

Pamięć w modelu neuropsychologicznym

Neuropsychological model of memory

Correspondence to: Łupowo, ul. Słowackiego 21, 66-450 gm. Bogdaniec, tel.: 095 751 06 18, tel. kom.: 0 662 012 269

Source of financing: Department own sources

Streszczenie

Praca jest prezentacją modelu pamięci podważającego dotychczas najczęściej stosowane modele pamięci Richarda Atkinsona oraz Richarda Shiffrina, w których wyróżniono pamięć sensoryczną, krótkotrwałą i długotrwałą. W sposób pośredni praca ta poprzez przedstawienie w szerokim ich znaczeniu obwodów neuronowych złożonych z wielu mniejszych obwodów neuronów poszczególnych zmysłów odnosi się do podziału pamięci Endela Tulvinga na epizodyczną i semantyczną oraz częściowo porusza tematykę pamięci roboczej Alana Baddeleya oraz Grahama Hitcha. Model, o czym świadczy już sam tytuł artykułu, zbudowany został w oparciu o dotychczasowe badania neurologiczne, a więc stanowi wypadkową wniosków nasuwających się w związku z architektoniką połączeń nerwowych mózgu oraz właściwościami komórek nerwowych. Sens stworzonego modelu polega na odstąpieniu od modelu pamięci sensorycznej, krótkotrwałej i długotrwałej na rzecz możliwego do wykazania empirycznie zasadniczego podziału na pamięć trwałą i nietrwałą (rozdzielaną według konieczności zaangażowania hipokampa), które to dwie zasadnicze grupy pamięci także są wewnętrznie stopniowalne poprzez wyróżnienie stopnia utrwalenia obwodu. Stopień pamięci trwałej oraz nietrwałej charakteryzuje ilość energii potrzebnej do pobudzenia obwodu neuronowego. Im mniej energii (czyli mniej koniecznych bitów informacji o obiekcie) potrzebnej do pobudzenia obwodu, tym wyższy stopień utrwalenia. Tak więc neuropsychologiczny model pamięci oparty jest na przemianach energetycznych występujących w mózgu w procesie zapamiętywania. Proces ten można wykorzystać do zobrazowania myślenia w kategoriach przyczynowo-skutkowych.

Słowa kluczowe: obwód neuronowy, wypadkowa konwergencji i dywergencji, stopień samowzbudzenia się obwodu, torowanie obwodu, zjawisko kontrtransmisji neuroprzebieżnikowej

Summary

The paper presents a model of memory challenging the one proposed by Richard Atkinson and Richard Shiffrin, most commonly used to date and distinguishing short-term and long-term sensory memory. Based on the broad concept of neural circuit composed of several smaller circuits associated with particular senses, the paper indirectly refers to classification of memory proposed by Endel Tulving, distinguishing episodic and semantic memory, presenting selected aspects of working memory concept proposed by Alan Baddeley and Graham Hitch. This model, as stated in the title of paper, is constructed based on the results of neurological studies performed to date, so it is a resultant of conclusions drawn based on current knowledge concerning architecture of neural interconnections within the brain and properties of neurons. The meaning of this model relies in departure from models based on short- and long-term sensory memory in favour of an empirically confirmed classification of memory into permanent and temporary (singled-out according to the degree of hippocampal involvement), whereby both principal types of memory are also internally stratified according to the degree of circuit durability. The degree of both permanent and temporary memory relates to the amount of energy needed to excite neuronal circuits involved. The less energy is necessary to excite a particular circuit (i.e. the less information bytes concerning an object are needed), the higher is its degree of durability. Therefore, neuropsychological memory model is based on energy metabolism taking place within the brain in the process of memorization. This process may be used to illustrate the phenomenon of thinking in "cause-effect" categories.

