

# 学习与记忆的神经生物学

主编：韩太真 吴馥梅

北京医科大学  
中国协和医科大学 联合出版社

# 学习与记忆的神经生物学

Neurobiology of Learning and Memory

主编 韩太真 吴馥梅  
审阅 许世彤  
顾问 匡培梓



A0289297

北京医科大学 联合出版社  
中国协和医科大学

(京)新登字 147 号

图书在版编目 (CIP) 数据

学习与记忆的神经生物学/韩太真, 吴馥梅主编. - 北京:  
北京医科大学、中国协和医科大学联合出版社, 1998.4  
ISBN 7-81034-805-1

I. 学… II. ①韩… ②吴… III. ①学习-神经系统-生  
物学②记忆-神经系统-生物学 IV. R338

中国版本图书馆 CIP 数据核字 (98) 第 00976 号

责任编辑: 暴海燕 丁 磊  
责任印制: 郭桂兰

北京医科大学 联合出版社出版发行  
中国协和医科大学  
(100083 北京学院路 38 号 北京医科大学院内)  
泰山新华印刷厂莱芜厂印刷 新华书店经销

※ ※ ※

开本: 787×1092 1/16 印张: 28 字数: 717 千字  
1998 年 4 月第 1 版 1998 年 4 月山东第 1 次印刷 印数: 1—1000 册  
定价: 58.00 元 (平)

本书承

李嘉诚先生人才基金

资助出版

研究神经科学，防治  
脑病，增进群众健康

何鲁

九十年六月

## 编者名录

(按汉语拼音字母顺序排列, 并附有所编写章号)

|     |                |                       |
|-----|----------------|-----------------------|
| 蔡景霞 | 中国科学院昆明动物研究所   | (12, 26)              |
| 蔡文琴 | 第三军医大学基础学院     | (9)                   |
| 程珍凤 | 西安医科大学基础学院     | (24)                  |
| 高汉生 | 南京大学哲学系        | (25)                  |
| 高 静 | 南京大学医学院        | (14, 15)              |
| 韩太真 | 汕头大学医学院        | (2, 14, 18, 20)       |
| 匡培梓 | 中国科学院心理研究所     | (6, 21)               |
| 林庶芝 | 北京大学心理系        | (7, 13)               |
| 区英琦 | 华南师范大学生物系      | (11, 19, 20)          |
| 唐 明 | 青岛大学医学院        | (22)                  |
| 吴馥梅 | 南京大学生物科学与技术系   | (1, 3, 5, 10, 14, 26) |
| 谢俊霞 | 青岛大学医学院        | (22)                  |
| 徐 璐 | 青岛大学医学院        | (22)                  |
| 于向民 | 青岛大学医学院        | (8)                   |
| 张 辉 | 西安医科大学第一临床医学院  | (23)                  |
| 张世仪 | 中国医学科学院基础医学研究所 | (16, 17, 26)          |
| 张婉文 | 南京大学药物研究所      | (27)                  |
| 张 瑶 | 中国科学院心理研究所     | (4)                   |
| 赵晓宁 | 南京大学医学院        | (3)                   |
| 左 巍 | 北京大学心理系        | (13)                  |

# 前言

脑的奥秘是人类长期探索并要努力攻克的一个重要堡垒,揭示高度复杂的脑结构与功能是自然科学面临的严峻挑战。长期以来,神经解剖学和神经生理学是研究神经结构与功能的两个主要学科。随着科学技术的不断发展和研究的日益深入,逐渐形成了多层次研究分析和多学科交叉汇合的特点,于是出现了神经生物学等综合性学科。学习与记忆是脑的高级功能,研究这一领域的相关学科除神经解剖学和神经生理学外,还涉及神经化学、神经药理学、分子生物学、发育生物学、行为生物学、生理心理学等众多的学科领域。由于多学科联合攻关,使学习记忆神经机制的研究取得了许多有意义的成果,在发达国家多年前已出版有“neurobiology of learning and memory”这类专著。在我国,近二十年来,有关学习与记忆的研究已取得长足进步,但与国际先进水平相比仍有多方面的差距。我国虽已有多本神经科学方面的著作问世(如80年代出版的《神经科学前沿》及90年代出版的《神经科学纲要》等),这些著作作为繁荣中国的神经科学事业起了相当大的推动作用,但是在“学习与记忆”这个研究范畴内至今还没有一本专著。为了促进我国该领域的研究,也为了加强合作与交流,我们尝试编写这本书,希望起到“抛砖引玉”的作用。

