

Министерство образования и науки Российской Федерации

Владивостокский государственный университет
экономики и сервиса

С.Г. КАЛИНИЧЕНКО
О.А. КОРОТИНА

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

Учебное пособие

Владивосток
Издательство ВГУЭС
2010

ББК 65.56
К 17

Рецензенты: Н.Ю. Матвеева, д-р мед. наук, профессор кафедры гистологии, цитологии и эмбриологии Владивостокского государственного медицинского университета;
Е.А. Могилёвкин, канд. психол. наук, профессор кафедры философии и психологии Владивостокского государственного университета экономики и сервиса

Калиниченко, С.Г., Коротина, О.А.

К 17 ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ [Текст]: учеб. пособие. – Владивосток: Изд-во ВГУЭС, 2010. – 80 с.

В учебном пособии систематизирован и приведен критический анализ обширного литературного материала по психофизиологии. Особое внимание уделено памяти и нейронным механизмам когнитивного обучения. Описываются категории и виды памяти, ее временная и психодинамическая организация. На основе нового фактического материала внесены уточнения и дополнения в классификацию мнестических процессов, дан глубокий анализ нейронных систем, участвующих в когнитивном кодировании.

Для студентов, обучающихся по специальности 03030165 «Психология», а также для специалистов в области физиологии высшей нервной деятельности и смежных нейронаук.

ББК 65.56

Печатается по решению РИСО ВГУЭС

© Издательство Владивостокский государственный университет экономики и сервиса, 2010

ВВЕДЕНИЕ

Одним из основных свойств нервной системы является способность к длительному хранению информации о внешних событиях. По определению, *память* – это особая форма психического отражения действительности, заключающаяся в закреплении, сохранении и последующем воспроизведении информации в живой системе. По современным представлениям, в памяти закрепляются не отдельные информационные элементы, а целостные системы знаний, позволяющие всему живому приобретать, хранить и использовать обширный запас сведений в целях эффективного приспособления к окружающему миру.

Память как результат обучения связана с такими изменениями в нервной системе, которые сохраняются в течение некоторого времени и существенным образом влияют на дальнейшее поведение живого организма. Комплекс таких структурно-функциональных изменений связан с процессом образования энграмм – следов памяти (термин, предложенный зоологом Дж. Янгом в 1950-х гг.). Память выступает также как своеобразный информационный фильтр, поскольку в ней обрабатывается и сохраняется лишь ничтожная доля от общего числа раздражителей, воздействующих на организм. Без отбора и вытеснения информации из памяти живое существо было бы, образно говоря, «затоплено» бесконечным потоком поступающих извне раздражителей. Результаты этого были бы так же катастрофичны, как и отсутствие способности к обучению и памяти.

В настоящее время проблема понимания механизмов и закономерностей памяти разрабатывается научным сообществом чрезвычайно активно. На изучение механизмов памяти направлены усилия многих отраслей знаний: психологии, нейрофизиологии, психофармакологии, генетики, биофизики и микроэлектроники. Современный этап исследований по этой проблеме характеризуется определёнными достижениями в раскрытии некоторых механизмов памяти, внесены уточнения и в представления о сущности мнестических процессов. Значительный вклад в изучение данной проблемы внесли К.В. Анохин, Р. Аткинсон, А. Бэддели, Э. Кэндел, А.Р. Лурия, Б. Милнер, Д. Норман, У. Пенфилд, Л. Сквайр, Е.Н. Соколов, Э. Тульвинг, Д. Хебб и др.

Теоретические обобщения фактического материала, полученного в экспериментах по изучению памяти, привели к возникновению нескольких гипотез, объясняющих механизм запечатления информации. В основе этих гипотез лежит представление, что память обеспечивается двумя процессами: один (рабочая память) необходим для удержания информации лишь небольшое время, во время которого происходит её анализ, а второй (долговременная память) – обеспечивает последующее хранение этой информации и результатов её анализа в течение длитель-

ного времени. Долговременная память довольно хорошо исследована: выделены и подробно описаны её разновидности (процедурная, эпизодическая и семантическая память), также показана связь этих видов долговременной памяти с различными структурами мозга. В то же время рабочая память исследована недостаточно.

До сих пор не существует единой всеобъемлющей психологической «теории памяти», которая бы могла объяснить все существующие экспериментальные данные. Нет единого мнения и по вопросу о том, какие именно области мозга обеспечивают нормальное функционирование этого вида памяти. Так, согласно базе данных интернет-ресурса MEDLINE, за последние пять лет (2003–2008) по тематике одной только рабочей памяти было опубликовано около 7000 научных статей.

В данном учебном пособии обобщаются основные разделы курса «Психофизиология», посвященные современным концепциям формирования памяти и процессов обучения на поведенческом, клеточном и молекулярном уровнях. Разделы психофизиология эмоций, движения и сознательного и бессознательного поведения в данном пособии не рассмотрены. Эти разделы нашли полное и адекватное отражение в учебнике «Психофизиология» (учебник для вузов / под ред. Ю.И. Александрова).

Тема 1. ПСИХОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПАМЯТИ: КОНЦЕПТУАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ

Память – одно из основных свойств нервной системы, выражающееся в способности длительное время хранить информацию о событиях внешнего мира и реакциях организма, неоднократно выводить эту информацию в область сознания и поведения. *Обучение и память* – две стороны одного процесса. При изучении обучения прежде всего исследуется механизм приобретения знаний, при изучении памяти – механизм хранения и использования этих знаний.

Память человека и животных включает четыре характеристики: запоминание (усвоение) информации, ее сохранение, извлечение и воспроизведение. Запоминаются не только раздражители, исходящие из внешней или внутренней среды организма, но и вызванные ими ощущения и восприятия. Благодаря свойствам памяти, человек (и животные) организует во времени и пространстве функции, которые позволяют приобретать, сохранять и использовать индивидуальный опыт, причем предыдущий опыт всегда влияет на последующее восприятие и запоминание.

Пространственная и временная организация памяти связана со многими структурами мозга. Прежде всего – это височная доля, гиппокамп и миндалина, а также связанные с ними структуры – мозжечок и кора больших полушарий, специфические и неспецифические таламические ядра. Роль этих структур была выявлена в экспериментах на животных и при различных травматических повреждениях у человека.

Медиальная височная область и гиппокамп участвуют в формировании и временном сохранении следов памяти, но не служат местами постоянного хранения информации. Больные с тяжелыми двусторонними поражениями гиппокампа не могли обучаться, не могли хранить в памяти то, что узнавали, не способны были вспомнить имя или лицо человека, которого только что видели. Память о событиях, происшедших до болезни или травмы, полностью сохранялась.

Гиппокамп получает афферентацию от всех сенсорных систем, хотя и после множества переключений и, соответственно, после обработки информации в областях этих переключений. Миндалина и гипоталамус также связаны анатомически и функционально с сенсорными и висцеральными системами организма. Через гиппокамп, миндалину, гипоталамус проходят и частично переключаются пути центрифугальные, берущие начало от разных зон коры больших полушарий.

В опытах на обезьянах показано, что только одновременное удаление гиппокампа и миндалины уничтожает результаты недавнего обучения и лишает животное возможности дальнейшего обучения. Если удалялась только миндалина или только гиппокамп, то обучение новым

формам поведения было возможно, хотя непосредственно предшествовавшее операции обучение практически было забыто животным.

Еще более существенна для организации памяти роль коры головного мозга. Медиальная часть височной коры связана с запоминанием текущих событий и наравне с гиппокампом обеспечивает сохранение у человека следов недавних событий. Люди с поврежденной височной долей (медиальная височная кора и гиппокамп) живут только в настоящем времени, у них нет недавнего прошлого. Существует в памяти только та часть жизни, которая прошла до операции или травмы. Все, что произошло в момент или после травмы человек не помнит.

О роли различных областей коры мозга в процессах памяти косвенно свидетельствует то, что у животных, выращенных в условиях воздействия на них множества сенсорных раздражителей разной модальности и обучения (например в лабиринте), слои коры толще, структура нейронов сложнее, чем у животных, выращенных в «обедненных» условиях. Найти определенное место или несколько мест в коре больших полушарий, где хранится та или иная информация или осуществляется только определенная функция памяти, пока не удалось. Делают заключение, что память широко распределена в различных областях мозга. И все-таки «преимущественные» функции структур мозга в организациях памяти существуют, как это видно было для гиппокампа и височной коры мозга. Некоторая избирательность в отношении функций памяти характеризует таламические ядра и лобную кору.

У человека с повреждением дорсомедиального ядра таламуса в результате травмы память на события, предшествовавшие травме, полностью сохранялась, но возможность усвоения нового словесного материала практически исчезла, хотя запоминание лиц и определенных мест в окружающем пространстве частично сохранилось. Скорость забывания не словесной, а пространственной информации при повреждении дорсомедиального ядра таламуса была такая же, как у здоровых людей.

Поражения медиального таламуса в сочетании с дегенерацией нейронов лобной коры и мозжечка у человека приводят к неспособности решения задач в связи с невозможностью переучивания. Различные психологические приемы, используемые для улучшения запоминания у нормальных людей, не дают никакого результата при описанной выше патологии.

Разрушение глубоких мозжечковых ядер губительно для следов памяти об обучении движениям. Изменения памяти, особенно ее эмоциональных аспектов, связаны с сохранностью миндалевидного комплекса (миндалины). Интактность лобных долей необходима для выполнения отсроченных реакций, сохранность височной коры является условием сохранения памяти как на относительно недавние, так и на отдаленные по времени события.

У человека существует не менее трех различных типов памяти: «непосредственный отпечаток» сенсорной информации (иконическая память), кратковременная и долговременная память. В зависимости от рецепторов, воспринимающих раздражения, выделяют зрительную, слуховую, осязательную, обонятельную, вкусовую и другие «памяти».

Иконическая память удерживает точную и полную картину, воспринимаемую органами чувств, т.е. образ предмета. Длительность хранения образа 0,1–0,5 с. Емкость ее ограничена 3–5 элементами. Этот тип связывают с чисто сенсорными процессами – последствием в периферических и центральных звеньях, связанным с инерционностью периферического процесса, например разложением зрительного пигмента.

Кратковременная память удерживает не точную копию предмета, события, явления, а их частичное отображение, емкость ее невелика – 7 ± 2 предъявляемых элемента. Длительность сохранения следов от 5 до 60 с. Запоминание связано с повторением, например, 5–7 слов или цифр, что позволяет сохранять информацию более длительное время.

Долговременная память удерживает огромный объем информации. Все, что содержится в памяти более одной минуты, переводится в систему долговременной памяти, где и сохраняется часами, а иногда на протяжении всей жизни. Основой функционирования системы, которая имеет дело с большим количеством запечатленной в памяти информации, является не физическая емкость, а способность отыскать ответ на поставленный перед такой системой вопрос. Именно поэтому долговременная память составляет основное звено в организации восприятия и целенаправленного поведения, обеспечивая хранение, извлечение и воспроизведение информации из внешней и внутренней среды организма.

Переход от кратковременной к долговременной памяти – это преобразование процесса получения информации в процессе ее сохранения. Одна из систем мозга, обеспечивающих подобное преобразование, – гиппокамп. В процессах перехода информации от кратковременного к длительному хранению участвует внимание (сознательный компонент), которое контролируется ретикулярной формацией мозга. Часть данных запоминается и в отсутствие внимания – это произвольное запоминание (подсознательный компонент). Запоминание или консолидация следов памяти осуществляется с участием медиальной височной доли и гиппокампа. После консолидации следов данные становятся постоянной информацией содержанием долговременной памяти.

Запоминание осуществляется двумя способами – процедурным и декларативным. Процедурное запоминание связано с получением и хранением знаний о том, как надо действовать, а декларативное – о том, что составляет основу действия. Классические условные рефлексы – это способы приобретения и закрепления знаний о том, как надо действо-

вать. Процедурная память связана только с теми нервными структурами, которые непосредственно участвуют в усвоенных действиях. Познавательные процессы связаны с осознанием действий. Произвольные осознанные действия (в том числе и речь) являются примером приобретения декларативной памяти, которая предполагает участие височных отделов мозга. Физиологические механизмы извлечения и воспроизведения материала, сохраняемого в памяти, неизвестны. Структуры мозга участвуют в процессах обучения памяти. Считают, что особо важна роль крупных нейронов.

Накопление и хранение информации в памяти обеспечивается за счет электрических и химических процессов, происходящих в мозге и обуславливающих происходящие в нем структурные изменения. Физиологической основой памяти являются следы в нервной системе от предыдущих раздражений. Следовые процессы являются общим свойством нервной системы, поэтому трудно предполагать наличие каких-либо специализированных центров памяти. Одним из конкретных проявлений сохранения следов раздражений является доминантный очаг возбуждения, который, будучи системой с обратной связью, поддерживает ритм, локализацию, стойкость возбуждения и торможения. Длительное хранение следов памяти обеспечивается взаимосвязями между нейронами, их активностью и химическими изменениями в самих нейронах, что приводит к созданию новых структурных основ для хранения информации. Процесс изменения свойств цепи при циркуляции нейронной активности называется консолидацией следа (энграммы). Консолидация следа, на которой основана постоянная структура памяти, осуществляется в результате химического кодирования и активизации синаптических соединений.

Возбужденный нейрон передает информацию другим нейронам, генерируя импульсы. Эти сигналы распространяются, как волна, вдоль аксона (длинного отростка) нервной клетки и превращаются в синапсах (участках контакта между нейронами) в химические сигналы. Когда нейрон находится в состоянии покоя, на его мембране поддерживается разность электрических потенциалов на уровне приблизительно 70 мВ (внутренняя поверхность мембраны заряжена по отношению к внешней отрицательно). В покое мембрана лучше проницаема для ионов калия, чем натрия. При стимуляции клетки проницаемость для натрия увеличивается и в клетку быстро проникают положительные заряды. В результате возникает импульс – мгновенное изменение знака мембранного потенциала. Импульс инициируется там, где аксон отходит от тела нейрона, и распространяется по направлению от него.

Когда импульс достигает терминалей (окончания) аксона пресинаптического нейрона, он вызывает выделение из них молекул нейро-

медиатора. Молекулы медиатора диффундируют через синаптическую щель – узкое пространство между пресинаптической и постсинаптической мембранами – и связываются с рецепторами в последней. Такое связывание ведет к ее открыванию ионных каналов и к генерированию потенциалов действия в постсинаптическом нейроне. Длительное многократное раздражение одних и тех же нейронных цепей вызывает изменения в структурных и химических синапсах. Особое значение имеют различные нейропептиды. Они непосредственно или через систему вторичных посредников (циклических нуклеотидов, ионов кальция) способны воздействовать на ядерную ДНК и РНК нейронов. Нейропептиды обнаруживаются в окончаниях аксонов нейронов одновременно с медиаторами, образуя нейропептид-спутник. Он очень стабилен, облегчает проведение возбуждения через синапс, усиливает действие медиатора.

Эндогенные опиатные пептиды – эндорфины и энкефалины – улучшают сохранение условных рефлексов, замедляют их угашение, т.е. заметно влияют на обучение и память. Гормоны гипофиза вазопрессин и окситоцин оказывают антагонистическое влияние на память: вазопрессин улучшает, окситоцин нарушает долговременную память, в частности выработанные навыки.

1.1. Классификация видов памяти и научения

В нейрофизиологии выделяют следующие элементарные механизмы научения: привыкание, сенситизацию, временную связь (условный рефлекс). Согласно И.П. Павлову, физиологической основой запоминания служит условный рефлекс как акт образования временной связи между стимулом и реакцией. Эти формы памяти и научения называют простыми, чтобы отличать от научения, имеющего произвольный, осознанный характер. Элементарные формы научения есть даже у беспозвоночных.

Привыкание проявляется в постепенном уменьшении реакции по мере повторного предъявления раздражителя. Привыкание всегда сопровождает угашение ориентировочной реакции. Сенситизация представляет собой процесс, противоположный привыканию. Он выражается в снижении порога при предъявлении раздражителей. Благодаря сенситизации организм начинает реагировать на ранее нейтральный раздражитель.

Существует также разделение памяти на генотипическую и фенотипическую. Первая – генотипическая, или филогенетическая, связана с безусловными рефлексами и инстинктами. Вторая – фенотипическая – обеспечивает обработку и хранение информации, приобретаемой в ходе онтогенеза на основе различных механизмов научения.

1.2. Специфические виды памяти

В ходе совершенствования механизмов адаптации развились и упорочились более сложные формы памяти, связанные с запечатлением разных сторон индивидуального опыта.

Модально-специфические виды. Мнестические процессы могут быть связаны с деятельностью разных анализаторов, поэтому существуют специфические виды памяти соответственно органам чувств: зрительная, слуховая, тактильная, обонятельная, двигательная. Следует упомянуть, что уровень развития этих видов памяти у разных людей различен. Не исключено, что последнее связано с индивидуальными особенностями анализаторных систем. Например, встречаются индивиды с необыкновенно развитой зрительной памятью. Это явление – эйдети́зм – выражается в том, что человек в нужный момент способен воспроизвести во всех деталях ранее виденный предмет, картину, страницу книги и т.д. Эйдетический образ отличается от обычных тем, что человек как бы продолжает воспринимать образ в его отсутствие. Предполагается, что физиологическую основу эйдетических образов составляет остаточное возбуждение зрительного анализатора. Хорошо развитая модально-специфическая память нередко является профессионально важным качеством: например, слуховая память музыкантов, вкусовая и обонятельная дегустаторов, двигательная гимнастов и т.д.

Образная память. Запечатление и воспроизведение картин окружающего мира связаны с синтезом модально-специфических впечатлений. В этом случае фиксируются сложные образы, объединяющие зрительные, слуховые и другие модально-специфические сигналы. Такую память называют образной. Образная память гибка, спонтанна и обеспечивает длительное хранение следа. По некоторым представлениям, ее морфологической основой служат сложные нейрональные сети, включающие взаимосвязанные нейронные звенья, расположенные в разных отделах мозга. Поэтому выпадение какого-либо одного звена или нескольких звеньев образной памяти не способно разрушить всю ее структуру. Это дает образной памяти большие преимущества как в эффективности процессов усвоения и хранения, так и в объеме и прочности фиксации информации. С подобными особенностями образной памяти, вероятно, связаны внезапные, нередко безо всяких усилий припоминания забытого материала.

Помимо этого иногда выделяют также эмоциональную и словесно-логическую память.

Эмоциональная память. Эмоциональная память связана с запоминанием и воспроизведением эмоциональных переживаний. Эмоциональ-

но окрашенные воспоминания могут возникать как при повторном воздействии раздражителей, обусловивших это состояние, так и в отсутствие последних. Эмоционально окрашенное впечатление фиксируется практически мгновенно и произвольно, обеспечивая пополнение подсознательной сферы человеческой психики. Также произвольно информация воспроизводится из эмоциональной памяти. Этот вид памяти во многом сходен с образной, но иногда эмоциональная память оказывается даже более устойчивой, чем образная. Ее морфологической основой предположительно служат распределенные нервные сети, включающие нейрональные группы их разных отделов коры и подкорковых ядер.

Словесно-логическая память. Словесно-логическая (или *семантическая*) – это память на словесные сигналы и символы, обозначающие как внешние объекты, так и внутренние действия и переживания. Ее морфологическую основу можно схематически представить как упорядоченную последовательность линейных звеньев, каждое из которых соединено, как правило, с предшествующим и последующим. Сами же цепи соединяются между собой только в отдельных звеньях. В результате выпадение даже одного звена (например, вследствие органического поражения нервной ткани) ведет к разрыву всей цепи, нарушению последовательности хранимых событий и к выпадению из памяти большего или меньшего объема информации.

Рабочая память. На основании того, нейроны каких областей мозга активируются во время функционирования рабочей памяти, или того, какие нарушения памяти возникают при различных мозговых травмах, разные исследователи главную роль в обеспечении рабочей памяти приписывают различным церебральным структурам. В настоящее время возникла парадоксальная ситуация – гораздо труднее определить, активация каких областей мозга при выполнении задач, требующих рабочей памяти, пока ещё не описана в литературе. Так, наиболее часто обеспечение функционирования рабочей памяти связывают с префронтальной корой (Гольдман-Ракич, 1992; Thomas et al, 1999), мозжечком (Schumacher, 1996; Desmond et al, 1997; Holcomb et al, 1998; Okuda et al, 2000; Zhang et al, 2003), вентролатеральными ядрами таламуса (Luczywek, Mempel, 1987; Калашникова и др., 1998), гипоталамо-гипофизарной областью (Хомская, 2002; Захаров, Яхно, 2003), хвостатым ядром (Divac et al, 1967; Partiot et al, 1996), бледным шаром (Бехтерева, 1988), поясной извилиной (Буклина, 1997а) и передними отделами височной коры (Меерсон, 1985). Основная причина такого многообразия экспериментальных данных заключается в сложности исследования собственно рабочей памяти. Проблема состоит в том, что одновременно

с процессом удержания информации в рабочей памяти протекает множество других частично параллельных, а частично взаимосвязанных психических процессов. Это и процессы непосредственной обработки информации при восприятии, процессы внимания к стимулу, процесс перекодирования информации из одной формы в другую, и, наконец, процессы непосредственного использования удерживаемой в памяти информации либо при решении некоторой когнитивной задачи, либо в ходе её воспроизведения.

1.3. Временная организация памяти

Не менее важным критерием формирования энграмм является продолжительность закрепления и сохранения информации в нейронной сети. Принято подразделять память на три вида:

- иконическую, или сенсорную (ИП);
- кратковременную, или оперативную (КВП);
- долговременную, или декларативную (ДВП).

