2 مشابك عصبية يمكن تحديدها من أجل الذاكرة غير الصريحة

في عام 1957، حينما تحدثت برندا ميلز عن فقدان الذاكرة المأسوي عند المريض إتش. إم. افترضت هي وعلماء آخرون أن هذه الخسارة في الذاكرة قد طالت جميع مجالات المعرفة عنده. وكما رأينا في الفصل الأول، أنه في عام 1962 توصلت ميلز إلى اكتشاف مثير للدهشة هو الآخر مفاده أنه باستطاعة المريض إتش. إم. أن يتعلَّم بعض الأشياء الجديدة. وبشكل أكثر تحديداً، يستطيع أن يتعلَّم مهارات حركية جديدة. وحينما كان يتعقَّب هدفاً متحرِّكاً أو يملأ الفراغ بين الخطوط الخارجية للنجمة عن طريق النظر إليه فقط من مرآة، تحسَّن أداؤه بشكل مطرد، تماماً كما لو كانت التجربة مع أفراد طبيعيين. على أية حال، كان هناك فرق واحد هام بين أداء المريض إتش. إم. وأداء فرد طبيعي وهو: أنه في كل طور من أطوار التجربة لم يكن المريض إتش. إم. على وعي بأنه قد نفذ هذه المهمة من قبل. واستمرَّت ميلز وباحثون آخرون في الاعتقاد لعدة أعوام أن الأشخاص الذين يعانون من إصابة دماغية مشابهة لحالة المريض إتش. إم. يحتفظون فقط بنوع واحد محدَّد ومتخصِّص من الذاكرة طويلة الأمد. وما يزال بمقدورهم تعلُّم وتذكُّر المهارات الحركية.

وعلى مرِّ العقدين اللذين تليا ذلك، أصبح واضحاً أن المهارات

obeikandl.com

الحركية ما هي إلاّ ذروة الجبل الجليدي. أجرى لاري سكواير وآخرون في مدينة سانديغو مزيداً من الدراسات على المرضى شاكلة المريض إتش. إم. ممن كانت الأذية الدماغية عندهم على جانبي الفص الصدغي الأوسط. وقد وجد هؤلاء الباحثون احتفاظ هؤلاء المرضى بمجموعة كبيرة من قدرات الذاكرة، والتي ندعوها في الوقت الحاضر بالذاكرة غير الصريحة. تشترك جميع هذه القدرات للذاكرة بخاصية جديرة بالاعتبار وهي أنها لا تسمح للعقل الواعي بالوصول إليها. كما أن عملية استدعاء هذه الأنواع من الذاكرة تتم بشكل لاشعوري تماماً. إن ما نسميه بالذاكرة غير الصريحة يشتمل على عائلة كبيرة من القدرات المتنوعة للذاكرة تشترك بخاصية واحدة على وجه التحديد. في كل حالة من هذه الحالات، تبدو الذاكرة من خلال الأداء أي في الطريقة التي نؤدي بها عملاً ما. يتضمَّن هذا النوع من الذاكرة على مهارات حركية وإدراكية متنوعة، وعلى عادات، وعلى التعلُّم الانفعالي، وأيضاً على الأشكال الأولية المنعكسة للتعلم من مثل التعوُّد، والإشراف التقليدي والإجرائي واكتساب الحساسية ضد مثيرات معيَّنة. وهكذا تشتمل الذاكرة غير الصريحة، على النحو الأمثل، على المعرفة التي تتصف بطبيعتها بصفة الانعكاسية أكثر من صفة العاكسة. فعلى سبيل المثال، حينما تعلَّمت لأوَّل مرَّة ركوب الدراجة ذات العجلتين، فإنك على الأغلب قمت بتركيز انتباهك الأكبر على توجيه حركة العجلة الأمامية بواسطة المقود، كما قمت بالتركيز على دفع الدوَّاستين مرَّة بالقدم اليسرى ومرة أخرى بالقدم اليمنى. ولكن حالما يصبح ركوب الدرَّاجة عملية متقنة، يتم اختزان هذه المهارة على شكل ذاكرة غير صريحة. أصبح انتباهك الآن وأنت تقود الدرَّاجة على الطريق إلاّ أنك توجّه المقود وتدفع الدوَّاستين بشكل تلقائي ـ انعكاسي، وليس عاكساً ـ إنك لا تحاول أن تستدعي بشكل واعٍ أنك بحاجة الآن أن تضغط بقدمك اليمنى باتجاه الأسفل، وبعد ذلك بقدمك اليسرى. وإذا حصل وانتبهت إلى جميع هذه الحركات التي تقوم بها فمن المحتمل أن تسقط من على الدرَّاجة، والأمر مشابه لذلك حينما تلعب بكرة المضرب فإنك بشكل طبيعي ترفع المضرب أمامك وإلى الأعلى عندما توجه ضربة

عالية وتخفض المضرب بشكل رأسي إلى الأسفل عندما توجه ضربة أرضية. وحالما تصبح متدرّباً على هذه الحركات لا تحتاج لأن تراجعها مع نفسك قبل أن تنفّذها. كان العلماء متحفزين لكشف النقاب عن ضعف كبير من المعرفة الذي يعمل على التوازي مع الأشكال الصريحة للمعرفة. ويضاف إلى ذلك اكتشاف الذاكرة غير الصريحة كشكل متميز من أشكال الذاكرة هو أمر في غاية الأهمية لسببين: السبب الأول أنه يقدّم دليلاً بيولوجياً واقعياً على وجود عمليات عقلية لاشعورية. والحديث عن عمليات الذاكرة اللاشعورية قد ورد عند سيغموند فرويد مؤسّس التحليل النفسي ومكتشف اللاشعور. وما يثير الانتباه في الذاكرة غير الصريحة كونها تملك تشابهاً سطحياً فقط للاشعور عند فرويد.

والمعرفة غير الصريحة هي لاشعورية لكنها ليست لها صلة بالصراع النفسي أو بالدوافع الجنسية. وزيادة على ذلك على الرغم من أنك تؤدي المهام المسجلة بالذاكرة غير الصريحة بنجاح، لن تصل هذه المعلومات المسجلة إلى الشعور. وبمجرد اختزان هذه المعلومات بالذاكرة غير الصريحة لا يمكن للاشعوري أن يصبح شعورياً.

السبب الثاني: لقد تبيَّن أنه منذ أعوام كثيرة مضت قام علماء النفس السلوكيون بتمييز عدد من أشكال الذاكرة غير الصريحة. وفي الحقيقة، بما أن هذه الأشكال تقبل إلى حدٍّ كبير المعالجات التجريبية، اتخذ السلوكيون من دراسة التعلُّم التي تعطي اهتماماً لهذه الأشكال من الذاكرة محوراً لاهتمامهم.

مع بداية القرن العشرين، وصف عالم الفيزيولوجيا الروسي إيڤان بافلوف وعالم النفس الأمريكي إدوارد ثورندايك وآخرون إجراءين رئيسيين للتعلُّم غير الصريح، وهما التعلُّم الاقتراني والتعلُّم غير الاقتراني. وكان التعوُّد واكتساب الحساسية ضد مثيرات معيّنة أمثلة على التعلُّم غير الاقتراني في هذه النماذج من التعلُّم، يتعلَّم الفرد خصائص المثير المفرد من مثل الضجة العالية، عن طريق التعرُّض له بشكل متكرّر. أما الإشراط التقليدي

إيڤان بافلوف (1849 ـ 1936) عالم الفيزيولوجيا الروسي الذي اكتشف الإشراط التقليدي. قادت الدراسات على الإشراط التقليدي بدورها إلى اكتشاف التعوُّد واكتساب الحساسية.

والإشراط الإجرائي فهما مثالان عن التعلُّم الاقتراني، وهنا يتعلَّم الفرد عن العلاقة بين المثيرين في الاشتراط التقليدي أو عن علاقة مثير بسلوك الفرد في الإشراط الإجرائي أو الوسيلي.

وهكذا نجد في الإشراط التقليدي، أن الحيوان الذي يتعلَّم أن يقرن جرساً مع طعم الطعام فإنه سوف يفرز اللعاب حينما يسمع الجرس. في الإشراط الإجرائي سوف يتعلَّم الحيوان أن يقرن الضغط على قضيب أو مفتاح مع تقديم الطعام. عندما يضغط على القضيب، فإنه يتوقع استلام شيء ما ليأكله.

إدوارد ثورندايك (1874 ـ 1949) عالم النفس الأمريكي من جامعة كولومبيا الذي اكتشف الإشراط الوسيلي أو التعلُّم بالمحاولة والخطأ، والذي غالباً ما نطلق عليه الآن بالإشراط الإجرائي.

ركَّز علماء النفس السلوكيون اهتمامهم على هذه الأشكال من التعلُّم خلال النصف الأول من هذا القرن بسبب إصرارهم على أن دراسة عملية اكتساب المهارات والمعرفة يجب أن تكون موضوعية. إلاَّ أن التركيز الزائد على عملية اكتساب المعرفة بدلاً من الاحتفاظ بها وإخفاقهم في تقدير أهميتها وعدم اهتمامهم بهذا الموضوع أصلاً، كل ذلك يعود لأن الاحتفاظ بالمعرفة غير الصريحة هو لاشعوري، وأن معاملة المعرفة غير الصريحة كما لو أنها تفسر عملية اكتساب المعرفة كلها والتي تجاهلها السلوكيون بشكل كبير. هذا الاكتساب هو ما نطلق عليه الآن بالذاكرة الصريحة. بعد أعوام قليلة من اكتشاف ميلز أن باستطاعة المريض بفقدان الذاكرة إتش. إم. أن يتعلَّم المهام الحركية البسيطة، وجد باحثون آخرون أن لدى مريض فقدان الذاكرة أيضاً ذاكرة طبيعية تماماً للتعلم الاقتراني البسيط. وهكذا فإنه بدلاً من تمثيل كل أنواع التعلُّم، أظهرت الدراسات على الأشكال الأولية للتعلُّم، من

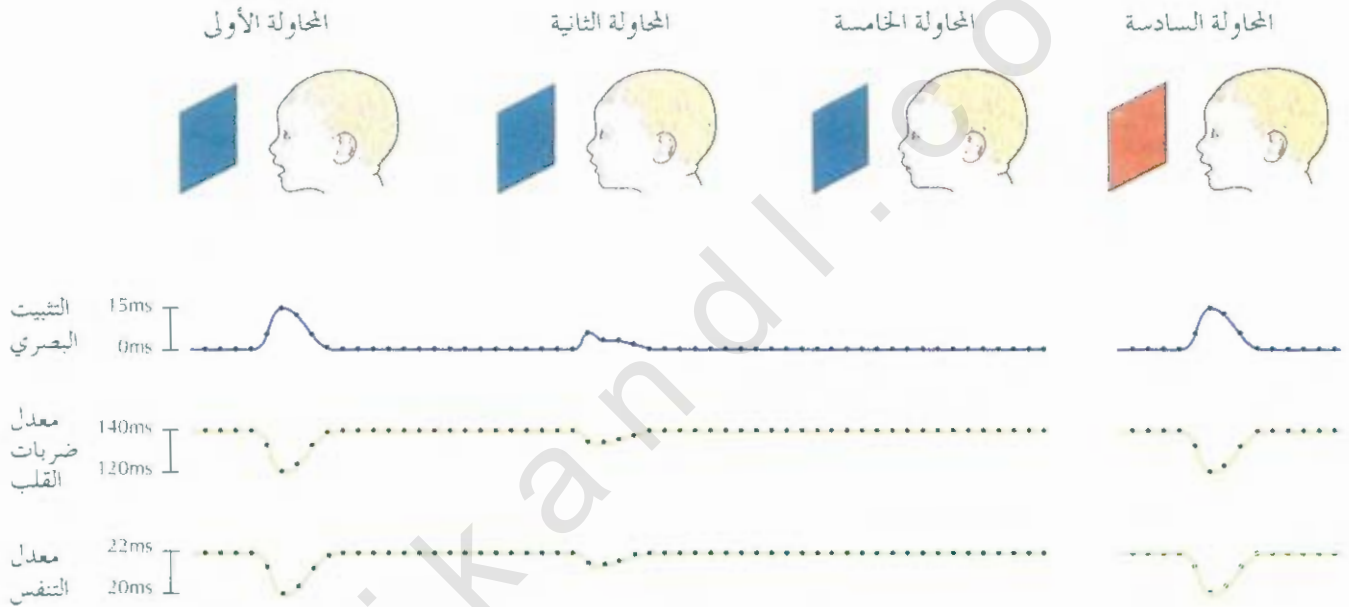
مثل تعلُّم توقع الطعام عند رؤية ضوء أخضر، أنها تمثل حالة خاصة، أي نوعاً من التعلُّم الذي يقود تحديداً إلى الأداء دون الوعي به.

