

О МЕХАНИЗМЕ КРАТКОВРЕМЕННОЙ ПАМЯТИ

Греченко Т. Н., Кондратьева С. И.

В одной из наиболее распространенных гипотез памяти — гипотезе консолидации следа памяти — ведущая роль в фиксации энграммы отводится явлению реверберации. Предполагают, что после обучения продолжается циркуляция электрической импульсной активности по замкнутым цепям нейронов. В результате развиваются морфофункциональные изменения синапсов, в которых закрепляется энграмма [5]. Хотя в более поздних исследованиях было показано, что предотвращение реверберации с помощью амнестических агентов не препятствует фиксации следа, ее все же продолжают рассматривать как основной механизм кратковременной памяти [7]. Предполагаемая функция реверберации — длительное поддержание определенных нейронов в активном состоянии, обеспечивающем генерирование потенциалов действия (ПД). В данной работе мы хотим показать, что для длительного сохранения активности нейрона, вызванной предыдущей стимуляцией, реверберация не нужна.

МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТА

При поляризации областей мозга или отдельных нервных элементов в течение нескольких секунд анодным током выключение стимула вызывает эффект последствия. Последствие выражено повышением или понижением фоновой активности нейронов, сохраняющимся в течение длительного времени — от нескольких минут до нескольких часов [1, 4, 6]. Для объяснения наблюдаемого феномена привлекают идею о реверберации импульсов по замкнутым цепям. Длительность последствия, возникшего после прекращения стимуляции, — это время циркуляции ПД по определенной замкнутой последовательности нейронов.

В электрофизиологическом эксперименте на полностью изолированных нейронах были проведены опыты, условия которых позволили получить длительное последствие, возникшее после выключения стимула. Изолированные нейроны полностью исключают возможность формирования последствия за счет циркуляции нервной активности — они физически и функционально лишены возможности контактировать с другими элементами центральной нервной системы (ЦНС) и образовывать какие-либо функциональные структуры.

Препарат изготавливался по ранее использованному методу предварительной трипсинизации подглоточного комплекса ганглиев виноградной улитки [2]. В описываемых в данном сообщении опытах в изолированный нейрон вводили два микроэлектрода, заполненных цитратом калия. Через один из них осуществлялась стимуляция нейрона деполяризационным и гиперполяризационным электрическим током, а второй использовался для регистрации внутриклеточной электрической активности нейрона. Для электрических раздражений применяли ток силой 0,1—4,0 нА, длительностью от 50 мс до 10 с. Результаты получены на 20 нейронах и в 20 опытах. Часть материала получена на идентифицированных нейронах висцерального ганглия V7 и V6 по классификации Сахарова.

РЕЗУЛЬТАТЫ ЭКСПЕРИМЕНТА

Действие гиперполяризационного тока длительностью 10 с. В нескольких опытах использовался гиперполяризационный электрический ток длительностью 10 с. Эффект, вызываемый применением такого стимула, заключается в том, что после его выключения возникает последствие, выраженное генерацией спайков у ранее спонтанно неактив-

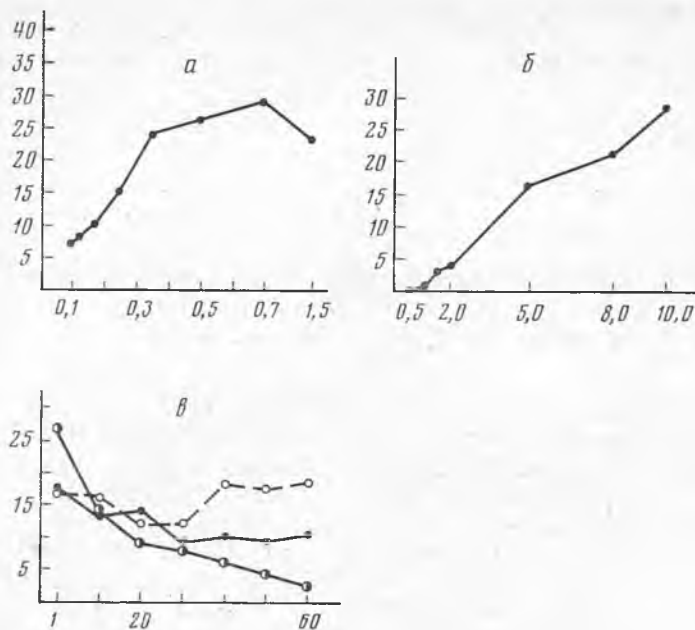


Рис. 1. Зависимость числа потенциалов действия (ПД) от длительности и силы применяемого гиперполяризационного электрического тока