Иногда последний вид памяти называется пропозиционной, вторичной или семантической. Считается, что каждый из этих видов памяти обеспечивается различными мозговыми процессами и механизмами, связанными с деятельностью функционально и структурно различных мозговых систем.

Длительность хранения в сенсорной, или иконической, памяти составляет 250–400 мс, однако по некоторым данным этот процесс может продолжаться до 4-х с. Объем ИП при наличии соответствующей инструкции от 12 до 20 элементов. Длительность хранения в кратковременной памяти около 12 с, при повторении дольше. Объем КВП представлен широко известным числом Миллера 7 ± 2 элемента. Длительность хранения в ДВП неопределенно долгая, объем велик, по некоторым представлениям, неограничен. Подобную временную типологию памяти подтверждают эксперименты с животными по научению, в которых показано, что запоминание ухудшается, если сразу же за научением следует удар электрическим током (электроконвульсивный шок — ЭКШ), т.е. ЭКШ препятствует переносу информации из кратковременной памяти в долговременную. Аналогично, травма, полученная человеком, не сказывается сразу на воспроизведении событий, но уже через несколько минут человек не может точно вспомнить всех обстоятельств происшествия.

О существовании двух различных хранилищ памяти (долговременного и кратковременного) свидетельствуют такие факты. Две группы испытуемых — здоровые и больные амнезией — должны были воспроизвести список из 10 слов сразу после заучивания и с задержкой в 30 с.

В момент задержки испытуемые обеих групп должны были решать арифметическую задачу. Значимых различий между двумя группами испытуемых при немедленном воспроизведении обнаружено не было, в то время как при отсроченном воспроизведении у больных амнезией объем запоминания был намного ниже. Этот эксперимент подтверждает, что механизмы кратковременной и долговременной памяти у человека различны.

Во всех вышеперечисленных видах памяти имеет место фиксация информации, включающая в себя, по крайней мере, три этапа:

- формирование энграммы, т.е. следа, оставляемого в мозгу тем или иным событием;
- сортировка и выделение новой информации;
- долговременное хранение значимой информации.

1.4. Механизмы запечатления

Сложной проблемой является механизм образования следов памяти, выделение структурных образований, участвующих в хранении и воспроизведении имеющихся следов, а также тех структур, которые регулируют эти процессы.

Опыты К. Лешли. Пионер в области исследования памяти Карл Лешли пытался с помощью хирургического вмешательства в мозг дать ответ о пространственном расположении памяти, по аналогии с речевыми, моторными или сенсорными зонами. Лешли обучал разных животных решать определенную задачу. Потом он удалял у этого животного один за другим различные участки коры — в поисках места расположения следов памяти — энграмм. Однако, независимо от того, какое количество корковой ткани было удалено, найти то специфическое место, где хранятся следы памяти (энграммы) Лешли не удалось. Свою классическую статью он закончил выводом о том, что память одновременно находится в мозгу везде и нигде.

Впоследствии этим фактам было найдено объяснение. Оказалось, что в процессах памяти участвуют не только кора, но и многие подкорковые образования и, кроме того, следы памяти широко представлены в коре и при этом многократно дублируются.

Этапы формирования энграмм. По современным представлениям, фиксация следа в памяти осуществляется в три этапа.

Вначале в иконической памяти на основе деятельности анализаторов возникает сенсорный след (зрительный, слуховой, тактильный и т.п.). Эти следы составляют содержание сенсорной памяти.

На втором этапе сенсорная информация направляется в высшие отделы головного мозга. В корковых зонах, а также в гиппокампе и лимбической системе происходит анализ, сортировка и переработка сигналов с целью выделения из них новой для организма информации. Есть данные, что гиппокамп в совокупности с медиальной частью височной доли играет особую роль в процессе закрепления (консолидации) следов памяти. Речь идет о тех изменениях, которые происходят в нервной ткани при образовании энграмм. Гиппокамп, по-видимому, выполняет роль селективного входного фильтра. Он классифицирует все сигналы и отбрасывает случайные, способствуя оптимальной организации сенсорных следов в долговременной памяти. Он также участвует в извлечении следов из долговременной памяти под влиянием мотивационного возбуждения. Роль височной области предположительно состоит в том, что она устанавливает связь с местами хранения следов памяти в других отделах мозга, в первую очередь, в коре больших полушарий. Другими словами, она отвечает за реорганизацию нервных сетей в процессе усвоения новых знаний; когда реорганизация закончена, височная область в дальнейшем процессе хранения участия не принимает.

На третьем этапе следовые процессы переходят в устойчивые структуры долговременной памяти. Перевод информации из кратковременной памяти в долговременную по некоторым предположениям может происходить как во время бодрствования, так и во сне.

1.5. Системы регуляции памяти

Важным параметром классификации памяти является уровень управления, или регуляции, мнестических процессов. По этому признаку выделяют произвольную и произвольную память. В первом случае запоминание и воспроизведение происходит без усилий, во втором — в результате осознанной мнестической деятельности. Очевидно, что эти процессы имеют разное мозговое обеспечение. Основной из задач, встающих при изучении проблемы памяти, является перспектива овладеть механизмами управления памятью. В этом отношении достигнуты значительные успехи. Эффективным подходом к управлению обучением и памятью является использование психофармакологических соединений и биологически активных соединений, в том числе олигопептидов. Другими словами, отдельные лекарственные соединения способны регулировать обучение и память. Эта регуляция имеет три уровня — системный, межнейронный (осуществляемый на уровне синапсов) и клеточный.

Системный уровень регуляции памяти обеспечивается особенностями действия того или иного вещества, определяемыми его избирательным накоплением в структурах мозга, активированных обучением

(гиппокампе, коре, ретикулярной формации). Например, психостимуляторы, активирующие ретикулярную формацию и кору, повышают эффективность и скорость обучения. Повышение возбудимости коры мозга под влиянием ноотропных соединений значительно облегчает процессы запоминания. Наоборот, фармакологические вещества, активирующие гиппокамп, препятствуют обучению, но способствуют более длительному сохранению информации (следов памяти). Вещества, усиливающие внимание и активирующие мотивацию, стимулируют обучение и сохранение следа памяти. Напротив, вещества, снижающие мотивационный уровень, затрудняют обучение и нарушают процесс формирования следа памяти.

Межнейронный уровень регуляции памяти включает межнейронные взаимодействия на синаптическом уровне. Он обеспечивается наличием в нервных клетках сложных биохимических систем, к которым относятся нейроспецифические белки, нейропептиды, аминокислоты, медиаторы и некоторые гормоны. Это эндогенные регуляторы обучения и памяти. На этом уровне именно через регуляцию эндогенных соединений осуществляется регуляция обучения и памяти фармакологическими соединениями. Конечным результатом действия этих веществ является увеличение эффективности синаптической передачи, что лежит в основе механизмов обучения и памяти. Модуляция эффективности синаптической передачи эндогенными регуляторами осуществляется их непосредственным влиянием на постсинаптические рецепторы.

Клеточный уровень регуляции памяти реализуется непосредственно на уровне клеток, является установленным фактом, что все этапы формирования, сохранения и воспроизведения следа памяти включают биофизические и биохимические изменения в нейронах. К этим изменениям относятся изменения проницаемости клеточных мембран для ионов, усиление в синтезе белков, усиление экспрессии генома клеток и т.д. Эти изменения повышают возбудимость нейронов, облегчая узнавание нейронов и установление прочной функциональной связи между ними в ансамбле, на уровне которого хранится след памяти. Влияние всех фармакологических веществ реализуется, в конечном счете, именно на этом уровне через сложнейшие внутриклеточные механизмы.

В целом система управления и регуляции памяти в головном мозге включает неспецифические и специфические компоненты. При этом выделяются два уровня регуляции: 1) неспецифический (общемозговой) – сюда относят ретикулярную формацию, гипоталамус, неспецифический таламус, гиппокамп и лобную кору; 2) модально-специфический (локальный), связанный с деятельностью анализаторных систем.

По современным представлениям, неспецифический уровень регуляции участвует в обеспечении практически всех видов памяти. Из клиники очаговых поражений мозга известно, что существуют так назы-

ваемые модально-неспецифические расстройства памяти, когда ослабление или утрата функций памяти не зависит от характера стимула. Они возникают при поражении глубоких структур мозга: ретикулярной формации ствола, дизэнцефальной области, лимбической системы, гиппокампа. В случае поражения гиппокампа возникает известное заболевание — корсаковский синдром, при котором больной при сравнительной сохранности следов долговременной памяти утрачивает память на текущие события.

Установлено также, что при активации ретикулярной формации формирование энграмм происходит эффективнее, а при снижении уровня активации, напротив, ухудшается как произвольное, так и произвольное запоминание любого нового материала, независимо от его сложности и эмоциональной значимости. Наряду с этим улучшение кратковременной памяти (увеличение объема при предъявлении информации в быстром темпе) может наблюдаться при электрической стимуляции таламокортикальной системы. В то же время при разрушении ряда областей таламуса возникают затруднения в усвоении новой информации или сохранении заученной ранее.

В обеспечении произвольного запоминания, или мнестической деятельности, ведущую роль играют лобные доли коры, особенно левой лобной доли.

Модально-специфический, или локальный, уровень регуляции памяти обеспечивается деятельностью анализаторных систем, главным образом на уровне первичных и ассоциативных зон коры. При их нарушении возникают специфические формы нарушения мнестических процессов, имеющие избирательный характер.

Таким образом, система регуляции памяти имеет иерархическое строение, и полное обеспечение функций и процессов памяти возможно лишь при условии функционирования всех ее звеньев. Память следует понимать как системное (эмерджентное) свойство всего мозга и даже целого организма. Поэтому уровень, на котором возможно понимание памяти, — это уровень живой системы в целом.

Вопросы для самопроверки

1. В чем заключается специфика внимания по сравнению с другими регуляторными процессами?
2. Каковы основные функции внимания?
3. Какие вы знаете свойства внимания?
4. Назовите формы биологической памяти и временной организации памяти.
5. Как меняются физиологические параметры нейронов при переводе кратковременной памяти в долговременную?

Тема 2. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ТЕОРИИ ПАМЯТИ

В современной нейробиологии и психофизиологии существует целый ряд теорий и моделей, объясняющих разные стороны функционирования памяти.

Теория Д. Хебба. Первые исследования физиологических основ памяти связаны с именем Д. Хебба. В 1940-е гг. он ввел понятия кратковременной и долговременной памяти и предложил теорию, объясняющую их нейрофизиологическую природу. По Хеббу, кратковременная память – это процесс, обусловленный повторным возбуждением импульсной активности в замкнутых цепях нейронов, не сопровождающийся морфологическими изменениями. Долговременная память, напротив, базируется на структурных изменениях, возникающих в результате модификации межклеточных контактов – синапсов. Хебб полагал, что эти структурные изменения связаны с повторной активацией (по его определению – «повторяющейся реверберацией возбуждения») замкнутых нейронных цепей, например, путей от коры к таламусу или гиппокампу и обратно к коре.

Повторное возбуждение нейронов, образующих такую цепь, приводит к тому, что в них возникают долговременные изменения, связанные с ростом синаптических соединений и увеличением площади их контакта между пресинаптическим аксоном и постсинаптической клеточной мембраной. После установления таких связей эти нейроны образуют клеточный ансамбль, и любое возбуждение хотя бы одного относящегося к нему нейрона, приводит к возбуждению весь ансамбль. Это и есть нейрональный механизм хранения и извлечения информации из памяти. Непосредственно же основные структурные изменения, согласно Хеббу, происходят в синапсах в результате процессов их роста или метаболических изменений, усиливающих воздействие каждого нейрона на следующий нейрон.

Достоинство этой теории в том, что она толкует память не как статическую запись или продукт изменений в одной или нескольких нервных клетках, а как процесс взаимодействия многих нейронов на основе соответствующих структурных изменений. Современные подходы к изучению физиологических механизмов памяти в значительной степени связаны с развитием изложенных выше идей Д. Хебба.

Синаптическая теория. Свое название эта теория получила из-за того, что главное внимание в ней уделяется роли синапса в фиксации следа памяти. Она утверждает, что при прохождении импульса через определенную группу нейронов возникают стойкие изменения синаптической проводимости в пределах определенного нейронного ансамбля.

Один из наиболее авторитетных исследователей нейробиологических основ памяти С. Роуз подчеркивает: при усвоении нового опыта,

необходимого для достижения каких-либо целей, происходят изменения в определенных клетках нервной системы. Эти изменения, выявляемые морфологическими методами с помощью световой или электронной микроскопии, представляют собой стойкие модификации структуры нейронов и их синаптических связей.

Г. Линч и М. Бодри (1984) предложили следующую гипотезу. Повторная импульсация в нейроне, связанная с процессом запоминания, предположительно, сопровождается увеличением концентрации кальция в постсинаптической мембране, что приводит к расщеплению одного из ее белков. В результате этого освобождаются замаскированные и ранее неактивные белковые рецепторы (глутаматрецепторы). За счет увеличения числа этих рецепторов возникает состояние повышенной проводимости синапса, которое может сохраняться до 5–6 суток.

Эти процессы тесно связаны с увеличением диаметра и усилением активности так называемого аксошиповикового синапса – наиболее пластичного контакта между нейронами. Одновременно с этим образуются новые шипики на дендритах, а также увеличиваются число и величина синапсов. Таким образом, экспериментально показаны морфологические изменения, сопровождающие формирование следа памяти.

Реверберационная теория. Основания теории были выдвинуты известным нейрофизиологом Лоренте де Но. Теория базировалась на существовании в структурах мозга замкнутых нейронных цепей. Известно, что аксоны нервных клеток соприкасаются не только с дендритами других клеток, но могут и возвращаться обратно к телу своей же клетки. Благодаря такой структуре нервных контактов, появляется возможность циркуляции нервного импульса по ревербирующим (постепенно затухающим) кругам возбуждения разной сложности. В результате возникающий в клетке разряд возвращается к ней либо сразу, либо через промежуточную цепь нейронов и поддерживает в ней возбуждение. Эти стойкие круги ревербирующего возбуждения не выходят за пределы определенной совокупности нервных клеток и рассматриваются как физиологический субстрат сохранения энграмм. Именно в реверберационном круге возбуждения происходит переход из кратковременной в долговременную память.

С этим непосредственно связана гипотеза А.С. Батуева о двух нейронных системах, обеспечивающих оперативную память. Одна система, включающая «нейроны памяти», работает на эстафетно-реверберационном принципе передачи информации, когда отдельные группы нейронов памяти вовлекаются друг за другом, представляя собой своеобразные «нейронные ловушки», поскольку возбуждение в них циркулирует в течение 1,5–2 с. Другая система обеспечивает надежность переходных процессов: переключение информации с «сенсорных» нейронов на «нейроны памяти» и далее на нейроны «моторных программ» и т.д. Их

взаимодействие позволяет эффективно запоминать текущую информацию.

Однако реверберационная теория не дает ответа на ряд вопросов. В частности, она не объясняет причину возврата памяти после электрошоковых воздействий, т.к. согласно этой теории в подобных случаях возврата памяти не должно быть.

Нейронные модели памяти. С развитием микроэлектродной техники появилась возможность изучения электрофизиологических процессов, лежащих в основе памяти на уровне нервной клетки. Наиболее эффективным оказался метод внутриклеточного отведения электрической активности отдельного нейрона. С его помощью можно анализировать роль синаптических процессов в изменении активности нейрона. В частности, на этой основе были установлены нейронные механизмы простой формы обучения – привыкания. Изучение нейронных основ памяти сопряжено с поиском структур, нейроны которых обнаруживают пластические изменения при обучении. Экспериментальным путем такие нейроны обнаружены у животных в гиппокампе, ретикулярной формации и некоторых зонах коры.

Исследования М.Н. Ливанова и С.Р. Раевой показали, что активация оперативной памяти у человека сопровождается изменением активности нейронов многих структур мозга. При применении тестов на оперативную и произвольную память были обнаружены «пусковые» нейроны, расположенные в головке хвостатого ядра и передней части зрительного бугра, которые отвечали лишь на речевые команды типа: «запомните», «повторите». В контексте векторной психофизиологии разрабатывает нейронную модель памяти Е.Н. Соколов. По его представлениям, разнообразная информация закодирована в нейронных структурах мозга в виде особых векторов памяти, которые создаются набором постсинаптических локусов на теле нейрона-детектора, имеющих разную электрическую проводимость. Этот вектор определяется как единица структурного кода памяти. Вектор восприятия состоит из набора постсинаптических потенциалов разнообразной амплитуды. Размерности всех векторов восприятия и всех векторов памяти одинаковы. Если узор потенциалов полностью совпадает с узором проводимостей, то это соответствует идентификации воспринимаемого сигнала.

Частотная фильтрация и память. Концепция частотной фильтрации предполагает, что обработка информации в зрительной системе осуществляется через нейронные комплексы, наделенные свойствами двумерных пространственно-частотных фильтров. Такие фильтры осуществляют анализ параметров стимула по принципу, описываемому разложением Фурье. При этом механизмы хранения энграмм находят своеобразное выражение в концепции пространственно-частотного анализа. Предполагается, что в памяти фиксируется только гармонический

состав нервных импульсов, а узнавание знакомых объектов упрощается за счет того, что отношение частот внутри гармонического состава не зависит от абсолютной величины импульса. Именно поэтому для оперативной памяти требуется столь малый объем. В то же время в контексте этой модели конкретные механизмы функционирования памяти еще далеко не ясны. Однако показано, что различные пространственные частоты по-разному взаимодействуют с памятью: высокочастотная информация сохраняется в кратковременной памяти дольше, чем низкочастотная. Кроме того, нейронные механизмы, формирующие основные функциональные свойства фильтров, их пространственно-частотную избирательность, по-видимому, различным образом представлены в долговременной памяти.

Математическое моделирование памяти. Математическое моделирование на уровне суммарной биоэлектрической активности мозга применяется и к изучению памяти. Исходя из представлений об импульсном кодировании сигналов в памяти и цикличности нейронных процессов А.Н. Лебедев предлагает математическую модель, которая, используя некоторые характеристики основного ритма электроэнцефалограммы – альфа-ритма, позволяет количественно оценить объем долговременной памяти и некоторые другие ее характеристики.

Физиологическими основами памяти, согласно А.Н. Лебедеву, служат пачки нейронных импульсов, способные циклически повторяться. Каждая пачка импульсов – своеобразная «буква» универсального нейронного кода. Сколько разных пачек по числу импульсов в каждой, столько разных букв в нейронном коде. Пачки импульсов возникают друг за другом и образуют ограниченные цепочки. Это кодовые слова. Каждой цепочке, т.е. каждому кодовому слову, соответствует свой, порождающий его ансамбль нейронов.

В результате каждому приобретенному образу памяти (слову, предмету, явлению и т.п.) соответствует свой нейронный ансамбль. Нейроны ансамбля, хранящие один образ, активизируются согласованно, циклически. Колебания клеточных потенциалов, связанные с импульсацией нейронов, создают повторяющийся узор биопотенциалов. Причем каждому образу соответствует свой собственный узор. Часть нейронов ансамбля могут «замолкать» или включаться в работу другого ансамбля, другого образа. При этом ансамбль может не только приобретать нейроны (повторение), но и терять их (забывание). Предполагается, что работу одного ансамбля может обеспечить число нейронов от 100 до 1000. Нейроны одного ансамбля не обязательно размещаются рядом, однако часть нейронов любого образа располагается в ретикулярной формации ствола и промежуточного мозга, другие нейроны размещаются в старой и новой коре, в ее первичных, вторичных и третичных зонах.

А.Н. Лебедев предполагает, что узоры, образованные волнами активности какого-либо ансамбля, повторяются чаще всего через 100 мс, т.е. после каждого нервного импульса клетка «отдыхает», восстанавливаясь в течение 10 мс. Это так называемая относительная рефрактерная фаза, снижающая способность нейрона включаться в коллективную деятельность под влиянием протекающих к нему импульсов от других нейронов. Таким образом, синхронные импульсы многих нейронов ансамбля возникают друг за другом с промежутками около 1 мс, составляя группу, которая и является минимальной кодовой единицей памяти. Цепочка из групп, появляющаяся в одном цикле активности, может быть названа нейронным, кодовым «словом», а отдельная группа в составе слова — кодовой «буквой».

Представление о циклических кодах памяти оказалось также продуктивным и для теоретического расчета быстродействия памяти, проявляющегося в скорости мнемического поиска и быстроте принятия решения в ситуации выбора.

Тема 3. БИОХИМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПАМЯТИ

Поиску специфических веществ, ответственных за хранение информации – «информационных молекул», посвящено немало исследований. Исходно эти исследования опирались на предположение, что все этапы формирования, удержания и воспроизведения энграмм можно представить в виде последовательности биохимических процессов.

«Молекулы памяти». Первые гипотезы, связывающие запечатление информации с биохимическими изменениями в нервной ткани, родились на основе широко известных в 1960-е гг. опытов Г. Хидена, которые показали, что образование следов памяти сопровождается изменениями свойств РНК и белка в нейронах. Выяснилось, что раздражение нервной клетки увеличивает в ней содержание РНК и оставляет длительные биохимические следы, сообщающие клетке способность резонировать в ответ на повторные действия одних и тех же раздражителей. Таким образом, было установлено, что РНК играет важную роль в механизмах формирования и сохранения следов памяти. Однако в более поздних работах было показано, что в консолидации энграмм памяти ведущую роль играет ДНК, которая может служить хранилищем не только генетической, но и приобретенной информации, а РНК обеспечивает передачу специфического информационного кода. Высказывалось даже предположение, что неспособность зрелых нейронов делиться имеет своей целью предотвратить разрушение приобретенной информации, хранящейся в ДНК нейрона.

