

# MECHANIZMY UCZENIA SIĘ I PAMIĘCI

VIII Szkoła Zimowa Instytutu Farmakologii PAN, Mogilany 1991

pod redakcją Małgorzaty Kossut





# POJĘCIA "UCZENIE SIĘ" I "PAMIĘĆ"

**Kazimierz Zieliński**

Zakład Neurofizjologii, Instytut Biologii Doświadczalnej im. M. Nenckiego PAN, Warszawa.

Na wstępie kolejnej, VIII Zimowej Szkoły organizowanej przez Instytut Farmakologii PAN i poświęconej mechanizmom uczenia się i pamięci, warto zastanowić się nad znaczeniem pojęć "pamięć" i "uczenie". Brak jest zgodności w rozumieniu tych istotnych dla neurobiologii i psychologii terminów. Słowniki specjalistyczne zawierają bardzo ogólnikowe definicje podobne do haseł w słownikach ogólnych. Słowniki współczesnej polszczyzny określają pamięć jako "zdolność umysłu do utrwalania doznanych wrażeń, wiadomości" [3] lub jako "zdolność, predyspozycję umysłu do przyswajania, utrwalania i przypominania doznanych wrażeń, przeżyć i wiadomości" [12]. Określenia te mają wyraźny antropocentryczny charakter.

Przez całe dziesięciolecia badania pamięci prowadzone były przez psychologów niezależnie od postępu dokonywanego w neurofizjologii. Wśród psychologów badających społeczne uwarunkowania pamięci Bartlett, chyba jako pierwszy, odrzucił wcześniejszy pogląd, że pamięć polega na długotrwałym przechowywaniu dokładnych śladów doznań, a niedokładności ujawniane podczas przypominania są wynikiem zaburzeń samego procesu przywoływania śladów tych doznań [2]. Aktualne psychologiczne teorie pamięci, noszące ogólną nazwę teorii schematu, postulują, że treści przechowywane w pamięci są w znacznym stopniu zdeterminowane przez wcześniej posiadaną wiedzę. Ogólny schemat zgromadzonej wiedzy określa charakter selekcji bodźców i dostarczanych przez nie informacji, zmienia wrażenia umożliwiając uzyskanie spójnego, jednolitego, potwierdzającego oczekiwania i zgodnego z posiadaną wiedzą przedstawicielstwa określonego doznania. W szczególności badania nad werbalizacją obrazów i organizowaniem zapamiętanych treści dostarczają przekonujących danych o udziale czterech ośrodkowych procesów w zapamiętywaniu docierających do organizmu informacji i przekształcania ich w ślady pamięciowe. Są to procesy: selekcji (wybór jedynie niektórych dopływających bodźców), abstrakcji (dzięki której przechowywane jest jedynie wybrane znaczenie posłania w oderwaniu od jego oryginalnej pełnej zawartości), interpretacji (proces przywołania uprzedniej wiedzy dla wspomnienia zrozumienia sygnału), integracji (formowanie pojedynczego, całościowego symbolu pamięciowego będącego produktem poprzednich trzech działań). Jest rzeczą naturalną, że teorie te kładą nacisk na niepełność i niedokładność pamięci, chociaż zdolne są również do wyjaśnienia jej szczegółowości i dokładności [1].

Powszechnie wyróżniane są cztery fazy pamięci: zapamiętywanie, przechowywanie śladów, przypominanie i rozpoznawanie [4, 11]. Pierwsza z tych faz, zapamiętywanie, oznacza przekształcenie aktualnego doznania w jego ślad, wyobrażenie, reprezentację. Odwzorowywanie jest nieodłączną i podstawową cechą wszelkich układów nerwowych. Wewnętrzne ślady, reprezentacje doznań, różnią się niezmiernie swą złożonością, wszystkie one są jednak w taki lub inny sposób zakodowane w układzie nerwowym [4]. Zbiór trwałych zmian w układzie nerwowym, wywołanych przez jego chwilowe pobudzenie i będących podłożem pamięci, nazywany jest śladem pamięciowym, engramem.