a — зависимость числа ПД от силы гиперполяризационного внутриклеточного тока; длительность гиперполяризационного импульса 10 с; по оси абсцисс — сила тока (нА), по оси ординат — число генерируемых после выключения тока ПД. *б* — Зависимость числа ПД от длительности гиперполяризационного импульса тока; сила тока 0,75 нА; по оси абсцисс — длительность стимула (мс), по оси ординат — число ПД. *в* — Зависимость числа ПД от номера стимула в трех сериях повторной стимуляции; длительность гиперполяризационного импульса тока 5 с; сила тока 0,5 нА; межстимульный интервал 30 с. Интервал между I и II сериями 35 мин, между II и III 60 мин. По оси абсцисс — номер стимула в серии; по оси ординат — число ПД после выключения гиперполяризационного тока. Черные кружки, сплошная линия — I серия; треугольники, сплошная линия — II серия; белые кружки, пунктир — III серия

ного нейрона. Обнаружено, что число ПД и длительность их генерации зависят от длительности предварительной гиперполяризации и силы применяемого тока. Зависимость между силой гиперполяризационного тока и продолжительностью спайкового последействия показана на рис. 1, *a*. Больше́й силе тока соответствует более́ длительное последействие. Однако такое соотношение выполняется лишь до определенного значения гиперполяризационного стимула — начиная с тона 0,7 нА прямая зависимость меняется на обратную. Это говорит о существовании оптимальной силы тока, при которой эффект последействия максимален по числу генерируемых ПД.

Продолжительность спайкового последействия зависит и от длительности предварительной гиперполяризации. Мы выбрали оптимальную силу гиперполяризационного тока и, изменяя его длительность, нашли что максимальный эффект последействия обнаруживается при гиперполяризации в течение 10 с. Более́ длительные гиперполяризационные стимулы в проведенных опытах не проверялись. Зависимость последействия от длительности гиперполяризационного стимула показана на рис. 1, *б*.

Повторные применения гиперполяризационного стимула фиксированной силы и длительности сначала приводят к небольшому уменьшению длительности спайкового последействия; после которого происходит включение генерации спайков, продолжающееся в течение всего дальнейшего времени наблюдения (рис. 1, *в*). Включение фоновой генерации ПД связано с повторным применением гиперполяризационного ток.

