

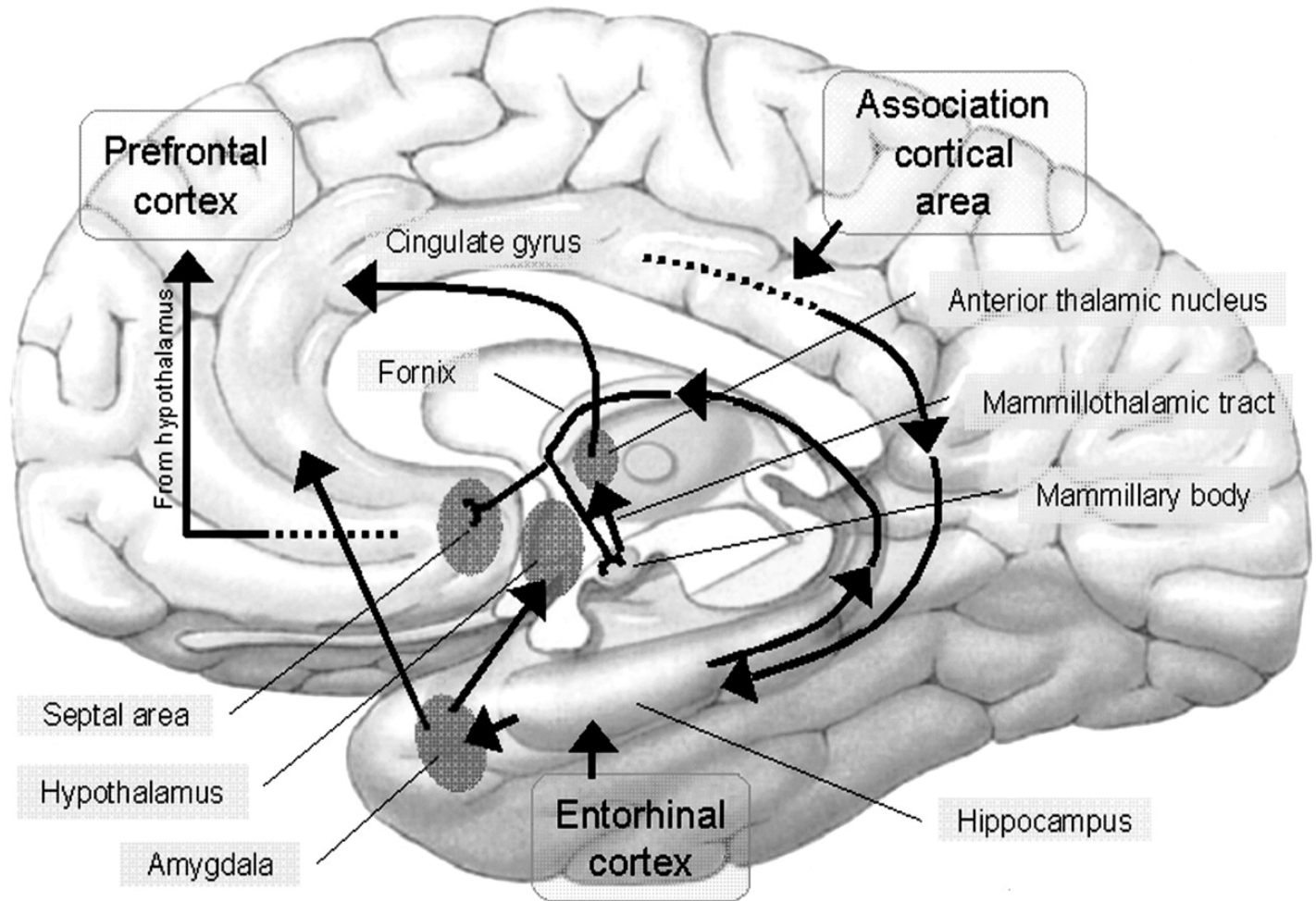
Limbikus rendszer

Tanulás, memória

Limbikus kéreg

Részei:

septum,
area piriformis,
preapiriformis,
amygdala,
hippocampus,
hypothalamus
thalamus
bizonyos
részei.



Limbikus rendszer:

Funkciója:

motiváció,

szexuális reakciók,

vegetatív és neuroendokrin rendszer

szabályozása.

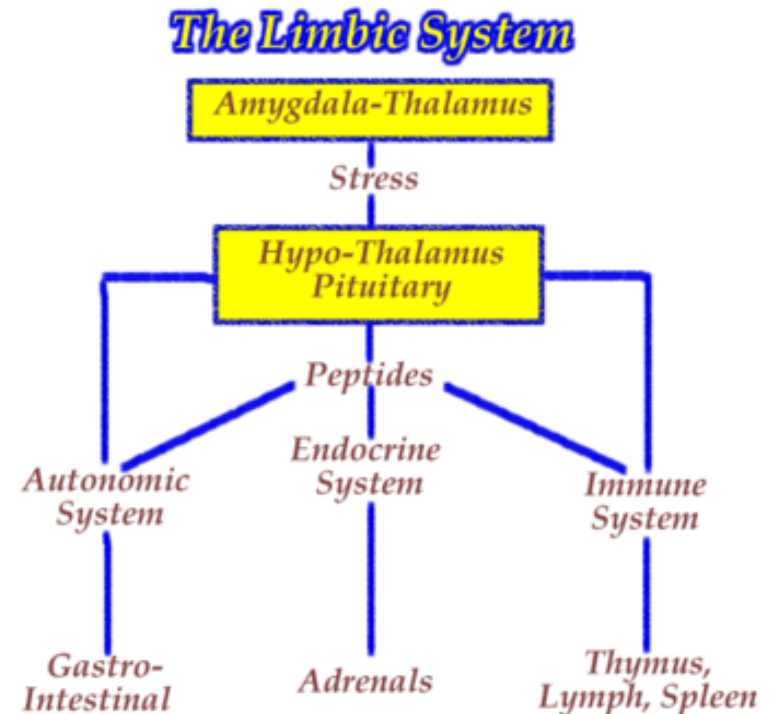
tanulás

memória kialakulása

érzelmek kialakulásakor

félelem, agresszió

kimenete: hypothalamusz-hipofízis



Tanulás

Az emberi (és állati) magatartás ("behaviour") a szervezetet érő ingerekre adott válaszok összessége.