Key words: neuronal circuit, resultant of convergence and divergence, degree of self-excitation of circuit, facilitation (priming) of circuits, neuromediator-based contranmission

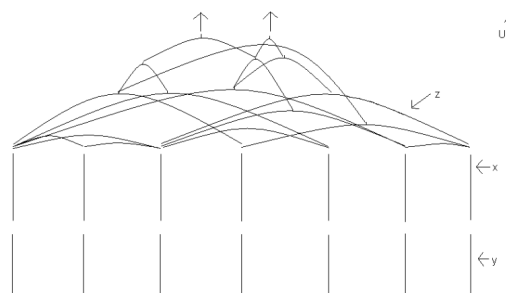
Śledząc dotychczasowe zmagania związane z poznaniem procesów zapamiętywania oraz myślenia w kategoriach przyczynowo-skutkowych, można zauważyć, iż kierunek badań przede wszystkim koncentrował się na próbach rozróżnienia funkcji poszczególnych części mózgu. Nie ulega jednak wątpliwości, że mózg działa jako powiązana całość neuronów wzajemnie na siebie wpływających. Próba całościowego poznania mechaniki mózgu (tj. zarówno procesu zapamiętywania, jak i myślenia w kategoriach przyczynowo-skutkowych) była jednak zarzucana z uwagi na nadmierną złożoność organu, jakim jest mózg, oraz ograniczoną możliwość prowadzenia badań. Wskazuje się także na przesadną matematyczność zagadnienia sieci neuronowych oraz ograniczone praktyczne zastosowanie w psychologii czy też psychiatrii. Śledząc dotychczas przeprowadzone badania, można jednak mniemać, że na podstawie poczynionych już ustaleń z neurologii, psychologii i psychiatrii jest możliwe stworzenie prostego modelu całościowego czy – mówiąc ściślej – określenie kilku podstawowych zasad procesów uczenia się oraz myślenia w kategoriach przyczynowo-skutkowych, opartego na przemianach energetycznych zachodzących w neuronach mózgu.

Otóż punktem wyjścia do rozważań nad mechaniką zapamiętywania powinno być przedstawienie modelu wykształcania się obwodu neuronowego, który stanowiłby zapis neuronowy mózgu zarejestrowanej rzeczywistości. Aby to uczynić, należy skrótowo prześledzić drogę impulsu ze środowiska zewnętrznego. Najpierw pojawia się on na korze mózgu, przez neurony rzutowe, następnie przechodzi przez kolejne warstwy kory i tak zawiązuje się z grupą innych neuronów jednocześnie pobudzonych przez impulsy pojawiające się w tym samym czasie na innych włóknach rzutowych. Zapis na tym etapie ma charakter czysto mechaniczny, gdyż wynika ze sposobu połączeń nerwowych (architektoniki) i jest uzależniony od zjawiska konwergencji i dywergencji w pobudzeniu neuronów. Działanie konwergencji neuronów ma o tyle istotne znaczenie, że kolejne sumowanie ładunków z pobudzonych włókien rzutowych pozwala jednocześnie na dokładne i niepowtarzalne pobudzenie neuronów tworzących część kojarzeniową określonego zmysłu. W szczególności należy tutaj wskazać na warstwy asocjacyjne kory mózgowej czy też na podkorowe połączenia nerwowe. Inaczej mówiąc, na korze mózgu (warstwa I kory) odbierającej impulsy o zarejestrowaniu określonego bodźca powstaje obraz, a w części kojarzeniowej zbudowanej z głębszych struktur komórkowych – matryca (ślad) tego obrazu w postaci pobudzonych neuronów. Takiemu kształtowaniu się obwodów jako swoistych wiązek neuronów może sprzyjać chociażby kierunek neuronów łukowatych czy też budowa komórek nerwowych (szczególnie ekspresywna wydaje się budowa komórek piramidowych w korze). Na skłonność neuronów do zawiązywania się w wiązki nerwowe

wskazują także badania McCullocha poświęcone sposobowi rozchodzenia się impulsów w wyniku drażnienia pierwotnych i wtórnych okolic kory. Związywanie to polegałoby na trwałym zmniejszaniu się oporu synaptycznego między komórkami jednocześnie pobudzonymi. Taka rejestracja obiektu poprzez konwergencję sprzyjałaby rejestrowaniu cech ogólnych obiektu na podstawie szczegółów zarejestrowanego obiektu (cechy ogólne byłyby wypadkową cech szczególnych rejestrowanego obiektu). W ten sposób pojedyncze bodźce charakteryzujące określony obiekt zmieniałyby się w bardziej ogólne cechy obiektu będące wypadkową postępującej konwergencji neuronów rejestrujących wąski wycinek rzeczywistości. W ten sposób zapis neuronowy określonego obiektu w ramach danego zmysłu można przedstawić w postaci rysunku (rys. 1), gdzie:

- y – neurony dostarczające informacje o zarejestrowaniu bodźca;
- x – neuron w mózgu rejestrujący bodziec o określonych parametrach [kora mózgowa – włókna projekcyjne (rzutowe)];
- z – część asocjacyjna kory, dalsze neurony kojarzeniowe danego zmysłu pobudzone w wyniku postępującego pobudzenia pochodzącego z włókien rzutowych, a także podkorowe połączenia nerwowe;
- U – kierunek postępującego rejestrowania neuronowego otaczającej rzeczywistości (oddolnie postępująca konwergencja, upraszczanie zapisu – od szczegółowego obrazu do cech ogólnych).

