

Лекция 32

Психофизиология памяти

Память — это способность живой системы фиксировать факт взаимодействия со средой (внешней или внутренней), сохранять результат этого взаимодействия в форме опыта и использовать его в поведении.

Энграмма — это след памяти, сформированный в результате обучения. Она характеризуется тремя параметрами: динамикой развития процессов, приводящих к образованию следа; параметрами состояния энграммы, характеризующими ее готовность к воспроизведению и, устройством энграммы, характеризующем механизмы, которые лежат в основе ее возникновения.

Эти три разных аспекта описания энграммы составляют основу трех направлений в изучении памяти.

Первое исходит из принципа временной организации памяти и описывает динамику формирования энграммы в терминах кратковременного и долговременного хранения. Второе направление оценивает степень ее готовности к воспроизведению; третье, анализируя нейронные и молекулярные механизмы памяти, может опираться как на принцип временной организации, так и на концепцию состояния энграммы.

Временная организация следа памяти подразумевает последовательность развития во времени разных процессов, приводящих к фиксации приобретенного опыта. Основные понятия временной организации памяти следующие: консолидация — процесс, приводящий к физическому закреплению энграммы и реверберация — механизм консолидации, основанный на многократном прохождении нервных импульсов по замкнутым цепям нейронов.

Длительность консолидации — это интервал времени, необходимый для перехода следа памяти из кратковременного хранения, в котором он находится в виде реверберирующей импульсной активности, в долговременное, обеспечивающее длительное существование энграммы.

Основными в концепции временной организации являются понятия о кратковременной и долговременной памяти (при фиксации происходит смена одной формы существования энграммы в другую)

Основной способ исследования временной организации памяти заключается в искусственной воздействии на один из предполагаемых этапов становления энграммы, поэтому широкое применение получил метод ретроградной экспериментальной амнезии.

Ретроградная экспериментальная амнезия вызывается самыми разными воздействиями. Доказано, что электрошок влияет на хранение недавно приобретенного опыта, но не только электрошок, приводящий к драматическим последствиям, но и электрическая стимуляция весьма малой интенсивности может влиять на память. Электрическая стимуляция может усиливать и прерывать хранение следа.

Зависимость эффективности модуляции памяти от интервала времени между обучением и применением амнестического агента характеризует градиент ретроградной амнезии. Было установлено, что интервал времени, в течение которого след памяти уязвим для действия амнестического агента, меняется в зависимости от условий эксперимента и вида используемого воздействия. Нарушение памяти зависит от места приложения стимула, его интенсивности и интервала времени, прошедшего после обучения. Из исследований градиента ретроградной амнезии можно сделать вывод: эффективность определенного амнестического воздействия изменяется обратно, пропорционально интервалу времени, прошедшего от момента применения данного агента, и прямо пропорционально его силе.

Формирование энграммы осуществляется в два этапа: первый характеризуется неустойчивой формой следа и существует в течение непродолжительного периода. Это этап кратковременной памяти. Именно на этом этапе след уязвим для действия модулирующих влияний. Второй этап — переход следа в устойчивое состояние, которое не изменяется в течение продолжительного периода — это этап долговременной памяти. Фиксация энграммы осуществляется при помощи процесса консолидации. Консолидация начинает развиваться во время пребывания следа в фазе кратковременного хранения. Последовательная смена состояний следа является необходимым условием для фиксации энграммы.

Основные положения теории консолидации энграммы.

- 1) Фиксацию следа памяти обеспечивает процесс консолидации.
- 2) След памяти тем устойчивее, чем больший интервал времени проходит от момента завершения обучения до момента предъявления амнестического агента.
- 3) След памяти можно разрушить, если он еще не консолидировался или консолидировался частично.
- 4) Прерывание процесса консолидации приводит к физическому уничтожению энграммы.
- 5) Разрушенный след памяти не восстанавливается, так как действие амнестических агентов необратимо.