على الرغم من ضيق أفق أعمال السلوكيين إلاَّ أنهم أثبتوا جدارة، من خلال أعمالهم، فقد أظهر السلوكيون أن القوانين التي تتحكَّم بالأشكال البسيطة من الذاكرة غير الصريحة هي عامة جداً وتنطبق ليس فقط على البشر وإنما أيضاً على الحيوانات التجريبية حتى الحيوانات البسيطة جداً.

سوف نركِّز في هذا الفصل على الحالة الأكثر بساطة من الذاكرة غير الصريحة، وهي التعوُّد. لقد كانت أكثر دراسات الذاكرة غير الصريحة فاعلية هي تلك التي جرت على أجهزة المنعكسات البسيطة عند الحيوانات اللافقارية والفقارية. إن التصورات الخليوية البيولوجية التي تم الحصول عليها من هذه الأنظمة البسيطة قد أثبتت، على أية حال، أنها صحيحة على حيوانات أكثر تعقيداً ومع أشكال أكثر تعقيداً للذاكرة.

أبسط حالة من حالات الذاكرة غير الصريحة: التعوُّد

حينما نسمع ضجة مفاجئة كما هو الحال عند إطلاق النار من لعبة البندقية من خلفنا، يحدث عدد من التغيرات التلقائية داخل أجسامنا. تنبض قلوبنا بسرعة أكبر وتصبح عملية التنفس عندنا سريعة، يتوسع بؤبؤ العين، ونشعر بجفاف في فمنا. إذا تكرَّرت هذه الضجة فسوف تختفي هذه الاستجابات. هذا هو التعوُّد، وهو نوع من التعلُّم الذي نمارسه على نحو روتيني بهذا الشكل أو بشكل آخر جميعنا وحتى الحيوانات الأكثر بساطة. وبهذا الشكل يصبح باستطاعة الإنسان أن يعتاد في البداية على أصوات مربكة ويتعلَّم أن يعمل بشكل فعَّال في أوساط ذات ضجيج مشابه. يصبح الإنسان متعوداً على صوت الساعة أثناء فترة الدراسة، وكذلك على خفقات قلبه. وحركات المعدة، والملابس التي يرتديها. نادراً ما تدخل هذه الأمور حيِّز الوعي وهي تدخل فقط ضمن ظروف خاصة. وبهذا المعنى، التعود هو تعلُّم



من الممكن استخدام التعوُّد لدراسة الإدراك عند الطفل المولود حديثاً حينما يعرض على الطفل الرضيع مربع أزرق جديد. يأسر المثير انتباهه البصري وتنخفض معدلات نبضات القلب والتنفس. وبينما يتم عرض المثير بشكل متكرّر، يتعلّم الطفل الرضيع أن يتجاهل المثير المألوف وتصبح استجاباته متعودة. ومن ناحية ثانية، عند عرض مربع أحمر جديد لنفس الطفل فإن هذا المثير سيأسر مباشرة انتباه الطفل البصري وستنخفض معدلات نبضه وتنفسه مرة أخرى. بهذه الطريقة قرر العلماء أن باستطاعة الطفل الرضيع أن يميّز الألوان عن بعضها البعض.

obeikandl.com

أن تتعرَّف على وتتجاهل المثيرات المألوفة وغير الهامة والتي تتكرَّر بشكل رتيب. وبناء على ذلك، نجد أنه نادراً ما يلاحظ سكان المدن الضجيج المنبعث من حركة المرور وهم في البيت، ولكن يمكن أن توقظهم سقسقة الجُدحد (الطيور) في الريف. يعمل التعوُّد أيضاً على إبطال الاستجابات الدفاعية غير المناسبة، أو المبالغ فيها. وهذه الظاهرة مصورة على نحو بديع في الخرافة التالية المأخوذة عن إيسوب:

هناك ثعلب، لم ير في حياته سلحفاة، حينما تقابل بالصدفة معها لأوَّل مرَّة في الغابة شعر وكأنه سوف يموت من الخوف وحينما التقى معها في المرة الثانية شعر أيضاً بالخطر ولكن ليس بنفس شدة الخوف التي شعر بها في المرة الأولى. وعندما رآها في المرة الثالثة زادت جرأته لدرجة أنه أقبل إليها واستهلَّ محادثة طبيعية معها.

وكنتيجة للتعوُّد على المثيرات الشائعة وغير المؤذية، يستطيع الحيوان أن يتعلَّم تجاهل عدد من المثيرات التي لا تهدِّد حياته. ويستطيع الحيوان عوضاً عن ذلك أن يركِّز انتباهه على المثيرات الجديدة أو المثيرات التي تعطي إشارات عن عواقب سارة أو مهددة. يعتبر التعوُّد أحد الخصائص الأساسية في تدريب الحيوان، فعن طريقه يمكن إلغاء الاستجابات من مثل خوف الكلاب وجفول الخيل من صوت السيارات. وهكذا يمكن للكلب أن يكون خائفاً من مشهد البندقية نظراً لاقتران صورة البندقية بالضجيج الذي يصدر عنها. إلاَّ أنه بعد تعرضه مراراً لمشهد البندقية في مرآب الشرطة، يتعلَّم الكلب أن البندقية بحد ذاتها ليست مؤذية ويبقى الأمر على هذه الحال حتى يتم سحب البندقية.

ليس التعوُّد مقصوراً على استجابات التجنُّب. إذ يمكنها أن تضعف التكرار الذي يتم به التعبير عن الاستجابات الجنسية حينما يتاح الدخول على أنثى الجرذان المستعدة للنشاط الجنسي يقوم ذكر الجرذان بالاتصال الجنسي من ست إلى سبع مرَّات خلال مدة ساعة أو ساعتين. وبعد الاتصال الجنسي الأخير تبدو عليه علامات الإرهاق ويصبح خامداً لمدة 30 دقيقة أو أطول من

ذلك. هذا هو تعوُّد جنسي وليس تعباً. هذا الجرذ الذي بدا وكأنه متعب سيعاود النشاط الجنسي على الفور إذا دخلت عليه أنثى جرذان جديدة. وبشكل مشابه لدى وضع زوج مؤلف من ذكر وأنثى من قرود الريص في قفص واحد معاً فإنهما سيتزوجان بسرعة وغالباً بقليل من المداعبة. وبعد عدة أيام يتناقص عدد المرَّات التي يتم فيها الاتصال الجنسي ويسبق كل اتصال تمهيدات تزداد طولاً حيث يختبر الشريك شريكه محاولاً إثارته. ومن ناحية ثانية، إذا تعرَّض الذكر إلى شريك أنثوي جديد، يصبح مستثاراً على الفور ويتقوَّى عنده الدافع الجنسي ولا يعود هناك مكان للعمليات التمهيدية. إن حقيقة اختلاف ردود فعل الكلب بعد أن يتعرَّض مراراً وتكراراً لمشهد المسدس في قرابه أو في يد الشرطي توحي بأن الحيوان قد تعلم وإلى حدٍّ ما تذكُّر مشهد المسدس في كلا السياقين. من المفيد أن نفكِّر في الكلب على أنه يبني تمثيلاً داخلياً في دماغه للمسدس في قرابه، تمثيلاً غنياً بالتفاصيل التي تمكِّن الكلب من أن يتعرَّف على ذلك الموقف في المناسبات المتعاقبة. وبهذا يكشف التعوُّد شيئاً ما عن تنظيم الإدراك ذاته. وفي الحقيقة لقد تعلَّمنا الكثير من دراسة التعوُّد عن كيفية ظهور التمثيلات الداخلية في الدماغ. وعلى سبيل المثال، استفاد علماء نفس النمو من التعوُّد في دراسة الإدراك والاستعراف في المواليد الحديثة البشرية. وباختصار، يتضمن الإجراء تعويد الطفل المولود حديثاً على مثير واحد ولنقل مربعاً أزرق، وبعد ذلك نختبر كيف يستجيب إلى مثير جديد، ولنقل مربعاً أحمر. ففي تجربة نموذجية عُرض على طفل عمره ستة أشهر لوقت قصير مربع أزرق. وعند مشاهدة ذلك المثير لأول مرّة ركزت عينا الطفل الرضيع بانتباه على المثير انخفضت معدلات نبضات قلبه وتنفسه. ومع إعادة تقديم عروض المربع الأزرق عدداً من المرَّات أصبحت هذه الاستجابات متعودة. وإذا عرضنا الآن على الطفل الرضيع مربعاً أحمر عوضاً عن الأزرق فإن انتباهه البصري سينصب على هذا المثير وسوف ينخفض معدل نبضات قلبه وتنفسه مرة أخرى ليبين أن باستطاعة الطفل الرضيع التمييز بين المربع الأحمر الجديد والمربع الأزرق المألوف. لقد كشف الطفل الرضيع عن مقدرته الإدراكية في

التمييز بين اللونين الأزرق والأحمر. وباستخدام هذا الإجراء يمكننا أن نتعلّم أن باستطاعة الطفل الرضيع أن يصنّف الألوان ونواحي الكلام في الطرائق التي يستخدمها الكبار.

قدمت دراسات التعوُّد على الحيوانات التجريبية البسيطة أول دليل على كيفية حدوث عمليات التعلُّم واختزان الذاكرة في الدماغ.

أظهرت هذه الدراسات قيام التعلُّم بإجراء تعديل على قدرة الخلايا العصبية (العصبونات) في تبادل الإشارات العصبية في ما بينها. تتشكَّل الذاكرة حينما يتم الانتهاء من هذه التعديلات لتصبح ثابتة وقبل أن نكتشف المزيد عن آلية تشكل الذاكرة، لا بد لنا أن ننظر أولاً إلى علاقة الخلايا العصبية عند الفرد بالدماغ على أنها علاقة كلية ابتداء من نظرية العصبون عند سانتياغو واي كاجال.

العصبونات: العناصر الإشارية في الدماغ

الخلايا العصبية التي تشكّل الدماغ هي عبارة عن أجهزة إشارية من نوع رفيع المستوى تحدِّد قدراتها الإشارية كل ملامح حياتنا العقلية من الإدراك الحسي، إلى ضبط الحركة، ومن توليد الأفكار إلى التعبير عن المشاعر، وعليه فإن فهم الخصائص الإشارية للخلايا العصبية أساس لفهم القاعدة البيولوجية إلى ناحية من نواحي السلوك.