本书编排的指导思想是:力争体现科学性与系统性,兼顾基础知识、基本理论以及研究进展与动态,反映多层次的研究成果,体现宏观行为表现与脑内微观作用机制的统一并着重对学习记忆的研究方法与手段以及在学习记忆神经机制方面取得的现阶段研究成果进行系统全面的介绍。此外,本书也安排了一些实际应用方面的内容,如与记忆功能障碍有关的脑疾病以及智力开发和脑保健等。

全书包括九部分,共计二十七章。第一部分是概论,对学习记忆的基本概念或入门知识进行概括性介绍。第二部分系统介绍了学习与记忆的研究方法,包括人体记忆的研究方法和各种实验动物模型等。鉴于学习记忆是脑的高级功能,而脑是学习记忆的结构及物质基础,因此,第三部分对脑发育、脑内的神经元与神经胶质细胞以及突触连接等进行简要介绍,为后面的篇章提供必要的基础知识。第四部分介绍了学习与记忆的重要相关脑区。第五与第六部分是本书的核心,介绍学习记忆的神经机制,包括细胞水平、突触水平和分子水平等不同层次的研究成果。如海兔联合型与非联合型学习的神经机制、突触结构的可塑性及突触传递效能的可塑性等。由于长时程突触增强现象(LTP)是突触水平上的一种信息贮存方式或一种记忆模式,有其独特的意义,并且是当前国际上的研究热点,所以从神经机制中独立出来,单列为第六部分。新技术的应用是推动科学研究的重要因素,神经生物学也像其它自然科学一样,当前发展的特点之一是对实验手段的依赖性日益增强。因此,在第七部分介绍了新技术在学习记忆研究中的应用。第八部分是学习记忆障碍与相关的脑疾病。第九部分是智力开发与脑保健。在各章的写作过程中,特别注意介绍我国的研究成果,以促进学术交流与协作,推动本研究领域的发展。

1995年世界妇女大会在北京召开之后,我们增强了巾帼建功的意识。于是,邀请了一批女性神经科学工作者共同完成这本专著。在这部专著撰写过程中,我们荣幸地得到了中国科学院上海生理研究所前所长梅镇彬教授和现任所长杨雄里教授以及中国科学院心理研究

所前所长匡培梓教授的鼓励和指导，特别是匡培梓教授还参加了本书的编写工作并担任顾问。华南师范大学许世彤教授长期从事学习记忆的研究，有很高的学术造诣，他在百忙中为本书审稿和写序。更使我们感动的是，中国科学院院士、中科院上海脑研究所名誉所长、90岁高龄的张香桐教授也为本书写了序。张老先生是著名的神经科学家，曾荣获国际神经网络学会授予的“终身成就奖”。他在序中提出的一些问题给我们很多的启示，他为本书写序使全体编者受到极大鼓励与鞭策。此外，全国政协副主席何鲁丽女士应邀为本书题词，使我们深感荣幸。在此，我们谨代表全体编者向他们表示衷心感谢。由于我们的学术水平所限、编写经验缺乏，书中错漏之处在所难免，欢迎广大读者批评指正。

韩太真 吴馥梅

1997年9月

# 序

本书名为学习与记忆的神经生物学，而实际上好像是一本关于中枢神经系统高级功能的基本理论与研究方法的专著。它覆盖了神经解剖学、神经生理学、神经药理学、神经病理学、行为学以及研究技术的新发展等。而且，它吸收了各种学派的观点，广收博采、兼容并包。不啻于一家之言，不惑于一派之论。正如本书前言中所指出的，这部著作定会“促进我国该领域的研究，加强合作与交流”，为繁荣中国的神经科学事业起到相当大的推动作用。书中还注意介绍我国的研究成果，有利于鼓舞士气。