Эти открытия имели большой научный и общественный резонанс. Некоторые исследователи, например, увлеклись идеей улучшения памяти путем введения этих биохимических компонентов в рацион питания. Однако если иметь в виду, что крупные молекулы такого типа распадаются в кишечнике на составляющие их аминокислоты до включения их в обмен веществ потребителя, надежных результатов здесь получить было невозможно.

Другим примером той же логики служили попытки переноса («транспорта памяти») от обученных животных к необученным. Методически это осуществлялась с помощью инъекций мозгового субстрата животного-донора, обученного простым навыкам, животному-реципиенту, ранее не обучавшемуся. Наибольшую популярность в связи с этим приобрели эксперименты Г. Унгара, который предпринял попытку выделить особое вещество — пептид «скотофобин», передающий информацию о страхе перед темнотой. Многочисленные проверки, следовавшие за этим открытием, не дали положительных результатов.

Англичанин С. Роуз в течение многих лет изучал «механизмы памяти» и написал увлекательную книгу «Устройство памяти от молекул

к сознанию» (в русском переводе она вышла в 1995 году). Свои эксперименты он проводил на цыплятах. Им предлагали несколько бусин, одна из которых была горькой. Когда цыплята научились не клевать горькую бусину, различные отделы мозга обученных и необученных цыплят подвергали биохимическому анализу. Выявилось, что при обучении происходит каскад клеточных процессов. Они начинаются открытием ионных каналов в синаптических мембранах и работой сложной системы внутриклеточных сигналов, ведущей к синтезу новых белков. Эти белки, в свою очередь, включаются в мембраны отростков нервных клеток (дендритов) и приводят к изменениям, например к увеличению количества «шипииков» на поверхности дендритов, которые можно увидеть с помощью микроскопа. И тогда происходит изменение электрических свойств нервных клеток. Интереснее всего, что уже через час после формирования таких «следов памяти» те участки мозга, где они образовались, оказываются ненужными для того, чтобы вспомнить выученное. Создается впечатление, что следы «двигаются», распределяясь между разными участками мозга.

Итак, концепции биохимического кодирования индивидуального опыта в памяти опираются на две группы фактов: 1) образование в мозге при обучении новых биохимических факторов (например «пептидов памяти»); 2) возможность передачи приобретенной информации необученному мозгу с помощью этих факторов. Однако идея существования биохимических факторов, способных к сохранению и переносу информации, большинством исследователей воспринимается критически. В настоящее время считается, что гипотеза молекулярного кодирования индивидуального опыта не имеет прямых фактических доказательств. Несмотря на то, что установлена существенная роль нуклеиновых кислот и белков в механизмах научения и памяти, предполагается, что принимающие участие в формировании новой ассоциативной связи РНК и белки специфичны лишь по отношению к функциональному изменению участвующих в процессе синапсов и неспецифичны по отношению к самой информации.

Медиаторные системы. Медиаторам – химическим посредникам в синаптической передаче информации – придается большое значение в обеспечении механизмов долговременной памяти. Основные медиаторные системы головного мозга – холинэргическая и моноаминоэргическая (включает норадреноэргическую, дофаминэргическую и серотонинэргическую) – принимают самое непосредственное участие в обучении и формировании энграмм памяти. Так, экспериментально установлено, что уменьшение количества норадреналина замедляет обучение, вызывает амнезию и нарушает извлечение следов из памяти.

Р.И. Кругликов (1986) разработал концепцию, в соответствии с которой в основе долговременной памяти лежат сложные структурнохимиче-

ские преобразования на системном и клеточном уровнях головного мозга. При этом холинэргическая система мозга обеспечивает информационную составляющую процесса обучения. Моноаминоэргические системы мозга в большей степени связаны с обеспечением подкрепляющих и мотивационных составляющих процессов обучения и памяти.

Показано, что под влиянием обучения увеличивается количество холинорецепторов, т.е. рецепторов, расположенных на теле нейрона и отвечающих за обнаружение медиатора ацетилхолина. В процессе образования условного рефлекса повышается чувствительность соответствующих нейронов к ацетилхолину, что облегчает обучение, ускоряет запоминание и способствует более быстрому извлечению следа из памяти. В то же время вещества, препятствующие действию ацетилхолина, нарушают обучение и воспроизведение, вызывая амнезию (потерю памяти).

Важно подчеркнуть, что холинэргическая система испытывает на себе модулирующее влияние со стороны моноаминоэргической системы. Под действием этих влияний может изменяться активность холинэргических синапсов и запускаться цепь биохимических внутриклеточных процессов, приводящих к более эффективному образованию энграмм.

Значение биохимических исследований памяти. Биохимические методы, позволяющие проникнуть в последовательность процессов, разыгрывающихся в синаптических мембранах с последующим синтезом новых белков, привлекают многих исследователей памяти. На этом пути ожидаются новые яркие открытия. Предполагается, например, что для различных видов памяти в ближайшем будущем будут выявлены различия в биохимических процессах. Тем не менее, следует подчеркнуть, что интенсивные биохимические исследования привели к явной переоценке и автономизации клеточно-молекулярного уровня изучения механизмов памяти. Как указывает С. Роуз, эксперименты, проводимые только на клеточном уровне, слишком ограничены, и, по-видимому, не способны ответить на вопрос – как мозг человека запоминает, например, сложные симфонические партитуры или извлекает из памяти данные, необходимые для разгадывания простого кроссворда.

Для более полного знания о специфике функционирования процессов памяти необходим переход на уровень сложных мозговых систем, где многие нейроны соединены между собой морфологическими и функциональными связями. При этом психофизиологические исследования на здоровых людях позволяют изучать процессы переработки и хранения информации, а изучение больных с различного рода амнезиями, возникающими после повреждения мозга, позволяют глубже проникать в тайны памяти.

Память нельзя рассматривать как нечто статичное, находящееся строго в одном месте или в небольшой группе клеток. Память существ-

вует в динамичной и относительно распределенной форме. При этом мозг действует как функциональная система, насыщенная разнообразными связями, которые лежат в основе регуляции процессов памяти.

Вопросы для самопроверки

1. В чем заключается гипотеза Г. Линча и М. Бодри?
2. Назовите механизмы формирования кратковременной и долговременной памяти, их нейрофизиологические корреляты.
3. Какие молекулы вовлекаются в механизмы биохимического кодирования памятного следа?
4. Какие свойства памяти кодируют холинергическая и моноаминергическая системы головного мозга?
5. Какие условия необходимы для успешного запоминания? Какие закономерности памяти необходимо при этом учитывать?

Тема 4. ПСИХОДИНАМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПАМЯТИ

В современной нейронауке память рассматривается как основной познавательный процесс, с помощью которого осуществляется прием, переработка и усвоение информации. Как свойство личности память связана с задачами накопления и сохранения опыта, с организацией систем деятельности во временных отношениях. Память формируется как развивающаяся, многоуровневая система хранения информации, в которой выделяют мнемические операции, этапы запоминания и переходные процессы: запоминание, сохранение, воспроизведение, узнавание и забывание.

Память различают по формам сохранения информации (логическо-смысловая и чувственно-образная; последняя подразделяется на модально-специфические виды – зрительную, слуховую, моторную и т.д.); по уровню регуляции (произвольная и произвольная); по происхождению в филогенезе (инстинкты) и онтогенезе (условные рефлексы и другие формы приобретенной информации); по механизмам и длительности хранения информации (мгновенная (сенсорная) память – отпечаток, энграмма внешних воздействий, отражающая явления последствия в анализаторах в виде ощущений; кратковременная память, основой которой являются электрофизиологические процессы; долговременная память – хранение информации в виде структурных и биохимических изменений).

Наиболее традиционные представления о памяти рассматривают ее как функцию и как процесс. Память как функция позволяет продуцировать мнемический результат. В этом случае исследуется результативная сторона памяти: ее эффективность – это производительность, качество и надежность мнемической деятельности. Производительность: количество запомненного и воспроизведенного материала (объем памяти), скорость запоминания и воспроизведения; качество: точность запоминания и воспроизведения; надежность: прочность памяти, вероятность быстрого и точного запоминания и воспроизведения.

Память как процесс характеризуется мнемическими действиями и мнемическими операциями, этапами запоминания и воспроизведения и т.д. и описывается основными мнемическими процессами: запоминанием, сохранением, забыванием, узнаванием и воспроизведением. Запоминание – процессы организации вновь поступающей информации. Сохранение – процессы активного или пассивного (произвольного и произвольного) преобразования запомненной информации. Забывание – процесс, обратный сохранению, характеризующийся уменьшением возможности воспроизвести или узнать запомненный материал. Узнавание обеспечивает идентификацию (опознавание) объектов или яв-

лений как ранее известных в момент непосредственного контакта с ними. Известны исследования И. Хофмана в направлении поиска сущности памяти, ее механизмов и структур, который пришел к заключению, что «память – это отнюдь не пассивный регистратор и хранитель воспринятой информации, а активный компонент процессов ее переработки».

Исследователи признают, что процессы запоминания, сохранения и воспроизведения «пронизывают» любой психический акт. Исследования психологии памяти привели к выводу о наличии связей эффективности мнемических процессов и установок личности. Эксперименты Н.Я. Батовой и Е.Д. Хомской подтверждают наличие связи эмоционально-личностной сферы с воспроизведением словесного материала. Кроме того, установлены конкретные связи долговременной памяти с развитием волевых качеств личности, характера самооценки с результатами решения мнемической задачи, ценностей и интересов личности с развитием того вида памяти, который обслуживает ведущие цели и деятельности.

К началу 1960-х гг. появилась возможность понять, как организовать запоминание, базируясь на связи памяти с мышлением, восприятием, волевыми, эмоциональными, мотивационными состояниями личности.

Существует большое количество доказательств влияния уровня мотивации на память, указывающих, в частности, на то, что прерванные задачи будут лучше сохраняться в памяти, чем задачи завершённые. Изучение влияния мотивации на проявления различных видов памяти мы находим в трудах П.И. Зинченко, А.А. Смирнова, А.Н. Леонтьева. Результаты проведенных П.И. Зинченко экспериментов показали, что в условиях специальной мотивации число воспроизведенного материала значительно увеличивается. Связь мнемических способностей с особенностями мотивации (прежде всего познавательной), чертами темперамента и характера установила С.А. Изюмова. Исследования, подтверждающие влияние аффективных реакций на память, свидетельствуют о том, что события, оцениваемые испытуемыми как приятные, лучше сохраняются в памяти, чем события неприятные, а последние сохраняются лучше, чем события нейтральные.

В ряде исследований зрительного восприятия под влиянием мнемической задачи были получены факты, описывающие феномен реорганизации стимула под влиянием мыслительной схемы, обусловленной ассоциированием данного стимула с какой-либо определенной фигурой. Однако наряду с обобщением, ассимиляцией стимула с привычным объектом, возможна также и аналитическая установка в отношении данного стимула. Обнаружено, что при таком способе восприятия в памяти часто сохраняется не столько сама фигура, сколько ее анализ. В

этом случае адекватность анализа особенностям фигуры и степень точности припоминания этого анализа будут основными факторами, определяющими точность воспроизведения. Это позволило установить причинно-следственную зависимость между перцептивной деятельностью субъекта и нарушениями памяти.

Л.С. Выготскому принадлежит высказывание о том, что «память и в момент закрепления реакции, и в момент ее воспроизведения представляет собой деятельность в полном смысле этого слова». Как подчеркивается в ряде работ П. Жане, Л.С. Выготского, А.Р. Лурия, А.Н. Леонтьева, П.И. Зинченко, А.А. Смирнова, С.П. Бочаровой и др., именно деятельность человека определяет характер возникающих мнемических структур. П.И. Зинченко отмечал, что помимо содержания, «непроизвольное запоминание разных объектов зависит не от различий между ними, а от различий в содержании действий испытуемых с ними».

Роль содержания действия еще более очевидна для произвольной памяти как результата специфической мнемической деятельности. С.П. Бочарова определяет память как базовую функциональную систему, выполняющую не только когнитивную функцию, связанную с преобразованием новой информации, но и продуктивную, имеющую отношение к организации всей деятельности человека. По мнению В.Я. Ляудис, память обеспечивает «продуктивную реконструкцию формируемого и актуализируемого опыта в соответствии с ценностями и смыслами личности». Рассматривая память как полисистемное образование, С.П. Бочарова предложила схему, в которой отражена взаимосвязь памяти с перцептивными, интеллектуальными и моторными компонентами психики, объединенными в общий контур сложной иерархически организованной структуры деятельности человека. Ф. Крейк и Р. Локхарт предложили теорию «уровневой обработки». Ее смысл состоит в том, что главным предметом анализа становятся активные процессы переработки информации, то есть сами ментальные операции. Процесс переработки рассматривается как система уровней с последовательным переходом от более простого уровня, связанного с переработкой сенсорных признаков к более сложным уровням, связанным с семантической обработкой.

М.С. Роговин, развивая структурно-уровневый подход, рассматривает память «в разных аспектах, формах объективации, ипостасях». Исходными он называет физические, биологические и социальные структуры, а собственно психические структуры определяются ими, но не сводятся к ним. Роль собственно структурных факторов для памяти была установлена Д. Миллером, показавшим наличие наилучшего воспроизведения для избыточного, но структурированного материала по сравнению с неструктурированным. У.Р. Гарнер сделал на этом основании вывод, что качество усвоения и запоминания серийного материала оп-

ределяется не столько особенностями каждого его отдельного элемента, сколько его структурой.

Второй аспект памяти по М.С. Роговину – это сама деятельность (как результат процесса научения), через которую осуществляется влияние социальных структур. Третьей формой объективации является динамическая структура лежащих в основе этого научения нейрофизиологических процессов. Четвертая ипостась – отражение в сознании объективных структур реальности, опосредованное конкретными формами человеческой деятельности, зависящими от уровня общественно-исторического развития.

Зависимость успешности мнемической деятельности от свойств нервной системы описана в работе Э.А. Голубевой. Ею выделены два основных вида памяти – память с доминированием функции запечатления и память с доминированием функции перекодирования и установлена связь со свойствами нервной системы: силой – лабильностью, лабильностью – инертностью, активированностью – инактивированностью. Мнемические способности к запечатлению связаны с индивидуальными характеристиками зрительной следовой памяти, которые вызывают длительные следовые процессы, проявляющиеся в ярких и длительных последовательных образах, и улучшают способность к запечатлению.

Способности к смысловой переработке информации раскрывают значение процессов мышления при смысловом запечатлении материала. В основе этих способностей лежит умение раскрыть внутреннюю структуру материала, владение определенными приемами смысловой переработки предъявленной информации, позволяющими логически организовывать материал. Это способствует запоминанию больших объемов информации, что указывает на связь смысловой памяти с процессами мышления, что нашло свое отражение в работах отечественных психологов (И.М. Сеченов, П.П. Блонский, А.Н. Леонтьев, Л.С. Выготский, С.Л. Рубинштейн, А.Р. Лурия).

Итак, организация памяти должна меняться в зависимости от уровня схем мышления и развиваться вместе с интеллектом индивида. Согласно концепции П.П. Блонского память (в частности вербальная) переходит в мышление в процессе формирования понятий. А мышление переходит в память в результате запоминания слышимого и видимого. Память определяется как основной фактор структуры интеллекта, как обобщенная способность к обучению. Г. Мелхорн к важнейшим компонентам человеческого интеллекта относит: объем памяти, особенно объем кратковременной памяти; скорость восприятия; время, в течение которого информация удерживается в сознании; способность к адекватному кодированию информации. Существуют два основных способа представления информации в памяти (две системы кодирования): система вербального (словесного) кодирования и система невербального

(образного) кодирования, включающая мысленные зрительные образы. Тесная взаимосвязь памяти со зрительным восприятием подтверждается многочисленными исследованиями. Зрительное восприятие рассматривается как сложная система перцептивных и опознавательных действий (опознание знакомых предметов в форме поэлементного сличения или мгновенного узнавания).

В соответствии с теориями опознания, формирование зрительного образа в процессе зрительного восприятия связано с первичным сенсорным анализом, обеспечивающим выделение признаков воздействующего на глаз объекта, осуществляющееся с помощью перцептивных действий в процессе ориентировочно-исследовательской деятельности. Зрительный образ – это «интегральный перцептивный образ», его свойства зависят от той системы, которую в определенных взаимоотношениях образуют воспринятые признаки. В реальных жизненных условиях невозможно отделить собственно восприятие от акта опознания, психологические закономерности которого трактуются двумя наиболее принятыми в науке теориями. Согласно одной – опознание исходно симультанно, так как зрительная система функционирует подобно экрану, согласно другой – симультанность опознания – генетически вторичное образование, оно есть следствие первичного сукцессивного процесса, состоящего из последовательных операций (перцептивных действий). Сличение перцептивного образа с эталоном, хранимым в памяти, осуществляется по отдельным существенным признакам, а затем выделяются критические признаки и группы признаков в целостные структуры – «крупные оперативные единицы восприятия». Сличение по набору признаков предшествует и входит в систему механизмов опознания способом сличения с целостным эталоном. Одномоментное опознание совершается вследствие совпадения воспринимаемого изображения с «некоторым интегральным, неразлагаемым на признаки эталоном», хранящимся в памяти.

Согласно В.Д. Глезер, процесс опознания зрительных образов – это механизм кодирования зрительной информации. Образ в зрительной системе – это отображение реального объекта, независимо от его некоторых изменений. Опознание простых признаков осуществляется с помощью генетически запрограммированных механизмов – рецептивных полей, избирательно реагирующих на размер, ориентацию, местоположение объекта и т.д. Опознание сложных изображений происходит на основе формирующегося в процессе обучения механизма выбора из алфавита зрительных образов, имеющихся у человека.

К. Прибрам разграничивает опознание зрительных образов на два процесса – детекцию признаков и собственно их опознание. Детекторы признаков – это стабильные, встроенные, врожденные элементы входных систем, которые проводят предварительную обработку сигналов до

того, как они подвергнутся дальнейшей обработке. Механизм идентификации признаков, на котором основывается узнавание, должен быть гибким и поддающимся модификации в процессе приобретения опыта. Создание целостной концепции памяти как психофизиологического явления неразрывно связано с реализацией системного подхода. Определенное продвижение в решении этой задачи достигнуто в рамках когнитивно-информационного подхода.

Аткинсон и Шиффрин разработали систему памяти, имеющей фиксированную структуру и меняющиеся процессы управления. Данная модель предусматривает три хранилища информации: сенсорный регистр, кратковременное хранилище и долговременное хранилище. Входной стимул непосредственно регистрируется в соответствующей сенсорной модальности и либо теряется, либо передается дальше в обработку. Термином «память» они обозначали данные, подлежащие сохранению, и термином «хранилище» – структурный элемент, в котором эти данные хранятся. Эта модель обусловила многочисленные исследования зрительных регистров, слуховой стимуляции и проблем распознавания образа – сопоставления входящей информации с хранящейся в долговременной памяти.

Все знания, лежащие в основе познавательной деятельности человека, хранятся в долговременной памяти, в ее функциональном отделе – «хранилище» знаний и событий. В настоящее время выделяют два типа долговременного хранилища информации: семантическая память, содержащая семантические знания об окружающем мире, необходимые человеку для овладения речью, и эпизодическая память, в которой фиксируются сведения и события, приуроченные к определенному месту, времени и ситуации.

Основные модели семантической памяти разделяются на сетевые, теоретико-множественные и модели, основанные на семантических признаках. Сетевые модели семантической долговременной памяти описывают ее как обширную сеть связанных понятий, содержание которых обогащается за счет соотнесения с другими понятиями в системе. Такова модель Куиллиана – «обучаемая система, понимающая язык» – представляющая собой машинную программу, имитирующую способность человека понимать и использовать естественный язык. Данная модель основана на представлении структуры семантической долговременной памяти в виде системы ячеек, связанных ассоциациями. Сочетание ассоциаций разных типов (контекст – факт, место – время, подлежащее – сказуемое, отношение – объект) формирует любое высказывание, которое можно представить в виде некоторой разветвленной, древовидной структуры. Особое внимание изучению словесной памяти уделяется психолингвистикой (определение языка как лингвистической

памяти, заключающей в себе результаты индивидуального коммуникативного опыта).

Вопросы для самопроверки

1. Назовите стадии формирования энграммы.
2. Значение памяти в информационных процессах мозга.
3. Назовите правила образования условных рефлексов, их общие признаки и классификацию.
4. Какие принципы лежат в основе когнитивно-информационной концепции памяти и структуры поведения?
5. Что относится к детекторным механизмам памяти и обучения?

Тема 5. КЛЕТОЧНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПАМЯТИ И ПРОЦЕССОВ ОБУЧЕНИЯ

Нейронные модели памяти и обучения – модели пластических нейронных сетей, направленные на изучение их способности к формированию следов памяти и извлечению зафиксированной информации. Нейронная эффективность – высокая скорость и точность переработки информации в нервной системе, обеспечивающая оптимальные условия для продуктивной познавательной деятельности.