Понятие о кратковременной и долговременной памяти является общим для всех теорий, опирающихся на концепцию временной организации. В рамках временного подхода критериями являются «времена жизни» энграммы в определенной форме хранения. По мнению одних исследователей, в кратковременной памяти след удерживается от нескольких секунд до нескольких часов. В долговременной памяти след удерживается — от нескольких часов до нескольких дней, после чего он переходит в постоянное хранение. Согласно другим представлениям, в кратковременной памяти след находится несколько секунд, а в долговременной — от нескольких секунд до нескольких лет.

Память выступает как единое свойство, т.е. не существует разделения на кратковременную и долговременную память. Временной градиент ухудшения памяти оказывает влияние на воспроизведение энграммы. При обучении фиксация памяти происходит во время обучения. Динамика научения отражает и динамику фиксации памяти. Энграмма существует в активной форме, готовой к реализации в данный момент времени, и в пассивной — не готовой к непосредственному воспроизведению. Активная память — это совокупность активных энграмм. О состоянии энграммы можно судить только по результатам воспроизведения. Активная энграмма существует на уровне электрической активности нейронов.

Вся память рассматривается как постоянная и долговременная. Некоторая часть долговременной памяти становится активной в требуемой ситуации момент времени. Другая ее часть находится в латентном или неактивном состоянии и потому является недоступной для реализации.

Активная энграмма — это след памяти, находящийся в состоянии, готовом для реализации в поведении и существующий на уровне электрической активности определенных нервных элементов. Часть энграмм в требуемые ситуацией моменты времени реактивируется и переходит в активное состояние, доступное для актуализации. Реактивация может происходить как спонтанно, так и под влиянием различных внутренних и внешних факторов. О состоянии энграммы можно судить только по результатам тестирования.

Долговременная память организована в систему, в которой вновь приобретенный опыт занимает определенное место. Память усиливается и дополняется в течение всей жизни. Если новая энграмма вошла в систему памяти, то для ее актуализации достаточно не только ее непосредственной активации, но и активации через «подсказку». Память проявляется в возможности модифицировать поведение в зависимости от прошлого и настоящего опыта.

Представление о том, что след памяти не имеет определенной локализации, а считается с нейронов разных структур мозга в зависимости от обстоятельств, подтверждено экспериментами. Факты, полученные в опытах, указывают на принцип распределенности энграммы как основу организации памяти. Анализ данных говорит не о единственном пункте локализации памяти, а об определенном множестве таких мест, размещенных по различным структурам мозга. Полученные факты демонстрируют изменчивость их пространственного расположения. Энграмма распространяется по структурам мозга, когда след памяти «стареет».

В последнее время стало приобретать все большее значение представление о множественности систем памяти. Эти системы памяти имеют разные оперативные характеристики, участвуют в приобретении знаний разного рода и осуществляются разными мозговыми структурами.

Процедурная память — это знание того, как нужно действовать, развивается в ходе эволюции раньше, чем декларативная. Привыкание и классическое обусловливание — это примеры приобретения процедурной памяти.

Декларативная память — обеспечивает доступный отчет о прошлом индивидуальном опыте и является сознательной. Память на события и факты включает запоминание слов, лиц и т.п. В то время как декларативная память относится к биологически значимым категориям памяти, зависящим от специфических мозговых систем, не декларативная память охватывает несколько видов памяти и зависит от множества структур мозга.

Обычно в качестве основного изменения при формировании памяти рассматривают модификацию синаптических связей. Эксперименты, в которых изучаются механизмы долговременной пластичности, показывают, что по нейрофизиологическим показателям «старые» и «новые» следы памяти неразличимы, а качественно электрическая активность нейронов одинакова. Предполагается, что в основе длительно сохраняющихся следов памяти лежат долговременные изменения хемореактивных свойств мембраны нейронов. Полученные факты позволяют рассматривать длительно сохраняющиеся изменения хемочувствительных мембран нейронов в качестве одного из реальных механизмов, лежащих в основе сохранения энграмм.