تعود تصوراتنا الأولية عن كيفية حدوث إرسال الإشارات بين الخلايا العصبية إلى بداية القرن العشرين، وإلى المساهمات العظيمة من قبل سانتياغو رامون واي كاجال عالم التشريح الفيزيولوجي الإسباني العظيم. وبناء على دراساته صاغ رامون واي كاجال «نظرية العصبون» والتي مفادها أن الدماغ مكوَّن من خلايا متميزة تسمَّى الخلايا العصبية أو العصبونات، يحيط بكل

سانتياغو رامون واي كاجال (1852 ـ 1934)، عالم التشريح العصبي الإسباني الذي قدّر أن المعرفة الجيدة بالدماغ هي المقومات الأساسية لفهم العمليات العقلية. طوّر (رامون واي كاجال) نظرية العصبون والتي مفادها أن الخلية العصبية هي عبارة عن وحدة النظام الإشاري في الدماغ وبهذا العمل قدم الدليل التشريحي الهام على قيام العصب بالتواصل مع عصب آخر من خلال اتصالات متخصصة تدعى في الوقت الحاضر بالمشابك العصبية.

واحدة منها غشاء خارجي. وأفاد بأن هذه العصبونات هي وحدات إشارية أولية في الدماغ.

ومقابل دراساته هذه حصل (رامون واي كاجال) على جائزة نوبل في الفيزيولوجيا أو الطب في سنة 1906.

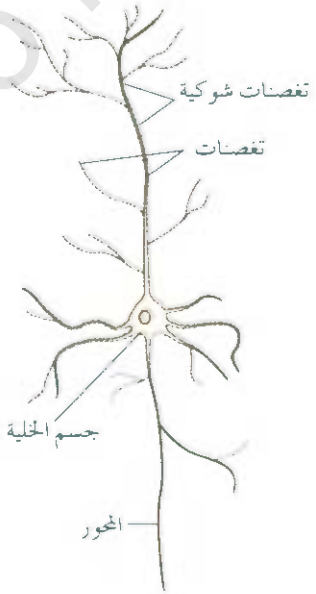
أوضح (رامون واي كاجال) أن لدى الخلايا العصبية في جميع الحيوانات خصائص تشريحية متشابهة على نحو يثير الدهشة. ومن هذا

obeikandl.com

الاكتشاف، أصبحنا نعرف الآن أن الاختلاف في قدرات التعلم عند الحيوانات المختلفة لا يعود إلى حد كبير إلى أنواع الخلايا العصبية التي يحويها الحيوان في دماغه بقدر ما يعود إلى عدد الخلايا العصبية والطريقة التي تتصل في ما بينها.

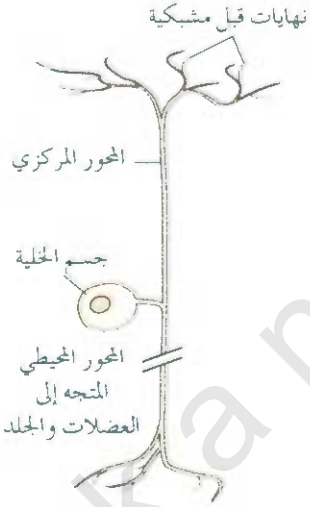
وفي ما عدا بعض الاستثناءات، فإنه كلّما زاد عدد الخلايا العصبية وزادت أنماط الاتصال في ما بينها تعقيداً، كلما زادت قدرة الحيوان على أنواع مختلفة من التعلّم. تملك بعض الحيوانات اللافقاريّة كالحلزون 20,000 أو 2×10^4 عصبون في الدماغ. وتملك ذبابة الفاكهة حوالي 300,000 خلية عصبية (3×10^5) وبالمقابل تملك الثدييات من مثل الفأر أو الإنسان من 10 مليارات إلى 100 مليار خلية عصبية (10^{10} إلى 10^{11}). ويقوم كل عصبون في الدماغ بدوره بعقد 1000 اتصال مع العصبونات الأخرى عند نقاط تلاقي اتصالات متخصّصة تدعى بالمشابك. وهذا يعني أن هناك في الدماغ البشري إجمالي ما يقارب 10^{14} من الاتصالات في المشابك. إن أحد تصورات بيولوجيا الذاكرة الحديث هو الاكتشاف الذي مفاده أن الاتصال الواحد المقام بين عصبونين ما هو إلاّ وحدة أولية في اختزان الذاكرة. وبهذا فإن الـ 10^{14} اتصالاً في الدماغ البشري تقدم تقديراً تقريباً عن الاستطاعة القصوى لاختزان الذاكرة.

يبدأ إرسال الإشارة في أغلب الأحيان في الخلايا العصبيَّة بتأثير من حوادث فيزيائية في المحيط تلامس أجسامنا مثل الالتماس اليدوي، والروائح، والضوء، وموجات الضغط. والحقيقة المثيرة للدهشة عن الإشارات العصبية هي أنها جميعاً مبرمجة بطريقة نمطية. فالإشارات العصبية التي تنقل معلومات بصرية مطابقة لتلك التي تحمل معلومات عن الأصوات والروائح. وبالمقابل فإن الإشارات الواردة التي تحمل معلومات حسيَّة إلى الجهاز العصبي مشابهة للإشارات الصادرة التي تنقل أوامر الحركة. وبذلك فإن أحد أهم المبادئ في عمل الدماغ هو أنه لا يمكن تقرير طبيعة المعلومات المنقولة بواسطة الإشارات العصبية بناء على طبيعة الإشارة العصبية ولكن على المسارات المخصّصة التي تسلكها الإشارة في الدماغ.



خلية هرمية في الحُصين

عصبون حركي في الحبل الشوكي



خلية حسية حركية

عصبون اللافقاريات

هنالك أنواع مختلفة من العصبونات في الدماغ ولكن مع بعض الاستثناءات، جميعها تملك جسماً للخلية وتغصنات ومحوراً ونهايات قبل المشبك. وكما سنرى في الشكل صفحة 32، ينتهي المحور بعدد من النهايات ما قبل المشبك.

obeikandi.com

ويقوم الدماغ بتحليل وتفسير أنماط الإشارات الكهربائية الواردة من مسارات محدّدة ومكرّسة لذلك. وبهذه الطريقة تتم معالجة الضوء في مجموعة من المسارات كما تتم معالجة الصوت في مجموعة أخرى من المسارات. نحن نرى وجه الشخص بدلاً من أن نسمع صوته لأن الخلايا العصبية في شبكية العينين متصلة بتلك الأجزاء من الدماغ (الجهاز البصري) التي تعالج وتفسر المعلومات البصرية ومعلومات عن الرؤية. اكتشف (رامون واي كاجال) ومعاصروه أن للعصبون أربعة مكونات وهي: جسم الخلية، وعدد من التفرعات أو التشعبات، والمحور، ومجموعة استطالات المحور وتدعى النهايات ما قبل المشابك العصبية. يعتبر جسم الخلية الجزء الكروي المركزي الكبير من العصبون، ويحتوي على النواة التي تحتضن بدورها الـ(دي، إن، أي) التي تُرمز مورثات العصبون. ويحيط بالنواة السيتوبلاسما وهي النسغ الخليوي لجسم الخلية، التي تحتوي على آلة إنتاج الجزيئات المتنوّعة لتركيب وتغليف البروتينات الضرورية لعمل الخلية. يصدر عن جسم الخلية نوعان من الخيوط الرفيعة الطويلة، أو الاستطالات معروفة بشكل شائع باسم نواتئ الخلية العصبية: المحور والتغصنات. تتألف التغصنات بشكلها النموذجي من نواتئ متفرعة على نطاق واسع والتي تمتد من جسم الخلية وغالباً على شكل شجرة لتشكل المكون المستدخلة أو المنطقة المستقبلة للإشارات الواردة. أمّا المحور المكوّن المتخرج للعصبونات، هو ناتئ إنبوبي يمتد من جسم الخلية. ووفقاً للوظيفة المحددة للخلية، يستطيع المحور أن يسافر مسافات قصيرة تبلغ 0,1 مليمتر ومسافات طويلة تبلغ متراً واحداً أو أكثر وبالقرب من نهايته ينقسم المحور إلى عدد كبير من التفرعات ولدى كل واحدة من هذه التفرعات منطقة متخصصة عند النهاية تسمى بالنهاية ما قبل التشابك. تتصل نهايات ما قبل التشابك بأطراف مستقبلة متخصصة لخلايا أخرى، تقع غالباً عند التغصنات. ومن خلال هذا الاتصال في منطقة التشابك، تنقل الخليّة العصبية معلومات عن نشاطها لعصبونات أخرى أو لأعضاء من مثل العضلات والغدد. والذي فضل (رامون واي كاجال) على غيره من معاصريه هو ذهابه إلى أبعد من مجرد الوصف

التشريحي للخلايا العصبية. فقد كان لديه قدرة لا محدودة على النظر إلى البناء الساكن في أي مقطع تشريحي لمجموعة من العصبونات تحت المجهر البصري وعلى الحصول على تصور عن وظائف هذه العصبونات. فعلى سبيل المثال كان لديه تصور معتبر عن أن هذه المكونات التشريحية الأربعة للعصبون لها أدوار متميزة في إرسال الإشارات. وبناء على هذا التصور صاغ فكرته عن العصبونات بأنها ذات استقطاب ديناميكي لذلك تمرّ المعلومات باتجاه ثابت ومعروف ضمن كل خلية عصبية.

يتمّ استقبال المعلومات في التغصنات وجسم الخلية، ومن مواقع الاستقبال هذه تنتقل المعلومات إلى المحور ومن المحور إلى النهايات ما قبل المشبك. أثبتت الأبحاث اللاحقة أن (رامون واي كاجال) كان على حق. في العقود التي تفصل بين سنتي 1920 و1950 اكتشف أن العصبونات لا تستخدم نوعاً واحداً من الإشارات وإنما نوعين:

الأول: إنها تستخدم نظام إشاري داخل الخلية يسمى كل شيء أو لا شيء وهو عبارة عن إمكانات فعل نمطية، أي من أجل تمرير المعلومات من منطقة أو حجرة في العصبون إلى أخرى، من مثل النقل من التغصنات إلى جسم الخلية ومن جسم الخلية إلى المحور ونهاياته قبل المشبك.

الثاني: أنهم يستخدمون إمكانات مشبكية متدرجة لتمرير المعلومات من خلية عصبية إلى أخرى من خلال عملية النقل المشبكي. هذان النوعان من الأنظمة الإشارية هامان بالنسبة لاختزان الذاكرة وهذا ما سوف نراه فيما بعد.

الإشارات العصبية

قبل النظر إلى مسألتي كامن الفعل وكامن المشبك، لا بد لنا من النظر إلى مسألة كامن الراحة. وهو الشرط الأساسي الذي عليه يتم التعبير عن كل الإشارات الخليويَّة الأخرى. يحافظ الغشاء الخارجي للبلازما أو المصورة في مرحلة الراحة على فرق كهربائي حوالي 65 ميلي ڤولت وهذا هو كمون الراحة. وهذا ينجم عن توزيع غير متساوٍ للصوديوم والبوتاسيوم وشوارد

أخرى عبر غشاء الخلية العصبية لدرجة يصبح فيها داخل غشاء الخلية ذا شحنة سلبية مغايرة بشحنة الخارج. وبما أنه قد تم تعريف الوسط الخارجي لغشاء الخلية على أنه يعادل الصفر، فنحن نقول إن كمون الراحة الغشائي هو ناقص 65 ميلي ڤولت (ـ 65 م. ڤ).