A magatartásnak genetikailag meghatározott, az egyedfejlődés során automatikusan kialakult, és "tanult" összetevői vannak.

Az idegrendszer működésébe az állandó, veleszületett feltétlen reflexeken kívül változó, a szervezet előéletétől függő elemek épülnek be.

Ezt az idegrendszer plaszticitása teszi lehetővé.

Az ingerekre adott válaszok az élőlény előéletétől függően változhatnak, egyes reakciók eltűnnek, mások felerősödnek, illetve új, tanult reakciómódok alakulnak ki.

A magatartást a genetikailag meghatározott állandó, és a változó, tanult funkciók végül együttesen alakítják ki.

A tanulás tehát a magatartás megváltoztatásának képessége a múltbeli tapasztalatok alapján.

Az emlékezés pedig a múltbeli tapasztalatok - tudatos vagy tudattalan - felidézésének képessége.

A tanulás fajtái

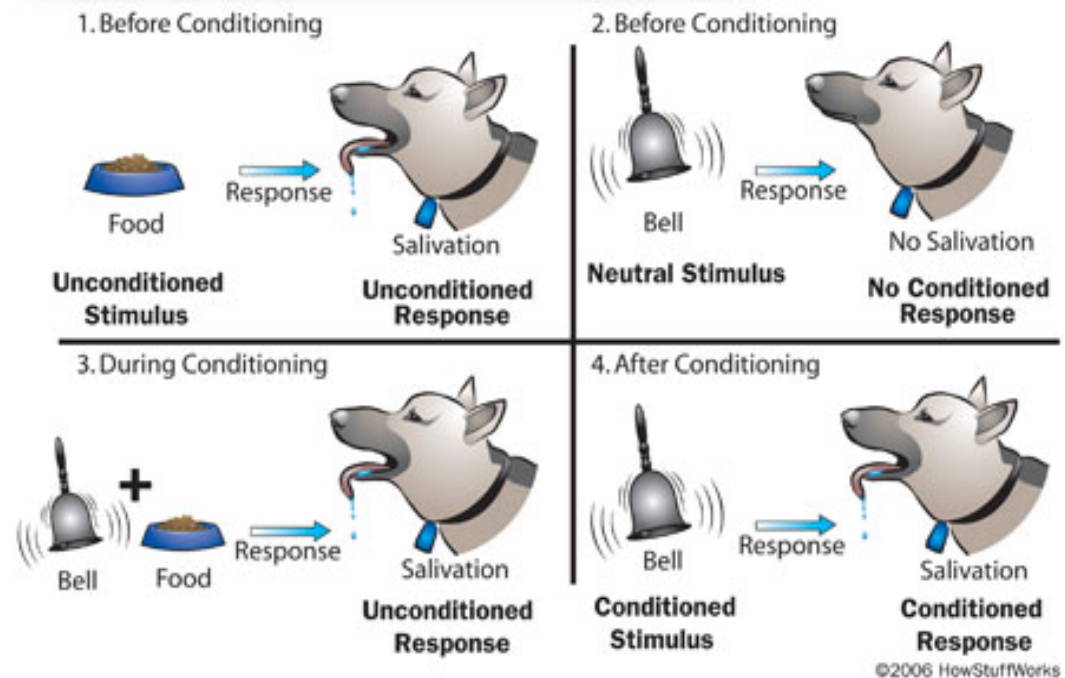
Feltételes reflex:

A tanulás alapja bármely feltétlen reflex lehet.

Ha a feltétlen (adekvát) ingert rendszeresen valamilyen közömbös (feltételes vagy kondicionáló) ingerrel együtt alkalmazzák, az egyed megtanulja a feltétlen és a kondicionáló inger szoros konstellációját, és a válasz a feltételes ingerre önmagában is bekövetkezik.

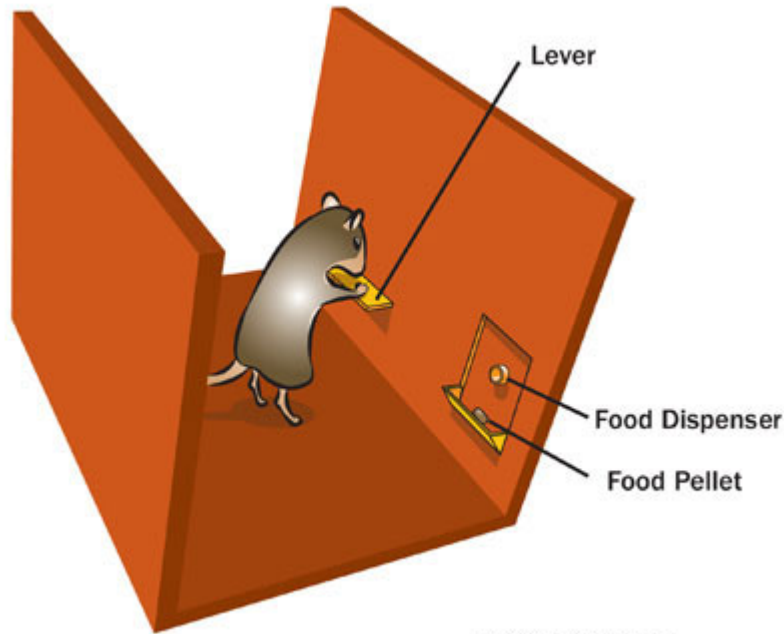
Pavlov, aki eredetileg az emésztőrendszer élettanát kutatta, először véletlenül vette észre, hogy a nyálmirigyek szekréciója nemcsak az adekvát ingerre (az étel ízére, szagára) indul meg, hanem már magára a szituációra, melyben az állat rendszeresen táplálékot kap. Ezt követően társította az ételt rendszeresen a csengő hangjával, míg végül a csengő önmagában is elegendő volt a nyáleválasztás kiváltásához.

How Dog Training Works



Thorndike-féle operáns kondicionálás

Egy véletlenszerű magatartás *következménye* hat vissza a magatartás gyakoriságára: ha pozitív a következmény (jutalom) akkor nő, ha a negatív (büntetés), akkor csökken a magatartás gyakorisága.