Итак, обучение, память, развитие памяти – первое условие нормальной интегративной деятельности мозга. В противоположность значительным успехам, достигнутым в исследованиях элементарных функций нейронов (молекулярных, внутриклеточных), наши сведения о механизмах, лежащих в основе интеграции этих элементарных процессов, весьма ограничены. Даже если известны каждая деталь и свойства элементов и систем в ЦНС, а также их функционирование и связи, это, тем не менее, не позволяет полностью объяснить ни как действует мозг во время выработки определенного поведенческого навыка, ни как изменяются входные-выходные связи, позволяя индивиду мгновенно реагировать на меняющиеся аспекты ситуации. Однако проблему соотношения мозга и поведения нельзя все-таки считать неразрешимой, и не следует рассматривать её как некое подобие гордиева узла: во-первых, потому что этот узел нельзя разрубить одним ударом, а во-вторых, потому что физиологи уже нащупали пути, которые могут развязать и весь узел (Bullock, 1993; Dash et al., 2004).

Ниже мы рассмотрим принципиальные механизмы нейронной памяти на примере синаптических комплексов мозжечка. Внутри- и внеклеточные исследования мозжечка показывают ряд своеобразных свойств этой структуры. Они свидетельствуют о вовлечении мозжечка в обеспечение не только моторных, но и когнитивных функций, а в организации целенаправленного движения мозжечку отводится главная роль в хранении следа памяти. Феноменологически важным открытием остается факт, что повреждение коры мозжечка полностью стирает способность к запоминанию и точному воспроизведению моторных навыков и в настоящее время можно с полным основанием утверждать необходимость мозжечка в консолидации следовой памяти в долгосрочную. Анатомические данные афферентных и эфферентных связей мозжечка подтверждают наличие такой возможности. Идентификация нейронных цепей, отвечающих за анализ и интеграцию пространственных ориентиров, и описание в коре мозжечка ассоциативной и неассоциативной форм длительной потенциации и длительной депрессии, обеспечиваю-

щих хранение энграмм, привели к появлению теорий, рассматривающих мозжечок как орган сенсо-моторной памяти (Ito, 2001).

Строение, связи и хорошо известная геометрия мозжечка способствовали изучению пластичности и проверки хэббовских закономерностей о хранении следов памяти в форме модифицированных синапсов – этого краеугольного камня современной нейрофизиологии.

5.1. Модульная парадигма и теория самоорганизации

Исследования модульной организации нейронов возвращают нас к сороковым годам минувшего столетия, когда Р. Лоренте де Но сформулировал закон множественности и принцип реципрокности (реверберации) межнейронных связей. Уже позже на основе этих эмпирических принципов Я. Сентаготаи разделил непрерывные комплексы серого вещества на минимальные функционально независимые участки – локальные межнейронные цепи, Д. Хэбб определил их как «ансамбли клеток», реализующие основные механизмы межнейронной интеграции, а М. Шейбел и А. Шейбел предложили понятие «модуль» – элементарной единицы структурно-функциональной организации нервного центра. Опираясь на это понятие, В. Маунтклас выдвигает концепцию о распределенных системах, формирующих единое информационное пространство мозга.

Обоснование модульной парадигмы стало важным этапом в развитии представлений о клеточной анатомии ЦНС. Её основные положения сводятся к следующему: 1) крупные структуры мозга, известные как ядра и корковые формации, формируются по принципу повторения одинаковых многоклеточных структурно-функциональных единиц или модулей; 2) каждый модуль представляет собой локальную нервную цепь, которая передает информацию со своего входа на выход и при этом подвергает ее трансформации, определяемой общими свойствами цепи и её внешними связями; 3) связи между основными образованиями мозга многочисленны, избирательны и специфичны; 4) тесно и многократно взаимосвязанные подгруппы модулей в разных и часто далеко отстоящих друг от друга структурах образуют реципрокную сеть коммуникаций. Распределенные системы характеризуются избыточностью потенциальных командных пунктов, и эта их функция может в разное время локализоваться в разных участках системы, особенно там, куда приходит самая срочная информация. Аналитический подход, предпринятый впервые Маунткласом, позволяет выделить дискретную единицу анализа, промежуточную между отдельным нейроном и целой областью мозга и установить наличие известной упорядоченности в сложном строении нейронной сети.

Структурную основу каждого модуля составляют локальные связи, однако их анатомические границы не всегда чётко обособлены от окружающего нейропиля. Иногда они могут инкапсулироваться глиальными клетками и в этом случае формировать гломерулы. По другим данным границы модулей проходят вдоль сосудов микроциркуляторного русла, обеспечивающих метаболическое обеспечение модульной функции нейронов. В центральной нервной системе описаны разнообразные комбинации модульных ансамблей клеток. Это и «стопки дисков» в нейропиле спинного мозга и ретикулярной формации, стриасомы в стриатуме и «бочонки» в соматосенсорной коре, парасагиттальные зоны Оскарсона-Вугда в мозжечке и проекционные «полоски» в базальных ядрах переднего мозга. Сложно организованные модули – вертикальные (радиальные) колонки – обнаружены в новой коре. Нейроны каждой колонки происходят от поликлона из нескольких стволовых предшественников, различаются по времени своего последнего митотического деления и мигрируют вдоль общего пути, формируя онтогенетическую единицу или дифферон. Развитие модулей во всех отделах ЦНС контролируют гомеобоксные («селекторные») гены, дублирование которых в эволюции млекопитающих определяет филогенетическое разнообразие и усложнение структур мозга вдоль передне-задней нейральной оси (Корочкин, Михайлов, 2000).

В 1972 году Уилсон и Коуэн выдвинули постулат, согласно которому функция каждого модуля определяется взаимодействием возбуждающих и тормозных нейронов, активированных общим входом афферентных волокон. В настоящее время этот принцип признан основополагающим в динамической организации нейронной сети. Даже в том случае, когда нервный центр построен исключительно из тормозных или, наоборот, только из возбуждающих нейронов, соседний взаимосвязанный с ним участок будет неизменно включать смешанную популяцию нейронов или нейроны противоположные по своей медиаторной и функциональной специализации. Кора мозжечка представляет чрезвычайно удачный пример подобной закономерности: при наличии двух основных типов возбуждающих афферентов – лиановидных и моховидных волокон – выход из коры является исключительно тормозным, а главные функциональные операторы системы определяются комбинацией активных путей входа и выхода.

Анализ популяционной активности нейронов, где можно разделить спайки отдельных элементов, показывает, что ансамбли клеток отвечают на афферентную стимуляцию с явной закономерностью, при которой срабатывают то одни, то другие модули (Чораян, 1989; Батуев и др., 1991). Более того, формообразование модулей, их конфигурация, а также специфичность локальных межнейронных связей зависят от импульсации, поступающей с афферентных волокон. Отсюда следует одно

важное заключение: реальное существование модулей имеет, главным образом, функциональные или динамические координаты, а их морфологические контуры определяются активной зоной возбуждающего влияния афферентных входов, которое дополняется действием тормозящих, растормаживающих и модулирующих синапсов, изолирующих эти ансамбли от окружающей ткани мозга (Новожилова, Бабминдра, 1996). Такая конструкция повышает надежность и постоянство входного и суммарного выходного сигналов, активно вычленяющих модуль из гомогенной массы нейронов. Следует подчеркнуть, что инструктивная роль нервной активности имеет важное значение в период становления межнейронных связей, в механизмах их самоорганизации и функциональной готовности.

Теория самоорганизации в самом широком смысле слова описывает структурирование, появление упорядоченности, периодичности в пространстве или времени первоначально хаотичных компонентов среды на всех уровнях от молекулярного до системного. Обоснование этой концепции связано с открытием Пригожиным, Белоусовым и Жаботинским феномена спонтанного возникновения порядка из хаоса и упорядоченных (диссипативных) структур в открытых нелинейных системах. Позже на основе этого проекта сформировалось междисциплинарное направление – синергетика или наука о самоорганизации (Пригожин, Стенгерс, 1986; Исаева и др., 2004).

В начале 1980-х годов Б. Мандельброт сформулировал основные положения фрактальной геометрии – универсального принципа, позволяющего представить сложную конструкцию биологических систем как неизменный итог процесса самоорганизации (Mandelbrot, 1983). Из блестящей новации автора следует, что фрактальная структура образуется путем бесконечного повторения какой-либо исходной формы по определенному алгоритму, характеризуется дробной размерностью, масштабной инвариантностью или самоподобием. Хотя архитектура нейронов имеет ограниченное число самоповторов, а развитие её складывается из множества стратегий, она отвечает фрактальной размерности по признаку экономии – максимализации контактов при минимальном заполнении окружающего пространства мозга (Murphy, 1995). Предполагается, что эта квазифрактальная структура способна оптимизировать главную функцию ЦНС – процесс информационного обмена между нейронами.

Теоретические проблемы синергетики – тема чрезвычайно широкая и способная породить множество самых различных дискуссионных вопросов. Облегчает положение то обстоятельство, что теоретическое решение многих кардинальных проблем построения ансамблей нейронов уже намечено или просто осуществлено. Важный вклад в принципиальное решение этого вопроса внесли исследования молекулярно-генети-

ческих, нейротрофических, адгезивных и кондукторных механизмов нейрогенеза, а также взаимодействия нейронов в период апоптоза и стабилизации специфических контактов. Под влиянием этих качеств каждый нейрон приобретает черты морфологической и функциональной неповторимости, которые, однако, могут меняться при объединении клеток в рабочие группы (см. раздел 2.2). Мы остановимся в данной связи лишь на двух моментах, с нашей точки зрения особенно актуальных и требующих дополнительной разработки: на некоторых вопросах, касающихся факторов и форм развития модульной самоорганизации.

Нет никаких сомнений, что явления самоорганизации основаны на способности отдельных элементов мозга (нейронов, синапсов, модулей, ядер или корковых формаций) актуализировать конкретные свойства активности или морфогенеза, которые облегчают кооперацию их в единую систему. Иначе говоря, это всецело внутренний процесс, не зависящий от каких-либо внешних воздействий. Кооперативные свойства нейронов лежат в основе нейропластичности и синхронизации их активности при сборке отдельных компонентов сети в функционирующие группы. У. Матурана (1996) следующим образом и весьма удачно определил эту способность нервной системы «взаимодействовать со своими собственными внутренними состояниями, как если бы те были независимыми сущностями». И. Пригожин и И. Стенгерс обосновали такую возможность в системах, находящихся в термодинамическом равновесии, представив её на языке математических моделей. Независимые элементы системы были названы «гипнонами» («спящими»), которые активируются и устанавливают когерентную связь друг с другом при переходе системы в неравновесное состояние. Авторы указывают, что в этой ситуации «система ведет себя как единое целое, и как если бы она была вмещением дальнедействующих сил. Несмотря на то, что силы молекулярного взаимодействия являются короткодействующими (действуют на расстоянии 10–8 см), система структурируется так, как если бы каждая молекула была «информирована» о состоянии системы в целом» (цит. по: Пригожин, Стенгерс, 1986. С. 229). Подобные механизмы обнаруживаются в мозге на самых ранних этапах эмбрионального развития и проявляются в течение всей жизни при усвоении опыта в форме памяти и обучения. Внутренняя преформированность нейронов определяется генетической программой, а становление когерентных очагов убедительно показано при дистантном взаимодействии растущих аксонов. Синергетическую концепцию мозга подтверждают данные о множественности форм нейротрансмиттеров с контактным и дистантным (объёмным) действием, независимой природе каждого синапса и хэббовской ассоциации при переводе «молчащих» синапсов в функционирующей. Принцип формирования и поддержания жизни на основе синхронизации-когерентности в равной мере приложим к синергетическим

системам всех уровней – от простейших неорганических до сложных биологических структур. Эволюция «обнаружила» этот принцип и закрепила его в виде синхронизирующих аппаратов мозга (Кругликов, Рузавин, 1994).

Самоорганизация нейронных модулей лишь частично отвечает рефлекторной теории, на основе которой до недавнего времени объясняли все элементарные функции нервных клеток. Твердо установлено, что активность нейронной сети появляется уже на самых ранних стадиях эмбриогенеза и приобретает самостоятельный характер задолго до созревания рецепторного аппарата нейронов и афферентных волокон. Спонтанная активность в виде беспорядочных всплесков возбуждения осуществляет стыковку тормозных и возбуждающих синапсов, оптимизируя самоорганизацию нейронной сети. Этот процесс поддерживают щелевые электротонические контакты, особенно обильные среди развивающихся нейронов. При определенных условиях они могут выступать в качестве пейсмекеров или резонаторов, отвечающих за формирование осцилляторных цепей с когерентной ритмичной активностью. Эти особенности детерминированы генетически и практически не зависят от эпигенетических воздействий в период позднего созревания мозга и его модификации под действием факторов окружающей среды. Однако детерминированность, о которой идет речь, не носит абсолютного характера. Спонтанная активность может индуцировать образование только «случайных» связей, а конкуренция нейронов в процессе развития неизбежно порождает элементы хаоса – варибельности их контактов на одних и тех же постсинаптических мишенях. Поэтому для целенаправленной реализации функций нервного центра требуется генерация определенного паттерна активности в ответ на поступление специфической афферентной информации. Известно, например, что в неокортексе новорожденных крыс спонтанно и синхронно разряжающиеся нейроны образуют вертикальные кластеры диаметром 50–120 мкм, похожие на колончатые модули зрелой коры. Со временем, доминирующее влияние таламокортикальных афферентов преобразует кластеры в зрелые колонки, а формообразующая роль спонтанной активности неизбежно отходит на второй план. Сущность описанных феноменов состоит в том, что самоорганизация нейронов, как и проявления хаоса в их морфологии, обеспечивает адаптацию мозга к постоянно меняющимся условиям окружающей среды.

Формирование порядка из хаоса путем образования динамических ансамблей может иметь прямое отношение к механизмам памяти и сознания. Принцип направленной самоорганизации в интегрировании нервных центров полностью сопоставим с теорией высших функций мозга, где главным детерминантом процесса рассматривается возврат возбуждения в места первичных проекций через синтез предыдущей и

вновь поступившей информации. Согласно Дж. Эдельману (1981) в основе субъективных феноменов лежит механизм повторного входа сигналов в одни и те же нейронные модули (reentering) после дополнительной обработки информации в других группах или поступления сигналов из внешней среды, причем обратные связи могут одновременно соединять анатомически близкие и удаленные структуры. Этот повторный вход дает возможность сравнивать имеющиеся сведения с изменениями, происходящими в системе с течением времени. Компараторные функции и их последствия уже описаны и достаточно детально охарактеризованы для коры мозжечка, гиппокампа и неокортекса. Считается, что субстратом повторного входа выступают модульные распределенные сети с реципрокной системой взаимосвязей и вырожденные популяции нейронов, производящие селекцию афферентов только с определенными параметрами сигналов. Отметим, что гипотеза селекции повторного входа в замкнутых (реверберирующих) цепях нейронов впервые предложена Дж. Экклсом в качестве основного инструмента функционирования коры мозжечка (Eccles, 1977).

К окончательному решению вопроса в настоящее время трудно прийти, но несомненно, что если нейронная функция от простых рефлексов до глобальной деятельности всего организма выстраивается на основе произвольно возникающей спонтанной активности и объединяется путем самоорганизации в разнообразные активные паттерны, целостное понимание законов организации ЦНС будет подвергнуто значительному пересмотру. В своей последней опубликованной статье, целиком посвященной этой проблеме, Я. Сентаготаи пишет: «Если рефлекторная парадигма нервной системы будет отвергнута в пользу теории модульной самоорганизации, как истинной природы нейронной функции, это неминуемо приведет к коренным изменениям нашего понимания высших функций мозга и философии разума» (цит. по: J. Szentagothai, 1993. С. 114).

5.2. Синаптическая пластичность

Если начинать с определения, то под теорией пластичности мы понимаем связанную с активностью способность нейронных сетей модифицировать (изменять) свои структурно-функциональные свойства. Впервые этот термин встречается в работах итальянского нейрогистолога и психиатра Эрнесто Люгаро. Развивая идеи своего учителя Еугенио Танци о механизмах формирования памяти и обучения, Люгаро понимал под «пластичностью» анатомофункциональные связи между нейронами, которые меняются в течение жизни и адаптируются к новым условиям в процессе созревания, обучения или восстановления после повреждения. Он постулировал, что практика и опыт стимулируют

рост аксонов и это ведет к сокращению минимального пространства между функционально связанными нейронами, облегчая их взаимодействие. Стоит напомнить и менее известный факт о том, что Люгаро предвидел существование медиаторной нейропередачи и в самом начале XX века первым использовал термин «трансмиссия» для обозначения химического способа межнейронных коммуникаций. Подробный анализ термина «пластичность» в истории нейронауки освещен в специальном обзоре G. Berlucchi (2002).

В 1949 году Дональд Хэбб в книге «Организация поведения» (Hebb, 1949) сформулировал теоретические представления о нейропластичности, достигшие в последнее время особой актуальности в связи с исследованиями механизмов памяти и обучения на уровне синапса. Предложенную им модель синаптической пластичности обычно называют «синапсом Хэбба» или «хэббовскими правилами ассоциации». В синапсе Хэбба используется зависимый от времени локальный механизм повышения синаптической эффективности, который определяется совпадением, либо корреляцией пре- и постсинаптической активности.

Модель Хэбба предлагает способ прямого перевода поведенческого аспекта ассоциации (классического обусловливания) на язык межнейронных механизмов (Роуз, 1995). Она представляет собой классический павловский условный рефлекс, неизбежно возникающий при ассоциативном механизме научения (регулярное сочетание двух тесно связанных во времени событий, например, связь между слуховым сигналом и сигналом, запускающим слюноотделение), в результате чего происходит усиление функции синапса. Иначе говоря, научение по Хэббу – это формирование условного рефлекса на уровне взаимодействия пре- и постсинапсов.

Обобщенная концепция синапса Хэбба включает не только зависимое от активности усиление, но и депрессию синаптической нейропередачи. Хотя депрессия в меньшей степени соотносится с парадигмой условнорефлекторного замыкания, где главным функциональным оператором выступает усиление реагирования синапсов на ранее неэффективный стимул, она также коррелирует с поведенческим привыканием, то есть с ослаблением до полного исчезновения рефлекторной реакции организма при повторении раздражителя (Вартанян, Пирогов, 1991). Идеи Хэбба нашли фундаментальное подтверждение после открытия феноменов пластичности (облегчения, депрессии, потенциации) и метапластичности, возникающих в результате активации и последующей модификации пре- и постсинапсов, а также стимулировали поиск морфологических и биохимических коррелятов памяти.

Изменение объема информации, поступающей на нейрон, прежде всего отражается на пластичности рецепторных аппаратов дендритов и шипиков. При деафферентации лиановидных волокон многочисленные

шипики клеток Пуркинье подвергаются ретракции, втягиваются внутрь дендрита, а затем превращаются в «пенёчки» и исчезают. Изменение числа шипиков может быть обратимым и зависит от физиологической модификации, то есть длительности опыта, при котором сокращается или повышается объём афферентации. Однако интенсивная хроническая стимуляция афферентных волокон ведет к спраутингу дендритов, увеличению их длины и числа шипиков с появлением тонких отростков эмбрионального характера. Таким образом, если при деафферентации дегенеративные изменения шипиков связаны со снижением критического числа синаптических аксошипиковых входов, то повышенное употребление афферентных входов приводит к разрастанию дендритов, увеличению густоты шипиков и восстановлению нормального числа синапсов. В то же время известны данные, что при некоторых патологических состояниях, травме или отсечении кортикального входа в эксперименте разрушение лиановидных волокон может стимулировать коллатеральный рост мшистых проводников, что, несомненно, является частным проявлением пластичности межнейронных коммуникаций. Пластические перестройки сохранных афферентных систем происходят за счет ветвления волокон соседних синаптических областей и захвата ими освободившихся зон. Они более массивны у молодых животных, но частично сохраняются и у взрослых.

Пролонгированная и чрезмерная активация афферентного входа меняет сопротивление дендритного шипикового аппарата клеток, адаптируя его к возросшему уровню глутаматергического возбуждения. Форму структурной пластичности воспринимающего аппарата нейрона представляет подвижность дендритных шипиков. Афферентная активность может вызывать увеличение до 40% головки и сокращение или удлинение ножки, что ведет к изменению формы, сопротивления шипика и распространения электрической активности вдоль дендритного ствола. Пластические явления, возникающие при интенсивной стимуляции нейрона и различных поведенческих реакциях, как правило, сопровождаются появлением перфорированных аксо-шипиковых контактов. Электронномикроскопическая картина перфорированного синапса характеризуется инвагинацией постсинаптической мембраны шипика в пресинаптическую терминаль. В поперечном к синапсу сечении она похожа на пальцевидный «кармашек» или миниатюрный шипик (*spinula*), внутренняя структура которого ничем не отличается от содержимого головки шипика. Чаще всего перфорации встречаются в контактах с толщиной постсинаптического уплотнения 0,5 нм. Если это значение меньше, перфорации отсутствуют, но при большем уплотнении могут формироваться множественные перфорированные участки. Изгиб и сужение синаптической щели увеличивают площадь пре- и постсинап-

сов. В результате передача импульса через перфорированный синапс становится более эффективной.