像我们这些终身从事脑研究的人们，时时刻刻都在想：中枢神经系统，尤其是大脑皮层，究竟在学习与记忆这类功能活动中起了什么作用，为什么一个亲人的音容笑貌，在相隔数十年之后，仍然会不时地出现在自己的面前？为什么在童年时代听到的儿歌，终身都能唱得出来呢？是在人脑里有一个像摄影底片或录音带一样的东西吗？换句话说，在大脑皮层里长期储存信息的物质基础是什么？必须承认：直到今天还没有人对于这个问题给出一个满意的回答。

记得在北京大学读书时，心理学教师告诉我们：记忆与学习有两大定律：一条是所谓“近期定律”（law of recency），另一条是所谓“重复定律”（law of repetition），听起来很新鲜，也很有道理，但这只不过是对于事实的叙述，并无助于对学习记忆本质问题的了解。对于这个问题，从当时的老师们那里或任何书本上都得不到满意的答复。后来到国外去读书，有机会看到著名的神经外科医生神经生理学家、加拿大蒙特里尔大学的潘费尔德教授的著作，很受启发，据潘费尔德的记载，他有一个癫痫患者，在每次发作之前，都必然有一个预兆，即看到有一个穿着红色衣服的女子在打毛线。教授决定对这个患者进行手术治疗，手术是在局部麻醉情况之下进行，病人的意识处于完全清醒状态。为了探索癫痫病灶的确实部位，在手术过程中，先用电极系统地刺激大脑皮层的各个部位，当刺激到病灶所在部位时，病人立即报告说，她看到了那个红衣女子在那里打毛线衣，随即开始发作，但当切除那个病灶之后，发作便立即停止，癫痫就治愈了。教授还报告了另外一个病例：当刺激大脑皮层的某一部位时，病人报告说：她听到了她在幼年时代曾经听到过但早已忘掉了的歌曲，并能重新歌唱出来。

很显然，在这两个病例里，都表示在多年前输入到大脑里的信息，无论是视觉的还是听觉的，都能长期储存在大脑皮层里，经久不衰。我们不禁要问：在大脑皮层的神经细胞里究竟发生了什么变化，使一个人在特殊情况下能够把久已忘记了的印象重新复现出来？这种变化究竟是什么性质的？是物理的还是化学的？迄今无人能够给出一个回答。

1948年，当我们研究大脑皮层诱发电位时，观察到：一个短声刺激可以在大脑皮层听区产生历时相当长久的电变化，据分析，大脑皮层神经元这种比较持久的重复放电可能是丘脑与大脑皮层之间循回路活动的结果。这种现象不仅存在于听觉系统，在任何其它感觉系统（例如视觉或皮肤感觉系统）都有同样现象。当时有不少人同我一样，都因此产生一种愚想，即中枢神经系统里这种循回路的活动，一旦被引发，在一定情况下，尤其是得到了适当的重复强化后，就可能会经久不息地长期进行下去。这样就形成一个记忆的物理学基础。

也许它会像电子计算机里的光盘一样，在大脑神经细胞里留下了某种遗迹，存储在那里，日后随时可以复现出来。另外一种可能就是：大脑细胞接受到某种突触前信息之后，突触后膜上发生了某种化学变化，这种变化可以构成记忆的基础。在很多年以前，瑞典哥德堡大学的Hyden教授就有过这种设想，并通过实验研究去寻找这种物质，他认为那可能是一种特殊的蛋白质。但是结果如何，后来没有听到进一步的消息。

从神经生理学的角度看，记忆与学习的研究是一块硬骨头。要想在这方面作出突破性贡献，看来不是一件容易的事。一旦解决了这个问题，将会有重要的实际意义。不仅是在教育方面，而且在医学方面也将会产生十分重大的影响。