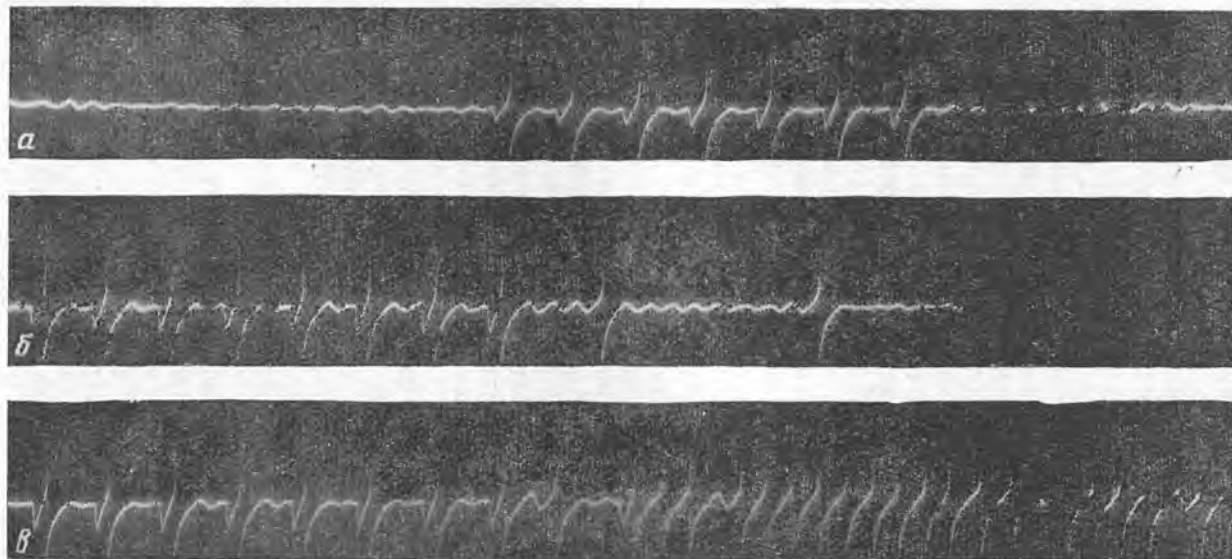


Рис. 2. Влияние числа внутриклеточных гиперполяризационных импульсов тока на длительность последствия сила гиперполяризационного тока 0,75 нА; длительность гиперполяризационного импульса 100 мс частота предъявления гиперполяризационных импульсов 0,5 Гц. *а* — формирование пейсмекерных осцилляций после предъявления семи гиперполяризационных импульсов тока; *б* — формирование пейсмекерных колебаний, достигающих порога генерации ПД после воздействия восьми импульсов гиперполяризационного тока; *в* — фермент последствия, возникший после воздействия десяти внутриклеточных гиперполяризационных импульсов тока. Точки соответствуют моментам нанесения гиперполяризационных импульсов тока; калибровка 10 мВ, 1 с

Следовательно, предварительная гиперполяризация является причиной длительного постстимуляционного повышения уровня фоновой активности нейрона.

Влияние ритмических гиперполяризационных стимулов на последствие. В другой серии опытов эффект последствия был получен применением ритмических гиперполяризационных импульсов тока силой 0,12—0,35 нА, длительностью от 50 до 200 мс и частотой от 0,3 до 1 Гц. Применение таких стимулов позволило изучить процессы, вовлекаемые в постстимуляционную активацию.

После применения 5—10 гиперполяризационных импульсов тока частотой от 0,3 до 1 Гц возникает постстимульное последствие, состоящее из ПД и синусообразных колебаний мембранного потенциала (рис. 2, а—в). Его длительность зависит от нескольких параметров: частоты стимуляции, длительности гиперполяризационных электрических импульсов, силы применяемого тока и числа предъявленных раздражителей. При оптимальном соотношении этих параметров прекращение стимуляции вызывает длительное последствие, которое в условиях нашего эксперимента продолжается в течение 10—30 мин. Эффективная сила гиперполяризационного тока индивидуальна не только для каждого нейрона, но и для различных состояний того же нейрона. Состояние определяется уровнем мембранного потенциала (МП). Для нормального МП нейрона (—65 мВ), представленного на рис. 2, наиболее эффективен ток силой 0,5 нА. При большем или меньшем значении тока или вообще не возникает последствие, или оно выражено значительно слабее. Для стимула 0,5 нА длительность последствия достигает 3—5 мин (рис. 2, в). Если длительность гиперполяризационного импульса меньше некоторой критической величины, то последствие не возникает. Увеличение длительности в проведенных нами опытах не было столь существенным. Частота предъявления стимула это определяющий момент для развития последствия. При слишком низких частотах стимуляции, равных 0,1—0,2 Гц, у большинства нейронов последствие не формировалось. Но в данном случае низкая частота стимуляции дает положительный эффект при увеличении длительности стимула. Для каждого нейрона при использовании тока фиксированной силы и длительности существует оптимальная частота, которая обеспечивает максимально продолжительное последствие. Для нейрона, представленного на рис. 2, такая частота равна 0,75 Гц. Кроме того, при оптимальном соотношении длительности, силы и частоты раздражения длительность последствия зависит от числа предъявленных импульсов гиперполяризационного тока (рис. 2, а—в).