Следует отметить и другую ещё более важную особенность морфофункциональной пластичности межнейронных связей – создание необходимой основы для обработки и хранения информации в мозгу. Центральным регулятором этого процесса, по мнению большинства исследователей, являются модификации активных AMPA- и NMDA-рецепторов аксошипиковых контактов. Распределение постсинаптических рецепторов хорошо коррелирует с формой и размером шипиков. Обычно AMPA-рецепторы локализуются на шипиках с крупной головкой, которая комплементарна такой же крупной пресинаптической терминали с большим числом синаптических везикул. NMDA-рецепторы экспрессируются в основном на мембране небольших шипиков или на бесшипиковых стволах дендритов, зачастую они занимают пресинаптические участки аксонов с малой импульсной ёмкостью. Такие синапсы обладают значительным ресурсом к пластическим изменениям. Изначально они могут быть «молчащими», а перевод их в функционирующие связи инициируется хеэббовской ассоциацией разрядов при модуляторном воздействии ионов кальция и протеинкиназы A и C. Таким образом, NMDA-рецепторы обеспечивают в первую очередь механизмы реорганизации синапсов и обучения, то есть, специализированы на приём новой информации при повторяющейся стимуляции пресинаптического волокна (Kasai et al., 2003). Видоизменяясь в процессе обучения, синапс приобретает новые качества, закрепление которых зависит от количества AMPA-рецепторов. Значение последних для регуляции функции синапсов нарастает в направлении кумуляции разрядов, и в этом случае их роль связывают в большей степени с закреплением следовых явлений и памяти. Поскольку обучение и память тесно переплетены, оба типа рецепторов работают в одном функциональном тандеме.

Внимание привлекают данные количественного анализа AMPA-рецепторов в некоторых областях мозга, где их характеристики полностью сопоставимы с активностью когнитивных процессов. В новой коре плотность шипиков составляет в среднем $1-3 \text{ мкм}^{-1}$. Продолжительное поступление афферентных сигналов увеличивает плотность активированных шипиков, не вызывая достоверных изменений численности синапсов на стволах дендритов. Индивидуальный шипик экспрессирует в среднем до 150 AMPA-рецепторов, при суммарной активации которых кодируется 7,2 байт ($\log_2 150$) информации. Нейронная сеть, генерирующая спайки по принципу «всё или ничего», обрабатывает информацию как аналоговое устройство, где каждый шипик выступает в роли кластера памяти. Характер распределения шипиков находится в полном соответствии с этим положением. Для сравнения отметим, что подоб-

ные кластеры имеются в искусственных системах, выполняющих функцию памяти в процессе фиксации информации. Например, своеобразным «кластером памяти» фотопластинки являются агрегаты серебра, лежащие на расстоянии в 1 мкм^{-1} . Информационная ёмкость этой размерности в жестком диске компьютера составляет около 10 байт, что удивительным образом совпадает с эквивалентными показателями для шипиков мозга.

Мозг обрабатывает информацию параллельно, массивно-параллельную структуру имеют и современные суперкомпьютеры. Исследователи из подразделения теоретической нейробиологии университета Антверпена применили компьютерное моделирование работы коркового модуля мозжечка на всех этапах прохождения нервного импульса от входа моховидных волокон и до выходных сигналов клеток Пуркиньи с учетом промежуточных элементов цепи – клеток-зерен, клеток Гольджи и корзинчатых нейронов. Однако оказалось, что параметры моделируемого процесса значительно расходятся с данными физиологических исследований на реальных объектах. Эта модель включала всего 22 тысячи клеток-зерен. Для приблизительной оценки работы единичной клетки Пуркиньи потребовалось учесть активность уже 244 тысяч клеток-зерен. В этом случае для расчета всего лишь двух секунд реальной жизни нейронной сети было затрачено 2,5 часа машинного времени. Анализ этих результатов показывает, что более или менее адекватные нейромодели, включающие сотни тысяч клеток, всё ещё остаются довольно примитивной имитацией вычислительных карт живого мозга.

Согласно теории пластичности, неотъемлемым качеством регуляторной системы является движение к равновесию. Это положение, лежащее в основе современной биокibernетики, отражает важнейшее свойство нейронных цепей, функциональную двойственность и взаимодополнительность, то есть наличие подсистем, обладающих противоположными эффектами, обеспечивающими временную стабилизацию процессов. Синапсомодификация определяется условиями микроокружения, ионным гомеостазом и фазовыми состояниями нейронов, на фоне которых развивается тот или иной вид пластичности. Например, для описания пластичности более высокого уровня, так называемой «пластичности синаптической пластичности», W.C. Abraham и M.F. Bear (1996) ввели понятие «метапластичность». Метапластичность предшествует экспрессии синапсомодификации и не оказывает прямого влияния на эффективность трансмиссии, однако определяет вероятность ее последующих изменений. К ней, в частности, относятся дезингибция и депотенциация как неперенные условия при индукции длительной потенциации и соответственно длительной депрессии.

В рамках общей теории нейропластичности синапсомодификация ставится в зависимость от семантического паттерна пресинаптической активности. Последний отражает характеристики разряда (число импульсов и межимпульсный интервал), при которых синапс переходит в состояние дефицита квантов медиатора, что приводит к резкому увеличению времени восстановления его везикулярного пула. Эти данные подвергают сомнению применимость для возбуждающих синапсов ЦНС квантового анализа, основанного на традиционной модели нервно-мышечного синапса. Как известно, эта модель опирается на положения о постоянном размере кванта медиатора, о независимости взаимодействия разных квантов с пресинаптической мембраной и о ненасыщаемости постсинаптических рецепторов количеством медиатора, составляющим 1 квант (Kennedy, 1994). Так, например, интенсивность проведения импульсов по параллельным волокнам клеток-зерен зависит от вероятности высвобождения глутамата единичным пузырьком в ответ на поступающий импульс. Обычно 4–6 импульсам, достигающим синаптическую пуговку, соответствует экзоцитоз одного пузырька (Eccles, 1990). Усиление синаптической эффективности как важного компонента при формировании синхронно активных популяций клеток Пуркинье пропорционально количеству синаптических пузырьков и связано с длительным повышением вероятности высвобождения квантов нейромедиатора. Необходимо подчеркнуть, что численность везикул превалирует в терминалах восходящих аксонов клеток-зерен, что в известной мере обуславливает их доминирующую роль в потенциации активности клеток Пуркинье. Этот процесс развивается с участием вторичных и ретроградных мессенджеров, требует синтеза различных макромолекул и сопровождается структурными преобразованиями пре- и постсинапсов.

Сложность и прееменность механизмов передачи сигнала, запускающего синаптическую пластичность, состоит в том, чтобы сохранить значимую информацию и воспрепятствовать «записи» информации, обусловленной случайной или временной активацией нейронных цепей. Аналогичный ход событий наблюдается при любом изменении в структуре условной связи: при выработке, дифференцировке, переделке условного рефлекса и его угашении. Различные формы пластичности, лежащие в основе ассоциативного обучения, описаны в синапсах между параллельными волокнами и дендритами звездчатых клеток и нейронов Пуркинье. Они встречаются также среди синаптических элементов в гломерулах зернистого слоя коры и собственных ядрах мозжечка. Ниже мы рассмотрим клеточные и молекулярные механизмы мозжечка, ведущие к преобразованию кратковременной пластичности в долговременную.

5.3. Длительная потенцияция и длительная депрессия синаптической передачи

Длительность эффективности синаптической нейротрансмиссии впервые описана на гиппокампе кролика О.С. Виноградовой (Vinogradova, 1969; см. С. Роуз, 1995. С. 265). Позже Блисс и Лёмо (Bliss, Lomo, 1973) с помощью стимуляции волокон перфорантного тракта вызвали длительностью до 10 часов усиление активности нейронов зубчатой извилины. Этот эффект, получивший название «долговременной (длительной) потенцияции» (long-term potentiation), открыл новые возможности в изучении закономерностей передачи информации между живыми нейронами.

Феномен длительной потенцияции (ДП) представляет устойчивое усиление синаптического ответа, длящееся более 20–30 минут после индуцирующего стимула. ДП возникает после тетанического раздражения афферентных волокон и определяется специфичностью и кооперативностью входов: ДП развивается исключительно в пределах активированных синапсов; слабая стимуляция входа к постсинаптической нервной клетке будет индуцировать ДП только в паре с соседним более мощным входом на той же клетке. ДП, как всякое явление, имеет не одно, а несколько свойств. В коре мозжечка она может быть вызвана краткой высокочастотной стимуляцией глутаматергических моховидных и параллельных волокон. По механизму стимуляции и начальной фазе развития различают гомосинаптическую и ассоциативную ДП.

Гомосинаптическая (неассоциативная) ДП возникает в синапсах моховидных волокон на клетках-зернах и наблюдается только после высокочастотной стимуляции пресинаптических окончаний, независимо от деполяризации мембраны постсинаптического нейрона.

Гетеросинаптическая (ассоциативная) ДП развивается обычно в синапсах параллельных волокон аксонов клеток-зерен на дендритах клеток Пуркинье после краткой высокочастотной либо слабой пресинаптической стимуляции в сочетании с деполяризацией постсинаптического нейрона, т.е. зависит от активности соседних синапсов на том же постсинаптическом нейроне. Модифицированной формой гетеросинаптической ДП является распространение потенцияции от места экспрессии на смежные и дистантные синапсы вдоль курса параллельного волокна.

Экспрессия ДП включает три взаимосвязанных последовательно сменяющих друг друга фазы, в ходе которых функционируют различные биохимические и электрофизиологические механизмы: фазу индукции (до 10 мин), фазу установления (стабилизации) длительностью от

40 минут до 1,5 часов и фазу длительного поддержания (3–8 и более часов).

Для индукции ДП требуются совместная активация пре- и постсинаптических элементов (рис. 1). Выход глутамата, связывание его с NMDA-рецептором и вход Ca^{2+} представляют собой синхронизированные процессы. Их сочетанное «включение» необходимо для индукции ДП, которая при тетанической стимуляции блокируется в присутствии антагонистов NMDA и хелаторов ионов кальция. Аппликация одного NMDA не достаточна для формирования ДП, а ее начальная фаза зависит от активности метаботропных рецепторов глутамата, имеющих пре- и постсинаптическую локализацию.

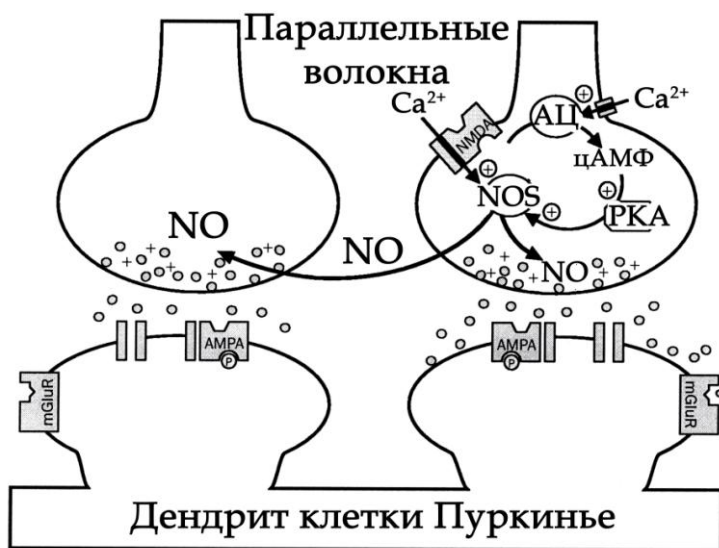


Рис. 1. Взаимодействие сигнальных мессенджеров при формировании феномена длительной потенциации (ДП) в коре мозжечка.

ДП экспрессируется в пресинаптических локусах параллельных волокон, высокочастотная стимуляция которых вызывает интенсивный вход ионов Ca^{2+} , последовательную активацию аденилатциклазы (АЦ), протеинкиназы А (PKA) и NO-синтазы (NOS). NO усиливает и пролонгирует выброс трансмиттера.

Диффузия NO в окружающей нейропиле ведет к распространению ДП на соседние синапсы

Механизмы действия сигнальной трансдукции, определяющие экспрессию последующих фаз ДП, направлены на увеличение и пролонгирование выброса квантов глутамата из пресинаптической терминали и

сопряжены с повышением количества и сенситизации постсинаптических рецепторов. Эти изменения достигаются посредством обратимой нейрохимической и структурной модификации пре- и постсинаптических участков активированных синапсов. Временное накопление глутамата в синаптической щели связано также с редукцией его обратного захвата глиальными клетками.

Феномен длительной депрессии (long-term depression) открыт в начале 1980-х годов группой М. Ито при микроэлектродном исследовании разрядов клеток Пуркинье в ответ на околопороговую стимуляцию параллельных волокон (рис. 2). В настоящее время ДД рассматривается как корреляционная модель формирования памяти на уровне синапса, характерной для коры мозжечка, стриатума и неокортекса.

В мозжечке ДД всегда достигается при одновременной стимуляции моховидных и лазающих волокон. Число индуцирующих импульсов и частота стимуляции могут варьировать, однако при оптимальных условиях (100 импульсов частотой 4 Гц с межимпульсным интервалом в 125–250 мс) ДД возникает уже через 5 мин после начала стимуляции и наиболее выражена в сочетании с блокадой ГАМКА-рецепторов, после которой всякая активность синапсов прекращается. ДД может возникать и без участия активности лазающих волокон, особенно в тех случаях, когда моховидные афференты разряжаются с очень высокой частотой.

Рассмотренные данные позволяют прийти к некоторым общим выводам о роли синаптической пластичности в мнестических функциях мозжечка. Поступающие в кору афферентные сигналы сходятся в конечном итоге на дендритах клеток Пуркинье, где формируется одинаковый по направлению, но противоположный по знаку процесс задержки информации для последующего перевода ее в режим долговременного хранения. Временные параметры этого процесса кодируются при совпадении активности лазающих волокон с постсинаптической активацией клеток Пуркинье по входу параллельных волокон. Это избирательное выделение активного паттерна клеток Пуркинье осуществляется с помощью депрессии их синаптического входа, что повышает информационную ёмкость соответствующей зоны коры. Такая модель позволяет кодировать сигнал не столько в предсуществующих линейных связях коры, сколько в форме пространственно-временных констиляций клеток, заполняющих объёмную часть нейропиля.

Длительная потенция и длительная депрессия представляют собой механизмы саморегуляции активности кортикальной сети. Они связывают разделённую во времени информацию, способствуют отделению существенных сигналов от несущественных, обеспечивают учет качества и временных параметров информационного потока.

Параллельное волокно

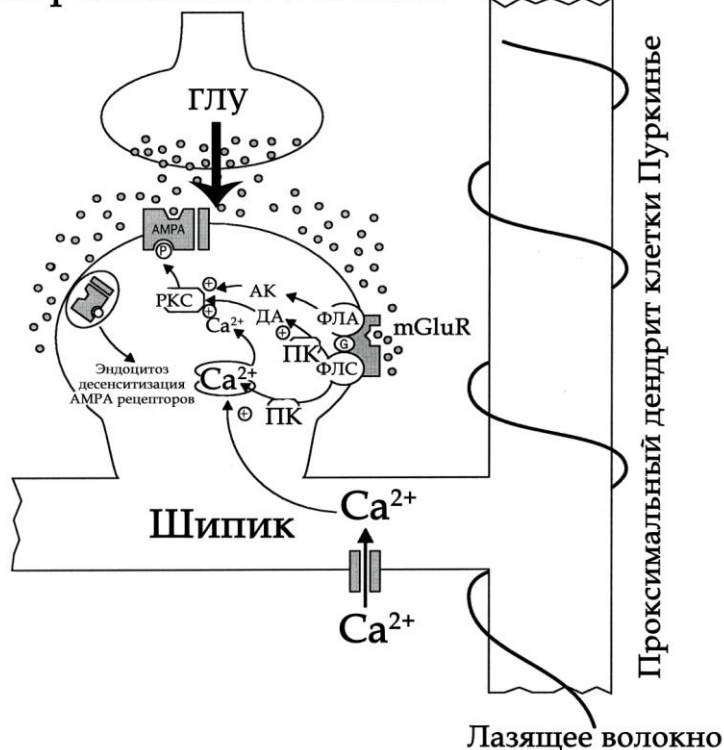


Рис. 2. Молекулярные механизмы длительной депрессии (ДД) в коре мозжечка. ДД инициируется в шипиках на дендритах клетки Пуркинье при сочетанной активации параллельных и лазающих волокон. Экскреция глутамата из пресинаптического волокна активирует ионотропные (AMPA) и метаботропные (mGluR) рецепторы, усиливающие вход ионов Ca²⁺. Последние запускают каскад реакций, в ходе которых наступает десенситизация AMPA-рецепторов и длительное снижение нейрореперации. ФЛА – фосфолипаза А₂, ФЛС – фосфолипаза С, ПК – тирозин-протеинкиназа, АК – арахидоновая кислота, ДА – диацилглицерол, РКС – протеинкиназа С

5.4. Мозжечок и память: от структуры к функции

Интеграция коры мозжечка в целостную работу большого мозга связана с поддержанием механизмов сенсомоторного контроля, временной категоризации движений, памяти и моторного обучения, которые с полным основанием можно рассматривать в качестве функционального «продукта» системной деятельности мозжечка.

Теория памяти описывает ее как процесс консолидации активности в данной нейронной цепи и временного закрепления возбудимой части рефлекторной дуги в измененной силе модифицированных синапсов. В реализации этого механизма участвуют как жёстко структурированные внутри- и межмодульные связи коры, так и другие, более гибкие функциональные связи, которые устанавливаются в ответ на фазовую дискриминацию и/или совпадение активности афферентных и эфферентных волокон. Современные модели памяти предполагают наличие трех основных механизмов: реверберации, повторной сигнализации и пластичности синаптических контактов.

Все эти тенденции, как в фокусе, собраны в принципах структурно-функциональной организации коры мозжечка. Её дифференцированный морфологический состав, множественность объединяемых ею структур, принципиальные различия плана их строения указывают на то, что она представляет собой сложную иерархию, где каждое звено выполняет своеобразную субфункцию, интегрируемую в единый комплекс на уровне целого мозжечка. Первоначальным элементом этой интеграции выступает кортиконуклеарный микрокомплекс, осуществляющий селекцию сигналов для последующего долговременного хранения, распределение их по каналам внутренних связей коры и, в конечном итоге, перенаправление информации на принципиальные нейроны. Клетки Пуркинье ингибируют активность собственных ядер мозжечка, которые затем модулируют нисходящее влияние неокортекса на моторные центры ствола и спинного мозга.

Решение проблемы формирования памяти и обучения в коре мозжечка ведет к заключению о различной функции кортикопетальных волокон, запускающих дискретную активность специфических нейронных цепей. Особенно важный теоретический аспект рассматриваемой проблемы заключается в ответе на вопрос, какие формы отношений возникают в коре при взаимодействии главных афферентных систем – лазающих и моховидных волокон. Теоретическая база такого подхода строится на постулатах Марра и Альбуса (Marr, 1969; Albus, 1971). Если моховидные волокна являются ведущим преобразователем выходных сигналов клеток Пуркинье, то лазающие волокна посылают к ним инструктивный импульс, реорганизуя синапсы в системе параллельных волокон и дендритов клеток Пуркинье. Образование энграммы инициируется в момент совпадения импульсной активности параллельного и лазающего волокна, которые конвергируют на один и тот же нейрон Пуркинье. Согласно Марру, при запуске процесса возникает усиление проводимости синапса параллельного волокна, а по Альбусу – депрессия нейрорепердачи через этот синапс. Несомненно, обе точки зрения дополняют друг друга. Теория Марра и Альбуса привлекла внимание и стимулировала проведение обширных исследований, результаты которых во-

плотились в нескольких основных подходах в понимании механизмов памяти и обучения в коре мозжечка.

Этапы формирования целенаправленного движения складываются из последовательной обработки сенсорной информации в замкнутых (ревербирующих) системах реципрокных связей, которые формируются между корой больших полушарий, корой мозжечка и ядрами мозгового ствола. Среди наиболее существенных функций этих взаимосвязей физиологи выделяют следующие задачи: 1) планирование траектории; 2) анализ пространственных ориентиров и интеграция их во внутренние координаты тела и 3) формирование моторных команд. Команда для любого движения конечностей исходит из неокортекса, а мозжечок уточняет движение и корректирует ошибочные действия в соответствии с выработанной когнитивной картой внешнего пространства.

Однако поддержание быстрой синхронной двигательной активности не может быть объяснено только лишь с помощью теории прямых и обратных связей. Главным препятствием здесь выступают данные о задержке проведения импульсов по рекуррентным путям, которая значительно снижает эффективность моторного контроля. Установлено, что прохождение сигнала по кортикомозжечковым волокнам занимает 10 мс, тогда как для периферической петли обратной связи, имеющей массу промежуточных синапсов и большую протяжённость проводящих путей, это время составляет около 100 мс. Естественно, коррекция ошибки в этих условиях малоэффективна. Это противоречие можно избежать, если исходить из допущения, что в мозге уже имеется модель или внутренний алгоритм двигательного аппарата, который приобретает постепенно в процессе моторного обучения и закрепляется в виде опыта и памятного следа. Именно мозжечку отводится роль хранителя этого алгоритма. Кора мозжечка, как главная мишень для входа различных сенсорных влияний, проявляет широкие адаптивные возможности, необходимые для приобретения и модернизации моделей поведения в течение всей жизни. Очевидно, что длительные пластические изменения синапсов в коре мозжечка дают прекрасную возможность для реализации этой функции.