那是在1956年，我从美国返回祖国的途中，路过丹麦遇到了哥本哈根大学神经外科医生博什教授，他告诉我一个十分离奇的病例。他有一个病人是中年男子，因车祸头部受伤，经治疗痊愈出院。在大约一个月以后病人的妻子到医院找到博什医生，反映情况说：她的丈夫自出院回家以后，身体很健康，并已恢复工作，每日按时上、下班，一切正常。只是每天下班回来后，我听到他按门铃去给他开门时，他呆呆地直望着我像是一个陌生人，并且粗暴地可：“你是什么人？到我家来干什么！”但是当我回他一句什么话时，他立即清醒过来，认识我是他的妻子了。后来发现他对任何人都是这样，他必须看到一个人的形象，同时还听到这个人的声音，才能够认识他。因此，她告诫她的儿子，当听到门铃响去给他父亲开门时，必须先讲一声“爸爸，你回来了”，这样才会相安无事，否则，他会把儿子当作是陌生人，不客气地赶他出去。

很显然，对这个病人来说，视觉信息和听觉信息必须同时出现，才能引起他的记忆力，否则不能形成一个完整的意识。但是要想达到这一要求，视觉系统与听觉系统之间，必须有某种形式的相互沟通与影响，但在过去的神经生理学中，从未听说过在视、听两大系统之间有任何相互联系的记述。

记得是在1952年，我们首次发现“光强化效应”时，曾注意到一个稀有的现象，即：在以光线照射眼睛的情况下，不仅刺激外膝状体引起的大脑皮层视区诱发电位有强化现象，即使听觉皮层上的诱发电位也同样有被增强的效应。当时我们对此感到困惑，认为这是不大可能的。但是在日常生活里，的确有过类似的经验。例如，当我在纽约学习时，曾同年轻的同学们一起到大剧院去看歌剧，为了省钱，买的是后排座位，在那里根本看不清演员的面孔，因而也听不清她的歌词。但当用上望远镜时，便看清了她的面容，同时也就听清了她的歌词。这种实际经验，似乎证明了：在中枢神经系统里，跨越不同感觉领域之间的相互影响是可能的，也是确实存在的。

也许博什教授听说过我在这方面的研究经验，他表示希望我能留在哥本哈根大学同他一起研究这个问题。因为当时我急于回国，谢绝了他的要求。但是他讲的故事给我留下了深刻的印象，也向我们神经科学工作者、特别是研究学习与记忆的学者们提出了一个严肃的挑战。

最后，我想乘此机会向本书的作者们致以崇高的敬意。本书执笔者共有二十位，都是我国大学教授级的巾帼英雄，我国在神经科学领域内有如此强大的一支队伍，令人感到自豪，也不禁为我国神经科学发展的前途感到鼓舞和庆幸。

张香桐

1997年8月24日于上海

## 序

揭开脑的奥秘，阐明学习记忆等脑的高级功能，一向对人类是一个最大的挑战。近二、三十年来，由于基础科学特别是分子生物学的发展，以及计算机等技术科学的长足进步，对学习记忆的研究大为改观，新概念、新技术不断出现；它吸引着众多学科的工作者，打破传统的学科界限，参加到学习记忆的研究行列中来，形成了一个对学习记忆进行多学科、多水平研究的格局，展现着生机勃勃的诱人前景。

在我国，近二十多年来，对学习记忆的研究已大有发展，研究人员逐渐增多，工作获得一定成果，有的实验室工作已形成特色。但总的来说，与国际上的发展相比，差距仍较大，队伍还较小，特别是要能发挥多学科交叉协作研究的优点，亟待吸引各有关学科更多的工作者，参加到此领域的研究中来，以加速我国此领域研究的发展。为此，出版一本集中介绍学习记忆神经生物学各方面研究成果的专著，定能使正在从事学习记忆研究的工作者，或正立志于投身到此极具挑战性的研究领域的人们，从中获得较全面的了解，扩大视野，把握进展；这必将有助于促进我国学习记忆研究的发展。故此，韩太真、吴魏梅两教授主编的《学习与记忆的神经生物学》一书的问世，是非常及时和必要的，它定将受到神经科学界、生物学界的欢迎。