©2006 HowStuffWorks

Az eredeti kísérletben az állat két billentyűt nyomhatott meg, az egyik megnyomása után élelmet kapott, míg a másik megnyomása után nem történt semmi, a jutalom elmaradt. Az állat először véletlenszerűen nyomta meg a billentyűket, de hamar megtanulta,

hogyan nyomogassa azt a billentyűt, amelyik az élelmet biztosítja.

Negatív ingerek (büntetés): a viselkedést az inger elkerülése jellemzi.

Pozitív ingerek (jutalmazás): lassabban alakul ki a viselkedés, de tartósabban megmarad a megerősítés elmaradása után, mint a negatív megerősítés esetében.

Skinner formálásnak nevezte a folyamatot: bonyolult viselkedéseket apró, elemi egymásra épülő lépésekre bontott le, és minden jó irányba mutató lépést megjutalmazott. Szerinte így minden viselkedés kondicionálható, (galambokat tanított meg pingpongozni).

Skinner eredményeit a programozott oktatás alkalmazza:

Skinner a tanítás folyamatát sok kis lépésre bontotta le, a következő lépés csak az előző sikeres teljesítése után lehetséges. A tanulók válaszait azonnal megerősítik, a számítógépes program segítségével minden gyerek haladhat a saját tempójában.

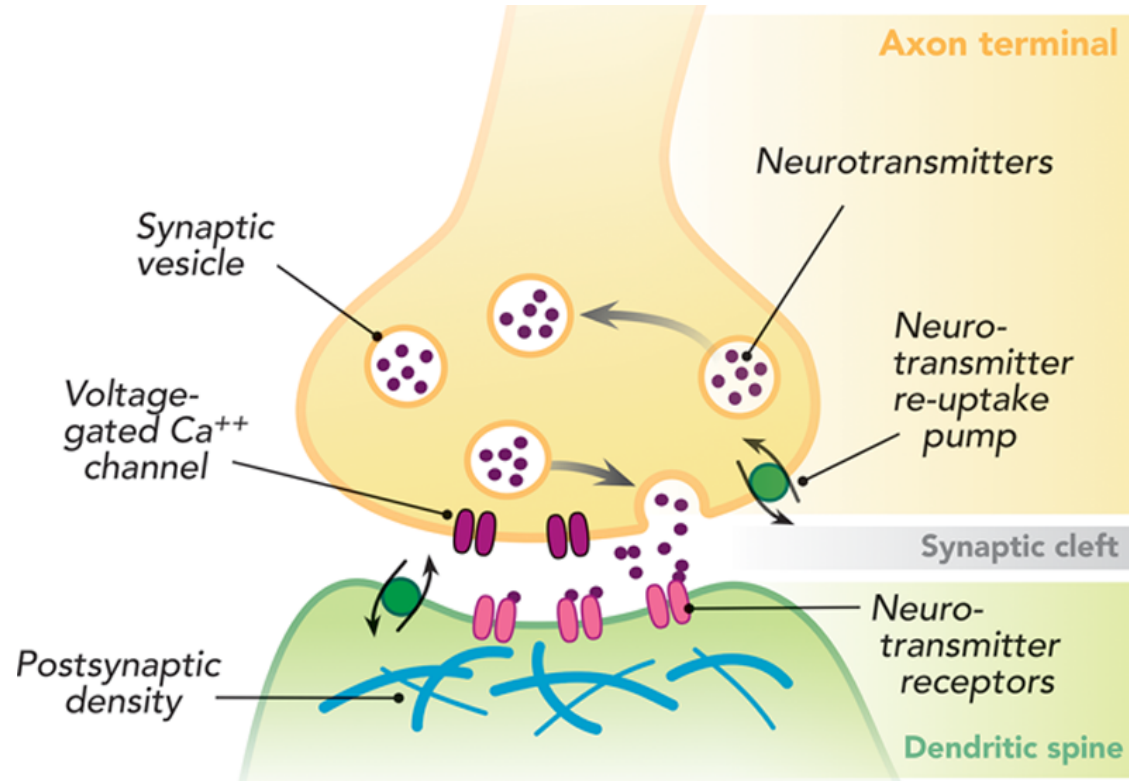
Utánzásos vagy modelltanulás.

Az állatvilágban így tanulnak pl. a ragadozók vadászni, de ez az alapja az emberi viselkedés számos elemének is. Kisgyermek felnőttek viselkedésének elemeit így „lesi el”.

Verbális tanulás

Kizárólag emberi jelenség, mely a második jelzőrendszer - a szavak vagy írás - közvetítésével történik, és ezáltal a tanulás hatóköre és lehetősége megsokszorozódik.

A tanulás elemi jelenségei



Az elemi tanulás a szinapszisok plaszticitásán alapszik.

Típusai: habituálódás:

Ha a szinapszist sokszor egymás után éri az inger, akkor a rá adott válasz egyre gyengül, s végül egyáltalán nem váltható ki. Preszinaptikusan az inger hatására szabaddá váló neurotranszmitter mennyiségének csökkenése, posztzinaptikusan a receptor ingerküszöbének emelkedése hozza létre.

szenzitizáció:

A szinapszis érzékenyebbé válik az ismétlődő ingerre. Preszinaptikusan több neurotranszmitter szabadul fel, vagy csökken a posztzinaptikus receptor ingerküszöbe.

A habituálódást és szenzitizálódás együttesen nem asszociatív tanulásként nevezzük.