Теория «внутреннего алгоритма» предполагает, что циркуляция импульсов между мозжечком, стволом и корой большого мозга меняется и координируется высоко упорядоченным селекционным процессом – повторным входом. Последний обнаруживается как параллельная сигнализация между отдельными группами нейронов по многочисленным анатомическим связям в двойном направлении. Повторный вход – динамический процесс. Он синхронизирует активность нейронов в различных, часто далеко удаленных отделах мозга и усиливает синаптические эффекты предыдущего входа, формируя временные функциональные коммуникации между нейронами. Таким образом, разные операции

двигательного контроля могут осуществляться путем консолидации активности нейронов и поступающих к ним афферентных волокон. После множественных «встреч» одномодальных афферентных стимулов в корковой области обособляется отдельный паттерн клеток, который в результате непрерывного поступления сигналов производит временное кодирование синаптических изменений. Подобная модель памяти позволяет рассматривать мозжечок как «фазовый компаратор» смещенных по времени возбуждений, приходящих из разных источников. Следует отметить, что данный механизм, характерный для ЦНС, работает, по-видимому, в любой корковой структуре, где обнаруживаются повторная фазовая сигнализация и связанные с ней долговременные изменения синаптической проводимости. Компараторные функции нейронов последовательно изучались О.С. Виноградовой в гиппокампальной коре. Обосновывая значение этой функции для регистрации информации, она пишет: «Любая теория памяти, независимо от ее конкретного содержания, требует наличия сравнивающего устройства, компаратора, позволяющего сопоставлять поступающую информацию с той, которая имеется в хранилище системы... Наличие такого устройства, определяющего совпадение – несовпадение хранящихся и поступающих сигналов, необходимо для выделения новой информации и обеспечения её записи, для узнавания старой информации и для перестройки функционирования системы в соответствии с изменениями поступающих воздействий» (Виноградова, 1975).

В последние годы модель компаратора дополнена новыми морфологическими и физиологическими данными, объясняющими гистофизиологию прямого и обратного возбуждения и торможения в кортиконуклеарном микрокомплексе мозжечка. Наиболее полное отражение это представление нашло в концепции, разрабатывавшейся на протяжении ряда лет М. Ито и его сотрудниками. В экспериментах с внутриклеточным отведением установлено, что главным активатором нейронов нижней оливы являются сигналы с первичных сенсорных нейронов. Так, например, лазащие волокна эффективно отвечают разрядами на ноцицептивные раздражители, являющиеся наиболее значимым показателем неправильной работы того или иного моторного механизма. Лазащие волокна передают на кору мозжечка сигнал ошибки и модифицируют временные характеристики разрядов моховидных волокон. При этом коррекция ошибки осуществляется посредством синаптической пластичности на дендритах клеток Пуркинье. В результате этих изменений в нейронной сети создаются условия для подавления ошибочных сообщений, а командная часть рефлекторной дуги управляется в соответствии с актуальным контекстом заученного двигательного навыка.

Ито использовал это заключение в флоккулярной теории адаптации вестибулоокулярного рефлекса (ВОР) – классической модели обучения

в коре мозжечка. ВОР стабилизирует изображение на сетчатке, обеспечивая компенсаторное движение глаз при активном или пассивном вращении головы. Нейроны клочка имеют ориентационную специфичность: активируются при сознательных и автоматических движениях глаз различным образом, отвечая на горизонтальное или вертикальное перемещение взгляда. Пластичность и адаптивные изменения ВОР легко поддаются обучению, например, при ношении инвертирующих линз. Известно, что в этих условиях ВОР исчезает примерно через 5 дней, а затем восстанавливается с обратным знаком. Эти изменения обратимы – после снятия линз ВОР приходит к норме в течение 4 недель. Выявляемые в экспериментах реакции реализуются посредством реципрокных проекций клочка на вестибулярные ядра при обязательном участии зрительной обратной связи. Это указывает, что клочок представляет собой модифицируемый элемент, на который влияют сигналы ретиальной ошибки, передаваемые с покрывки среднего мозга на ядра нижней оливы и далее по лиановидным афферентам в кору мозжечка. ВОР устраняет эту ошибку путем уравнивания скорости движения глаз и движения головы. При полной адаптации рефлекса динамика кортиконуклеарного микрокомплекса становится обратно пропорциональной динамике окуломоторной части системы, и эта его функция реализуется с помощью длительной депрессии синапсов на нейронах Пуркинье. Описанная схема, безусловно, сильно упрощена: изучение её деталей составляет компетенцию физиологов, но, несомненно, она может быть распространена на общую теорию контроля произвольными движениями.

Вопросы для самопроверки

1. Почему модульная парадигма ЦНС соотносится с механизмами памяти и обучения?
2. Какие изменения импульсного поведения нейронов встречаются в модифицированных синапсах?
3. Какое значение имеет ретроградная сигнализация в синаптической потенциации?
4. Сформулируйте основные положения теории Марра и Альбуса.
5. Назовите стадии формирования вестибулоокулярного рефлекса (ВОР). Почему ВОР рассматривается как модель памяти и обучения?
6. Как феномен пластичности вовлекается в формирование энграммы?
7. Как изменяется структура синапсов и их химическая активность при формировании длительной депрессии и длительной потенциации?
8. Какие свойства длительной потенциации отвечают синаптической модели памяти и условнорефлекторного обучения?

Тема 6. КОГНИТИВНЫЕ ПРОЦЕССЫ

Гипотеза о когнитивных механизмах поведения закономерно возникла у исследователей, пытавшихся осмыслить данные по исследованию поведения животных в естественной среде обитания. Американский ученый Д. Гриффин в книге «Мышление животных» в популярной форме рассматривает факты, хотя и не всегда действительно относящиеся к сфере мышления животных, но явно не получившие объяснения в терминах бихевиоризма (например орудийная деятельность и сложные виды коммуникации).

Когнитивная психология человека – направление, возникшее как реакция на господство идей бихевиоризма в области изучения психики человека, – оказала влияние на исследования когнитивных процессов у животных. Проведение аналогий между работой мозга и вычислительной машиной позволило описывать память животных как процесс переработки информации с привлечением соответствующего математического аппарата и понятий теории информации (Солсо, 1996). Одно из наиболее популярных направлений в исследовании когнитивных процессов – это анализ обучения «пространственным» навыкам, главным образом, благодаря введению в лабораторную практику методов водного и радиального лабиринтов. Существует даже тенденция считать эти феномены основным проявлением когнитивной деятельности животных (в действительности же в эту категорию входит значительно более широкий круг индивидуально-приспособительных реакций, связанных с усвоением и использованием символов). Понятие «когнитивная деятельность животных» включает способность к разным видам обучения и элементы довербального мышления, а также латентное обучение, пространственное обучение, выбор по образцу, заучивание последовательностей.

Д. Мак-Фарленд (1988) подчеркивает, что когнитивная деятельность животных относится к мыслительным процессам, которые зачастую не доступны прямому наблюдению, однако их существование можно выявить в эксперименте. Наличие представлений обнаруживается в тех случаях, когда субъект (человек или животное) совершает действие без влияния физически реального стимула. Подобная ситуация возникает, например, когда он извлекает информацию из памяти или мысленно восполняет отсутствующие элементы действующего стимула. В то же время формирование мысленных представлений может никак не проявляться в исполнительной деятельности организма и обнаружиться лишь позднее, в какой-то определенный момент. Внутренние представления могут отражать самые разные типы сенсорной информации, не только абсолютные, но и относительные признаки стимулов, а также соотношения между разными стимулами и между событиями прошлого опыта.

Таким образом, организм создает некую внутреннюю картину мира, включающую комплекс представлений «что», «где», «когда». Они лежат в основе обработки информации о временных, числовых и пространственных характеристиках среды и тесно связаны с процессами памяти. Различают также образные и абстрактные (отвлеченные) представления. Последние рассматривают как основу формирования вербальных понятий.

Идея о существовании у животных некоего «процесса представления», то есть такой активности мозга, которая соответствует полученной ранее стимуляции, но которая может поддерживаться в ее отсутствие, была впервые высказана У. Хантером в 1913 г. Для оценки способности животного реагировать на воспоминание о стимуле в отсутствие этого реального стимула У. Хантер предложил метод отсроченных реакций.

Животное (в опытах Хантера – енота) помещали в клетку с тремя одинаковыми и симметрично расположенными дверцами для выхода. Над одной из них на короткое время зажигали лампочку, а потом еноту давали возможность подойти к одной из дверей. Если он выбирал дверцу, над которой зажигалась лампочка, то получал подкрепление. При соответствующей тренировке животные выбирали нужную дверцу даже после 25-секундной отсрочки – интервала между выключением лампочки и возможностью сделать выбор. В опытах других исследователей задача ставится иначе. На глазах у голодного животного в один из двух (или трех) ящиков помещают корм. По истечении периода отсрочки животное выпускают из клетки или убирают отделяющую его преграду. Его задача выбрать ящик с кормом. Выполнение теста на отсроченные реакции на неслучайном уровне считается доказательством наличия у животного мыслительного представления о спрятанном предмете (его образа), т.е. существования какой-то активности мозга, которая в этом случае подменяет информацию от органов чувств. С помощью этого метода было подтверждено, что поведение животных может направляться не только действующими в данный момент стимулами, но также и хранящимися в памяти следами, образами или представлениями об отсутствующих стимулах.

В классическом тесте на отсроченные реакции разные виды животных проявляют себя по-разному. Собаки, например, после того как корм положен в один из ящиков, ориентируют тело по направлению к нему и сохраняют эту неподвижную позу в течение всего периода отсрочки, а по ее окончании сразу бросаются вперед и выбирают нужный ящик. Другие животные в подобных случаях не сохраняют определенной позы, а могут даже разгуливать по клетке, что не мешает им, тем не менее, правильно обнаруживать приманку. У шимпанзе формируется не просто

представление об ожидаемом подкреплении, но ожидание определенно-го его вида. Так, если вместо показанного в начале опыта банана после отсрочки обезьяны обнаруживали салат (не менее ими любимый), то отказывались его брать и искали банан. Мысленные представления контролируют и гораздо более сложные формы поведения. Многочисленные свидетельства этого были получены и в специальных экспериментах, и в наблюдении за повседневным поведением обезьян в неволе и естественной среде обитания.

Один из способов изучения роли представлений в поведении и психике животного – тест на «константность свойств предмета», т.е. на способность субъекта понимать, что предмет, скрывшийся из поля зрения продолжает существовать, может быть отыскан и не меняет при этом своих свойств. Тест широко применяется в исследованиях психического развития животных и человека (Пиаже, 1969; Бауэр, 1979). Для оценки способности животных оперировать представлениями о константности свойств предмета существуют тесты на «неисчезаемость», на «вмещаемость» и «перемещаемость». Эти термины были введены Л.В. Крушинским (1986), а соответствующие тесты названы им «эмпирическими законами».

В основе понимания животным или ребенком принципа «неисчезаемости» лежит эмпирическое знание того, что предметы существуют, даже если в данный момент они недоступны непосредственному восприятию органов чувств. По мнению Л.В. Крушинского, понимание животным этого принципа составляет необходимое условие для проявления способности к экстраполяции направления движения стимула и решения ряда других элементарных логических задач.

6.1. Латентное обучение

Гипотезу о роли представлений в обучении животных впервые выдвинул Э.Толмен в 30-х годах XX века (1930, 1997). Исследуя поведение крыс в лабиринтах разной конструкции, он пришел к выводу, что общепринятая в то время схема «стимул – реакция» не может удовлетворительно описать поведение животного, усвоившего ориентацию в такой сложной среде, как лабиринт. Толмен высказал предположение, что в период между действием стимула и ответной реакцией в мозге совершается определенная цепь процессов («внутренние или промежуточные переменные»), которые определяют последующее поведение. Сами эти процессы, по мнению Толмена, можно исследовать строго объективно по их функциональному проявлению в поведении. Толмен и его последователи изучали формирование «мысленного плана» («кар-

ты») с помощью лабиринтов разных конструкций, траекторию движения в которых животные могли менять в зависимости от того, были ли им доступны более короткие пути. Образование «мысленного плана» может происходить и в отсутствие подкрепления, в процессе ориентировочно-исследовательской активности. Этот феномен Толмен назвал латентным обучением. Сходных взглядов на организацию поведения придерживался И.С. Бериташвили (1974). Ему принадлежит термин – «поведение, направляемое образом».

Бериташвили продемонстрировал способность собак к формированию представлений о структуре пространства, а также «психонервных образов» предметов. Ученики и последователи И.С. Бериташвили показали пути видоизменения и совершенствования образной памяти в процессе эволюции (Натишвили, 1987), а также в онтогенезе (Бадридзе, 1987), базируясь на данных о пространственной ориентации животных.

Элементы латентного обучения присутствуют практически в любом процессе обучения, но могут быть выявлены только в специальных опытах.

В естественных условиях латентное обучение возможно благодаря исследовательской активности животного в новой ситуации. Оно обнаружено не только у позвоночных. Эту или исходную способность для ориентации на местности используют, например, многие насекомые. Особенно хорошо латентное обучение изучено у перепончатокрылых. Так, пчела или оса, прежде чем улететь от гнезда, совершает «рекогносцировочный» полет над ним, что позволяет ей фиксировать в памяти «мысленный план» данного участка местности. Наличие такого «латентного знания» выражается в том, что животное, которому предварительно дали ознакомиться с обстановкой опыта, обучается быстрее, чем контрольное, не имевшее такой возможности.

Вопросы для самопроверки

1. Чем отличается привыкание от сенситизации?
2. Каковы основные этапы формирования энграмм памяти?
3. Какие центры входят в систему регуляции памяти?
4. Как связан объем кратковременной памяти и параметры электроэнцефалограммы?

6.2. Теория когнитивных карт

При ориентации по местности организм использует встречающиеся ему предметы и знаки как точки отсчета для определения дальнейшего пути, включая их в интегральную систему представлений о местности. Начало лабораторным исследованиям пространственной ориентации

животных было положено в электрофизиологическом исследовании – при анализе клеток гиппокампа (старой коры). В 1976 г. появилась статья американского ученого Дж. О'Кифа, обнаружившего «клетки места» в гиппокампе свободноподвижной крысы. Эти нейроны разряжались избирательно только при попадании животного в определенное место замкнутого пространства. Исследования О'Кифа, изложенные позднее совместно с Л. Найджелом, положили начало настоящему прорыву в изучении клеточного субстрата когнитивного и пространственного обучения.

Общепризнанно, что повреждение гиппокампа полностью стирает кратковременную память и в настоящее время можно с полным основанием утверждать необходимость гиппокампа для консолидации следовой памяти в долгосрочную. Идентификация нейронов, отвечающих за анализ и интеграцию пространственных ориентиров («клетки – места»), и описание ассоциативной и неассоциативной форм длительной потенциации, обеспечивающих хранение следов памяти, привели к созданию теории гиппокампа как когнитивной карты (Виноградова, 1975; O'Keefe, Nadel, 1978).

Для ориентации «по карте» у животного должны быть представления о расположении как близких, так и далеких объектов среды. Именно пространственные представления такого рода О'Киф и Надел назвали вслед за Толменом когнитивной картой. По их мнению, такие внутренние представления содержат аллоцентрическую пространственную информацию (т.е. информацию, содержание которой не зависит от собственного положения в данном пространстве). Она подобна той, которую можно извлечь при пользовании географической картой. Это, однако, не означает, что такие представления в физическом смысле напоминают карту. Подобные «карты» не являются ни совокупностью некоторого числа связей типа «стимул – реакция», ни цепями условного рефлекса, а представляют собой, скорее, устойчивые инвариантные ассоциации, вовлекающие ряд стимулов. Такие ассоциации, по-видимому, сходны с теми, что формируются в физиологических экспериментах между двумя условными сигналами.

Успешность использования животными внутренних пространственных карт основана на стабильности расположения объектов внешней среды. Экспериментально показано, что изменение их положения вносит ошибки в ориентацию. Существует целый ряд подходов к исследованию формирования у животного пространственных представлений. Некоторые связаны с оценкой ориентации животных в естественных условиях. В лабораторных условиях наиболее распространенными являются две методики – радиальный и водный лабиринты. Роль пространственных представлений и пространственной памяти в формиро-

вании поведения в основном исследуется на грызунах, а также некоторых видах птиц.

Животное может искать пути к цели разными способами. По аналогии с прокладыванием морских путей эти способы называют:

- счислением пути (dead reckoning);
- использованием ориентиров (landmark use);
- навигацией по когнитивной карте.

Счисление пути – наиболее примитивный способ ориентации в пространстве; он не связан с внешней информацией. Животное отслеживает свое перемещение, а интегральная информация о пройденном пути, по-видимому, обеспечивается соотношением этого пути и затраченного времени. Данный способ неточен, и именно из-за этого у высокоорганизованных животных его практически нельзя наблюдать в изолированном виде. Использование ориентиров нередко сочетается со счислением пути. Этот тип ориентации в большей степени близок формированию связей «стимул – реакция». Особенность работы по ориентирам состоит в том, что животное использует их строго поочередно. Таким образом, путь, который запоминает животное, представляет собой цепь ассоциативных связей.

Как правило, все три способа являются не взаимоисключающими и используются одновременно в разных комбинациях. Вместе с тем, они принципиально различаются по природе той информации, на которую животное опирается при выборе того или иного поведения, а также по характеру внутренних «представлений», которые у него при этом формируются.

Вопросы для самопроверки

1. Как связана память с другими познавательными и регулятивными процессами, что происходит при избыточном развитии памяти или ее дефиците?
2. Как реализуются механизмы восприятия пространства и пространственной ориентации?
3. Что такое концепция когнитивных карт и нейрофизиологические корреляты пространственного восприятия?
4. Какие структуры мозга заинтересованы в формировании когнитивной карты?
5. Чем отличаются неассоциативное и ассоциативное обучение?
6. Каковы условия формирования хэббовских правил ассоциации?

6.3. Методы диагностики когнитивного обучения

Методика обучения в радиальном лабиринте предложена американским исследователем Д. Олтоном. Обычно радиальный лабиринт

состоит из центральной камеры и 8 (или 12) открытых или закрытых лучей (называемых в этом случае отсеками или коридорами). В опытах на крысах длина лучей варьирует от 100 до 140 см. Для экспериментов на мышах лучи делают короче. Перед началом опыта в конец каждого коридора помещают пищу. После процедуры приучения к обстановке опыта голодное животное сажают в центральный отсек, и оно начинает заходить в лучи в поисках пищи. При повторном заходе в тот же отсек, животное пищи больше не получает, а такой выбор классифицируется экспериментатором как ошибочный. По ходу опыта у крыс формируется мысленное представление о пространственной структуре лабиринта. Животные помнят о том, какие отсеки они уже посетили, в ходе повторных тренировок «мысленная карта» данной среды постепенно совершенствуется. Уже после 7–10 сеансов крыса безошибочно заходит только в те отсеки, где есть подкрепление, и воздерживается от посещения тех отсеков, где она только что была. Таким образом, методом радиального лабиринта можно оценивать формирование пространственной памяти животных и соотношение рабочей и референтной пространственной памяти. Последняя хранит информацию, существенную для освоения лабиринта в целом. Пространственная рабочая память достаточно долговечна. Ее длительность определяется временем, в течение которого животное по окончании эксперимента помнит, в какие лучи оно уже заходило. В некоторых случаях это время достигало 24-х часов.

Работы с радиальным лабиринтом позволили выявить у животных (главным образом, крыс) наличие определенных стратегий поиска пищи. В самой общей форме такие стратегии подразделяются на алло- и эгоцентрические. При аллоцентрической стратегии животное при поиске пищи полагается на свое мысленное представление о пространственной структуре данной среды. Эгоцентрическая стратегия базируется на знании животным конкретных ориентиров и сопоставлении с ними положения своего тела. Отметим, что описанная классификация в большей степени условна, и животное, в особенности в процессе обучения, может параллельно использовать элементы обеих стратегий.

Доказательства использования крысами аллоцентрической стратегии (мысленной карты) базируются на многочисленных контрольных экспериментах, в ходе которых либо вводятся новые, «сбивающие» с пути ориентиры (или, наоборот, подсказки), либо меняется ориентация всего лабиринта относительно ранее неподвижных координат.

Обучение в водном лабиринте Морриса (водный тест). В начале 1980-х годов шотландский исследователь Р. Моррис предложил для изучения способности животных к формированию пространственных представлений использовать «водный лабиринт». Метод приобрел большую популярность и его стали называть «водным лабиринтом Морриса». Принцип метода заключается в следующем. Животное (обычно мышь

или крысу) выпускают в бассейн с водой. Из бассейна нет выхода, но имеется невидимая (вода замутнена) подводная платформа, которая может послужить убежищем: отыскав ее животное может выбраться из воды. Мышь вынимают из бассейна, а через некоторое время снова выпускают плавать, однако уже из другой точки периметра. Постепенно время, которое проходит от пуска животного до отыскания платформы, укорачивается, а путь упрощается. Это свидетельствует о формировании представления о пространственном расположении платформы на основе внешних по отношению к бассейну ориентиров. Подобная мысленная карта может быть более или менее точной, а определить, в какой степени животное помнит положение платформы, можно, переместив его в новое положение. В этом случае время, которое животное проведет, плавая над старым местоположением платформы, будет показателем прочности следа памяти. Создание специальных технических средств автоматизации эксперимента с водным лабиринтом и программного обеспечения для анализа результатов позволило использовать такие данные для точных количественных сравнений поведения животных в тесте. При этом можно оценивать:

- динамику формирования пространственного навыка;
- стратегии поведения животного в ходе опыта;
- обнаруживать слабые отличия в поведении.

Такие возможности делают водный тест Морриса важным инструментом не только для изучения когнитивных функций, но и для решения ряда вопросов современной нейрогенетики.