该书在集中介绍学习记忆神经生物学各方面的新成果、新概念、新进展时，对从分子水平到整体行为水平多水平的研究成果都有顾及，而对有关分子神经生物学方面，以及中枢神经功能与结构的可塑性方面，则有较充分的反映。这使读者既能获得较全面的认识，又能对当前研究的一些重要进展，获得较多的了解。同时，书中还适当地编写了有关的一些基础知识，包括较多的方法学内容。这无论对入门者，对有关专业的研究生、大学生，抑或对拟开展跨学科研究的工作者来说，无疑会是大有裨益的。本书由于各章的编写，多半是由多年从事该领域研究的有关专家、学者所担任，故其内容较好地反映了该领域的新进展，深度也处理得较好。还有，该书较多地编进了我国有关研究成果，基本上反映了我国有关学习记忆神经生物学研究的主要成果，使本书有别于国外同类专著，这对促进学术交流，是很有意义的。

在我国，在学习记忆神经生物学领域的研究工作以及有关教育工作中，有一批女科学工作者在活跃地工作着，她们中不乏本学科及本单位的学术带头人和业务骨干，并做出很好的贡献；而这本学习记忆的神经生物学专著，从主编到编者，又正是全部由女性科学工作者所担任，这件有意义的工作由她们积极完成，这是应该受到特别赞扬的。祈望本书今后在编者们不断努力和读者的积极关怀下，能日臻完善。

许世彤

1997年8月15日于广州

## 目 录

|                        |       |
|------------------------|-------|
| 第一部分: 概论               | (1)   |
| 第一章 学习与记忆的基本概念         | (2)   |
| 第二章 学习与记忆研究的发展沿革       | (11)  |
| 第三章 巴甫洛夫高级神经活动学说的发展    | (19)  |
| 第二部分: 学习与记忆的研究方法       | (26)  |
| 第四章 人体记忆的心理学研究方法       | (27)  |
| 第五章 学习与记忆研究中的实验动物简介    | (40)  |
| 第六章 学习与记忆研究中的主要实验动物模型  | (56)  |
| 第七章 学习与记忆的神经网络模型       | (65)  |
| 第三部分: 学习与记忆的结构基础       | (90)  |
| 第八章 脑结构的发育             | (91)  |
| 第九章 神经元和神经胶质细胞         | (103) |
| 第十章 突触的连接形式及亚微结构       | (124) |
| 第四部分: 学习与记忆的重要脑区定位     | (161) |
| 第十一章 海马在学习与记忆中的作用      | (162) |
| 第十二章 非人灵长类大脑联合皮质的认知功能  | (178) |
| 第十三章 小脑结构与学习记忆功能       | (191) |
| 第五部分: 学习与记忆的神经机制       | (206) |
| 第十四章 中枢神经结构的可塑性        | (207) |
| 第十五章 中枢神经突触可塑性的生理生化机制  | (220) |
| 第十六章 海兔联合型与非联合型学习的神经机制 | (237) |
| 第十七章 学习与记忆的细胞和分子机理研究动态 | (243) |
| 第六部分: 突触传递效能的可塑性研究     | (261) |
| 第十八章 长时程增强与长时程压抑       | (262) |
| 第十九章 习得性长时程增强          | (287) |
| 第二十章 长时程增强的诱导与维持机制     | (302) |
| 第七部分: 新技术在学习与记忆研究中的应用  | (327) |
| 第二十一章 无创活体显影技术的应用      | (328) |
| 第二十二章 分子生物学技术及其它新技术的应用 | (334) |
| 第八部分: 学习记忆障碍与脑疾病       | (348) |
| 第二十三章 生理性衰老及认知功能障碍性脑疾病 | (349) |
| 第二十四章 阿尔采默氏病           | (363) |
| 第九部分: 智力开发与脑保健         | (378) |
| 第二十五章 智力、思维与学习和记忆      | (379) |
| 第二十六章 促智药物的研究          | (397) |
| 第二十七章 脑保健与中医中药的作用      | (418) |