Współczesna psychologia nie zakłada jednolitej czy też jednostkowej zdolności pamięci. Dane neurofizjologiczne świadczą, że pamięć jest zorganizowana w mózgu jako zbiór oddzielnych procesów czy układów. Wyodrębniono szereg różnych rodzajów pamięci i podjęto próby ich klasyfikacji. Zarówno badania kliniczne jak i doświadczenia przeprowadzane na zwierzętach wykazały, że w zależności od typu choroby lub też lokalizacji uszkodzenia mózgu zaburzone są jedynie określone rodzaje pamięci [9, 10].

Zagadnienia te będą rozwinięte w niektórych wykładach. Zgodnie ze współczesnymi tendencjami w nauce światowej uwaga wykładawców skupia się jednak na molekularnych i komórkowych mechanizmach zmian plastycznych. Właśnie w poszczególnych neuronach i w połączeniach synaptycznych pomiędzy neuronami następują zmiany, dzięki którym możliwe jest przechowywanie śladów pamięciowych. Dwa główne tematy VIII Zimowej Szkoły, uczenie się i pamięć, mają wspólne mechanizmy neurobiologiczne. Warto

podkreślić, że jednym z pierwszych uczonych, który procesy uczenia się i pamięci pojmował jako wynik zmian synaptycznych, był Jerzy Konorski. Szerokie uzasadnienie tej hipotezy zostało opublikowane w 1948 roku w jego książce *Conditioned reflexes and neuron organization* [6, 16].

Zastanawia fakt, że w słownikach, zarówno ogólnych jak i specjalistycznych, pojęcie "uczenie się" opisane jest w sposób bardzo nieprecyzyjny. W wielu słownikach psychologicznych brak jest określenia terminu "uczenie". Podawane w nich hasła zawierające słowo "learning" dotyczą nazw niektórych form uczenia się lub opisy metod, przy pomocy których przedstawia się wynik procesu uczenia się [11, 14]. W tych samych słownikach pojęcie "uczenie się" występuje jako synonim pojęcia "zapamiętywanie" [5, 14].

Zdolność do zachowywania śladów oddziaływania bodźców jest właściwością życia, cechą każdej cząstki protoplazmy, błony biologicznej czy innej organelli komórkowej. Pojęcie "zapamiętywanie" należy przypisywać jedynie organizmom posiadającym układ nerwowy. Ale nawet i u takich organizmów nie każdy zapamiętany przez układ nerwowy ślad pobudzenia może być rozpatrywany jako wynik uczenia się.

Obecnie uczenie się jest definiowane jako zależne od doświadczenia tworzenie w układzie nerwowym trwałych śladów, wewnętrznych reprezentacji, lub też będące efektem doświadczenia trwale przekształcanie takich reprezentacji. Pamięć oznacza przechowywanie zależnych od doświadczenia wewnętrznych reprezentacji w czasie. Przypominanie, a raczej odzyskiwanie, oznacza wykorzystywanie pamięci w procesach nerwowych i będących ich efektem reakcjach behawioralnych [4]. Zmiany związane z procesami rozwoju jak również spowodowane mechanicznymi lub chemicznymi oddziaływaniami na układ nerwowy nie mogą być wiązane z uczeniem się. Istnieje pełna zgodność, że jedynie stosunkowo trwale zmiany w układzie nerwowym wynikające z doświadczenia organizmu można traktować jako efekt uczenia się, jednakże długotrwałość takich zmian zależy w znacznym stopniu od badanego modelu. Zazwyczaj asocjacyjne formy uczenia (np. warunkowanie klasyczne) pozostawiają bardziej trwałe ślady pamięciowe niż nieasocjacyjne (np. uwrażliwienie). Dotyczy to nawet wyników uzyskiwanych na tym samym modelu, w którym mechanizmy molekularne tych form uczenia w znacznym stopniu pokrywają się [8]. Efekt następczy bodźca występujący po przerwaniu jego działania rozpatrywany jest jako przejaw jednej z form pamięci, mimo że trwa krótko [9, 10]. Odruch przedśionkowo-okoruchowy, zapewniający utrzymanie stabilnego obrazu na siatkówce i widzenie przedmiotowe przy ruchach głowy, rozpatrywany jest jako zjawisko podobne do uczenia mimo, że jego parametry nie ulegają zmianie przy wielokrotnym wywoływaniu tego odruchu [13]. Natomiast habituacja, będąca również przykładem nieasocjacyjnej formy uczenia, następuje coraz szybciej i utrzymuje się dłużej po kolejnych seriach ekspozycji tego samego bodźca.