Мембрана может рассматриваться как двойной посредник в передаче информации. Состояние мембраны определяет чувствительность к стимулу, а перестройка мембраны после получения сигнала определяет силу, специфичность и адекватность ответа.

Буквы алфавита, атомы и молекулы — все это кодовые обозначения важных сущностей, значение открытий которых нельзя переоценить.

Первым было открытие иероглифов и азбуки. Азбука состоит из малого количества букв, кириллица из 33 букв, латиница из 26. Этого, да еще немногих цифр и знаков, как оказалось, достаточно, чтобы удовлетворить все нужды цивилизации в приобретении, накоплении и передаче знаний. Идея дискретности мира наглядно проявляется в азбуке.

Вторым было открытие атомной структуры вещества. В таблице Менделеева около 100 различных атомов. Таков размер алфавита кодовых обозначений материи.

Третьим было открытие молекулярных кодов генетической памяти. Это всего четыре «буквы» — четыре нуклеотида, составляющих молекулу дезоксирибонуклеиновой кислоты, чуть больше двух десятков «слов» — аминокислот, и бесконечное множество длинных кодовых «слов». Классический пример — молекула гемоглобина.

Н.П.Бехтеревой был сделан важный шаг к расшифровке клеточных, нейронных механизмов психики. Она широко использовала термин «нейронные коды». Во время диагностических процедур Н.П.Бехтерева погружала множество электродов вглубь мозга и сумела записать группы импульсов, закономерно связанных в течение какого-то времени с физическими особенностями и смыслом воспринимаемых и проговариваемых

сигналов. Группы импульсов и были названы «нейронными кодами», составляющими язык мозга.

М.Н.Ливанов доказал, что периодические процессы мозга узкополосные, а их спектры гребенчатые. И это не случайность. Ливанов впервые описал явление захвата ритмов. Он синхронизировал условные ритмичные вспышки с безусловными стимулами. Человек отличается от животных ярко выраженной регулярностью и ритмичностью мозговых волн с частотой около 10 Гц. Лишь циклически повторяющиеся превращения материи служат основой личности и памяти, т.е. основой человеческого духа.

Психологи давно уже выделили несколько типов памяти человека: иконическую, кратковременную и долговременную.

С одной стороны — память человека выглядит безбрежной. Это долговременная память. С другой — удивительно маленькой. Такова оперативная, или кратковременная (рабочая) память. А раньше ее называли объемом сознания. Единицами памяти, ее нейронными кодами служат пакеты волн, т.е. синхронных импульсных разрядов многих нейронов в составе одного ансамбля. Каждая единица памяти — это одно определенное понятие или команда, т.е. паттерн действия.

Емкость памяти — функция одной единственной физиологической константы ($R=0,1$). Это дробь Ливанова.

Из-за циклических колебаний возбудимости нейронных ансамблей образы долговременной памяти актуализируются не все сразу, а по очереди, причем некоторые чаще, другие реже. Если моменты актуализации разных образов совпадают, то такие единицы памяти имеют шанс объединиться. Таким образом, вырабатывается новое понятие. Так происходит научение, и реализуются акты творчества.

Нейронными кодами памяти служат циклически повторяющиеся волны импульсов, порождаемые нейронными ансамблями. Длительность одного цикла составляет 100 мс. Число ансамблей, последовательно вовлекаемых в активность за этот период, определяется константой Ливанова. Чаще всего оно равно 10. Каждый ансамбль за один цикл активности генерирует от 1 до 10 знаков из нейронных импульсов множества нервных клеток, образующих ансамбль. Минимальное число нейронов, обеспечивающее устойчивые, незатухающие колебания ансамблевой активности, составляет около 100 клеток. Максимальное число неизвестно (порядка сотен тысяч).