# 第一部分

## 概 论

# 第一章 学习与记忆的基本概念

学习和记忆属于高级神经活动或脑的高级功能 (higher function of brain), 它是高等动物和人类最具特色的生理特性之一。在长期的生物进化过程中, 学习和记忆功能不断地发展和完善。大多数无脊椎动物和低等脊椎动物虽然也有一些学习和记忆的形式, 但其整个生活过程主要是受反射活动和本能所支配。动物越高等, 其学习记忆功能越复杂, 动机行为也越多。学习记忆是动物改变自身行为或产生新行为以便适应生活环境的必要过程。进化到人类以后, 学习记忆则是认识和改造客观世界以及参加社会实践活动必不可少的生理条件。可以说, 学习记忆能力是人类思维活动的基本环节, 是智力结构中诸多要素 (观察力、注意力、记忆力、判断力、想象力等) 的重要成分, 因此, 它对人类智慧的形成、意识的产生、知识的积累以及科学文化的发展都起着关键的作用。自古以来, 学习记忆一直是人们十分关注的课题, 当前仍是神经生物学研究中的热点。80 年代末期, 美国国家研究委员会 (National Research Council) 组织一批著名的生物学家编辑出版了“生物学中的机会” (opportunities in biology), 论述生物科学主要领域的现状和展望未来的研究, 在该书第六章 (神经系统与行为) 的第 4 节 (神经可塑性和学习的基本形式) 中, 明确提出“学习是行为适应的主要手段, 是社会进步的重要力量”<sup>[1]</sup>。

鉴于人和高等动物脑的极度复杂性, 要揭示学习记忆的脑内奥秘并非易事, 当前已成为多种学科关注的焦点。除了神经生物学、脑科学、心理学以外, 其研究范畴还涉及一些边缘科学、交叉科学和综合科学。例如, 70 年代开始迅速发展的行为学 (ethology) 和认知科学 (cognitive science) 都包含着学习与记忆的研究内容。80 年代初, 在我国著名科学家钱学森倡导下建立了思维科学体系, 并构想了一幅思维科学框架结构图及其与多门学科的相互关系, 并提出“思维科学的别名就是认知科学”<sup>[2]</sup>。思维科学是一门多学科的综合科学, 其科学体系由基础科学、技术科学和应用技术三个部分组成 (图 1-1)<sup>[3]</sup>, 其基础科学部分是揭示人脑思维活动的本质和规律, 包括思维的生理基础, 即产生思维的脑结构与功能, 当然也就包含了学习记忆这个重要的功能。

什么是学习和记忆呢? 不同的学科从不同的角度所给的定义不完全相同。例如, 在行为学中, 学习的概念是“引起个体对特殊环境条件所产生的适应性行为的全部过程”<sup>[4]</sup>。类似的说法还有“学习是指经验引起的一种适应性行为变化, 记忆是过去经验的贮存和回忆。”<sup>[5]</sup>而心理学中的定义是:“记忆是一种心理过程, 由识记、保持、再认或回忆所组成”, 比较通俗的说法是“记忆是人脑对过去经历的事物的反映。”<sup>[6]</sup>还有一种提法是“事物的具体形象或抽象概念在脑内的停留叫做记忆。”<sup>[7]</sup>从神经生理学的角度来看, 学习与记忆是脑的一种功能或一种属性, 并且是一个多阶段的动态神经过程。一般认为, 学习主要是指人或动物通过神经系统接受外界环境信息而影响自身行为的过程, 记忆是指获得的信息或经验在脑内贮存和提取 (再现) 的神经活动过程, 二者密切相关。若不通过学习, 就谈不上获得的信息贮存和再现, 也就不存在记忆; 若没有记忆, 则获得的信息就会随时丢失, 也就失去学习的意义。因此, 学习与记忆是既有区别又是不可分割的神经生理活动过程, 是适应环境的重要方式<sup>[8]</sup>。

在现代社会中,随着实验研究的不断深化和新兴技术的蓬勃发展,又给“记忆”赋予了新的涵义和新的研究范畴。例如,具有记忆功能的非生物材料已经发展,记忆材料(包括有机弹性记忆材料、高分子记忆材料及形状记忆合金等)及电子计算机识别记忆的推广应用,逐步打破了传统的“记忆”范畴,记忆的内涵已使社会科学与自然科学紧密结合在一起。有人认为,着手研究和探索“记忆”在现代化建设中作用的时机已经到来,并已逐步形成一门新兴的学科——记忆科学,它包括生物记忆、材料记忆和机器记忆三个方面<sup>[9]</sup>。然而,很显然,本章讨论的问题只限于生物记忆。