Po powszechnym zaakceptowaniu poglądu o zmianach w przekaźnictwie synaptycznym jako strukturalnej bazy procesów uczenia się i pamięci zmieniła się zarówno treść jak i słownictwo prac naukowych w obszernej dziedzinie badań. Znikły opisy "fal pobudzenia i hamowania" rozchodzących się po korze mózgowej, przestano tłumaczyć generalizację bodźców i doskonalenie reakcji warunkowych "zjawiskami irradacji i koncentracji procesów nerwowych" itp. Straciły powszechne uznanie poglądy Lashley'a o równocześnieści poszczególnych okolic kory mózgowej i równomiernym rozmieszczeniu w niej śladów pamięciowych [7]. Obecnie wiadomo, że w poszczególnych układach mózgu, w niektórych przypadkach dobrze poznanych, analizowane są specyficzne cechy bodźców i doznań i w tych samych układach i okolicach przechowywane są ślady pamięciowe tych właśnie cech. Badania neurofizjologiczne ostatnich dziesięcioleci dokonały przełomu w poznaniu udziału poszczególnych struktur mózgu w procesach uczenia się i pamięci [4, 9, 10, 13].

Stopień udziału określonych struktur mózgu w uczeniu się i utrzymywaniu śladów pamięciowych zależy nie tylko od rodzaju stosowanych bodźców, ale i od charakteru zadania, wymogów testu. Nasuwa się pytanie, w jaki sposób zwierzę wykrywa wymagania zastosowanego testu. W jaki sposób pies czy szczerz rozpoznaje, że w jednej sytuacji niezbędne jest wykonanie określonej reakcji dla uzyskania pokarmu, w innym przypadku pokarm ten zostanie udostępniony niezależnie od jakiegokolwiek reakcji, a jeszcze w innym - pokarm zostanie podany jedynie przy powstrzymaniu się od określonego ruchu. Odpowiedź na to pytanie sugerują badania etologiczne prowadzone na różnych obiektach w ich prawie naturalnym środowisku. Stopniowo kształtuje się pogląd, że istnieje szereg wrodzonych mechanizmów, które spełniają naprowadzającą rolę umożliwiającą szybki proces uczenia się w nowym otoczeniu [15, 17]. Podobny wniosek można sformułować w wyniku analizy danych uzyskanych z zastosowaniem różnych testów lub też przeprowadzanych na rozmaitych gatunkach zwierząt. Podobnie jak teorie schematu postulują ukierunkowującą rolę posiadanej wiedzy, tak współczesne pojmowanie procesów warunkowania uznaje zależność efektywności uczenia od utrwalonych genetycznie predyspozycji organizmu do wytwarzania określonych asocjacji, skojarzeń, wyboru strategii zachowania. Problemy dotyczące relacji pomiędzy wrodzonymi i nabytymi reakcjami, wpływu genetycznie określonych cech na procesy uczenia, również będą przedmiotem wykładów.

Złożoność procesów uczenia się i pamięci, różnorodność metod badawczych i postaw metodologicznych badaczy jak również gwałtowne rozszerzenie pola badań uniemożliwia sformułowanie ostatecznych stwierdzeń. Trudno jest zdefiniować podstawowe pojęcia dotyczące uczenia się i pamięci. Te same terminy rozumiane są różnie przez psychologów i przez fizjologów. Każdy z nas w zależności od stosowanego modelu doświadczalnego i rodzaju lektur wkłada inną treść w te same terminy. Załączony słownik niektórych terminów jest próbą znalezienia wspólnego języka pomiędzy psychologami i fizjologami, który nie byłby sprzeczny ze słownikami ogólnymi. Jestem pewien, że propozycja ta wywoła spory, które zawsze towarzyszą konferencjom i sympozjom poświęconym problemom uczenia się i pamięci.