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Какой нейрофизиологический механизм лежит в основе формирования постстимульного последствия? Анализ изменений МП, вызываемых применением ритмической стимуляции, и изучение особенностей потенциалов, возникающих после выключения стимулов, приводит к предположению, что последствие формируется при подключении пейсмекерного механизма. Постепенное возрастание амплитуды волны, возникающей после действия одиночного стимула, появление в последствии синусообразных колебаний (рис. 2, а—в), подтверждает это предположение. Опыт, в котором рассматривалась возможность формирования последствия на гиперполяризационном фоне, показал, что в таких условиях оно не развивается. Это согласуется с известными данными депрессии пейсмекерных потенциалов слабыми гиперполяризационными токами [3]. Препарат, на котором выполнены наши опыты, — полностью изолированная сома нейрона, исключающая функционирование любого механизма, кроме эндогенного. Наши результаты согласуются

предположением Гартсайда [6], который пришел к выводу об эндогенной природе последействия, применив ингибиторы синтеза протеинов. Все перечисленное позволяет сделать заключение о формировании эффекта последействия за счет эндогенного пейсмекерного механизма.

Существование в ЦНС нейронов, способных к длительной постстимуляционной активации, обеспечивает функциональную готовность связанных с ними элементов и выполняет функцию, приписываемую реверберации,— поддержание системы воспроизведения в активном состоянии.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Воронин Л. Л.* Влияние внеклеточной поляризации отдельных нейронов сенсомоторной коры большого мозга кролика на их вызванную активность.— *Ж. высш. нервн. деят.*, 1966, т. 16, с. 667—677.
2. *Греченко Т. Н., Соколов Е. Н.* Изолированная сома нейрона как объект электрофизиологических исследований.— *Биол. науки*, 1979, № 9, с. 5—22.
3. *Alving B. O.* Spontaneous activity in isolated somata of *Aplysia* pacemaker neurons.— *J. Gen. Physiol.*, 1968, v. 51, p. 29—45.
4. *Bures J., Buresova O.* Plasticity in single neurones and neural population.— In: *Short-term changes in neural activity and behavior*. Cambridge, 1970, p. 363—404.
5. *Hebb D. O.* *The organization of behavior*. N. Y., 1959.
6. *Gartside I. B.* Mechanism of substained increases of firing rate of neurones in the rat cerebral cortex after polarization: role of proteins synthesis.— *Nature*, 1968, v. 220, p. 383—384.
7. *McGaugh J.* Memory storage processes.— In: *Biology of memory*. N. Y., 1970, p. 63—75.

Поступила в редакцию
15.1.1980

ния и специфика понятия социально-психологического климата коллектива в советской психологии и обнаруживаются типы определений как взаимодополняющие, так и уводящие от сути феномена к формам его проявления. Обращает на себя внимание то обстоятельство, что одни и те же социально-психологические явления часто выступают и как формы проявления социально-психологического климата, и как факторы, его формирующие, и наконец, как следствия того или иного его состояния. Это можно сказать, например, о мотивах трудовой деятельности членов коллектива, стиле руководства и т. д.

Авторы первоочередной задачей выдвигают разработку системного представления о психологическом климате, построение динамической модели, отображающей его взаимосвязи с другими групповыми феноменами. Нельзя не согласиться с их мнением о зависимости успехов в изучении социально-психологического климата от уровня общетеоретического и методологического развития социальной психологии, а также от практики его систематического исследования и регулирования в реальных коллективах.

Следующая статья, написанная К. К. Платоновым и В. Г. Казаковым, содержит интереснейший материал об эволюции понятий, связанных с теорией социально-

психологического климата в советской психологии на протяжении более чем пятидесяти лет, и еще раз подтверждает необходимость тщательной разработки истории изучаемого вопроса во избежание повторения уже найденного или ошибочного.

В монографии участвуют авторы, занятые исследованием различных проблем социальной психологии, и это, несомненно, способствует осмыслению неразрывных связей социально-психологического климата с другими сферами жизнедеятельности коллектива. В статье Ю. А. Шерковина теоретическому анализу подвергается влияние идеологических воздействий на социально-психологический климат определенной социальной общности. Важное значение имеет вывод автора о том, что идеологическое влияние не исчерпывается областью прямого взаимодействия между обществом и составляющими его группами. Например, в антагонистическом обществе групповая мораль, социально-психологический климат прогрессивных общностей противостоит господствующей идеологии.

Индивидуально-психологические особенности членов коллектива и их влияние на социально-психологический климат послужили темой статьи Н. Н. Обозова. Автор (Продолжение. См. стр. 117, 123, 145).