W tym miejscu można wskazać kilka ważnych skutków takiego zapisu obiektów i wykształcania się obwodu neuronowego. Po pierwsze zapis neuronowy określonego obiektu nie zmieniałby się. Nie można więc wtedy twierdzić, wbrew poglądom pojawiającym się w niektórych rozważaniach dotyczących pamięci i zdolności myślenia, że zapis neuronowy zarejestrowanego obiektu „wędruje” po różnych częściach mózgu, np. z potylicznej do czołowej itp., w zależności od rodzaju pamięci (tj. stopnia utrwalenia). Zatem zapis neuronowy określonego obiektu nie zmieniałby się i – mówiąc obrazowo – „pozostał na swoim pierwotnym miejscu”. Oczywiście, w miarę utrwalania się obwodu i pojawiania się związków z innymi obwodami jednocześnie pobudzo-



Rys. 1. Model wykształcania się obwodu

nymi obwód taki zmieniłby zasięg swojego oddziaływania (tj. zmniejszałby się między nimi stały opór synaptyczny i zwiększałyby się liczba innych obwodów pobudzanych przez niego), ale zapis obwodu jako konstrukcja wypadkowej neuronów wejściowych (rzutowych) nie uległaby zmianie. W takiej sytuacji wielość i zasięg pobudzonych neuronów kojarzeniowych będzie oddawać liczbę, położenie i siłę impulsów pobudzających włókien rzutowych (włókna „x” i „y” determinują obraz włókien „z”). Tak więc przy rejestrowaniu rzeczywistości (zapamiętywaniu) istotne są tylko dwa elementy, tj. wykształcenie w mózgu sekwencji neuronów będących zapisem neuronowym (matrycy) oraz pobudzenie tej sekwencji neuronów przy pomocy dostatecznej siły impulsów. Dlatego też stopień zapamiętania nie jest zależny od położenia obwodu, lecz od zmniejszającej się ilości energii (impulsów) potrzebnych do pobudzenia całego obwodu. Stopień pamięci można zatem precyzyjnie oddać poprzez prostą zależność między ilością bitów informacji (impulsów) potrzebnej do pobudzenia obwodu za pierwszym razem a ilością bitów informacji (impulsów) potrzebnej przy każdym następnym pobudzeniu obwodu. Na rys. 1 przedstawione to zostało w taki sposób, jakby coraz mniejsza ilość impulsów na włóknach „y” oraz „x” potrzebna była do pobudzenia wszystkich neuronów „z”. Ilość ta zmniejsza się w wyniku obniżenia oporu synaptycznego, co jest zgodne z regułą Hebba. Tak więc utrwalanie się obwodu (i pamięci) można przedstawić jako zależność: $ST_u = W_{pn}/W_{pp}$, przy czym wartość ST_u będzie wynosić: $\lim \rightarrow 0$ oraz $ST_u \leq 1$, gdzie ST_u to stopień utrwalenia obwodu neuronów, W_{pp} – pierwotna wartość progowa pobudzenia obwodu (nie mylić z progowym pobudzeniem neuronu!), a W_{pn} – następcza wartość progowa pobudzenia obwodu (przy każdym kolejnym pobudzeniu).