وينجم كمون الفعل والكمون المشبكي عن تغيّرات تطرأ على الغشاء والتي تجعل كامن الغشاء يزيد أو ينقص استناداً إلى كامن الراحة الغشائي. إن أيّ زيادة في كامن الغشاء إذا قلنا من ـ 65 إلى ـ 75 ميلي ڤولت يدعى فرطاً في الاستقطاب، كما أن أيّ نقصان في الكامن الغشائي مثلاً من ـ 65 إلى 50 ميلي ڤولت، يدعى بزوال الاستقطاب. وكما سنرى فيما بعد أن زوال الاستقطاب سوف يزيد من قدرة الخلية على توليد كامن الفعل فله إذاً تأثير محرض. وعلى العكس، يقلل فرط الاستقطاب من فرص الخلية في توليد كامن الفعل فهو بالتالي ذو دور مثبط. كامن الفعل عبارة عن إشارة كهربائية مزيلة للاستقطاب. والتي تتحرّك من التغصنات وجسم خلية العصبون مروراً بالمحور بكامل طوله إلى النهايات ما قبل المشبك حيث يتصل العصبون بخلية عصبية أخرى. ولقد سميت كوامن الأفعال بهذا الاسم لأنها إشارات تحريض فعّالة على طول المحور. من الصعب تصوّر الآلية الدقيقة للإشارة الكهربائية بسبب تعقدها نوعاً ما. إلاّ أنك لا تحتاج إلى فهمها بالتفصيل حتى تتابع المناقشات العلمية في هذا الكتاب. كامن الفعل هو تغيّر في الكامن الكهربائي خلال الغشاء الخارجي للخلية ويحصل بفعل حركة شوارد الصوديوم Na^+ باتجاه الخلية والحركة اللاحقة لشوارد البوتاسيوم K^+ نحو خارج الخلية من خلال مسام معينة في غشاء الخلية تدعى أقنية شاردية. يتم فتح وإغلاق الأقنية الشاردية بتسلسل دقيق على طول مسار الإشارة محدثاً تغيّراً في الكامن الذي يتنقل عبر الخلية.

تتحرّك كوامن الفعل على طول غشاء المحور من دون إخفاق أو تشوّه، بسرعة توصيل تراوح بين 1 إلى 100 متر في الثانية. كامن الفعل هو إشارة كهربائية سريعة ومتنقلة تسير على مبدأ كل شيء أو لا شيء بسعة 100 إلى

120 ميلي ڤولت ومدة زمنية عند أية نقطة تراوح من 1 إلى 10 ميلي ثانية. تبقى سعة كامن الفعل ثابتة على خطّ المحور لأنه تتم إعادة توليد سيالة كل شيء أو لا شيء بشكل متواصل بواسطة الغشاء أثناء تحركها على طول المحور. قدر رامون واي كاجال أن العصبونات التي تتواصل مع بعضها البعض في نقاط اتصال عالية التخصص تسمى المشابك.

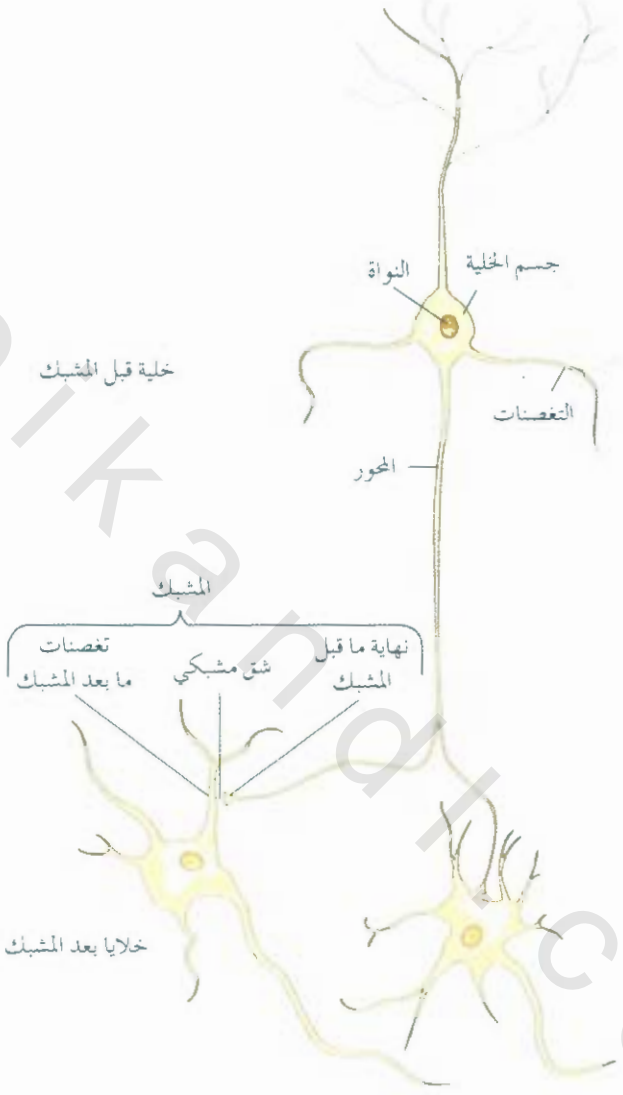
إن بعض أكثر النشاطات أهمية في الدماغ مثل التعلم والتذكر تصدر عن خصائص إشارية للمشابك، لذلك سوف نركز عليها بشيء من التفصيل. وحينما تكون الإشارة في المحور ـ أي كامن الفعل ـ كبيرة، تكون إشارة كل شيء أو لا شيء الثابتة، والإشارة عند المشبك ـ أي كامن المشبك ـ متدرجة وقابلة للتعديل.

يكون للمشبك بشكله النموذجي ثلاثة مكوّنات: النهاية ما قبل المشبك الخلية الهدف بعد المشبك، والفراغ بين هذين الناتئين الذي يفصل بين العصبونين. يدعى هذا الفراغ بالشق المشبكي ويبلغ حوالي 20 ناميتر (2×10^{-8}متر) عرضاً. تتواصل النهاية قبل المشبك للخلية الهدف بعد المشبك. لا يمكن للتيار الناتج من كامن الفعل في الخلية قبل المشبك أن يقفز مباشرة عبر الشقّ المشبكي لتشغيل الخلية الهدف ما بعد المشبك.

عوضاً عن ذلك تخضع الإشارة العصبية إلى تحول رئيسي عند المشبك. فبمجرد وصول كامن الفعل إلى نهاية ما قبل المشبك تدفع إشارة كهربائية إلى تحرير مادة كيميائية بسيطة تدعى الناقل المشبكي الكيميائي أو الناقل العصبي. تصب هذه المادة في الشق المشبكي، حيث تعمل كإشارة إلى الخلية الهدف وكما سوف نرى في الأسفل، حالما ينتشر الناقل العصبي عبر الشق المشبكي يتم التعرف عليه من قبل الجزيئات المستقبلة فيتحد معها عند أطراف الخلية ما بعد المشبك. النواقل العصبية الشائعة التي تستخدمها الخلايا العصبية هي إمّا حموض أمينية أو مشتقاتها من مثل غلوتامات، وغاما أمينو بتيرك أسيد GABA، وأستيل كولن، ونورإبينفرين، وسيروتونين، ودوبامين.

ليست الإشارات الكيميائية مقصورة على النواقل المشبكيَّة أو الخلايا العصبية في الدماغ. وإنما هي الآلية الشمولية للاتصال الذي تستخدمه جميع الخلايا في العضويات المتعددة للخلايا. ما إن بدأت العضويات متعددة الخلايا في الظهور منذ ملايين السنين، حتى طوّرت نماذج مختلفة من النسج التي أصبحت متخصصة بأجهزة وظيفية مختلفة من مثل القلب وجهاز الدوران والمعدة والجهاز الهضمي. وبالمقابل ليس هناك نوع واحد من الإشارات الكيميائية بل اثنان ظهرا لتنسيق نشاطات النسج المختلفة: وهما الهرمونات والنواقل المشبكية. يشترك هذان الشكلان من التواصل الكيميائي في خصائص معينة عامة. ففي النشاط الهرموني، تحرّر الخلية الغدية رسولاً كيميائياً (هرمون) في مجرى الدم لترسل إشارة إلى نسيج بعيد. وعلى سبيل المثال، بعد وجبة طعام يرتفع مستوى الكلوكوز السكري في الدم. ترسل هذه الزيادة في الكلوكوز إشارة إلى خلايا معينة في البنكرياس لإفراز هرمون الأنسولين، الذي يعمل على مستقبلات الأنسولين في العضلات، ثم يُحوّل ويُختزن على شكل غليكوجين وهو شكل من أشكال الغلوكوز لتخزين الطاقة. وفي النقل المشبكي، يطلق العصبون رسولاً كيميائيّاً (ناقل مشبكي) لنقل إشارة إلى خلية مقصودة مجاورة.

هناك، من ناحية أخرى، فرقان هامان بين الهرمونات والنواقل المشبكية. الأوّل هو أن النواقل المشبكية تعمل على مسافات مداها أقصر بكثير من الهرمونات. والذي يعطي خصوصيّة للنقل المشبكي هو اتخاذ غشاء الخلية المستقبلة موقعاً قريباً جداً من الخلية المطلقة للإشارة. وكنتيجة لذلك نجد أن النقل المشبكي أسرع بكثير من الإشارات الهرمونية وأكثر انتقائية بكثير في اختيار أهدافها. وكما سوف نرى، فإن المواجهة عن قرب بين خليتين هو أمر مركزي بالنسبة لقدرة العصبون على اختزان معلومات محدّدة من النوع المطلوب للذاكرة. والفرق الثاني بين الهرمونات والنواقل المشبكية، والتي سنتحدث عنها بتفصيل أكثر فيما بعد، هو قدرة الناقل المشبكي الواحد على إنتاج استجابات مختلفة ومتنوعة في الخلية المقصودة.

