по К. Э. Фабри, 1976)
Пунктиром показана траектория побежки крысы



Обучение собак также осуществляется с помощью приемов
инструментального обучения



Цирковая дрессировка животных основана на методах инструментального обучения

Подкрепление в **классическом** условном рефлексе производится независимо от условного ответа, а в **инструментальном** – лишь при условии правильного выполнения определенного действия.

Как классическое, так инструментальное условно-рефлекторное обучение являются ассоциативными, т. е. эти формы обучения требуют совпадения во времени каких-либо событий, приводящего к их ассоциации.

В отличие от когнитивных форм обучения, при ассоциативном обучении «понимание» и «осознание» ситуации практически не играют никакой роли.

Общие особенности классических и инструментальных условных рефлексов:

1. Угасают при неподкреплении (угасательное торможение).
2. Могут самопроизвольно восстанавливаться после угашения.
3. К ним можно выработать дифференцировку.

Основные различия между классическими и инструментальными условными рефлексам:

1. **Разная процедура выработки** — при формировании классического условного рефлекса один за другим предъявляют два раздражителя (стимула): индифферентный, который в результате сочетаний становится условным, и безусловный — (пища); при образовании инструментального условного рефлекса активность организма направлена на поиск стимул-объекта (например, пищи);

2. **Разные эффекторные системы** — в классическом условном рефлексе это вегетативные системы организма (**отделение слюны, желудочного сока, пота**); в инструментальных условных рефлексах ими являются двигательные системы (**движения лап, глаз** и пр.);

3. **Разное количество сочетаний**, необходимых для образования условного рефлекса (для классического больше, чем для инструментального);

Основные различия между классическими и инструментальным условными рефлексам:

4. Условная реакция в классическом условном рефлексе всегда является **копией безусловной реакции** (есть исключения!); в инструментальном условном рефлексе она может быть любой;
5. **Разная роль подкрепления**, например пищи, — малые порции пищи способствуют образованию инструментального рефлекса, а большие - классического;
6. **Разные принципы образования** - классический условный рефлекс формируется по принципу «ассоциация по смежности», инструментальный — по принципу «проб и ошибок».
7. **Инструментальный рефлекс труднее угасает** при пропусках подкрепления. Наоборот, они вначале даже усиливают рефлекс;

Системы классических и инструментальных условных рефлексов, участвуя в сложной конструкции адаптивного поведения, значительно расширяют приспособительные возможности живого организма, который начинает выступать в качестве активного фактора взаимодействия со средой.

НЕКОТОРЫЕ СЛОЖНЫЕ ВИДЫ УСЛОВНЫХ РЕФЛЕКСОВ

Цепной условный рефлекс – набор из нескольких условнорефлекторных реакций, выполняемых последовательно в заданном порядке.

Для его выработки можно применить цепной комплексный стимул, давая свое подкрепление к каждому стимулу (всегда в одном и том же порядке). Можно также наращивать цепной условный рефлекс, вклинивая новые элементы в уже существующую цепь реакций. Можно объединять отдельные рефлексy в цепь.

В дальнейшем по мере **автоматизации** вся цепочка реакций будет выполняться автоматически на самый первый элемент цепного раздражителя.

Условный рефлекс на обстановку (обстановочный рефлекс)

– условный рефлекс, в котором в качестве условного стимула выступает **обстановка** (внешний вид помещения, его запах, освещение и т.п.).

Обстановка по сути представляет собой многокомпонентный комплексный условный стимул.



Условный рефлекс на время

– условный рефлекс, в котором в качестве условного стимула выступает **время** (*точнее, внутренний отсчёт времени*).

Можно выработать условные рефлексы на **временные интервалы** (например, если давать подкрепление каждые 30 секунд), а также на **время суток** (если давать подкрепление каждый день в одно и то же время). В обоих случаях условная реакция будет проявляться при наступлении соответствующего времени даже в отсутствии иных условных стимулов.



Условно-рефлекторная настройка

– формирование состояния готовности к условно-рефлекторной деятельности в ответ на общую обстановку и/или на конкретные условные раздражители.



Условно-рефлекторное переключение

(описано Э.А. Асратяном) – возникновение двух или большего числа разных условных реакций в ответ на один и тот же условный раздражитель.

Переключателем может выступать обстановка опыта, время суток, какой-либо специальный переключающий сигнал, введенный экспериментатором, либо просто характер последнего подкрепления.

Ассоциации индифферентных раздражителей без подкрепления

– чтобы их исследовать, можно сначала сочетать стимулы А и Б без подкрепления, потом выработать условный рефлекс на А. Если затем протестировать отдельно стимул Б, то окажется, что он тоже может вызывать ту же реакцию, которая была выработана на стимул А.