Jak już to zostało przedstawione, współczynnik stopnia utrwalenia w najgorszym przypadku może wynosić 1. Taka sytuacja ma miejsce, gdy obiekt jest rejestrowany po raz pierwszy. Współczynnik ten nie może mieć mniejszej wartości, gdyż zawsze potrzebny jest choćby minimalny bodziec, aby pobudzić obwód będący w stanie spoczynku, bez względu na to jak bardzo zmniejszyłby się opór synaptyczny między komórkami tworzącymi obwód. Może być to impuls od receptorów, będący wynikiem zadziałania bodźca ze środowiska zewnętrznego (pobudzenie oddolne), jak również impuls z neuronu sąsiedniego obwodu w mózgu (pobudzenie boczne) czy też w wyniku mechanicznego drażnienia neuronów tworzących obwód. Samoistnie obwód się nie uaktywni. Dodatkowo należy pamiętać, że wartość progowa pobudzenia obwodu jest zmienną i zależy nie tylko od trwałych zmian synaptycznych powodujących obniżenie oporu synaptycznego (według badań Paula Greengarda nad przemianami biochemicznymi na synapsach – od dopaminy), ale także od zmian stężeń

różnych innych neuroprzekazników, działających pobudzająco lub hamująco w zależności od stanu emocjonalnego (zjawisko kotransmisji), jak i od stopnia pierwotnego pobudzenia komórek nerwowych tworzących obwód (zjawisko torowania obwodu). Jednakże występowanie tych dodatkowych czynników modyfikujących wartość pobudzenia obwodu ma bezpośredni wpływ na szybkość pobudzenia obwodu, a więc bardziej jest związane z procesem myślenia w kategoriach przyczynowo-skutkowych. Dlatego też, jeżeli rozpatrujemy proces zapamiętywania, kwestia doraźnej zmiany wartości pobudzenia obwodu w wyniku zjawiska kotransmisji synaptycznej i torowania obwodu zostanie pominięta, gdyż na sam proces zapamiętywania nie ma wpływu (a poza tym wymaga bardziej szczegółowego omówienia poza tą wzmianką). Należy także podkreślić (również jako zasygnalizowanie problemu), że zacieranie się szczegółów obiektu nie wynika ze spadku wartości pobudzenia obwodu, lecz związane jest z degradacją ilości neuronów tworzących obwód. Tak więc łatwość pobudzenia obwodu określającego stopień zapamiętania nie jest wprost sprzężona z dokładnością utrwalonego obrazu. Wracając jednak do procesu zapamiętywania jako procesu obniżenia wartości pobudzenia obwodu, należy wspomnieć również o niemałej roli hipokampa w procesie zapamiętywania, która zresztą w znacznym stopniu wpłynęła na umocnienie poglądu o „przemieszczaniu się” zapisu neuronowego obiektów w mózgu. Otóż powszechnie wskazuje się na decydującą rolę tego zgrupowania komórek nerwowych w procesie zapamiętywania nowych informacji, jak i trwałości informacji z bliższej przeszłości. Z powyższych informacji często wywodzi się, że zapis neuronowy obiektu na pewien czas „wędruje do hipokampa”, zanim utrwali się na stałe. Pogląd ten stoi więc w wyraźnej sprzeczności z prezentowanym powyżej modelem zakładającym niezmienny zapis neuronowy. Tyle że biorąc pod uwagę wcześniejsze informacje, zupełnie inaczej można też postrzegać rolę hipokampa, który według przedstawionego wcześniej modelu poprzez swoje czasowe oddziaływanie na obwód mógłby pełnić rolę swoistego zasilacza energetycznego oraz stabilizatora słabo utrwalonego obwodu. W tym miejscu można wskazać fundamentalne zjawisko wzajemnego oddziaływania hipokampa oraz kształtujących się obwodów. Mówiąc o zasadzie sprzężenia zwrotnego pobudzenia hipokampa oraz utrwalanych obwodów, należy wskazać na komórki nerwowe znajdujące się w tzw. strefie kojarzeniowej obwodów oraz hipokampa, wyróżnione przez Winogradową (1968, 1970), niereagujące na określone bodźce sensoryczne, natomiast aktywnie odpowiadające na zmianę bodźców lub zmianę jakichkolwiek ich właściwości, obniżające swoją aktywność w miarę adaptacji i aktywizujące się na nowo przy występowaniu zmian. To czasowe oddziaływanie pozwala na tymczasowe funkcjonowanie obwodu niedostatecznie utrwa-