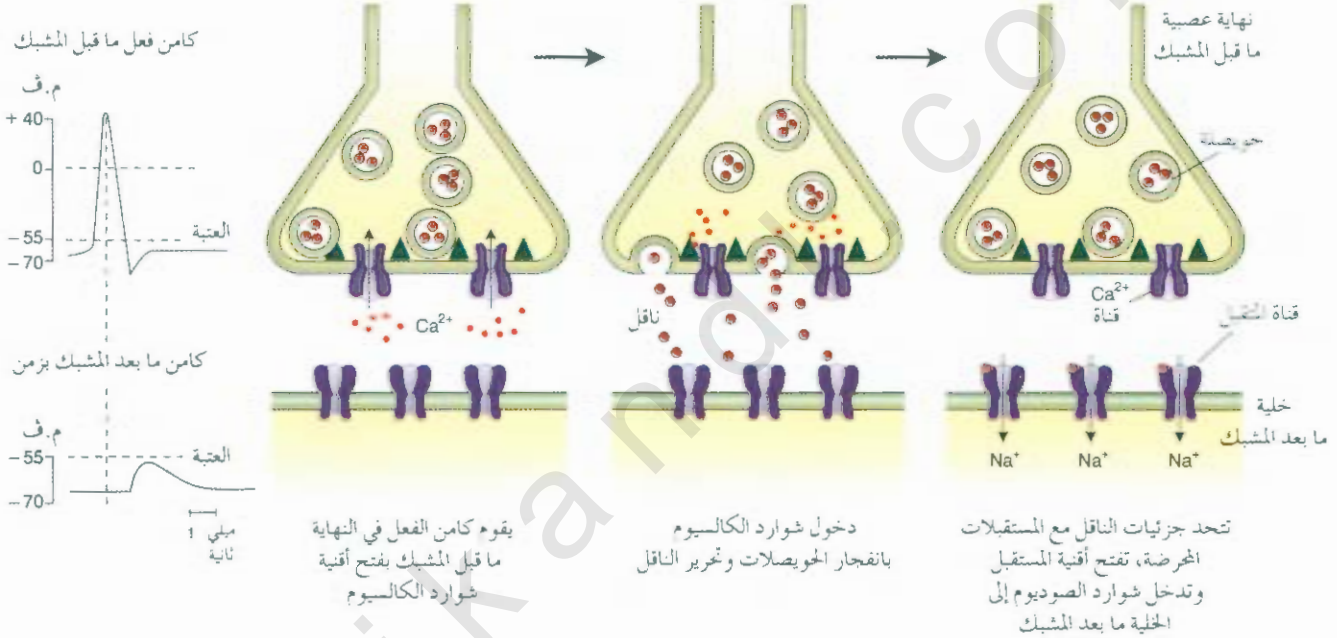


يتفرّع محور العصبون الرفيع والطويل في نهايته إلى نهايات ما قبل المشبك كثيرة جداً والتي تشكل مع تغصنات واحدة أو أكثر من خلايا ما بعد المشبك المشابك. يمكن أن تتشابك نهايات محور واحد مع أكثر من 1000 عصبون. يغطي محاور كثير من العصبونات الفقارية غمد أو غلاف سميك يدعى نُخاعين، والذي يعمل على إسراع التوصيل. وعلى سبيل التبسيط، تمت إزالة أغمدة النخاعين من هذا الشكل وكل الأشكال الأخرى.

obeikandl.com

سير بيرنارد كاتز (1911 ـ)، عالم الفيزيولوجيا العصبية البريطاني الذي يعتبر رائداً في التحليل الحديث للنقل المشبكي. اكتشف هذا العالم أن تحرير النواقل المشبكية الكيميائية لا يكون على شكل جزيئات مفردة ولكن على شكل مجموعات متعددة الجزيئات تحتوي على 5000 جزيء. تسمى كل مجموعة بالكم وتحتوي على عُضي يدعى الحويصلة المشبكية.

وبالمقابل، تنزع الهرمونات إلى العمل بنفس الطريقة مع مجموعة معينة من الخلايا المقصودة. أدرك علماء الحياة (البيولوجيا) أهمية عدد من هذه الخصائص المميزة للنقل المشبكي قبيل الثلاثينيات من القرن العشرين. لكنه أصبح لأفكارهم موطئ قدم علمي جديد في الخمسينيات والستينيات بسبب أعمال (السير برنارد كاتز)، عالم الفيزيولوجيا العصبية من كلية الجامعة في لندن، ببريطانيا، الذي عالج كثيراً من تفاصيل تقدم النقل العصبي. وعلى سبيل المثال، اكتشف كاتز وزملاؤه غزو كامن الفعل نهايات ما قبل المشبك، فهو يفتح أقنية الغشاء لشوارد الكالسيوم $Ca2^{+}$ التي تسبب زيادة سريعة وكبيرة في $Ca2^{+}$ في النهايات ما قبل المشبك. تؤدي هذه الزيادة



مرور إشارة كيميائية من خلية ما قبل المشبك إلى خلية ما بعد المشبك. يحرض كامن الفعل ما قبل المشبك على إطلاق حويصلة الكم المشبكية للناقل الكيميائي إلى الشق المشبكي. يحدث اجتماع جزيئات الناقل مع مستقبلات ما بعد المشبك سلسلة من الخطوات التي ستؤدّي إلى تكوين كامن ما بعد المشبك مثبط أو محرض.

obeikandl.com

السريعة والكبيرة في $Ca2^{+}$ إلى إفراز الناقل الكيميائي. بعد ذلك ينتشر الناقل عبر الشق المشبكي باتجاه الخلية بعد المشبكية وأخيراً فإن التفاعل بين الناقل العصبي والمستقبلات في خلية ما بعد المشبك يحدث كامناً مشبكياً محرضاً غير مستقطب في الخلية بعد المشبكية، الذي يمكنه إذا كان كبيراً بشكل كاف، أن يولد كامن فعل في تلك الخلية.

كامن المشبك عبارة عن إشارة كهربائية تماماً مثل كامن الفعل، ومع ذلك يختلف الاثنان على نحو جلي. بينما يكون كامن الفعل إشارة كبيرة تبلغ حوالي 100 فولت، استناداً إلى عدد من العوامل، بما في ذلك مستوى نشاط النهايات ما قبل المشبك الكثيرة وما تطلقه من ناقل عصبي يصل إلى نفس خلية ما بعد المشبك.. وكذلك فإن كامن الفعل يقوم على مبدأ كل شيء أو لا شيء، بينما يكون الكامن المشبكي متدرجاً في القوة. وأخيراً يقوم كامن الفعل بالتحريض بشكل نشيط دونما توقّف من أحد نهايات الخلية إلى النهاية الأخرى. بينما يقوم كامن المشبك بتحريض سلبي يؤول إلى الزوال ما لم يستحث كامن فعل.

إن أحد أكثر اكتشافات (كاتز) تأثيراً هي إمكانية إطلاق النواقل المشبكية ليس على شكل جزيئات منفردة ولكن على شكل واحدة أو أكثر من الرزم أو المجموعات بحجم ثابت، حيث تحتوي كل مجموعة على 5000 جزيء تقريباً. وتطلق كل واحدة من هذه المجموعات: على نمط كل شيء أو لا شيء. أطلق (كاتز) على هذه المجموعات اسم (كوانتا) الكمات، واعتبر أنها الوحدات الأولية في إطلاق الناقل الكيميائي.

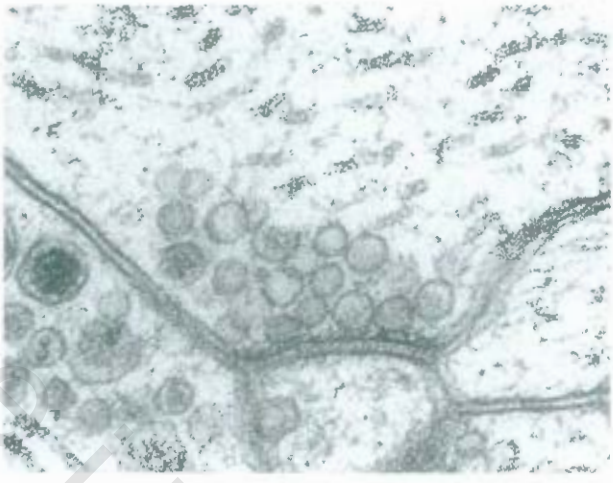
بصائر جديدة قدمها المجهر الإلكتروني:

قام كاتز باكتشاف إطلاق الناقل المشبكي ضمن مجموعات الخمسينات من القرن العشرين، تماماً في نفس الوقت الذي بدأ فيه الباحثون استخدام المجهر الإلكتروني لمشاهدة الخلايا العصبية متزامناً مع الوقت الذي أمكن الحصول فيه على الصور الأولى ذات الدقة عالية البنية تحت خليوية في

العصبون. كشفت هذه الصور عن مشاركة الخلايا العصبية مع خلايا أخرى للجسم بُنى تحت خليوية محددة تماماً ومتنوعة تدعى بالعُصنيات. تشتمل هذه العُصنيات على النواة التي تحتوي على مورثات الخلية، وشبكة هيولى باطنة، التي تصنع البروتين. يحيط بكل واحدة من هذه العصنيات غشاء يشبه الغشاء الذي يشكل السطح الخارجي للخلية. بالإضافة إلى اكتشاف هذه العصنيات الموجودة في كل الخلايا أظهرت هذه الصور أيضاً بُنى خاصة بالخلايا العصبية. أبرزها مجموعة مؤلفة من أشكال دائرية صغيرة، كريات صغيرة أو حويصلات تقارب 50 نانوميتر في القطر. وبما أن هذه الحويلات متجمعة في النهاية ما قبل المشبك، فقد بدت لـ كاتز أنها حويصلات مشبكية. تختزن مجموعات مؤلفة من 5000 جزيء والتي تؤلف كمّاً للناقل المشبكي الكيميائي وبالتالي تشكل وحدات بنيوية للإطلاق الكمي.

وفي نفس الوقت الذي حصل فيه كاتز على هذه المشاهدات، أصبح معروفاً تماماً أن غشاء السطح الخارجي لجميع الخلايا يحتوي على آلية لطرد معظم كميات المواد المختلفة خارج الخلية تدعى بالتسرّب. افترض كاتز قيام النهاية العصبية ما قبل المشبك بإطلاق مجموعات الناقل العصبي من الحويصلات المشبكية بفعل آلية التسرب. وبعد تقديم هذا الافتراض بفترة قصيرة استطاع عالم التشريح الفرنسي رينيه كوتكس أن يثبته.

لقد وجد أن الحويصلات المشبكية تلتحم وتندمج بالغشاء السطحي الخارجي للنهاية ما قبل المشبك وتحرر محتوياتها ـ كامل الـ 5000 جزيء على نمط كل شيء أو لا شيء بواسطة آلية التسرب إلى الشق المشبكي كما وجد كوتكس أن الحويصلات المشبكية لا تلتحم ولا تخضع لآلية التسرّب عند أية نقطة اعتباطية في النهاية ما قبل المشبكية وإنما فقط في مواقع متخصصة ومحددة تدعى المناطق النشطة. في هذه المناطق النشطة تقع أقنية شوارد الكالسيوم التي تسمح لشوارد الكالسيوم أن تدخل في النهايات ما قبل المشبك، أما الحويصلات فيتم تحريرها بشكل طبيعي وتلقائي في المنطقة النشطة بمعدلات بطيئة جداً، وحتى في غياب كامن الفعل. يزداد معدل



لقطة مجهرية إلكترونية لمشبك عصبي. أعداد هائلة من الحويصلات. وكل حويصلة تختزن كماً واحداً من الناقل المشبكي، تتجمع في الوسط. إنها في حالة الجاهزية للإطلاق في منطقة النشاط، المنطقة الداكنة على طول الجانب ما قبل المشبكي للشق المشبكي الذي يقوم مقام الموقع الذي تجري في عمليات التوصيل والالتحام والإطلاق للحويصلات.

إطلاق الحويصل بشكل كبير بسبب تدفق شوارد الكالسيوم الذي يحصل مع كل كامن فعل. وحينما يتم إطلاقها إلى الشق المشبكي، يصب 5000 جزيء من الناقل الكيميائي في الخلية بعد المشبكية المقصودة، حيث تتحد مع جزيئات البروتين المسمَّاة بالمستقبلات والتي تقع على سطح الخلية، يتم التعرُّف على كل صنف من أصناف الجزيء بواسطة عدد من المستقبلات المختلفة، وهذه بدورها تنقسم إلى نوعين عامين هما: المحرض والمثبط. إذا كان للخلية المقصودة مستقبلات محرضة لناقل معيَّن، فإن اتحاد الناقل مع المستقبلات سوف يزيد من احتمال توليد كامن الفعل في الخلية المطلوبة. وعلى العكس إذا كان للخلية المقصودة مستقبلات مثبطة فسوف تمنع هذه المستقبلات بقوة توليد كوامن الفعل. وغالباً ما يكون للخلية المقصودة ذاتها مستقبلات محرِّضة لبعض النواقل ومستقبلات مثبطة لنواقل أخرى.