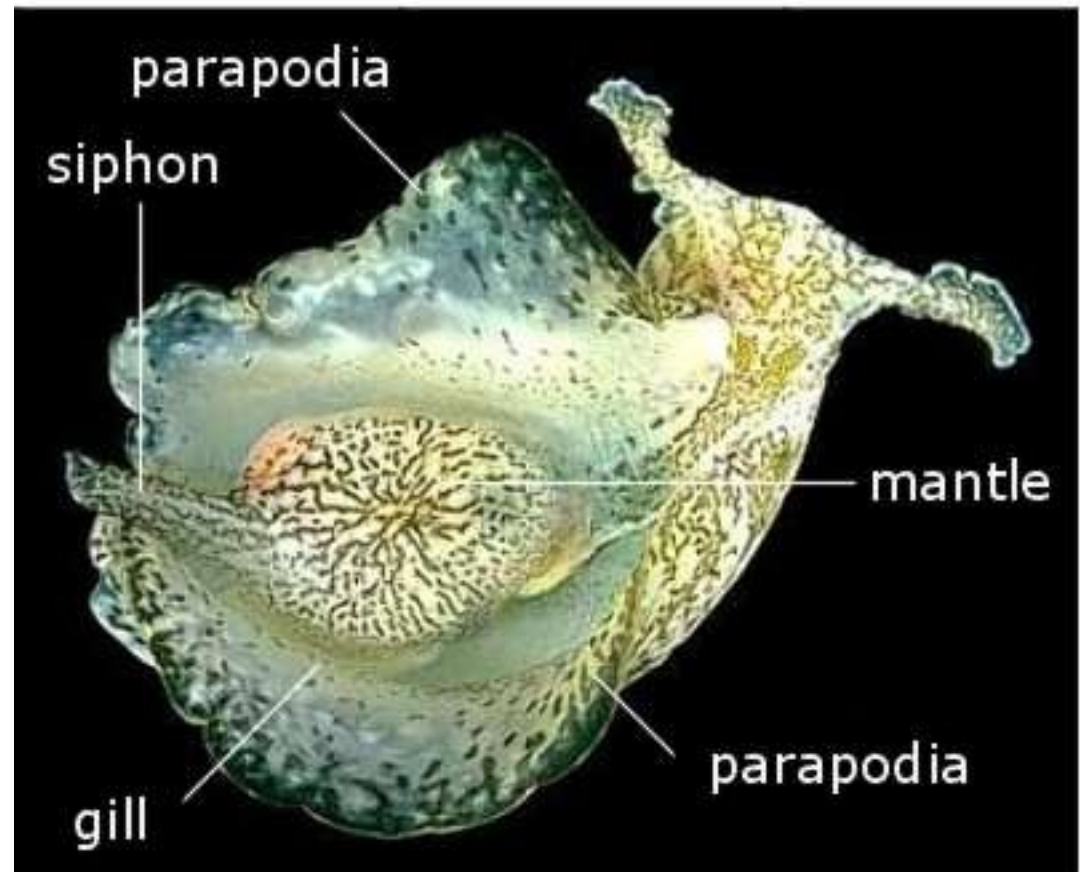
Az ismétlődő ingerre adott válasz „begyakorlása”, nem ingeregyüttesek asszociatív összekapcsolása.

Tengeri nyúl (*Aplysia Californica*)

Kopoltyú, ami egy védőlebeny alatt van. Ha a szifont megérintjük a kopoltyú behúzódik a védőlebeny alá.

A sifon reflex habituációt mutat és kalsszikus kondicionálás is kiváltható rajta.

[Adapted from E. R. Kandel, 1976, *Cellular Basis of Behavior*, W. H. Freeman and Company, p. 76.]



Neuronhálózat:

Feltételes inger: szifon érintése,

Feltétlen inger: a farokra mért ütés.

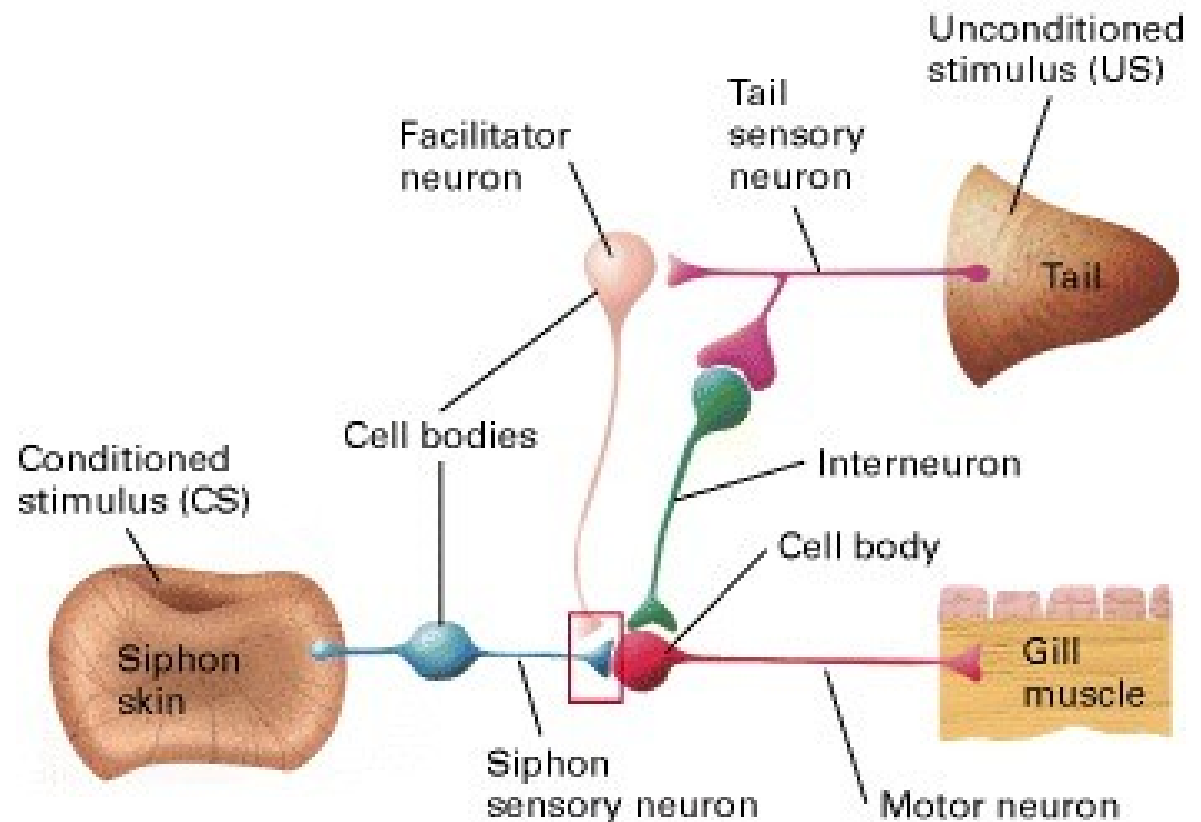
Szenzoros neuronok: szifonban és a farokban.