Метод обучения «выбор по образцу». «Выбор по образцу» – один из видов когнитивной деятельности, также основанный на формировании у животного внутренних представлений о среде. Однако в отличие от обучения в лабиринтах этот экспериментальный подход связан с обработкой информации не о пространственных признаках, а о соотношении между стимулами – наличии сходства или отличия между ними. Метод «выбора по образцу» был введен в начале XX в. Н.Н. Ладыгиной-Котс и с тех пор широко используется в психологии и физиологии. Он состоит в том, что животному демонстрируют стимул-образец и два или несколько стимулов для сопоставления с ним, подкрепляя выбор того, который соответствует образцу. Существует несколько вариантов «выбора по образцу»: выбор из двух стимулов – альтернативный, выбор из нескольких стимулов – множественный и отставленный выбор – подбор «пары». В последнем случае животное ориентируется не на реальный стимул, а на его внутренний образ, на представление о нем. Когда животное выбирает нужный стимул, оно получает подкрепление. После стабилизации этой реакции стимулы начинают варьировать, проверяя, насколько прочно животное усвоило правила выбора. Речь идет не о простой выработке связи между определенным стимулом и реакцией, а

о процессе формирования правила выбора, основанного на представлении о соотношении образца и одного из стимулов. Успешное решение задачи при отставленном выборе позволяет рассматривать данный тест как способ оценки когнитивных функций мозга и использовать его для изучения свойств и механизмов памяти.

Заучивание последовательности стимулов. Интерес к этой форме когнитивной деятельности животных возник в связи обучением обезьян языкам-посредникам, при котором выяснилось, что шимпанзе могут составлять «фразы» из нескольких «слов»-жестов и понимать смысл обращенных к ним «высказываний». Г. Террес, один из авторов этих ранних работ проанализировал структуру этих фраз и высказал гипотезу, что в основе подобного поведения лежит не истинное понимание правильного порядка слов в английском предложении, а более простая и, вероятно, более универсальная для животных способность запоминать длинные ряды стимулов. Процесс запоминания цепей стимулов путем их разделения на подгруппы называется «делением на куски». Террес подробно исследовал этот процесс на голубях и показал, что в основе такого запоминания лежит не фиксация некоей последовательности стимулов и ответов, как это предполагалось бы с позиций бихевиоризма и теории условных рефлексов. Эксперименты показали, что здесь происходит формирование иерархически организованных внутренних представлений о структуре такой последовательности, то есть проявляется способность мысленно анализировать ряд стимулов и запоминать их, разбивая такой ряд на отрезки, подобно тому, как человек запоминает номера телефонов группами по несколько цифр.

Исследования Терреса позволяют понять, каким образом животные обрабатывают информацию по совокупности воспринимаемых стимулов, чтобы выполнить в ответ серию действий. Можно полагать, что внутренняя организация таких представлений осуществляется сходным образом у животных разного уровня организации. У голубей подобное обучение протекает так же, как и у высших приматов, однако скорость обучения у них гораздо ниже, а последовательности, которые они в состоянии запомнить, менее сложные.

Вопросы для самопроверки

1. Назовите особенности физиологического эксперимента.
2. Какие нейронные механизмы определяют восприятие пространства и пространственную ориентацию?
3. Какие физиологические изменения лежат в основе теории когнитивных карт и пространственного восприятия?
4. Как проявляется аллоцентрическая стратегия животных в условиях эксперимента?
5. Какие особенности поведения позволяет оценивать водный тест Морриса?

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Память – наш основной ориентир в окружающем мире. Она придает направленность ходу времени, связывая настоящее с прошедшим, нас – с нашими предками, день сегодняшний – с вчерашним. Память делает каждого из нас тем, что мы есть. Потеряв память, человек теряет себя. Именно память – накопление информации и передача ее от поколения к поколению – сделала реальным возникновение и развитие цивилизации. Возможности памяти удивительны. До конца дней мы помним картины детства, стихотворения, выученные в школьные годы, друзей молодости... Каким образом все это запечатлевается в мозге, хранится годами и десятилетиями и «вынимается из памяти» по нашему желанию? Может ли современная наука понять и хотя бы частично объяснить это чудо? Или нам остается восклицать, подобно героине одного из романов начала прошлого века: «Право же, наша способность вспоминать и забывать кажется мне вовсе непонятной»? Мозг человека содержит многие миллиарды нервных клеток – нейронов, каждый из которых связан с другими нервными клетками тысячами контактов-синапсов. Если подсчитывать все эти связи со скоростью одна связь в секунду, то потребуются миллионы лет, чтобы завершить подсчет. Такого количества клеток и связей вполне достаточно, чтобы хранить воспоминания всей жизни. В последние десятилетия открылись удивительные методические возможности для исследования нейробиологических основ памяти и обучения: микроэлектродная техника, электронная микроскопия, биохимия и молекулярная биология мозга. Конечно, задача детального изучения слаженной работы миллиардов клеток человеческого мозга фантастически сложна и все же, по образному выражению Н.П. Бехтеревой, одного из крупнейших исследователей мозга, «мы сейчас уже не у подножия вершины под названием «Мозг человека». Мы идем по склонам этого Эвереста».

Память бывает кратковременной и долговременной. В основе кратковременной памяти лежит транспорт нервных импульсов по замкнутым нейронным цепям. Долговременную память обеспечивают биохимические изменения в нервных клетках. В 1949 году Дональд Хэбб в книге «Организация поведения» впервые высказал предположение, что образование следов памяти связано с биохимической перестройкой синапсов – процессом, когда происходит построение новой системы межнейронных связей, сохраняющихся достаточно долго. Исследования последующих десятилетий (а они проводились на различных биологических объектах и с помощью все более совершенных методов биохимии

мии и молекулярной биологии) подтвердили правильность этой концепции.

Память – свойство мозга как единой системы. Она зависит не только от конкретных биохимических процессов, идущих в отдельных нервных клетках, но прежде всего от того, в каких именно клетках эти изменения происходят, от местоположения этих клеток в разных отделах мозга и их связи друг с другом. Основа памяти – установление связей между воспринимаемыми образами, нервными клетками и их ансамблями, между отделами и уровнями мозга.

Не менее важным представляется вопрос о локализации так называемой энграммы выработанного рефлекса. Для экспериментальной нейрофизиологии одним из постулатов является структурная приуроченность изучаемого процесса. Однако определение нервной деятельности, ответственной за обучение, до сих пор еще остается неясным. Это или нервная сеть без конкретных пространственных очертаний, или некое функциональное состояние под названием центральной программы. По широте экспериментальных поисков нейрохимические исследования памяти занимают ведущее место в литературе по обучению. Основная задача этих исследований состоит в выяснении молекулярных основ «запоминания» клеткой активированного состояния своего возбужденного входа.

В самом общем виде выделяются три уровня экспериментального анализа механизмов обучения: поведенческий, структурный и молекулярный. Парадоксальным является тот факт, что эти уровни редко пересекаются и не зависят друг от друга. Экспериментальная работа по каждому из названных направлений всегда имеет свой методический и теоретический подход, и только в обобщающих обзорных трудах часто пытаются увязать разноуровневые механизмы между собой. Исключением могут служить нейрохимические исследования, которые успешно проводятся как на клеточном, так и на поведенческом уровне. Однако и в этих работах фактически речь идет о механизмах пластичности, только в одном случае у отдельной клетки, в другом – в массе однотипных клеток.

На основании экспериментальных данных выдвигается положение, согласно которому под когнитивной, или мыслительной, деятельностью понимаются процессы, которые не проявляются в виде измененного поведения, но, тем не менее, констатируются непрямыми приемами. Так, например, сочетание света со звуком не приводит к появлению новой поведенческой реакции. После выработки условного рефлекса на один из ранее сочетаемых раздражителей и второй дистантный раздражитель приобретает условнорефлекторное значение, что свидетельству-

ет об образовании ассоциации между двумя дистантными раздражителями в подготовительном безэффе́ктном периоде.

Согласно современной физиологической парадигме пластические феномены межнейронных связей являются нейросубстратом когнитивных функций, памяти и обучения. Закономерности включения в них нейронов с различным физиологическим и нейрохимическим механизмом являются очередной важной задачей современной нейронауки. Камнем преткновения здесь скорее является не столько отсутствие информации, сколько её избыточность и нередко противоречивость. Перед нами целая серия проблемных вопросов, требующих деятельной разработки в отдельных специальных исследованиях.

СЛОВАРЬ ОСНОВНЫХ ПОНЯТИЙ И ТЕРМИНОВ

Безусловные рефлексы – относительно постоянные, наследственно закрепленные реакции организма на определенные воздействия внешнего мира, осуществляемые с помощью нервной системы. Наследственно закрепленная стереотипная форма реагирования на значимые изменения внешней и внутренней среды. Например, мигание, сосание у новорожденных. Термин введен И.П. Павловым.

Бета-ритм – последовательность бета-волн, следующих с частотой 14–35 Гц, причем чем выше частота б.-р., тем ниже, как правило, его амплитуда. Б.-р. рассматривается в качестве показателя высокой активированности коры больших полушарий. Б.-р. человека является электроэнцефалографическим индикатором высокого уровня бодрствования. Различают два диапазона б.-р.: 1) 14–20 Гц и 2) 20–35 Гц; иногда (для целей спектрального анализа ЭЭГ) три поддиапозона: 1) 14–18,5 Гц; 2) 18,5–21,5 Гц; 3) 21,5–35 Гц.

Биохимия памяти — биохимическое кодирование индивидуального опыта в памяти. Концепция б. п. основывается на: 1) образовании в мозге при обучении новых биохимических факторов (например «пептидов памяти»); 2) возможности передачи приобретенной информации необученному мозгу с помощью этих факторов. Идея существования биохимических факторов, способных к сохранению и переносу информации, большинством исследователей воспринимается критически. Несмотря на то, что установлена существенная роль нуклеиновых кислот и белков в механизмах научения и памяти, предполагается, что принимающие участие в формировании новой ассоциативной связи РНК и белки специфичны лишь по отношению к самой информации.

Временная организация памяти — временная последовательность осуществляемых операций и длительность хранения следов различных событий, на основе которой выделяют сенсорную (перцептивную), кратковременную и долговременную память. Сенсорная память представляет собой след возбуждения в сенсорной системе от непосредственно действующего стимула и служит первичному анализу и дальнейшей обработке сенсорной информации. Ее особенностью является значительная емкость, до 20 элементов (бит). Длительность сохранения следов в перцептивной памяти не превышает 1 с. Воспроизведение следов в системе нейронных сетей (циркуляция возбуждений) обеспечивает кратковременное хранение информации уже ограниченной емкости (7 ± 2 бита) — кратковременную память. Предполагается, что за время реверберации импульсов по замкнутым нейронным контурам, которое может продолжаться от нескольких секунд до несколько минут, происходит перевод импульсного кода в структурные изменения синаптические

ского аппарата и тела нейрона. Долговременная память — неопределенно долгое хранение информации, составляющее индивидуальный опыт. В отличие от кратковременной памяти, которая рассматривается как процесс, долговременная базируется на определенной фиксированной структуре биохимических и молекулярных изменений в нейронах, что обеспечивает ее устойчивость и длительность хранения информации. Выделение различных видов памяти на основе временного параметра относительно. Процессы памяти более сложно разворачиваются во времени и взаимодействуют при реальной деятельности.

Гамма-ритм — ритм электроэнцефалограммы в диапазоне выше 35 Гц. Амплитуда этих колебаний не превышает 15 мкВ и обратно пропорциональна частоте. В современной психофизиологии г.-р. связывается с процессами формирования целостного образа.

Гиппокамп (hurrosampus; греч. hurrosampos — морское чудовище с телом коня и рыбьим хвостом) — часть древней коры большого мозга, парное образование, является центральной структурой лимбической системы. Вопрос о функциях г. сложен и до конца не решен. Предполагается, что г. участвует в организации ориентировочного рефлекса и внимания, регуляции вегетативных реакций и эмоций, управлении произвольными движениями, в механизмах памяти и обучении, в формировании сложных форм поведения, особенно связанных с необходимостью активного торможения. Наиболее вероятной функцией г. является участие в регистрации новой информации. При этом уже сформировавшиеся следы памяти не хранятся в г., но запись новых существенно зависит от его нормального функционирования. Возможно, г. осуществляет сравнение вновь поступающей информации с уже имеющимися следами, в результате чего обеспечиваются условия, необходимые для формирования долговременной памяти.

Дельта-ритм — серии периодически повторяющихся с частотой 1–4 Гц дельта-волн. д.-р. — характерный элемент ЭЭГ сна. Д.-р. наблюдается в ЭЭГ, регистрируемой у людей после повреждения коры больших полушарий. В последнем случае максимальная его амплитуда наблюдается на границе опухоли или травматического очага. Д.-р. с амплитудой не более 20–30 мкВ встречается в ЭЭГ здоровых людей во время сна и при бодрствовании.

Депривация (лат. deprivatio — лишение, потеря) — длительное удержание сенсорных раздражителей, сопровождающееся структурно-функциональным изменением определенных отделов мозга и рядом психических расстройств — от нарушений сенсорных и мыслительных процессов до галлюцинаций и бреда.

Доминанта (лат. dominantio — господство, владычество) — временно господствующая система, обуславливающая интегральный характер

функционирования нервных центров в какой-либо период времени и определяющая целесообразное поведение животного и человека. Учение о д. было создано А.А. Ухтомским, термин и представления о д. как общем принципе работы нервных центров были введены в 1923 году. Под доминантной А.А. Ухтомский понимал формирование в мозге функционального «рабочего органа», обеспечивающего существование необходимого в данный момент действия или поведения, обусловленного внутренней потребностью или внешними сигналами. Рассматривая д. как особый функциональный орган, А.А. Ухтомский утверждал понимание его как функциональной многоуровневой, динамической системы, а не как морфологического образования. Доминанта как пластичный функциональный орган формируется на основе текущей актуализированной потребности (мотивации). Характерные черты д.: повышенная возбудимость, стойкость, способность к суммированию и инерции возбуждения, т.е. способность продолжать реакцию, когда первоначальный стимул уже миновал. Основное значение имеет суммирование возбуждений, «готовность» к определенной реакции в ответ на случайные раздражения. Теория д. учитывает влияние нервных следов, время как самостоятельный фактор в «истории системы» и влияния со стороны других центров в сфере реакции.

Импринтинг (запечатлевание) – комплекс поведенческих адаптаций новорожденного, которые обеспечивают первичную связь между ним и родителями, является подвидом неассоциативной формы обучения, которая реализует сформированные в эмбриональном периоде механизмы восприятия и реагирования.

Когнитивные (познавательные) процессы – употребляется для обозначения тех видов поведения животных и человека, в основе которых лежит безусловный ответ на воздействие внешних стимулов, формирование внутренних (мысленных) представлений (знаний, cognition) о событиях и связях между ними.

Когнитивная карта – процесс, благодаря которому в мозге формируется некое подобие топологической карты той местности, в которой обитает организм.

Конstellация нервных центров – от лат. constellatio – созвездие. В нейрофизиологии совокупность нервных центров, объединенных единством действий.

Латентное обучение – образование связи между индифферентными стимулами или ситуациями в отсутствие явного подкрепления.

Механизмы научения. В нейрофизиологии выделяют следующие элементарные механизмы научения: привыкание, сенситизацию, временную связь (условный рефлекс). Согласно И.П. Павлову, физиологической основой запоминания служит условный рефлекс как акт образо-

вания временной связи между стимулом и реакцией. Эти формы памяти и научения называют простыми, чтобы отличать от научения, имеющего произвольный осознанный характер. Привыкание проявляется в постепенном уменьшении реакции по мере повторного предъявления раздражителя. Привыкание всегда сопровождается угашением ориентировочной реакции. Сенситизация – это процесс, противоположный привыканию. Он выражается в снижении порога при предъявлении раздражителей. Благодаря сенситизации организм начинает реагировать на ранее нейтральный раздражитель. Существует также разделение памяти на генотипическую и фенотипическую. Первая – генотипическая, или филогенетическая – связана с безусловными рефлексам и инстинктами. Вторая – фенотипическая – обеспечивает обработку и хранение информации, приобретаемой в ходе онтогенеза на основе различных механизмов научения.

Модально-специфические виды памяти — мнестические процессы, связанные с деятельностью разных сенсорных систем. Существуют специфические виды памяти соответственно органам чувств: зрительная, слуховая, тактильная, обонятельная, двигательная. Следует упомянуть, что уровень развития этих видов памяти у разных людей различен. Не исключено, что последнее связано с индивидуальными особенностями анализаторных систем. Хорошо развитая модально-специфическая память нередко является профессионально важным качеством: например, слуховая память музыкантов, вкусовая и обонятельная дегустаторов, двигательная гимнастов.

Модуль – ансамбли клеток, реализующие основные механизмы межнейронной интеграции – элементарной единицы структурно-функциональной организации нервных центров.

Мозжечок – часть ствола головного мозга (заднего мозга). Состоит из древнего отдела – червя и филогенетически нового – полушарий, развитых только у млекопитающих. Играет ведущую роль в поддержании равновесия тела и координации движений. Согласно исследованиям последних лет, выполненным с помощью инвазивных методов, м. участвует в когнитивных процессах.

Мотивация – физиологический механизм активирования хранящихся в памяти состояний организма, направляющих поведение на удовлетворение актуальной потребности. Содержание процесса мотивации составляет превращение актуализированной потребности из побуждения в целенаправленное поведение.

Обучение – феномен высшей нервной деятельности, состоящий в появлении адаптивных изменений индивидуального поведения в результате приобретения опыта.

Ориентировочный рефлекс – простейшая форма привыкания, входит в структуру психофизиологии внимания. При повторении вызвавшего его раздражителя постепенно угашается.

Память – процесс консолидации активности в данной нейронной цепи и временного закрепления возбудимой части рефлекторной дуги в измененной силе модифицированных синапсов. Современные модели памяти предполагают наличие трех основных механизмов: реверберации, повторной сигнализации и пластичности синаптических контактов.

Память. Нейрофизиологическая основа – нейрофизиологические механизмы, лежащие в основе формирования и хранения следов. П. является общим свойством живой материи, которое проявляется в запечатлевании, хранении и использовании информации. С появлением нервной системы память включается в обеспечение адаптивного поведения. Память – способность живых систем к приобретению и использованию опыта. Различают филогенетическую п. (ФП), в которой воплощен опыт, накопленный в ходе эволюционного развития, и онтогенетическую п. (ОП), в которой воплощен индивидуальный опыт особи. Физиологический механизм ОП (или индивидуальной п.) состоит в формировании, фиксации, хранении и воспроизведении следовых процессов и временных связей. По временному параметру выделяют кратковременную и долговременную память. Долговременная — подсистема п., обеспечивает длительное, соизмеримое с длительностью жизни особи сохранение временных связей. В основе формирования п. д. лежит стабильная реорганизация межнейронных связей, реализующаяся на основе метаболических процессов, протекающих в нервных клетках различных мозговых образований при обучении и в течение определенного времени (минуты, часы) после его завершения (так называемый процесс консолидации). Главное свойство п. д. – ее устойчивость к чрезвычайным воздействиям. Кратковременная – подсистема п., обеспечивает сохранение временных связей в течение относительно короткого времени. Каких-либо определенных временных критериев, характеризующих длительность п. к., не существует. Главным свойством п. к. считается уязвимость к чрезвычайным воздействиям, приводящим к ее нарушениям и развитию ретроградной амнезии. Структурно-функциональная организация памяти обеспечивается многоуровневой системой мозговых структур. В нее включаются сенсорные корковые зоны, где формируется первичный след сенсорной информации – сенсорная память, ассоциативные области, где синтезируется материал для образной и словесно-логической памяти. В процессе перевода информации из кратковременного на долговременное хранение принимает участие гиппокамп. При его поражении теряется память на текущие события при сохранении долговременной памяти. Это так называемый Корсаковский синдром. В формировании эмоциональной памяти ведущая роль при-

надлежит миндалине, которая обеспечивает быстрое и прочное запечатление эмоционально значимых событий даже после их одноразового появления. Гиппокамп и миндалина тесно связаны с височной корой, которая рассматривается как «хранилище» долговременной памяти. В отборе информации для хранения и в актуализации следов, необходимых для организации целенаправленного поведения, ведущая роль принадлежит лобным отделам коры, имеющим двусторонние связи со структурами лимбической и ретикулярной системы. Лобные отделы, принимающие участие в оценке значимости информации, на ее основе обеспечивают создание оптимального уровня активации для фиксации следов и их воспроизведения.

Память рабочая (оперативная) (психофизиологический аспект) – актуализированная система следовых процессов, активно использующихся во время организации и выполнения различных видов деятельности и целенаправленного поведения. Рабочую память можно рассматривать как один из компонентов афферентного синтеза в функциональной системе. Извлеченные следы взаимодействуют с обстановочной и пусковой афферентацией для принятия решения и формирования программы действия. В механизмах рабочей памяти значительная роль принадлежит лобным областям коры больших полушарий.

Память. Возрастная динамика – формирование механизмов памяти в процессе возрастного развития. Память, основанная на простом запечатлении следа – сенсорная память, осуществляется на ранних этапах развития. По мере созревания сенсорных систем и усложнения процесса восприятия формируется образная память. На ранних этапах развития формируется также память, в основе которой лежит механизм выработки условного рефлекса. Этот вид памяти является базовым в формировании навыка, простых форм поведения. Непроизвольная память доминирует, включая дошкольный возраст. Относительная простота системы произвольной памяти в детском возрасте определяет устойчивость и прочность запоминания. По мере структурно-функционального созревания коры больших полушарий и развития речевой функции формируется свойственная человеку словесно-логическая память. Человек способен запоминать не только и не столько подробности информации, сколько общие положения. Так, в прочитанном тексте взрослый человек запоминает не словесную формулировку, а содержание. Постепенность созревания высших корковых формаций с возрастом определяет длительность и постепенность развития и совершенствования этого вида памяти.