Аналитико-синтетическая способность корковых нейронов

Анализ – это дифференцировка, т.е. различение сигналов.

Синтез – это объединение сигналов и формирование целостного восприятия их группы. Образование любого положительного условного рефлекса является результатом синтетической деятельности нейронов.

Динамический стереотип (греч. dynamikos сильный, подвижный + stereos твёрдый + typos отпечаток) - понятие в 1932 г. ввёл великий русский физиолог Иван Петрович Павлов (1849-1936).

– это цепь условно-рефлекторных реакций на последовательное воздействие ряда условных и безусловных раздражителей, повторяемых в строго определённой последовательности. После его закрепления, окончание одного рефлекса запускает следующий и т.д.

ПРИНЦИП ДОМИНАНТЫ

А.А. УХТОМСКИЙ (1875-1942)

- выдвинул принцип доминанты в качестве основы складывающихся координационных отношений (принципы воронки и общего пути Шеррингтона).
- **Учение о доминанте** - рабочем принципе деятельности нервной системы и векторе поведения.
- доминанта определяет вероятность возникновения той или иной рефлекторной реакции в ответ на текущее раздражение.
- способность доминанты переходить в тормозное состояние и вновь растормаживаться.
- не сила возбуждения в центре, а именно способность к дальнейшему повышению возбуждения под влиянием нового приходящего импульса может сделать центр доминирующим.

А.А. Ухтомский сформулировал ОСНОВНЫЕ СВОЙСТВА ДОМИНАНТЫ:

- 1) повышенную возбудимость;
- 2) стойкость возбуждения;
- 3) инертность возбуждения;
- 4) способность к суммированию возбуждения.
- *сопряженному торможению* центров антагонистических рефлексов (снижает способность других центров реагировать на импульсы, имеющие к ним прямое отношение).
- способность доминанты переходить в *тормозное состояние* и вновь *растормаживаться*.

- *Координационное торможение*
- *Констелляция центров* (Сложные рефлекторные акты осуществляются не одним анатомическим центром, а несколькими центрами, расположенными в различных отделах спинного и головного мозга)
- *Цикличность процессов*
- *усвоения ритма, то есть синхронизации активности нервных центров.*
- *Множество степеней свободы, дающих ему возможность осуществлять множество переменных операций.*
- *понятие "функционального центра", "функционального органа".*

Рабочая констелляция проходит *несколько стадий*

- *стадия укрепления наличной доминанты по преимуществу, диффузная отзывчивость к раздражителям (доминанта в центрах вызывается ее непосредственным раздражителем под влиянием внутренней секреции, рефлекторными влияниями и пр.)*
- *стадия выработки адекватного раздражителя для данной доминанты и вместе с тем стадия предметного выделения данного комплекса раздражителей из среды - избирательное реагирование на стимул*
- *установление прочной адекватной связи периферических и кортикальных компонент – идеальный образ*

ПРИНЦИП ОТРАЖЕНИЯ

- Отображение - особый продукт действия в определенных условиях одной материальной системы на другую, воспроизведение в преобразованном виде особенностей первой из систем (отображаемой) в особенностях процессов второй системы.
- *отражение - следствие, результат, причина же находится вовне, она независима от своего следствия. При этом форма отражения действительности в наших ощущениях, понятиях, теориях субъективна; следовательно, отображение зависит не только от отображаемого объекта, но и от природы отображающей системы, ее текущих состояний, ее истории.*
- **Рецепторы** - высокоспециализированный аппаратам нервной системы для контакта с внешним миром.

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ *биологического* *отражения*

статическое

- различные морфологические образования

динамическое

- *кратковременные приспособительные реакции*
- реакции *долговременного приспособления.*

- *Сигнал - это некая величина, отражающая определенным образом состояние физической системы.*
- *Образ - результат познания субъектом объекта, упорядоченность элементов которого в принципе соответствует упорядоченности свойств, связей и отношений объекта.*
- *Знак - это такой компонент психического отражения, который не имеет познавательно-образного сходства с соответствующим ему элементом или свойством объекта-оригинала*

- Избирательность отражения
- Субъективность отражения
- Рефлекторный характер отражения