Motoros neuron: kopoltyúban.

Hálózat: a szifon szenzoros

neuronja közvetlenül kapcsolódik a kopoltyú motoros neuronjához, míg a farké egy interneuronon vagy egy facilitátor neuronon keresztül éri el a motoros neuront.

[See T. W. Abrams and E. R. Kandel, 1988,]



Habituáció:

A szifon érintése 10-15x gyorsan egymás után az eredeti kopolyú visszahúzóási választ egyharmadára csökkenti. Oka, hogy a glutaminsav felszabadulás csökken amiatt, hogy kevesebb Ca^{2+} csatorna nyílik ki az axonban.

Szenzitizáció:

A facilitátor neuron segítségével történik. Ha a habituálódott tengeri nyúl kap egy erősebb ütés a fejre vagy farokra, akkor a következő szifon ingerlésnél fokozott választ kapunk. cAMP aktivált kinázok segítségével valósul meg a nagyobb fokú glutaminsav ürülés, és addig tart a hatás amíg a cAMP el nem bomlik (kb 1 óra).

Kondicionált reflex:

A farok ütésével kiváltott válasz sokkal erősebb, mint a szifon érintésével kiváltott. Társítás után a szifon érintésével is erős válasz váltható ki, a válasz több óra múlva is erősebb.

LTP (long term potentiation = hosszú idejű erősödés)

AMPA/kainát és NMDA (metabotrop glutamát) receptorok együttes aktivációja nagy mennyiségű Ca^{2+} belépéshez vezet – fehérje szintézis indukciója - új receptorok, új szinapszisok kialakulása.

LTP kialakulásában interneuronok (GABA, opioidok, szerotonin szerepe), retrográd hírvivő anyagok (NO, arachidonic sav) is szerepelnek, a posztzinaptikus hatáshoz (több receptor nagyobb receptor érzékenység), preszinaptikus változások (megnövekedett transzmitter felszabadulás) is társulhatnak.

LTP kialakulása:

Szinaptikus transzmisszió alapállapota:

Felszabaduló glutaminsav:

AMPA receptorhoz köt, sejt depolarizációja

metabotróp glutamát receptorhoz köt, PLC-t (foszfolipáz C) aktiváció.

NMDA receptorhoz köt

depolarizáció miatt Mg^{2+}

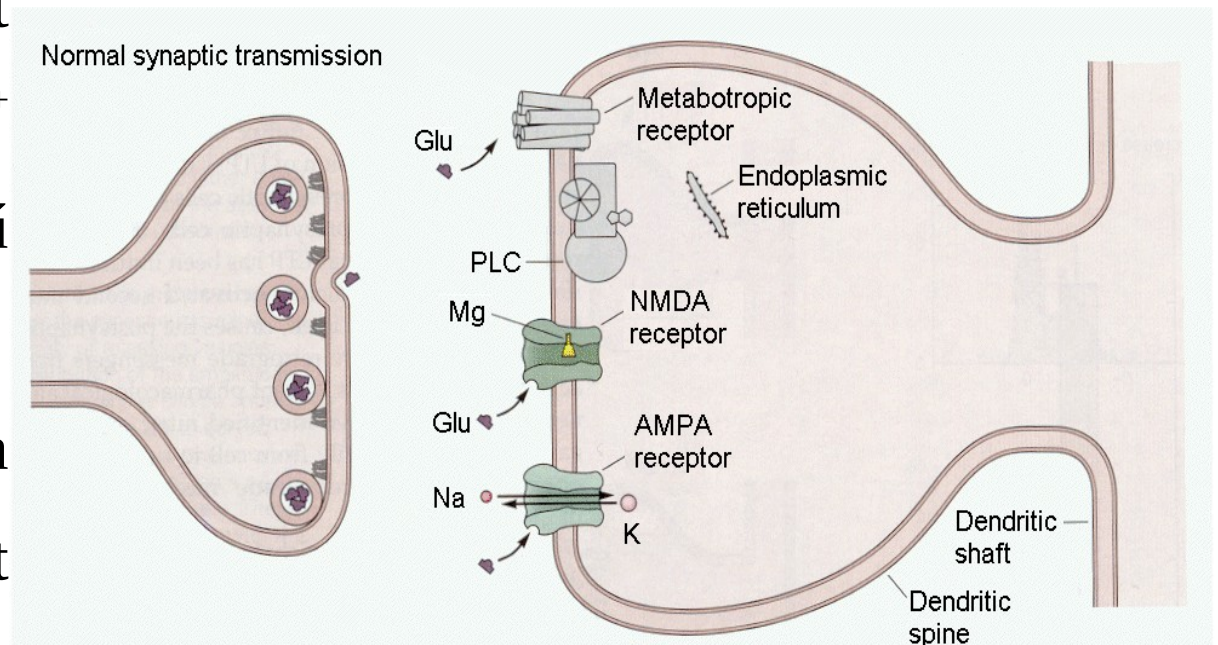
blokk nincs, kis mértékű

Ca^{2+} beáramlás.