Паттерн (в психофизиологии) – «узор», структура, форма, пространственное или временное распределение стимулов, процессов. Под паттерном в ЦНС понимается конкретный состав систем, по отношению к которым специализированы нейроны данной структуры, количествен-

ное соотношение нейронов, принадлежащих к разным системам. Под паттерном ВП понимается форма ответа, соотношения его отдельных компонентов.

Потребность – специфическое свойство организмов, обеспечивающее их связь с внешней средой для самосохранения и саморазвития, как источник активности живых систем в окружающем мире.

Пластичность – связанная с активностью способность нейронных сетей модифицировать (изменять) свои структурно-функциональные свойства.

Синапс Хэбба (хэббовские правила ассоциации) – модель формирования условного рефлекса в механизмах памяти и обучения на уровне синапса. В синапсе Хэбба используется зависимый от времени локальный механизм повышения синаптической эффективности, который определяется совпадением, либо корреляцией пре- и постсинаптической активности, в результате чего происходит усиление функции синапса.

Стимул (в психофизиологии) (stimulo, stimulare – возбуждать, побуждать) – агент внешней или внутренней среды организма, который, действуя на ткани или организм в целом, вызывает активную реакцию живого субстрата. Стимулы или раздражители могут быть подразделены по своей энергетической природе на химические, механические, температурные, лучистые, электрические и др. По биологическому значению все раздражители делятся на адекватные и неадекватные. Адекватными стимулами называются агенты, действующие на определенные возбудимые системы организма в естественных условиях его существования, например, для органа зрения – видимые световые лучи, для органа слуха – звук определенной частоты. К неадекватным раздражителям относятся агенты внешней среды, которые встречаются в естественных условиях, и при достаточной силе и длительности воздействия способны вызвать возбуждение в различных раздражаемых тканях. Среди неадекватных раздражителей в физиологических исследованиях наиболее широкое применение получил электрический стимул.

Тета-ритм – ритмические колебания потенциалов электроэнцефалограммы с частотой 4–7,5 кол/с, амплитудой 10–200 мкВ. Низкоамплитудный (25–35 мкВ) т. р. в ЭЭГ человека может составлять один из компонентов нормальной ЭЭГ покоя. Пароксизмальные и асимметричные тета-волны у взрослых людей в состоянии бодрствования, а также относительно высокое содержание симметричных тета-волн следует рассматривать как признак изменения функционального состояния мозга. Эмоциональное напряжение приводит к увеличению спектральной мощности тета-волн и пространственной синхронизации между ними.

Условные рефлексы – рефлексы, вырабатываемые при определенных условиях в течение жизни животного или человека; формируются на основе врожденных безусловных рефлексов. Термин предложен И.П. Павловым в 1903 году. У. р. образуются, когда действие любого агента внешней или внутренней среды совпадает с действием раздражителя, вызывающего какой-либо безусловный рефлекс, или предшествует ему; в результате агент, не вызывавший ранее данного рефлекторного ответа, начинает его вызывать, т.е. становится условным (сигнальным) раздражителем. Так, звонок, несколько раз предшествовавший еде, начинает вызывать отделение слюны. Выработка и закрепление у. р. происходит с участием высших отделов центральной нервной системы. У. р. рассматриваются как основа высшей нервной деятельности. У человека могут вырабатываться на основе не только первой сигнальной системы, когда условные раздражители – различные агенты внешней и внутренней среды, но и второй сигнальной системы, когда условные раздражители – слово, речь. Открытие И.П. Павловым у. р. привело к созданию новой отрасли науки – физиологии высшей нервной деятельности. В основе у. р. лежит формирование новых временных или модификация существующих нервных связей, происходящее в индивидуальной жизни животных и человека под влиянием изменений внешней и внутренней среды. У. р. высшего порядка – у. р., образованный на базе другого у. р. Например, при соблюдении определенных правил сочетанием нового индифферентного раздражителя с условным раздражителем первого порядка можно выработать рефлекс второго порядка или вторичный у. р. На основе последнего аналогичным образом можно выработать рефлекс третьего порядка или третичный у. р. и т.д. У. р. на время – рефлекс, для которого условным раздражителем является промежуток времени. Образуется при систематическом предъявлении безусловного раздражителя через одинаковые интервалы времени. Проявляется в том, что каждый раз по истечении данного интервала времени возникает реакция, ранее вызываемая лишь действием безусловного раздражителя (у. р. на «чистое» время). У. р. на время вырабатывается и при повторении через одинаковые интервалы подкрепляемого условного раздражителя – у. р. времени на суммарный раздражитель (условный раздражитель + интервал времени). У. р. запаздывающий — вариант наличного у. р. с длительным периодом изолированного действия условного раздражителя. Безусловный раздражитель присоединяется к условному через 2–3 мин при пищевых и через 30–60 с при оборонительных двигательных у. р. При длительном практиковании у. р. постепенно удлиняется скрытый период реакции: она запаздывает в результате развития торможения запаздывания. У. р. классический (син. павловские у. р. или у. р. первого типа) – тип у. р., основные закономерности образования и функционирования которого открыты И.П. Павловым.

Образуется при сочетании во времени двух раздражителей, обычно индифферентного и безусловного. Определение «классический» введено позже, чтобы различить от другого типа у. р. — инструментального, оперантного. У. р. на комплексные раздражители – 1) у. р. на одновременный комплексный раздражитель, состоящий из нескольких компонентов; 2) у. р. на последовательный комплексный раздражитель, отдельные компоненты которого действуют последовательно, накладываясь друг на друга. При упрочении у. р. на оба вида комплексных раздражителей их компоненты постепенно утрачивают свое сигнальное значение при их изолированном применении. Отдельные компоненты сливаются в единое целое. Корковые пункты, воспринимающие действие отдельных компонентов, объединяются, по выражению И.П. Павлова, в единый «функциональный комбинационный центр», с которым вступает в связь корковое представительство безусловного рефлекса. У. р. на отношение раздражителей – вид рефлексов, выработанных не на абсолютные, а на относительные признаки раздражителей. Например, из двух одновременно предъявляемых однородных раздражителей, адресуемых к одному анализатору, условный рефлекс вырабатывается на один из них, отличающийся лишь своим отношением к другому (сильнее или слабее его, больше или меньше, светлее или темнее и т.д.). Очевидно, при одновременном действии пары раздражителей в одном анализаторе находит запечатление разницы или градиент этих раздражителей по определенному признаку. И когда один уровень градиента раздражителей постоянно подкрепляется, а другой не подкрепляется, то первый и становится условным раздражителем. У. р. оборонительный – закономерная реакция организма на ранее индифферентный раздражитель в форме локальных движений или общедвигательной активности, направленных на избегание или уменьшение внешних вредоносных воздействий.

Эксперимент психофизиологический – создание экспериментальной ситуации, при которой изучается функциональное состояние организма, особенности и механизмы организации деятельности на нейрофизиологическом, психофизиологическом и поведенческом уровнях. Э. п. проводится в обстановке, как можно более приближенной к привычным условиям. В констатирующем эксперименте определяется уровень и особенности развития человека, присущие ему в настоящее время. Каждое направление экспериментального исследования предполагает свой набор конкретных методов. В формирующем эксперименте, благодаря созданию специальных условий в нем, прослеживается динамика развития или изменения определенной психической функции. Л.С. Выгодский наблюдал таким образом процесс становления у ребенка понятий (экспериментально-генетический метод). В настоящее время строятся сложные формирующие эксперименты, по существу – обу-

чающие, в ходе которых в течение года или нескольких лет у дошкольников развиваются познавательные функции (создание системы развивающих заданий и игр), у младших школьников – теоретическое мышление (разработка экспериментальных учебных программ) и т.п.

Электрическая активность головного мозга – одно из проявлений метаболизма, находящее свое отражение в различных (импульсных и градуальных) изменениях потенциала возбудимых мембран. В результате суперпозиции этих элементарных проявлений электрогенеза возникает широкий спектр различных электрических реакций головного мозга, с достаточной полнотой отражающих как функции целого мозга, так и функции различных мозговых образований. В зависимости от способа и условий регистрации в электрофизиологии могут отдельно рассматриваться изменения мембранного потенциала, потенциалы действия, электроэнцефалограмма (суммарная биоэлектрическая активность), медленная электрическая активность, вызванные потенциалы и т.д. Регистрация э. а. г. м. занимает важное место в нейрофизиологии, психофизиологии, диагностической и лечебной работе и т.д., т.к. позволяет оценивать внутрицентральные отношения и функциональное состояние мозга при восприятии, внимании, формировании и воспроизведении следа памяти, реализации других функций мозга.

Электроэнцефалограмма (греч. enkephalos – головной мозг) – суммарная электрическая активность множества нейронов головного мозга, регистрируемая с поверхности головы. Использование электроэнцефалограммы для изучения функций мозга и целей диагностики основано на знаниях, накопленных при наблюдениях за пациентами с различными поражениями мозга, а также на результатах экспериментальных исследований на животных. Весь опыт развития электроэнцефалографии, начиная с первых исследований Ханса Бергера в 1933 г., свидетельствует о том, что определенным электроэнцефалографическим феноменам или паттернам соответствуют определенные состояния мозга и его отдельных систем. Суммарная биоэлектрическая активность, регистрируемая с поверхности головы, характеризует состояние коры головного мозга как в целом, так и ее отдельных областей, а также функциональное состояние глубинных структур разного уровня.

Общие представления о происхождении ЭЭГ. В основе колебаний потенциалов, регистрируемых с поверхности головы в виде ЭЭГ, лежат изменения внутриклеточных мембранных потенциалов (МП) корковых пирамидных нейронов. При изменении внутриклеточного МП нейрона во внеклеточном пространстве, где расположены глиальные клетки, возникает разность потенциалов – фокальный потенциал. Потенциалы, возникающие во внеклеточном пространстве в популяции нейронов, представляют собой сумму таких отдельных фокальных потенциалов. Суммарные фокальные потенциалы могут быть зарегистрированы с по-

мощью электропроводных датчиков от разных структур мозга, от поверхности коры или с поверхности черепа.

Основным свойством суммарной электрической активности мозга является ее периодическое изменение во времени – ритмическая организация. Происхождение и роль ритмических электрических процессов в мозге еще окончательно не изучены. Экспериментальные исследования на животных и препаратах нервной ткани *in vitro* позволили обнаружить два механизма ритмических осцилляций МП нейронов, которые лежат в основе ритмических колебаний биопотенциалов, регистрируемых на ЭЭГ.

Основной механизм – возвратное торможение в нейронных сетях. Локальные сети нейронов устроены очень сложно, они включают так называемые вставочные клетки (интернейроны), оказывающие влияние на основные единицы по принципу обратной связи. Если на нейрон (основной) поступает возбуждение от предыдущего звена нейронной сети, его МП изменяется – возникает положительное отклонение в виде возбуждающего пост-синаптического потенциала (ВПСП). Это изменение приводит к возникновению импульсов, которые передаются по аксону и вызывают возбуждение в следующем звене (вставочном нейроне). Вставочный нейрон образует на основном тормозный синапс, его активация вызывает развитие тормозного постсинаптического потенциала (ТПСП) и прекращение импульсации основного нейрона. Такая последовательность событий приводит к развитию ритмического колебания мембранного потенциала, вызывающего во внеклеточной среде соответствующие колебания фокального потенциала. Благодаря тому, что клетки сложноорганизованных структур мозга (например пирамидные клетки коры) расположены не хаотично, а организованы в параллельные колонки, ритмические фокальные потенциалы большого количества нейронов суммируются в пространстве и регистрируются с поверхности черепа. Возникающие таким образом суммарные ритмические электрические потенциалы зависят от свойств нейронных сетей и самих нейронов.

Другой механизм, открытый относительно недавно, – эндогенные (внутренние) колебания МП, не связанные непосредственно с афферентным притоком. Нейрон, обладающий эндогенными пейсмекерными (пейсмекер – водитель ритма) свойствами, выдает на выходе импульсы в виде ритмических пачек и распространяет их через свои отростки на другие нейроны, где возникают ритмические постсинаптические изменения МП. Если нейронов-пейсмекеров достаточно много, то и суммарный потенциал, регистрируемый от популяции таких нейронов, будет ритмическим. Такой механизм генерации ритмической электрической активности обнаружен в глубоких структурах мозга (гиппокампе, таламических и гипоталамических ядрах). Ритмогенные влияния в этом

случае распространяются на кору через корково-подкорковые возвратные связи.

Основные ритмы и их частотные диапазоны. Согласно международной классификации все колебания делятся на следующие частотные диапазоны, обозначаемые буквами греческого алфавита: δ – дельта – ниже 3,5 с (обычно 0,1–3,5 с); θ – тета – 4–7,5 с; α – альфа – 8–13,5 с; β – бета – свыше 14 с; γ – гамма – свыше 35 с.

У нормального взрослого человека дельта-ритм регистрируется только в состоянии глубокого сна, при низком уровне активности коры больших полушарий. Основным ритмом в ЭЭГ взрослого человека является альфа-ритм, максимально выраженный в каудальных отделах коры больших полушарий (затылочной и теменной областях). Функционально альфа-ритм связывается с механизмами переработки информации, тета-ритм – с мозговым обеспечением мотивационно-эмоциональной сферы и памяти, высокочастотный гамма-ритм – с когнитивными процессами (формированием целостного образа). Существует связь отдельных ритмов с определенными механизмами генерации в глубинных подкорковых структурах. В генерации альфа-ритма участвуют специфические ядра таламуса, в генерации тета-ритма – структуры гиппокампа, гамма ритм генерируется только в коре. Вместе с тем, колебания одной частоты могут иметь разное происхождение. Например, колебания в диапазоне тета-частот (4–6 Гц) могут быть возрастным вариантом альфа-ритма, гиппокампальным тета-ритмом или результатом глубинных синхронизирующих влияний на кору. Поэтому в ЭЭГ исследованиях важно использовать так называемый функционально-топографический подход к оценке ритмов ЭЭГ, учитывающих их локализацию в коре и реактивность к внешним воздействиям. В ЭЭГ исследованиях используются следующие методы: визуальная оценка нативной ЭЭГ, компьютерная томография, спектрально-корреляционный анализ с оценкой спектра мощности и функции когенертности (Cог) ритмических составляющих ЭЭГ.

Энграмма (engramma, греч. en – находящаяся внутри + греч. gramma – запись) – след, оставленный стимулом или событием. Предполагается, что в качестве компонентов э. могут рассматриваться определенные формы электрической активности, в частности группировки импульсов, обнаруживаются на одном нейроне, входящем в состав э. Эти выработанные формы активности являются выражением внутринейронных структурно-метаболических перестроек и изменений на основе межнейронных отношений.

СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

Основная литература

Данилова, Н.Н. Физиология высшей нервной деятельности / Н.Н. Данилова, А.Л. Крылова. – М.: Феникс, 2002.

Зорина, З.А. Элементарное мышление животных / З.А. Зорина, И.И. Полетаева. – М.: Аспект Пресс, 2003.

Калиниченко, С.Г. Кора мозжечка / С.Г. Калиниченко, П.А. Мотавкин. – М.: Наука, 2005.

Лурия, А.Р. Основы нейропсихологии / А.Р. Лурия. – М.: Академия, 2002.

Механизмы памяти: руководство по физиологии. – Л.: Наука, 1987.

Маунткэсл, В. Организующий принцип функции мозга – элементарный модуль и распределенная система // Разумный мозг / В. Маунткэсл, Дж. Эдельман. – М.: Мир, 1981. – 15–67 с.

Мотавкин, П.А. Введение в нейробиологию / П.А. Мотавкин. – Владивосток: Медицина ДВ, 2003. – 252 с.

Роуз, С. Устройство памяти. От молекул к сознанию / С. Роуз. – М.: Мир, 1995.

Рубинштейн, С.Л. Основы общей психологии / С.Л. Рубинштейн. – СПб.: Питер, 2002.

Симонов, П.В. Избранные труды: в 2 т. Т. 1. Мозг: эмоции, потребности, поведение / П.В. Симонов. – М.: Наука, 2004.

Шульговский, В.В. Основы нейрофизиологии / В.В. Шульговский. – М.: Аспект Пресс, 2000.

Дополнительная литература

Адам, Г. Восприятие, сознание, память / Г. Адам. – М.: Мир, 1983.

Вартанян, Г.А. Нейробиологические основы высшей нервной деятельности / Г.А. Вартанян, А.А. Пирогов. – СПб.: Наука, 1991.

Виноградова, О.С. Гиппокамп и память / О.С. Виноградова. – М.: Наука, 1975.

Грановская, Р.М. Восприятие и модели памяти / Р.М. Грановская. – Л.: Наука, 1974.

Иваницкий, А.М. Информационные процессы мозга и психическая деятельность / А.М. Иваницкий, В.Б. Стрелец, И.А. Корсаков. – М.: Наука, 1984.

Кругликов, Р.И. Нейрохимические механизмы памяти и научения / Р.И. Кругликов. – М.: Наука, 1981.

Крысько, В.Г. Психология и педагогика: Схемы и комментарии / В.Г. Крысько. – М.: ВЛАДОС-ПРЕСС, 2001.

- Лебедев, А.Н. Психофизиологические закономерности восприятия и памяти / А.Н. Лебедев. – М.: Наука, 1985.
- Матурана, У. Биология познания // Язык и интеллект / У. Матурана. – М.: Прогресс, 1996. – 95 с.
- Прибрам, К. Языки мозга / К. Прибрам. – М.: Прогресс, 1975.
- Пригожин, И. Порядок из хаоса / И. Пригожин, И. Стенгерс. – М.: Прогресс, 1986. – 431 с.
- Сентаготаи, Я. Концептуальные модели нервной системы / Я. Сентаготаи, М. Арбиб. – М.: Мир, 1976. – 198 с.
- Скребицкий, В.Г. Синаптическая пластичность в аспекте обучения и памяти / В.Г. Скребицкий, А.Н. Чепкова // Успехи физиол. наук. 1999. Т. 30, № 4. – 3–13 с.
- Хорн, Г. Память, импринтинг, мозг / Г. Хорн. – М.: Мир, 1988.
- Хофман, И. Активная память / И. Хофман. – М.: Прогресс, 1986.
- Хрестоматия по психофизиологии / ред.-сост. Е.Н. Соколов, А.М. Черноризов. – М.: УМК «Психология», 2001.
- Эдельман, Дж. Селекция групп и фазная повторная сигнализация. Теория высших функций головного мозга / Дж. Эдельман, В. Маунт-касл // Разумный мозг. – М.: Мир, 1981. – 15–67 с.
- Ярвилехто, Т. Мозг и психика / Т. Ярвилехто. – М.: Прогресс, 1992.

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	1
Тема 1. ПСИХОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА ПАМЯТИ: КОНЦЕПТУАЛЬНЫЕ АСПЕКТЫ	5
Тема 2. КЛАССИФИКАЦИЯ ВИДОВ ПАМЯТИ И НАУЧЕНИЯ	9
Тема 3. СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ВИДЫ ПАМЯТИ	10
Тема 4. ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПАМЯТИ.....	12
Тема 5. МЕХАНИЗМЫ ЗАПЕЧАТЛЕНИЯ	13
Тема 6. СИСТЕМЫ РЕГУЛЯЦИИ ПАМЯТИ	14
Тема 7. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ТЕОРИИ ПАМЯТИ.....	17
Тема 8. БИОХИМИЧЕСКИЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ПАМЯТИ	22
Тема 9. ПСИХОДИНАМИЧЕСКАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ПАМЯТИ	26
Тема 10. КЛЕТОЧНЫЕ МЕХАНИЗМЫ ФОРМИРОВАНИЯ ПАМЯТИ И ПРОЦЕССОВ ОБУЧЕНИЯ.....	33
10.1. Модульная парадигма и теория самоорганизации	34
10.2. Синаптическая пластичность.....	39
10.3. Длительная потенция и длительная депрессия синаптической передачи	45
10.4. Мозжечок и память: от структуры к функции.....	48
Тема 11. КОГНИТИВНЫЕ ПРОЦЕССЫ.....	53
11.1. Латентное обучение	55
11.2. Теория когнитивных карт	56
11.3. Методы диагностики когнитивного обучения	58
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	62
СЛОВАРЬ ОСНОВНЫХ ПОНЯТИЙ И ТЕРМИНОВ	65
СПИСОК РЕКОМЕНДУЕМОЙ ЛИТЕРАТУРЫ.....	77

Учебное издание

Калиниченко Сергей Георгиевич
Коротина Ольга Александровна

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ

Учебное пособие

Редактор С.Г. Масленникова
Компьютерная верстка Н.А. Игнатъевой

Лицензия на издательскую деятельность ИД № 03816 от 22.01.2001

Подписано в печать 12.07.2010. Формат 60×84/16.
Бумага писчая. Печать офсетная. Усл. печ. л. 4,7.
Уч.-изд. л. 5,3. Тираж 100 экз. Заказ

Издательство Владивостокский государственный университет
экономики и сервиса
690600, Владивосток, ул. Гоголя, 41
Отпечатано: множительный участок ВГУЭС
690600, Владивосток, ул. Державина, 57