افتراض رامون واي كاجال
قابلية المشابك للتعديل

وجد (رامون واي كاجال) اتصال الخلايا العصبية فيما بينها على أنماط دقيقة تثير الدهشة. إن عصبوناً معيَّناً سيكون متصلاً دائماً بعصبونات معيَّنة وليس بأخرى. فنحن نعلم الآن أنه تم بناء على هذه الدقة في الدماغ بواسطة التوجيهات الدقيقة للمورثات المختلفة أثناء عملية النمو. تطرح هذه الدقة في الاتصالات العصبية المفارقة المثيرة التالية: يفترض أن الخلايا العصبية تخضع إلى نوع من التغيير حينما نتعلَّم أو نتذكَّر. ولكن إذا كانت الاتصالات بين العصبونات مرتَّبة ترتيباً دقيقاً فماذا يمكن أن يكون هذا التغيير؟ وكيف يمكن لمجموعة محكمة سلكياً من الاتصالات أن تتغيَّر بفعل النشاط العصبي؟ وهل يتطلَّب كلٌّ من التعلُّم والتذكُّر إضافات جديدة لمخطَّط شبكة الاتصالات. من خلال بصيرته النافذة، افترض (رامون واي كاجال) حلاً لهذه المعضلة. لقد صاغ فرضية تدعى الآن بفرضية للدوقة المشبكية والتي مفادها أن قوة الاتصالات ـ أي مقدار السهولة التي يواجهها كامن الفعل في خلية واحدة حينما يحرض أو يثبط خلية أخرى مقصودة ليست ثابتة ولكنها لدنة ومتغيِّرة. وبشكل أكثر تحديداً، افترض إمكانية تعديل القوة المشبكية بواسطة النشاط العصبي. ثم أضاف أنه يمكن للتعلُّم أن يستفيد من طروقية المشابك. يحدث التعلُّم تغييرات ذات أمد طويل في قوة الاتصالات المشبكية بواسطة بزوغ عمليات مشبكية جديدة، وأن الثبات على هذه التغييرات التشريحية يمكن أن يخدم كآلية لعملية التذكُّر.

تحدَّث رامون واي كاجال عن هذه الفكرة في محاضرته التي ألقاها في الجمعية الملكية عام 1894:

> *يسهل النشاط العقلي نمواً أكبر... للروادف العصبية في الجزء المستخدم من الدماغ. وبهذه الطريقة، يمكن تعزيز الاتصالات الموجودة أصلاً بين مجموعات الخلايا بواسطة مضاعفة تفرعات النهايات العصبية...*

تنبأ (رامون واي كاجال) أنه يمكن لعملية التعلُّم أن تغيِّر أنماط الإشارات الكهربائية التي تؤلف النشاط الدماغي، وبناء على هذا النشاط المعدَّل يجب على العصبونات أن تعدِّل من قدرتها على الاتصال مع بعضها البعض. إن المثابرة على هذه التغيرات في الاتصال المشبكي الأساس.

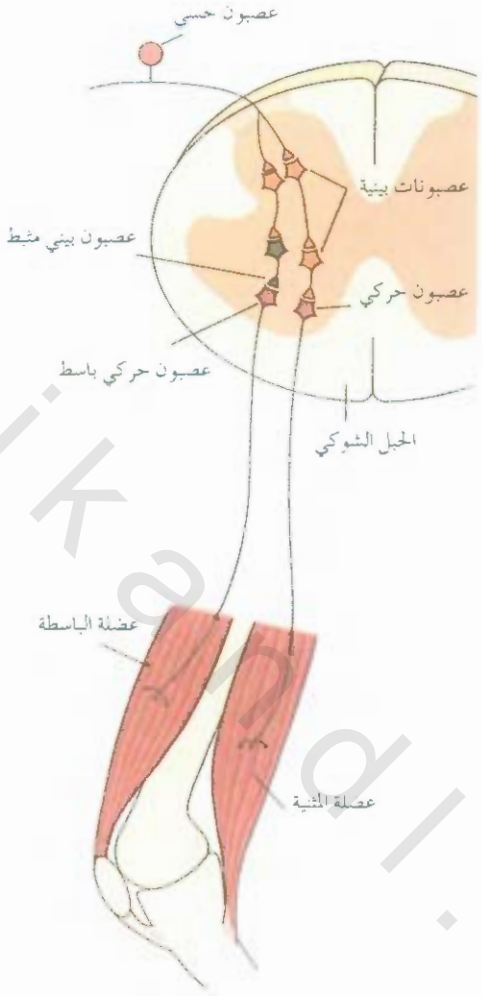
وهي خاصية وظيفية تدعى لدونة مشبكية ـ يمكن أن تزوَّد بآليات أولية لعملية اختزان الذاكرة. كان لا بد للاختبار الأول لهذه الفكرة أن يكون على حيوان كامل وأن ينتظر حتى مضيّ 75 سنة على فكرة (رامون واي كاجال)، عندما حقَّقت دراسات التعوُّد فتحاً جديداً.

مثال بسيط على اللدونة المشبكية:

تعود المحاولة الأولى للتحليل العصبي للتعوُّد إلى سنة 1908 في جملة دراسات ركَّزت على الحبل الشوكي المنزوع للقطة. يتحكَّم الحبل الشوكي بأنواع متعدِّدة من الاستجابات المنعكسة التي تقف وراء عمليات الوقوف والتحرُّك. فعلى سبيل المثال تسحب القطة أحد أطرافها حينما يلامس هذا الطرف شيئاً ما. اكتشف عالم الفيزيولوجيا البريطاني السير تشارلز شيرينغتون تراجع هذا المنعكس حينما تتكرَّر عملية استثارته ويستعيد نشاطه فقط بعد مضي ثوانٍ متعدِّدة على الراحة. تأثر شيرينغتون تأثراً كبيراً بأعمال (رامون واي كاجال)، وحاول أن يكوِّن تصوراته عن عمل المنعكس بناء على المكتشفات التشريحية عند (رامون واي كاجال). وفي الحقيقة كان شيرينغتون هو صاحب الفضل في صياغة مصطلح المشبك باللغة الإنكليزية Synapse المأخوذ من كلمة يونانية معناها يشبك أو يطوّق. تمتَّع شيرينغتون ببصيرة نافذة مكَّنته من معرفة أهمية تغيُّر اللون في المشابك على نحو موازٍ لما جاء عند (رامون واي كاجال) بأنه المسؤول عن عملية التعوُّد التي لاحظها في منعكس سحب طرف القطة. إلاَّ أنه لم يتمكَّن من اختبار هذه الفرضية المثيرة بالوسائل الفيزيوعصبية المتوفرة في ذلك الحين. تقدَّم فهمنا لهذه المشكلة خطوة هامة نحو الأمام في سنة 1966 بواسطة (آلدين سبنسر)

و(ريتشارد ثومبسون) اللذين يعملان في جامعة اوريغون. لقد اكتشفا بعد سلسلة رائعة من التجارب السلوكية تشابهاً كبيراً بين التعوُّد لمنعكس سحب الطرف في الحبل الشوكي المنزوع لقطة وعملية التعوُّد للاستجابات السلوكية الأكثر تعقيداً في الحيوانات السليمة، وهذا ما أشعرهم بالثقة بأن عملية تعوُّد المنعكسات الشوكية هي نموذج جدير بدراسة التعوُّد بعامة. يظهر منعكس سحب الطرف عن طريق إثارة العصبونات الحسية التي تتحسَّس اللمسة بواسطة استقبال المعلومات الآتية من جلد طرف القطة. ترسل جميع العصبونات الحسية محاورها إلى الحبل الشوكي حين يتم تفعيل سلسلة من العصبونات المحرضة والمثبطة. وبعد ذلك تلتقي الإشارات الآتية من هذه العصبونات في العصبونات الحركية، والتي يتسبَّب عملها بدفع القطة إلى سحب طرفها. استطاع سبنسر وثومبسون عن طريق تسجيل نشاطات العصبونات الحركية بشكل إفرادي في الحبل الشوكي للقطط، أن يكتشفا أن التعوُّد يؤدِّي إلى نقصان النشاط المشبكي في مكان ما من تجمعات العصبونات تدعى العصبونات البينية والتي تتوسط بين الأعصاب الحسية التي ترصد اللمسة والعصبونات الحركية التي تأمر العضلات بواسطة الإشارات بالتقلُّص.

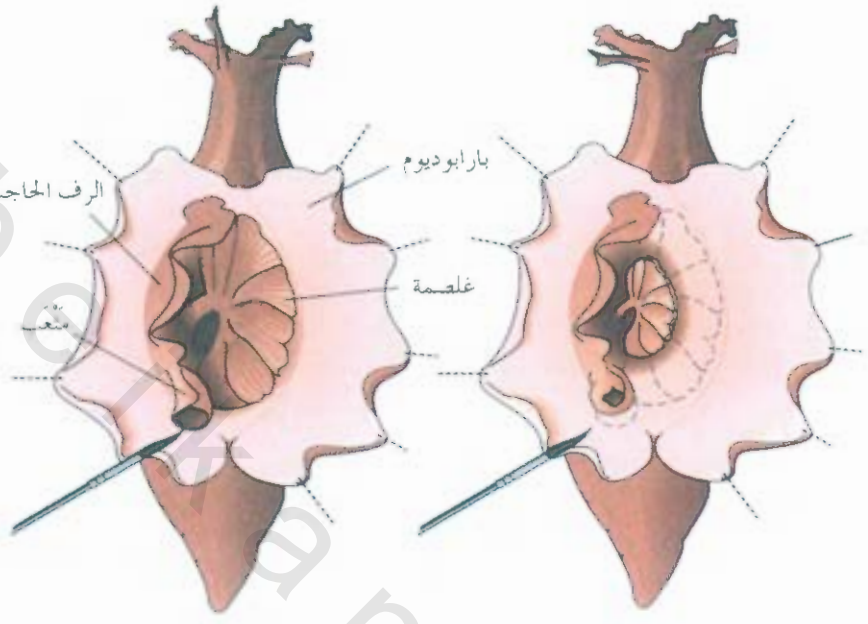
أثبت تنظيم العصبونات البينية في الحبل الشوكي أنه معقد تماماً ومن ناحية ثانية صعب على التحقُّق والدراسة. ولذلك يصبح من غير الممكن عزل المشابك التي لها صلة وثيقة بعملية التعوُّد. أظهرت هذه الدراسات وغيرها من الدراسات ذات العلاقة بهذا الموضوع أنه ليس للعلماء إلاَّ التعامل مع أجهزة أبسط من تلك إذا هم أرادوا فيما بعد أن يحلِّلوا عملية التعوُّد أو أي شكل آخر من أشكال التعلُّم. تحول عدد من الباحثين إلى الحيوانات اللافقارية من مثل الحلزون والذباب لأن الأجهزة العصبية عند هذه الحيوانات تحتوي على عدد أصغر نسبياً من الخلايا، مما يسهِّل مهمة التحليل الخليوي. وكما رأينا في الفصل الأول، يحتوي الجهاز العصبي للحلزون البحري على 20,000 خلية فقط، وكثير من هذه الخلايا ذو حجم كبير أكثر



الدارة العصبية لمنعكس سحب الطرف عند القطة

من المعتاد (يبلغ قطر بعض هذه الخلية واحد ميلي ميتر). يضاف إلى ذلك أن كثيراً من الخلايا ثابت ومحدَّد ويمكن تسميته والتعرُّف عليه عند كل عضو من أعضاء هذه الأنواع. وهكذا يمكن دراسة نفس الخلية في كل من الحيوانات التي لم تخضع للتدريب والحيوانات التي تدرَّبت على أداء مهمة

obeikandl.com



منعكس السحب الغلصمي والمُثْعَبي في الإبليشا. إن لمسة خفيفة للمُثْعَب بفرشاة ألوان دقيقة تجعل المُثْعَب يتقلّص والغلصمة تنسحب تحت حماية الرف الحاجب، تبدو هنا متراجعة من أجل رؤية أوضح.