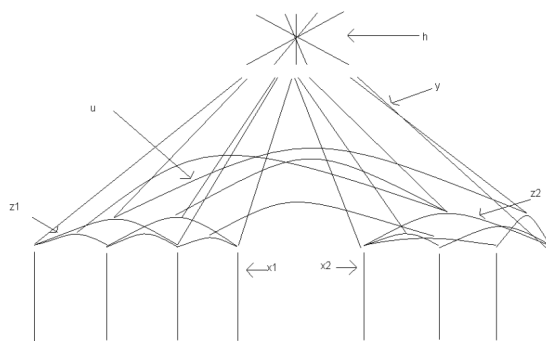
lonego. Po pierwsze aktywność komórek reagujących wyłącznie na zmianę bodźców oraz zmianę aktywności komórek pozwala obwodowi działać tuż po zarejestrowaniu obiektu, gdyż po braku impulsów pobudzających obwód ze środowiska zewnętrznego obwód nadal jest pobudzany przez wspomniane komórki oraz powiązany z nimi hipokamp. Po drugie, co jest jeszcze ważniejsze, aktywność komórek reagujących wyłącznie na zmianę bodźców oraz zmianę aktywności komórek pozwala na takie zbilansowanie oporu synaptycznego na poszczególnych synapsach, że komórki tworzące obwód działają w jednej płaszczyźnie pobudzenia. Tak stan rzeczy tłumaczyłby natychmiastową utratę z pamięci wydarzeń nieodległych czasowo po skierowaniu uwagi na inne zdarzenia u osób pozbawionych hipokampa (amnezja następuje przy uszkodzeniu obustronnym hipokampa) oraz znikomy stopień zdolności uczenia się. Brak hipokampa uniemożliwia bowiem utrzymanie się napięcia na świeżo wykształconym obwodzie, a tym samym powoduje momentalnie jego wygaśnięcie po utracie zasilania z impulsów ze środowiska zewnętrznego. Jednocześnie krótkotrwałość napięcia na obwodzie powoduje niemożność zbilansowania oporu synaptycznego na poszczególnych synapsach, tak by komórki tworzące obwód działały w jednej płaszczyźnie pobudzenia. Zapis (utrwalanie) obwodu bez hipokampa następuje więc nie na zasadzie wcześniej przedstawionej, jako uogólnianie szczegółów (utrwalanie obwodu przedstawione na rys. 1 nie następuje od góry do dołu – linia „U” ma przeciwny wektor), lecz w sposób rozproszony i spowolniony. Tym między innymi można wyjaśnić powolną, nieświadomą nauką powtarzanych czynności u osób pozbawionych dwustronnie hipokampa (np. przypadek pacjenta H.M.). Przedstawiając sprawę bardziej obrazowo, za pomocą figur graficznych, zapis obwodu bez hipokampa ma postać niewyraźnego obrysowania wszystkich jego konturów, natomiast z hipokampem obwód obrysowany jest wyraźnie, ale stopniowo – począwszy od górnej części, która oddaje najbardziej ogólny obraz. Graficznie ogólny obraz połączeń nerwowych mózgu, obejmujących neurony różnych zmysłów oraz hipokamp, można by przedstawić w postaci takiej jak na rys. 2, gdzie:

- x1 – neurony w mózgu rejestrujące bodziec o określonych parametrach jednego zmysłu (np. wzroku);
- x2 – neurony w mózgu rejestrujące bodziec o określonych parametrach innego zmysłu (np. słuchu);
- z1, z2 – neurony kojarzeniowe poszczególnych zmysłów (część kojarzeniowa tworzy zapis według rejestrującego zmysłu, wzrokowe co do kształtu, koloru itd., słuchowe co do intonacji głosu itd.) – jak na rys. 1;
- u – ogólne neurony kojarzeniowe tworzące całościowy zmysłowo obraz, jednocześnie odpowiedzialne za myślenie abstrakcyjne – zlokalizowane głównie w płacie czołowym mózgu;

- y – neurony odpowiedzialne za połączenia obwodu neuronowego charakteryzującego określony obiekt z hipokampem [utrzymywanie napięcia na obwodzie pobudzonym oraz innych neuronach (komórki Winogradowej)] i zwiększającego zdolność do pobudzenia innych obwodów;
- h – hipokamp.