ПРИНЦИП СИСТЕМНОСТИ В РАБОТЕ МОЗГА

История

- догадки о локализации психических функций в головном мозге (Гиппократ, Кротон, Гален)
- А. Магнус, предложившего концепцию о локализации психической деятельности в трех мозговых желудочках.
- Т. Виллис: общая чувствительность представлена в полосатом теле, собственные чувства - в мозолистом теле, а память - в коре больших полушарий.
- М. Майер предположил, что в коре головного мозга локализована память, в белом веществе - воображения и суждения, а в базальных ганглиях - апперцепция и воля, и все это интегрируется мозолистым телом и мозжечком.
- Ф. Галль и его ученики выдвинули еще более крайние *френологические идеи* и полагали, что умственные и моральные качества локализуются в определенных районах поверхности мозга, причем степень развития той или иной психической способности определяется объемом ее представительства в головном мозге.
- А. Галлер, Ф. Гольц, Ж.П. Флуранс: догма об *эквивалентности* частей мозга, а затем появилась теория *универсализма*, или *холизма* (форма поведения страдает не столько от того, в каком месте мозга нанесено повреждение, а от того, какой объем ткани извлечен в результате операции).
- С. Монаков: утрата части мозга ведет к нарушению функций оставшихся мозговых структур (синдром дефекта), которые динамически меняются во времени.
- Концепция пластичности, разработанной А. Бете (1899), любой центр, будучи поврежден, способен к функциональной реорганизации без дополнительной тренировки и обучения.
- Х. Джексона (1932) построил иерархическую систему трех уровней функционирования мозга: нижний - уровень стабильных функций, средний - сенсомоторный уровень и наивысший - уровень функций мышления, присущий человеку.

- П. Брока "центра моторных образов слов" и С. Вернике аналогичного "центра сенсорных образов слов«
- Г. Фритч и Е. Гитцигав 1863 г. было установлено наличие "двигательных центров" в коре больших полушарий, электрическое раздражение которых вызывает сокращение скелетной мускулатуры, а их разрушение сопровождается глубокими расстройствами движений.
- В.А. Бец в 1874 г. описал в коре передней центральной извилины мозга человека *гигантские пирамидные клетки* (клетки Беца), которые он связал с проведением двигательных команд в спинной мозг, а значит с выполнением моторной функции.
- Л. Эдинггер (1904) рассматривал лобные доли как огромные ассоциативные центры.
- П. Флексиг (1883) выделял в мозгу три ассоциативные зоны: теменную, среднюю (в районе островка) и лобную, в которой возникают понятия о собственной личности, где создаются представления о "Я«
- Л. Бианчи (1921), считал, что лобные доли обеспечивают наиболее широкую координацию чувствительных и двигательных элементов, "используя продукт сенсорных зон для психических синтезов".

- В. М. Бехтерев определяет лобные доли "как место развития индивидуального ядра психической сферы, вследствие отложения здесь последовательных следов от внутренних раздражений ... лобные доли служат областями психорегуляторной деятельности, обуславливающей развитие высших познавательных функций, выражающихся правильной оценкой внешних впечатлений и выбором движений сообразно с упомянутой оценкой».
- И.П. Павлов активно выступал не только против локализационизма, но и против эквипотенциализма, на примере "дыхательного центра" и сформулировал оригинальную концепцию о *динамической локализации функций*.
- И.Н. Филимонов (1949) выдвинул принцип *функциональной многозначности* мозговых структур.
- А.А. Ухтомский: «функциональный орган» - состоящий из *обширного числа нервных аппаратов, вступающих между собой во временное целенаправленное сотрудничество и образующих физиологическую констелляцию*. «Нервный центр" определенного сложного отправления - это целое созвездие созвучно работающих ганглиозных участков, взаимно совозбуждающих друг друга.
- концепция П.К. Анохина (1968) о "функциональной системе«. лобный синдром трактовался как распад интегративной деятельности мозга в результате нарушения аппаратов "афферентного синтеза«
- А.Р. Лурии (1973) концепция о существовании трех основных функциональных блоков мозга

Основными звеньями являются:

- 1) обстановочная афферентация;
- 2) следы, записанные в памяти;
- 3) пусковая афферентация
- 4) мотивационная афферентация.

Концепция о существовании трех основных функциональных блоков мозга по Лурии

- *Первый блок - регуляции тонуса и бодрствования*, важнейшей частью которого являются ретикулярная формация среднего мозга, неспецифическая система таламуса, гиппокамп и хвостатое ядро, работающие под мощным контролем коры больших полушарий.
- *Второй блок назван блоком приема, переработки и хранения информации*. Все задние отделы коры, в том числе зрительную, слуховую и соматическую сенсорные области, и межпроекционную теменную область (задний ассоциативный полюс).
- *Третий блок назван блоком программирования, регуляции и контроля сложных форм деятельности*. В его состав входят префронтальные (лобные) отделы коры мозга.

Для конструкции этого блока характерны три основных закона:

- 1) закон иерархического построения корковых зон, каждая из которых подразделяется на первичные, вторичные и третичные корковые поля;
- 2) закон убывающей специфичности иерархически построенных зон коры, среди которых наиболее модально специфичными являются первичные поля,
- 3) закон прогрессивной асимметрии функций, который вступает в силу только на уровне "вторичных" и "третичных" зон.