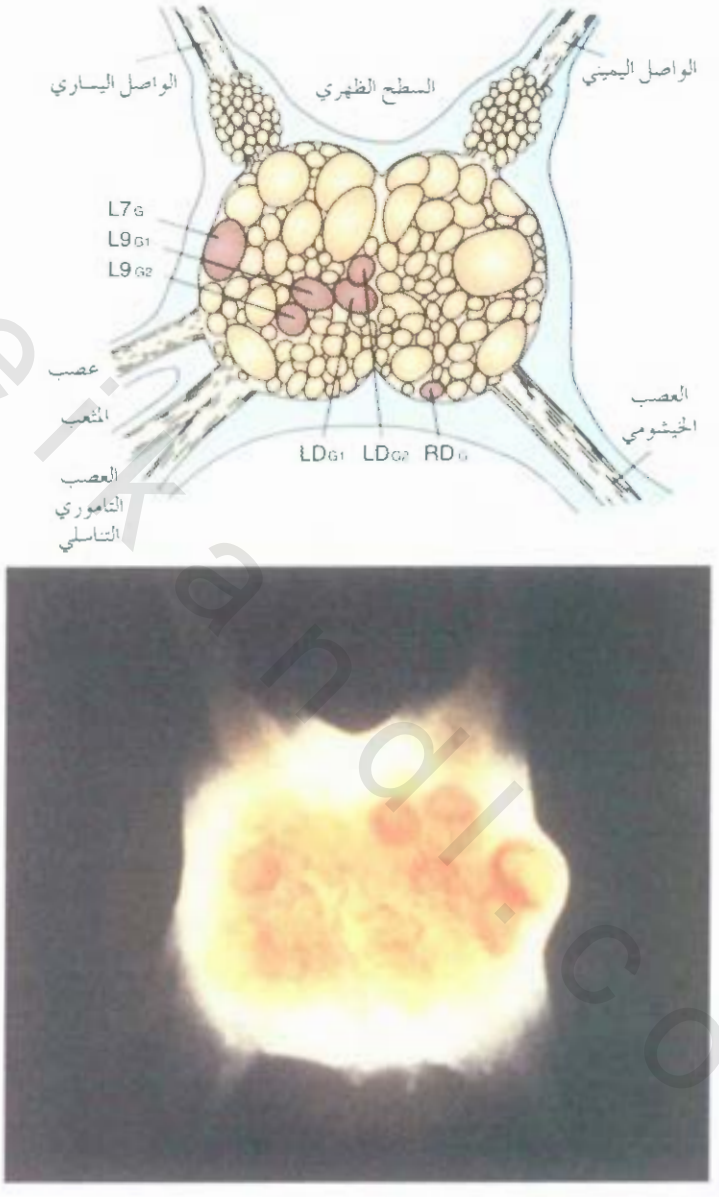
معيَّنة. أدرك (إريك كاندل) وإرفنغ كوبفرمان أن للإبليشا منعكس سحب دفاعياً يناظر نوعاً ما منعكس انسحاب الطرف عند القطة. يملك هذا الكائن عضو تنفس خارجي، وهو الغلصمة، التي تكون مغطاة جزئياً عادة بالرف الحاجب، وهو غطاء يشتمل على القوقعة الداخلية الرقيقة. كما يملك الرف الحاجب امتداداً لحمياً يُدعى بالمُثْعَب. وحينما تتم الملامسة اللطيفة لأيٍّ من المُثْعَب أو الرف الحاجب، الغاية الدفاعية من هذا المنعكس واضحة وهي: أنه يحمي الغلصمة الرقيقة من الأذى الممكن. وكغيره من الاستجابات الدفاعية، يتعوَّد منعكس الانسحاب للغلصمة عندما تتكرَّر إثارته بواسطة تطبيق مثير ضعيف وغير ضار على الغلصمة.

عملية تعود قصيرة الأمد واسترجاع تلقائي لمنعكس سحب الغلصمة. خلية مصوّرة تسجّل حركة تراجع الغلصمة استجابة لتعرُّض المَثْعَب للإثارة. يتم تسجيل هذه الحركة على شكل منحنيات تشبه تلك المعروضة في الأعلى. وهي تسجيلات لجلسة تدريب طويلة واحدة مؤلفة من 79 إعادة للمثير بفواصل زمنية مقدارها ثلاث دقائق بينها، وتظهر تعوُّد استجابة السحب للغلصمة. حصل معظم الانخفاض في الاستجابة أثناء عرض المثيرات العشرة الأولى. وبعد أن تبع عرض هذه المثيرات استراحة مقدارها ساعتين استعادت الاستجابة نشاطها بشكل جزئي.

يلمس المجرب المَثْعَب بفرشاة رسم دقيقة مما يدفع كلاً من المَثْعَب والغلصمة إلى الانسحاب بسرعة. وبعد جلسة تدريب واحدة مكوَّنة في تطبيق المثير 10 مرات على المَثْعَب، يبدي الحيوان رد فعل ضعيفاً أو معدوماً للمثير العاشر. إن لمسة تطبَّق الآن على المَثْعَب ستؤدّي إلى انسحاب ضئيل أو معدوم عند أي من المَثْعَب أو الغلصمة يعتبر دوام الذاكرة من عمل الإعادة المتكرّرة للمثير. وبعد تطبيق المثير 10 مرات على المَثْعَب تحيا الذاكرة حياة قصيرة تدوم من 10 إلى 15 دقيقة فقط. وبالمقابل، بعد مرور أربع جلسات من ذلك التدريب والتي يحتوي كل منها على تطبيق المثير 10 مرات وعلى مدى أربعة أيام تصبح حياة ذاكرة التعوُّد أطول وسوف تدوم مدة ثلاثة أسابيع. الحالة السابقة هي مثال على ذاكرة طويلة الأمد.

لاحظ علماء الحياة التشابه بين التعوُّد عند الثدييات بما في ذلك الإنسان، وحيوان الإبليشا. دفع هذا التشابه إلى استخدام الإبليشا لمواجهة ثلاثة أسئلة:

ما هو موضع اختزان الذاكرة لعملية التعوُّد في الجهاز العصبي؟ هل تساهم التغييرات اللدنة في الاتصالات المشبكية الأولية في عملية اختزان الذاكرة؟ وإذا كان الأمر كذلك، ما هي الآليات الخليوية لاختزان الذاكرة؟

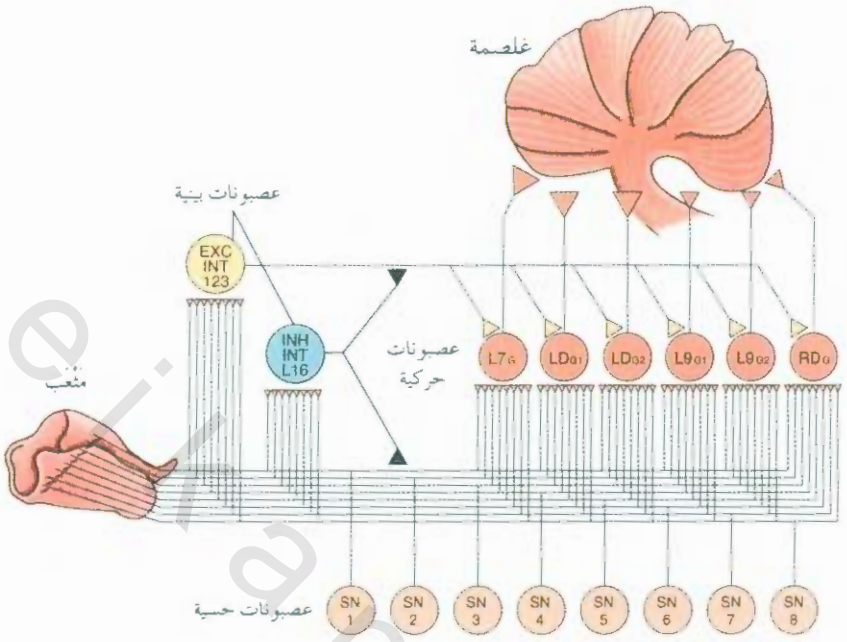


في الأعلى: خارطة السطح الظهري للعقدة الحشوية في الإبليشا تظهر موقع ستة عصبونات حركية غلصمية in maroon التي تشارك في منعكس انسحاب الغلصمة تم تسمية العصبونات بحرف إل L أو آر R للجانب الأيسر والأيمن للعقدة، وأعطي رقماً، الخلايا الست الملقبة مذيلة بحرف جي G ليدل على وظيفتها. في الأسفل: صورة مجهرية للعقدة الحشوية في الإبليشا

oberkandl.com

يتوقع من الإجابات عن هذه الأسئلة أن نلقي ضوءاً منيراً على الأشكال البسيطة للذاكرة في المملكة الحيوانية. ولكي نتوصَّل إلى هذه الإجابات يحتاج الباحثون أولاً إلى إيجاد المخطط السلكي لمنعكس الانسحاب للغلصمة. يتألَّف الجهاز العصبي المركزي عند اللافقاريات، من تجمُّعات من الخلايا العصبية تدعى بالعقد. تملك الإبليشا عشراً من هذه العقد في جهازها العصبي المركزي. يتم التحكُّم بمنعكس انسحاب الغلصمة بواسطة واحدة من هذه العقد وهي العقدة الحشوية. تحتوي العقدة على حوالي 2000 خلية فقط، ومع ذلك يمكنها توليد ليس فقط سلوكاً واحداً بل عدد من السلوكات المتنوعة مثل: انسحاب المَثْعَب، وحركة التنفس، والتحبير، وإفراز المادة المخاطية، ووضع البيوض، وزيادة معدل نبض القلب، وزيادة في تدفق الدم.