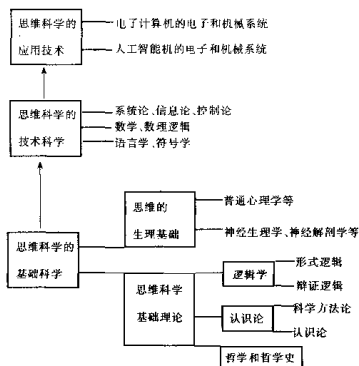


图 1-1 思维科学体系图<sup>[5]</sup>

## 1. 学习与记忆 的基本过程

学习与记忆的基本过程可以大致分为以下 3 个阶段,即获得(acquisition)、巩固(consolidation)和再现(retrieval)<sup>[6,7]</sup>。

### 1.1 获得

又称为识记或登录(registration),是感知外界事物或接受外界信息(外界刺激)的阶段,也就是通过感觉系统向脑内输入讯号的阶段,这就是学习阶段。这个阶段易受外界因素的干扰,是敏感的阶段。应当提出的是,周围环境中信息量无比巨大,各类感受器接受到的信息并不全被“登录”下来,相当大量的感觉信息作为无关信息不予“理睬”,在感受到的总信息量中只有很少一部分真正被脑获得而进一步加工处理。注意力对获得的信息影响很大。

## 1.2 巩固

这是获得的信息在脑内编码贮存和保持的阶段。保持时间的长短和巩固程度的强弱与该信息对个体的意义以及是否反复应用有关。长久贮存的信息总是特别有意义和经常反复再现的信息,那些不巩固的信息就会消失(遗忘)。而且,各种不同类型的信息有不同的加工贮存方式和不同的神经环路结构基础。有一些健忘症患者主要是由于获得的信息不能正常加工贮存,因而不能巩固,于是表现出一边学习,一边遗忘。

## 1.3 再现

这是将贮存于脑内的信息提取出来使之再现于意识中的过程。也就是通常说的回忆过程。但也有人在“再现”过程中加入某些限定条件而将回忆与追忆相互区别,提出“回忆是时间上和空间上有局限的往事的各种映像的再现;有时对必要的事物回忆不起来,要克服一定的困难,这样的再现称为追忆”(彼得罗夫斯基主编,朱智贤等译,普通心理学,人民教育出版社,1981;P, 335)。其实这种区分似乎没有什么实际意义。还有人将学习记忆过程分为识记、保存、认识(再认)和再现四个阶段,并将识记分为无意识记与有意识记,后者又有机构识记与意义识记之分,这里不一一说明了。

值得介绍的是, Oakley 在 Mayes 主编的“动物和人类的记忆”书中列表说明“信息获得和贮存存在4个层次水平上的特征”:第1层次是最微观的水平(基因库),第4层次是最宏观的水平(文化库),2,3层次介于1,4层次之间。每个层次“获得”的方式不同,第1层次通过遗传获得信息(基因型),第2层次从发育中获得信息(表现型),第3层次由个体从自然环境获得信息,第4层次通过文化教育获得信息。以上在各个层次水平上信息贮存的结构基础也有差异。<sup>[10]</sup>

## 2. 记忆的基本类型<sup>[5~7]</sup>

最通用的分类方法是按照记忆时程的长短分为瞬时记忆、短时记忆、长时记忆和永久记忆(也有人将永久记忆并入长时记忆而不单独列出)。图1-2是记忆信息加工分级模式。图中前三种记忆分别叫做感觉记忆、初级记忆和次级记忆,或者依次叫做第一级记忆、第二级记忆和第三级记忆。各类记忆的脑内机制是不相同的(表1-1)。