Receptorok általában a

posztzinaptikus sejt

dendrit tuskéjén



Hosszú-távú erősödés LTP kiváltása

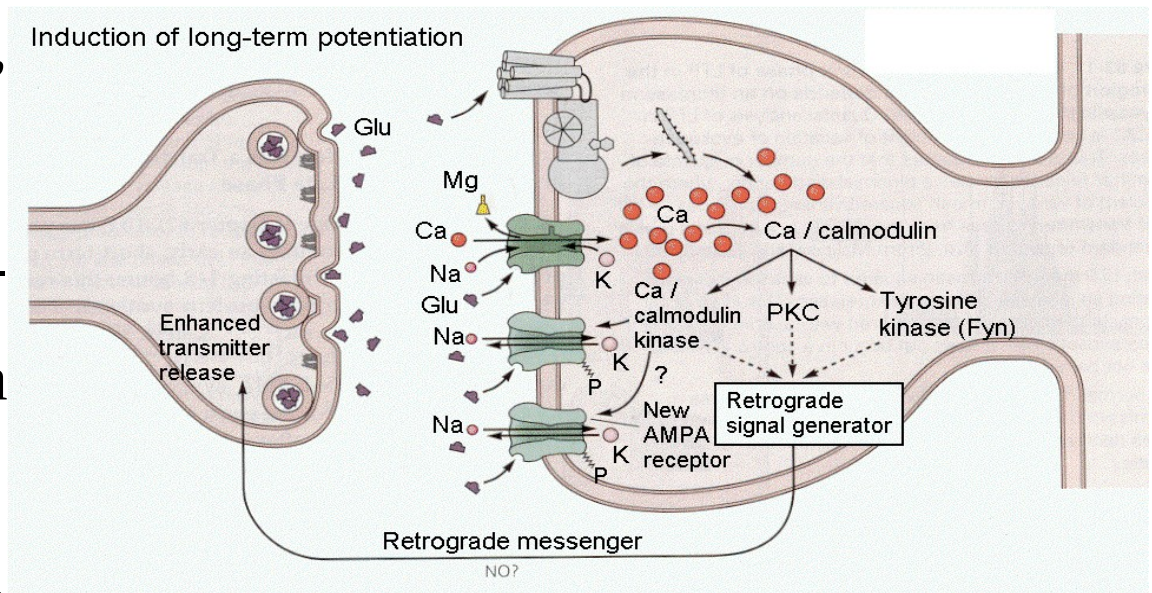
korai fázis: nagy frekvenciás stimulációval erőteljes AMPAR aktiváció - depolarizáció - NMDAR keresztül Ca^{2+} beáramlik a sejtbe - aktiválja a Ca^{2+} -függő kinázokat (PKC protein kináz C, Ca-calmodulin) - AMPAR foszforilációja - érzékenyebb lesz glu-ra.

Retrográd hírvivők (NO, arachidonic sav)

szabadulnak fel - preszinaptikusan növelik a felszabaduló glu-t.

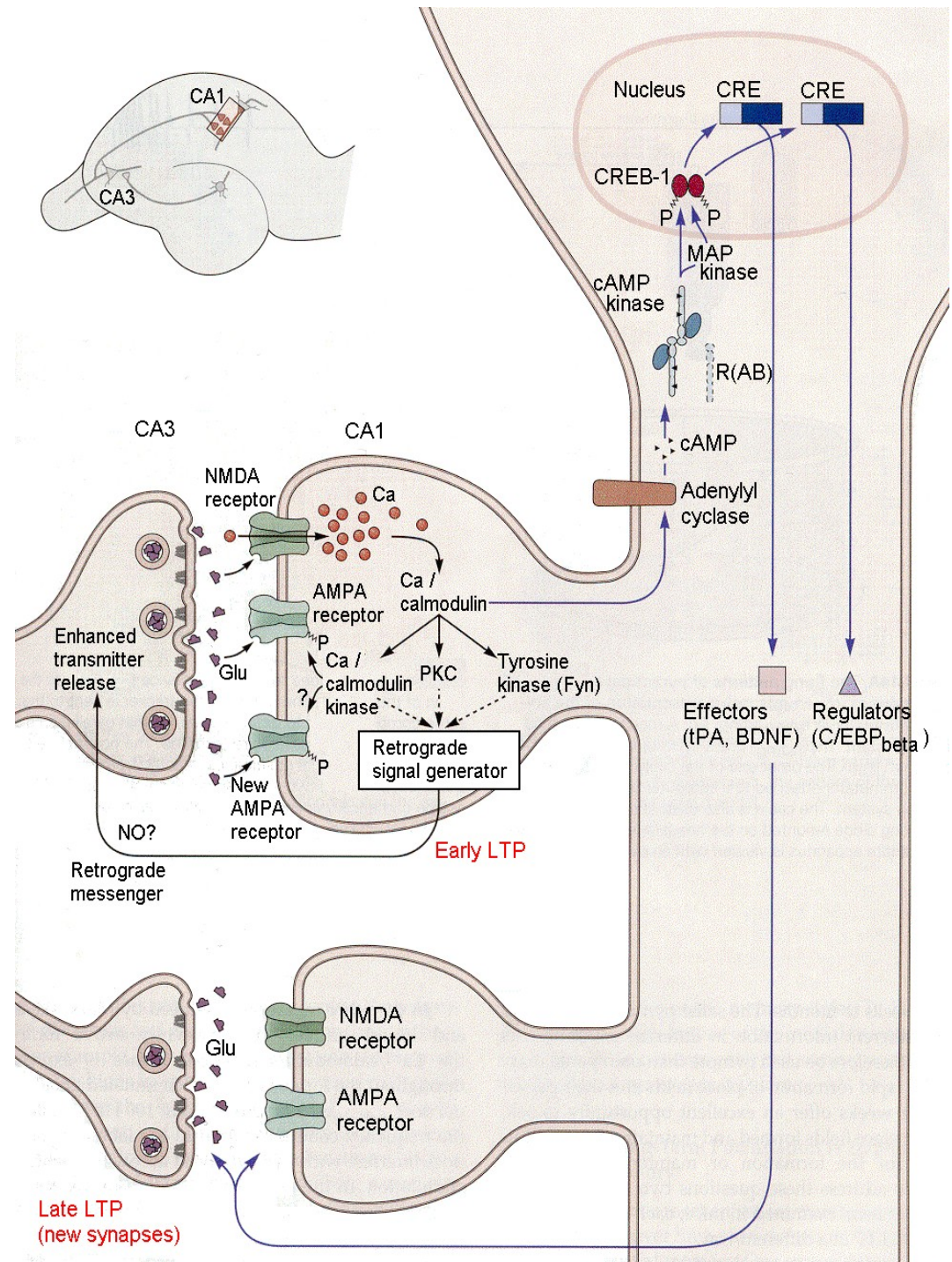
LTP kialakulásakor a

szinapszis effektívebb lesz, nagyobb valószínűséggel vált ki AP-t.