## Niektóre użyteczne terminy

- uczenie - **learning** - zależne od doświadczenia tworzenie trwałych śladów, wewnętrznych reprezentacji doznań lub też będące efektem doświadczenia trwale przekształcanie takich reprezentacji.
- pamięć - **memory** - zdolność do zapamiętywania, przechowywania śladów wewnętrznych, reprezentacji doznań, przypominania i rozpoznawania elementów środowiska zewnętrznego i wewnętrznego, stanowiących przedmiot postrzegania, przeżywania lub działania.
- odzyskanie, przywrócenie - **retrieval** - wykorzystanie pamięci w czynnościach układu nerwowego i zachowaniu się.
- zapamiętywanie - **memorizing** - pierwsza faza pamięci, podczas której aktualne doznania przekształcane są w ich ślady, reprezentacje.
- przechowywanie śladów pamięciowych - **retention** - faza pamięci następująca po przekształceniu doznań w ich ślady, reprezentacje.
- przypominanie - **recall** - faza pamięci, polegająca na przywołaniu z powrotem, wydobywaniu z pamięci, odtwarzaniu uprzednich doznań.
- rozpoznawanie - **recognition** - faza pamięci, w której obiekt uświadamia sobie, że już uprzednio miał do czynienia z doznaniem podobnym do aktualnego.
- ślad pamięciowy - **engram** - trwale zmiany w układzie nerwowym wywołane przez jego chwilowe pobudzenie i będące podłożem pamięci.
- wyobrażenie pamięciowe - **memory image** - obraz doznania, które wystąpiło w przeszłości, odtworzone w pamięci w nieobecności aktualnej stymulacji sensorycznej.
- amnezja - **amnesia** - utrata lub osłabienie pamięci zwykle dotyczące pewnego okresu; niepamięć.
- amnezja następcza - **anterograde amnesia** - utrata pamięci doznań mających miejsce po przyczynie wywołującej niepamięć; zaburzenie tworzenia nowych śladów pamięciowych.
- amnezja wsteczna - **retrograde amnesia** - utrata pamięci doznań poprzedzających przyczynę wywołującą niepamięć; zaburzenie przywołania reprezentacji utworzonych przed przyczyną wywołującą amnezję.
- zapominanie - **forgetting** - zaniknięcie lub zanikanie, czasowe lub całkowite, czegoś wcześniej wyuczonego; zaburzenie zdolności przywoływania określonego śladu pamięciowego, reprezentacji doznań.
- pamięć natychmiastowa - **immediate memory** - pamięć niewielkiej ilości doznań przy skupieniu na nich uwagi w ciągu niewielu sekund, nie ulega zaburzeniu przy amnezji; pamięć bezpośrednia.
- pamięć krótkotrwała - **short-term memory** - pamięć doznań sprzed sekund lub minut; nie ulega zaburzeniu przy amnezji.
- pamięć długotrwała - **long-term memory** - rodzaj pamięci pozwalającej zachowywać ślady znacznej ilości doznań trwale lub przez długi okres czasu, pamięć ta ulega zaburzeniu lub zanika przy amnezji.
- postrzeganie - **perception, awareness** - wywołany przez pobudzenie proces uświadamiania sobie istnienia określonego przedmiotu, zjawiska, cech lub relacji w zewnętrznym lub wewnętrznym środowisku.