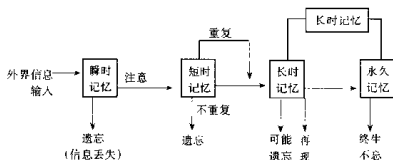


图 1-2 记忆分级模式

表 1-1 记忆时程及其特点的比较

| 记忆类别 | 信息贮存时间   | 脑内可能有的神经机制                                                        | 举 例                 |
|------|----------|-------------------------------------------------------------------|---------------------|
| 瞬时记忆 | 0.25~2 秒 | 感觉讯号传入大脑, 在皮层感觉区传递的时程                                             | 在查字典上某个词时, 对其它词一闪而过 |
| 短时记忆 | 数分钟以内    | 特定的神经信息在有关神经通路中往返传递一短时间, 其化学机制可能是关键大分子的可逆性构象变化, 如磷酸化与脱磷酸化         | 查到一个新电话号码, 拨完电话就忘了  |
| 长时记忆 | 数分钟至若干年  | 蛋白质合成增加, 突触功能增强及突触结构修饰等, 神经信息影响 mRNA 或影响基因表达, 如 c-fos 基因可能与长时记忆有关 | 经历中的重要事件            |
| 永久记忆 | 终生       | 脑内新突触形成或突触结构不可逆的改变                                                | 本人姓名、年龄、生日等         |

记忆形成的多阶段理论早在 60 年代后期就已经提出。值得在这里介绍的是, 70 年代 Gibbs 和 Ng 根据雏鸡的一次性被动回避行为模型提出了记忆形成的三个阶段理论, 这三个阶段是短时记忆 (short-term memory)、中时记忆 (intermediate-term memory) 和长时记忆 (long-term memory)。已有许多实验结果支持这一理论, 并认为这三个阶段是连续的过程, 中时记忆是短时记忆向长时记忆转化的基础。短时记忆储存的信息能否转化为长时记忆要受多种因素影响, 其中刺激信号的强弱是一个重要因素<sup>[11]</sup>。雏鸡一次性被动回避行为在国际上已被认为是研究记忆形成过程的理想模式, 在 80 年代就召开过有关雏鸡学习-记忆问题的国际性学术会议, 也出版了有关雏鸡学习-记忆神经机制的专著。我国科学院心理研究所建立了雏鸡的学习-记忆行为模型, 并对这一模型的测试方法和记忆形成的三阶段理论有详细介绍<sup>[12]</sup>。关于记忆形成过程的多阶段特性, 对其它一些动物 (如大鼠、果蝇等) 也有研究报告, 不同种类动物经过不同的学习方式所形成的记忆多阶段过程大致相似<sup>[13]</sup>。还有必要提出的一点是, 开场 (open field) 行为模型通常用于检测动物在新异环境中的自发活动, 如探究行为、修饰行为等, 对每个动物一般只测试一次。但也有人认为一定时间以后 (24h 或 48h) 动物再次进入开场环境的自发行为变化是动物对开场环境的记忆, 称为中期记忆, 并试图将开场行为模型作为中期记忆的检测模型。并认为小鼠对新异环境的记忆可保持 48h, 其特点表现为易获得, 易消退, 而不易被药物阻断<sup>[14]</sup>。因此, 关于中时记忆时程长短的说法还不统一, 不同的实验动物或不同的学习记忆模型所得结果有差异。

对人类来说, 脑内贮存的信息量是巨大的, 有人推算认为人脑一生中大约可以贮存五亿册书的知识量。但从记忆的分级加工模式 (图 1-2) 来看, 信息在分级流程中要经过筛选和大量丢失。也就是说, 外界通过感觉系统输入信息很多, 而到达长时记忆阶段并稳定贮存的信息很少, 有人估计在所有被意识到的信息总量中只有 1% 进入长时记忆。此外, 人类有语言文字, 更增加了进入脑内信息的多样性和加工处理的复杂性。随着现代科学的综合发展, 特别是系统论、信息论、控制论、协同论等向脑科学的渗透, 为研究学习与记忆的脑内神经机制拓宽了思路, 提供了新的思想方法。有人认为记忆是“记忆的耗散结构”的运动过程。所谓记忆的耗散结构是指神经系统内不同层次的动态时空结构, 瞬时记忆、短时记忆、长时记忆都是记忆耗散结构层次性的表现<sup>[15]</sup>。