Można tu także łatwo zauważyć między innymi różnicę pomiędzy tzw. amnezją „skroniową” a „czołową”. W przypadku uszkodzenia połączeń nerwowych w części czołowej mózgu, obrazowanych na rys. 2 jako linie „u”, wyraźnie maleje zdolność poszczególnych obwodów z różnych zmysłów do wzajemnego oddziaływania na siebie. Tym samym maleje zdolność do wzajemnego pobudzania się obwodów (ograniczając liczbę linii „u”, stopniowo zmaleje oddziaływanie mniejszych obwodów „x1” na „x2”). Stąd też następuje wyraźne ograniczenie zdolności myślenia w kategoriach przyczynowo-skutkowych i zdolności doszukania się związków między zjawiskami. Jednocześnie przy uszkodzeniu neuronów kojarzeniowych oraz spadku liczby obwodów, które będą wzajemnie na siebie oddziaływać, wynikowo pobudzony obwód będzie coraz bardziej prosty (zauważalny zespół czołowy). Tutaj pojawia się między innymi kwestia zakresu rozumienia obwodu neuronowego, który może składać się z grupy mniejszych obwodów (podział pamięci według Endela Tulvinga). W przypadku amnezji skroniowej, oprócz wspomnianego zatracenia zdolności do wykształcania się nowych obwodów, brak „zasilania” hipokampa obniża długotrwałość pobudzenia obwodu, a tym samym jego zdolność do pobudzenia innych obwodów, co jest obserwowalne w postaci obniżenia tonusu kory, tendencji do występowania stanu akinetycznego oraz szybkiej wyczerpywalności.

Podsumowując, można stwierdzić, że model Richarda Atkinsona i Richarda Shiffrina z pamięcią sensoryczną, krótkotrwałą i długotrwałą jest błędny, gdyż zapis w pamięci jest efektem płynnym, definiowanym przez spadek wartości impulsów potrzebnych do pobudzenia obwodu. Dla odmiany podział pamięci Endela Tulvinga ma o tyle sens, że obwody w różnym stopniu tworzą konglomeraty i mogą występować samodzielnie, jak rów-



Rys. 2. Schemat wzajemnego oddziaływania obwodów oraz hipokampa (pobudzenie wewnętrzne)

niez tworzyć większą całość, tak jak można to zaobserwować na rys. 2. Natomiast wyróżnianie pamięci roboczej przez Alana Baddeleya oraz Grahama Hitcha wydaje się zupełnym nieporozumieniem wobec ciągłości postępującego zapisu neuronowego polegającego na obniżeniu oporu synaptycznego oraz niezmienności zapisu neuronowego.

PIŚMIENNICTWO:
BIBLIOGRAPHY:

1. Solomon E.P., Berg L.R., Martin D.W., Ville C.A.: *Biologia*. Multico Oficyna Wydawnicza, Warszawa 1996: 816-832.

2. Konturek S.: *Fizjologia człowieka. Tom IV: Neurofizjologia*. Wydawnictwo Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków 1998.
3. Kępiński A.: *Schizofrenia*. Wydawnictwo Literackie, Kraków 2004.
4. Kulczycki J., Niedzielska K., Wieczorkiewicz M. (red.): *Postępy neurologii, postępy neurofizjologii, postępy neuropatologii*. Centrum Medyczne Kształcenia Podyplomowego, Warszawa 1991.
5. Walsh K.: *Neuropsychologia kliniczna*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa 1998.
6. Łuria A.R.: *Podstawy neuropsychologii*. Państwowy Zakład Wydawnictw Lekarskich, Warszawa 1976.
7. Frazer A., Winokur A. (red.): *Biologiczne podstawy zaburzeń psychicznych*. Państwowy Zakład Wydawnictw Lekarskich, Warszawa 1982.

Informacja dla autorów!

Chcąc zapewnić naszemu czasopismu „Psychiatria i Psychologia Kliniczna” wyższą indeksację MNiSW i Index Copernicus, zwracamy się do autorów o dopełnienie poniższych warunków podczas przygotowywania pracy do publikacji:

- Praca oryginalna powinna być poprzedzona **streszczeniem** zawierającym **od 200 do 250 słów**, a praca pogładowa i kazuistyczna – **150-200 słów**.

Streszczeniu pracy oryginalnej należy nadać budowę strukturalną: wstęp, materiał i metoda, wyniki, wnioski.

- Liczba **słów kluczowych** nie może być mniejsza niż **5**. Słowa kluczowe nie powinny być powtórzeniem tytułu. Najlepiej stosować słowa kluczowe z katalogu MeSH.

– **Praca oryginalna** winna zawierać elementy: wstęp, materiał i metoda, wyniki, omówienie, wnioski, piśmiennictwo.

- **Piśmiennictwo** powinno być ułożone w **kolejności cytowania**.

Pełny Regulamin ogłaszania prac znajduje się na stronie 176.