- pamięć bezpośrednia - **working memory** - pamięć (zazwyczaj trwająca sekundy lub minuty) będąca wynikiem jednorazowego spostrzeżenia i wykorzystywana jednorazowo.
- pamięć odroczone - **reference memory** - pamięć oparta zazwyczaj na powtarzających się spostrzeżeniach i wykorzystywana wielokrotnie.
- pamięć opisowa - **declarative memory** - pamięć zarówno krótko jak i długotrwała doznań, o których można opowiedzieć lub które można wywołać jako wyobrażenie pamięciowe; obejmuje pamięć epizodyczną i pamięć semantyczną, zaburzone przy amnezji.
- pamięć epizodyczna - **episodic memory** - pamięć zdarzeń, które zaszły w określonym czasie i miejscu.
- pamięć semantyczna - **semantic memory** - długotrwała pamięć znaczenia słów, praw, pojęć, formuł, kategorii, twierdzeń a także faktów i ogólnych zasad zebranych w trakcie określonego doświadczenia.
- pamięć sposobów postępowania - **procedural memory** - długotrwała pamięć zręczności: ruchowej, percepcyjnej, asocjacyjnej itp., która nie jest zaburzona przy amnezji.
- uruchamianie, ułatwianie - **priming** - ułatwienie przypominania określonej asocjacji lub reakcji metodą suflerowania, np. poprzez prezentację pierwszych liter całego słowa.
- habituaacja - **habituation** - stopniowe lecz stosunkowo krótkotrwałe zmniejszanie się wrodzonej reakcji organizmu na powtarzający się bodziec.
- uwrażliwienie - **sensitization** - przejściowe zwiększanie wrażliwości na określony rodzaj bodźca, np. w wyniku zastosowania go po bodźcu bólowym; w farmakologii: zwiększenie reakcji na lek po kilkakrotnym jego zastosowaniu.
- efekt następczy - **aftereffect** - bezpośredni efekt bodźca na percepcję występujący (zazwyczaj krótko) po usunięciu bodźca.

## Piśmiennictwo

1. Alba J. W., Hasher L.: Is memory schematic? Psychol. Bull., 1983, 93, 203-231.
2. Bartlett F. C.: Remembering: A study in experimental and social psychology. Univ. Press, Cambridge, 1932, 317 p.
3. Doroszewski W. (Ed.): Słownik poprawnej polszczyzny. PWN, Warszawa, 1973, 1054 p.
4. Dudai Y.: The neurobiology of memory: Concepts, findings, trends. Oxford Univ. Press, N.Y., 1989, 340 p.
5. English H. B., English A. Ch.: A comprehensive dictionary of psychological and psychoanalytical terms. Longmans, London, 1958, 594 p.
6. Konorski J.: Conditioned reflexes and neuron organization. Univ. Press, Cambridge, 1948, 267 p.
7. Lashley K. S.: Brain mechanisms and intelligence: A quantitative study of injuries to the brain. Univ. of Chicago Press, Chicago, 1929, 186 p.
8. Montarolo P., Schacher S., Castellucci V. F., Hawkins R. D., Abrams T. W., Goelet P., Kandel E. R.: Interrelations of cellular mechanisms for different forms of learning and memory. In: Molecular aspects of neurobiology. Eds. Montalcini R. L., Calissano P., Kandel E. R., Maggi A. Springer-Verlag, Berlin, 1986, 1-14.
9. Squire L. R.: Mechanisms of memory. Science, 1986, 232 (4758), 1612-1619.
10. Squire L. R.: Memory and brain. Oxford Univ. Press, NY., 1987, 315 p.
11. Sutherland S.: Macmillan dictionary of psychology. The Macmillan Press, Worcester, 1989, 491 p.
12. Szymczak M.: Słownik języka polskiego, PWN. Warszawa, 1978 (tom pierwszy), 1979 (tom drugi), 1981 (tom trzeci). 1103, 1087, 1103. p.
13. Thompson R. F.: The neurobiology of learning and memory, Science, 1986, 233 (4767): 941-947.
14. Wolman B. B.: Dictionary of behavioral science, second edition. Academic Press, San Diego, 1989, 370 p.
15. Zieliński K.: Biologiczne aspekty warunkowania. Kosmos A. 1981, 4 (171): 331-349.
16. Zieliński K.: Jerzy Konorski's theory of conditioned reflexes. Acta Neurobiol. Exp., 1985, 45: 173-186.
17. Zieliński K.: The biology of conditioning. Acta Physiol. Pol., 1989, 40 (2): 145-155.