LTP késői fázisa:

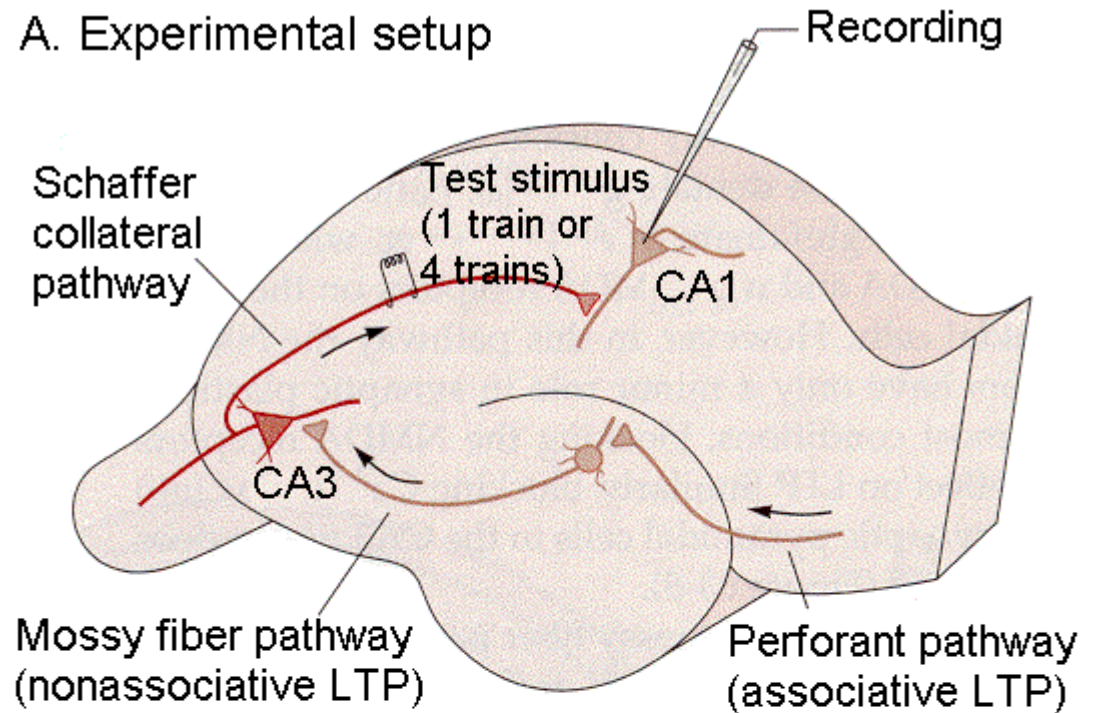
Ca-Calmodulin rendszer aktiválja adenilát ciklázot és a cAMP kinázot. Az utóbbi a nucleusban fehérje szintézist indít be (új AMPA receptorok szintetizálása) illetve strukturális változásokat (új dendrit túske, új szinapszis kialakulása) indukál.



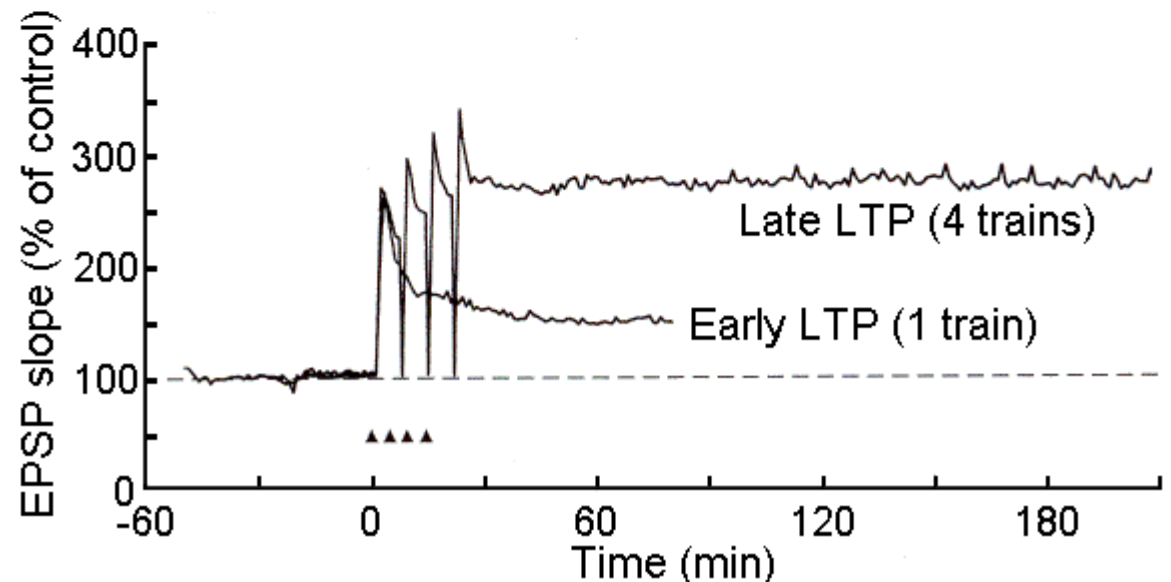
Hippocampális LTP:

CA1 piramis sejtek válaszaik erősödése. CA3 piramis sejt axonok kollaterálisa (Schaffer kollaterális) nagy frekvenciás ingerlésekor a CA1 sejteken az AMPAR-ral együtt NMDAR is aktiválódik.

Ca²⁺ áramlik be a sejtbe: ami a kalmodulin aktivizálása révén különböző kinázokat (CaM kináz II, PKC, Fyn kináz) serkent, és végső soron NO termelődését eredményez.



B. LTP in the hippocampus CA1 area



A NO a CA1 piramis sejtekből átdiffundál (retrográd irányban) a Schaffer kollaterális axonvégződésébe, ahol fokozza annak neurotranszmitter kibocsátását.

Ez egy, a normál idegi folyamatokhoz képest, hosszú ideg tartó öngerjesztő kört hoz létre: minél több NO képződik, annál több glutamát ürül, ami még több NO képződését okozza.

Ha a bejövő jel tartósan fennáll, még hosszabb távú változások is lezajlanak, a fogadó neuron morfológiai változásokon megy keresztül: több szinapszist képez a küldő neuronnal, s a szinapszisokon több receptort hoz létre. Ezek a folyamatok a kalmodulin hatásának eredményeként jönnek létre, cAMP másodlagos hírvivő közvetítésével (génexpressziós változások a CREB protein által).

Memória:

A memória a tanulás eredménye, az folyamat, amely az információk tárolását és a múlt tapasztalatainak (emléknyom) a jelenben történő előhívását teszi lehetővé.

Az emlékezés során a múltbeli tapasztalatok tudatunkban újra megjelennek a korábbi észleléseink alapján anélkül, hogy az eredeti inger jelen lenne.

Az emlékezés egy komplex, az agy számos területére kiterjedő folyamat.

A memória osztályozása:

1. Szakaszai: az információfeldolgozási folyamata alapján:

- a. Kódolás,
- b. Tárolás,
- c. Előhívás

2. Időtartam alapján:

- a. Egy másodpercnél rövidebb ideig tartó: Szenzoros tár
- b. Néhány másodpercig tartó: rövid távú memória,
- c. Hosszabb ideig (napok/hónapok/évek):hosszú távú memória

3. Tartalma alapján (a hosszú távú memória):

- a. Explicit (Deklaratív) es
- b. Implicit

Memória szakaszai:

kódolás (bevésés):

Egy esemény észlelése és olyan formára való átalakítása, amit könnyen elraktározhatunk.

A bevésés legfőbb feltétele a megértés!

A kódolás folyamatát több tényező befolyásolja:

- Az ismétlések száma,
- A szervezet és idegrendszer állapota (egészség, fáradtság),
- Motiváció , érzelem, hangulat, akarat, érdeklődés stb.,
- Együttes érzékszervi hatások (audiovizuális tanulás),
- Előzetes ismeretek, tapasztalatok

A kódolás történhet vizuálisan, képi formában, akusztikusan, hang formájában és szemantikusan, azaz jelentés, értelem alapján.

Tárolás:

Az a folyamat amely során a kódolt információ (emléknyom) megőrződik a jövő számára.

Csak a már korábban tárolt információk hívhatók elő. A tárolás történhet néhány percre vagy az egész életre.

Az információ stabil beépülése a hosszú távú memóriába konszolidációs időszakot igényel.

Az a patkánycsoport, amelyik egy útvesztő megtanulását közvetlenül követően elektrokokot kapott, jelentős mértékű felejtést mutatott azokhoz a patkányokhoz képest, amelyek a tanulás után pihenhettek.

Előhívás:

két formája van:

Felismerés: a kiváltó ingert kell összevetni a róla kialakult emlékképpel, és meg kell állapítani az azonosságokat és különbözőségeket.

Felidézés: a „tárgy” közvetlen jelenléte nélkül kell az elraktározott információt előhívni.

A tömbösített információk előhívásakor a memorizált elemek közül könnyebben hívhatók elő (azaz "jobban emlékszünk rá") a sor elején és végén lévő elemek, mint a középen lévők

Rövidtávú memória:

Jelenlegi elképzelések szerint az orbitofrontális kéregben tárolódik, mégpedig reverberációs körök formájában. Ez azt jelenti, hogy a bejutott komplex (vizuális, akusztikus, kinezetikus, stb.) szenzoros ingerkomplexum önmagukba visszatérő neuronláncokban kering. (A reverberációs körök meglehetősen sérülékenyek, trauma vagy narkózis felfüggesztheti az ingerület keringését és ezzel megakadályozhatja a raktározást.) A reverberációs körökből az információ különböző struktúrákon, de főként a hippocampuson át jut végleges tárolás területére - ez a bevésés folyamata - a temporális lebenybe, ahol stabilabb, kevésbé sérülékeny módon raktározódik.

Hosszú távú memória

A hosszú idejű emléknymótárolás a temporális lebeny középső részéhez kötődik. Ennek funkcionális alapja minden bizonnyal az, hogy a hippocampus szinaptikus struktúrái rendkívül plasztikusak. A temporális lebeny tároló területére futó pályák ingerlése a kiváltott EPSP-k nagyságát jelentős mértékben, és hosszú időszakra, (órákra, esetleg napokra) megnöveli. A hosszú távú memória tehát a sejtekben és a szinapszisokban tárolódik, alapja a szinapszisok plaszticitása.

Felidézés

A felidézés lényege jelen feltételezéseink szerint az, hogy a hosszú távú memóriában rögzített emlék (engram) átmenetileg visszakerül a rövidtávú "tárolóba". A rövid távú emlékezetet épp ezért munkamemóriának is nevezik, mert a cselekvéshez, válaszadáshoz a memóriatartalmaknak hozzáférhetően a rövidtávú memóriában jelen kell lenni.

A memória két alapvető formában létezik: deklaratív (explicit) és nem-deklaratív (implicit)
sérüléseknél szelektíven károsodhatnak

Deklaratív (explicit) memória :

Tényekre, eseményekre vonatkozik az emlékezet visszaidézhető, deklaráható (emberben)

Károsodik a temporális lebeny (hippokampusz, entorinális, peririnális, parahippokampális kéreg) sérülésekor, ill vérellátási zavara miatt – hippokampusz különösen érzékeny

Hippokampusz: tárolásra kijelöli az információt (ebben LTP-nek lehet szerepe), de az aktuális tárolás az asszociatív kéregben történik.

Non-deklaratív (implicit) memória:

A reflexív emlékezet nem fogalmakat vagy eseményeket tárol, hanem főként mozgásos készségeket "ügyességeket", mint pl. a biciklizés, az autóvezetés, zongorázás, vagy egy mesterség gyakorlásához szükséges mozgások, motoros minták összessége.

Ezeknek a mozgásmintáknak az elsajátításához asszociatív tanulásra is szükség van: vagyis tanulása során több inger, több pályán beérkező asszociációja, társítása következik be.

Nem a temporális lebeny hanem részben a neostriátum épségéhez kötött,

A reflexív emlékezethez tartoznak:

- feltételes reflexek
- tanult-begyakorolt mozgásautomatizmusok
- kondicionálás (pl félelemmel amigdala függő),
- priming (első betű kimondása – felidézés),
- Nem asszociatív tanulási folyamatokkal történik (szensitizáció, habituáció)