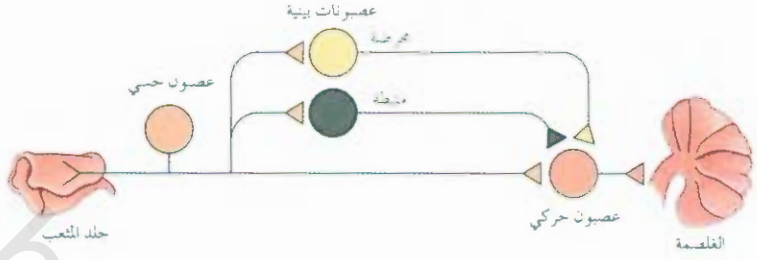
إن عدد الخلايا العصبية التي نعتبرها حاسمة بالنسبة للتحكم بمنعكس الانسحاب الغلصمي هو نسبياً قليل - وحوالي 100. وهكذا تمارس الخلايا المفردة مساهمة هامة للسلوك بشكل عام. تمَّ شرح الدارة العصبية لهذا السلوك في بواكير السبعينات من القرن العشرين من قبل كاندل وزملائه كوبفيرمان، وفينست كاستيلو سي، وجاك بايرن، وتوم كارو، وروبرت هوكنز، الذين عملوا في جامعة كولومبيا. أثناء مرحلة العمل قاموا بتجديد الكثير من خلايا دارة انسحاب الغلصمة. لقد وجدوا ست خلايا حركية تتشابك مع الغلصمة وسبع خلايا حركية تتشابك مع المَثْعَب. تستقبل هذه الخلايا الحركية معلومات بشكل مباشر (أحادية المشبك) من مجموعتين مؤلَّفتين من 4 عصبونات حسية التي تتشابك مع جلد المثعَب. كما تتصل العصبونات الحسية بمجموعات العصبونات البينية المحرِّضة والمثبطة التي تنقل المعلومات إلى العصبونات الحركية. وهكذا فإن إثارة جلد المَثْعَب سينشِّط العصبونات الحسية، والعصبونات الحسية ستنشِّط عصبونات الغلصمة والمَثْعَب مباشرة. كما تنشِّط العصبونات الحسية العصبونات البينية المتنوعة التي بدورها تتصل بالخلايا الحركية. تبقى خلايا هذه الدارة العصبية وأيضاً



تظهر هذه الدارة المبسَّطة العناصر الداخلة في منعكس الانسحاب للغلصمة حوالي 40 عصبوناً جسمانياً. العقدة الحشوية تتشابك مع جلد المِنْعَب ـ ثمانية فقط مبينة هنا ـ تنتهي هذه الخلايا الحسية عند مجموعة مؤلَّفة من ستة عصبونات حركية التي تتداخل في الغلصمة وعند عدة مجموعات من العصبونات البينية المحرِّضة المثبطة التي تتشابك مع العصبونات الحركية (وعلى سبيل التبسيط، واحدة فقط من كل نوع من أنواع العصبونات البينية مبيَّنة هنا).

اتصالاتها الداخلية ثابتة بشكل دائم. تتصل خلية معيَّنة عند كل الأفراد بخلايا معيَّنة وليس بخلايا أخرى. يستطيع الباحثون الآن، بناء على معرفتهم بالدارة العصبية أن يواجهوا المفارقة التي أخذناها بعين الاعتبار سابقاً.

كيف يمكن أن يحدث التعلُّم وأن يتم اختزان الذاكرة في دارة عصبية لم تسلكها هذه الوظائف من قبل؟ لقد كان كاندل وزملاؤه في موضع يسمح لهم بحل هذه المفارقة. لقد وجدوا أن لهذه المفارقة حلاً مباشراً نوعاً ما. على الرغم من أن نمط الاتصالات لمنعكس انسحاب الغلصمة حصل مرة ولن يتكرَّر في وقت مبكر من فترة النمو، فإن القوة الدقيقة للاتصالات



دارة مخططة تخطيطاً دقيقاً لمنعكس انسحاب الغلصمة، مبيناً واحدة فقط من كل نوع من أنواع العصبونات المتدخلة.

ليست كذلك. سيكون تركيزنا هنا فقط على عنصر انسحاب الغلصمة في المنعكس الذي حصل بفعل إثارة من قبل المِثْعَب، إلاّ أنه يمكن تطبيق قوانين مشابهة على منعكس الانسحاب للمِثْعَب حينما تتعرَّض للمس.

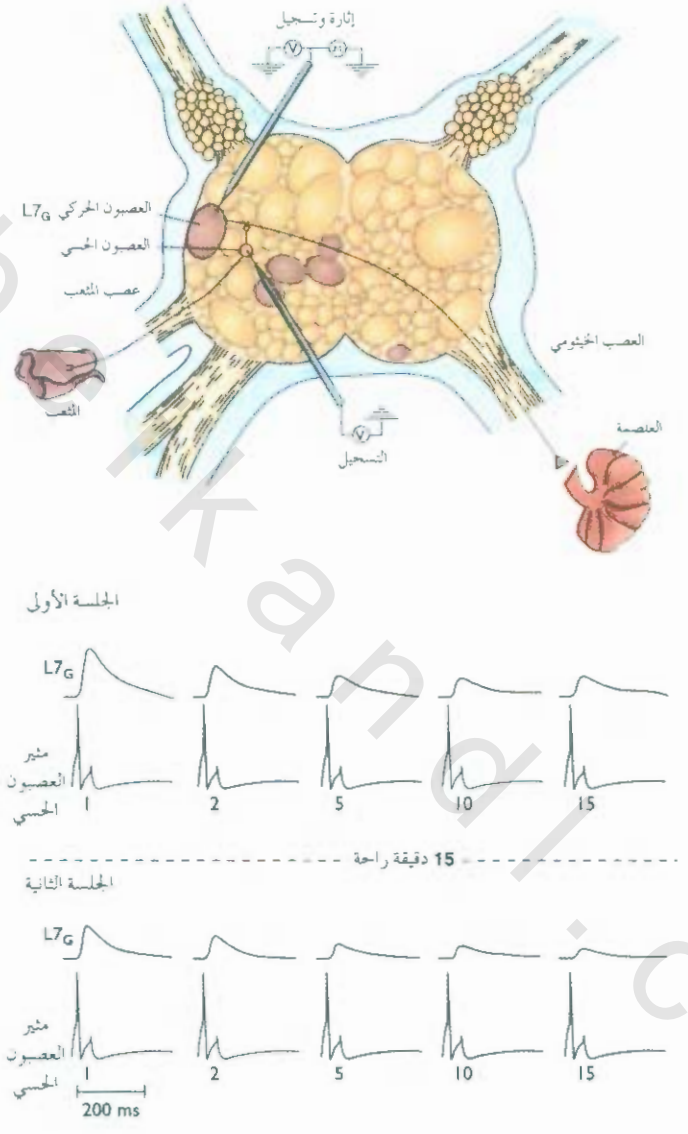
واستجابة لمثير جديد مطبق على المِثْعَب، تثير العصبونات الحسية المستقبلة للمعلومات من المِثْعَب، العصبونات البينية والخلايا الحركية للغلصمة بشكل قوي تماماً.

تلتقي هذه المدخلات المجتمعة عند الخلايا الحركية لتقودها إلى التفريغ بشكل متكرّر يؤدّي إلى انسحاب منعكس سريع للغلصمة. إذا تكرر المثير الآن، فسوف تتعوّد استجابة منعكس انسحاب الغلصمة. وما يزال في مقدور كامن الفعل في أي عصبون حسّي أن يولد كامناً مشبكياً محرّضاً في كلا نوعي الخلايا المقصودة. وهي العصبونات الحركية والعصبونات البينية. إلاّ أن كامن المشبك ضعيف ضعفاً لا يمكنه إلاّ من إحداث عدد قليل من كوامن الفعل في الخلايا المقصودة وفي النهاية لا شيء. وبما أنه أصبحت الاتصالات بين العصبونات الحسيّة والخلايا المقصودة أضعف مع إعادة تطبيق مثير اللمس على المثعب، لا يحدث كامن الفعل العصبونات الحسيّة بسرعة كامن فعل في أي من العصبونات الحركية أو العصبونات البينية. بالإضافة إلى ذلك تصبح الاتصالات المشبكية المحرّضة مع العصبونات

الحركية أضعف هي الأخرى والناتج الصافي من كل هذا الضعف في الاتصالات المشبكية هو انخفاض شدّة استجابة منعكس انسحاب الغلصمة.

وبما أنه يتم تعديل نقطة المرحلة الأولى لهذا المنعكس ـ أي مرحلة الاتصال بين العصبونات الحسيَّة والخلايا المقصودة ـ في عملية التعود، يصبح بالإمكان استخدام هذا المكون من المنعكس كجهاز اختبار لاكتشاف ما يحدث بالتفصيل أثناء عملية التعود. تفحص كاستيلوسي وكاندل وزملاؤهما الضعف المشبكي الذي يحصل عند الاتصال بين العصبون الحسّي والخليَّة الحركيَّة. لقد وجدوا أنه أثناء جلسة تدريب واحدة، تم فيها تطبيق 10 مثيرات على العصبون الحسّي، كان هناك ضعف كبير في الاتصال المشبكي الذي استمر لعدة دقائق. وأظهرت جلسة التدريب الثانية مزيداً من الضعف المستمر. وبناء على عدد جلسات التدريب، يمكن للضعف المشبكي أن يدوم من دقائق إلى ساعات (وكما سنرى في الأسفل أنه يدوم حتى لفترات أطول)، لكنها تدوم بشكل ثابت ودقيق وفقاً لطول فترة عملية التعود ذاتها. وحالما تستعيد المشابك قوتها، يبدأ الحيوان بالاستجابة إلى اللمسة بسحب غلصمته ومثعبه بسرعة. أثبتت هذه الدراسات خضوع الاتصالات المشبكيَّة الأوليَّة للتغيرات اللدنة كنتيجة لعملية التعلم وأن هذه التغيرات ثابتة وتشكل القاعدة لعملية اختزان الذاكرة قصيرة الأمد. باستطاعة كاستيلوس وزملائه الآن مواجهة السؤال التالي: من المسؤول عن هذا التغير اللدن؟ أو هل المستقبلات في العصبون الحركي أقلّ استجابة إلى كلّ كم من الغلوتامات، الناقل الكيميائي الذي تحرّره العصبونات الحسيَّة؟ أو هل تَحرّر الحويصلات المشبكية مجموعات أقل من النوافل العصبية مع كل كامن فعل ما قبل المشبك؟

وجد كاستيلوسي ولايس إليوت وكاندل وتبعهم بشكل مستقل باث أرميتاج وستيف سيكل بام من جامعة كولومبيا أن الانخفاض في كوامن المشبك ناجم كليّاً عن التناقص في عدد مجموعات النواقل المحرّرة من قبل كل كامن فعل.



يمكن دراسة الدورة الزمنية لعملية تعوّد قصيرة الأمد بواسطة تسجيل نشاط الخلايا الحسّيّة والخلايا الغلصمية الحركية على انفراد. في الأعلى: عصبون حسّي متشابك مع عصبون حركي غلصمي L7G تمت إثارته كهربائياً كل 12 ثانية. يسجل اللاحب المجهري كوامن المشبك المشكلة في العصبون الحركي. في الأسفل: سجلات من جلستي تدريب متلاحقتين تم تطبيق المثير فيها 15 مرة بفواصل زمنية تساوي 15 دقيقة، تظهر هذه السجلات أن الاستجابة في L7G تتناقص أثناء الجلسة الأولى، ثم تستعيد قوتها بعد الراحة، ثم تتناقص بشكل أكبر إلى درجة الزوال تقريباً في جلسة التدريب الثانية.

obeikandl.com

لم يظهر أي تغير في درجة حساسية المستقبلات الغلوماتيّة في العصبون الحركي بعد المشبكي. أحد خصائص الانخفاض أو الهمود في نشاط المشبك يؤكد أن التعود مهم على وجه الخصوص، فالانخفاض أو الهمود في إطلاق الناقل واضح في الاستجابة إلى المثير الثاني ومهما كانت الأحداث الجزيئية التي تقف وراء انخفاض إطلاق الناقل، فإن حركتها أصبحت موجهة بفعل المثير الواحد واكتملت تماماً قبيل وقت تطبيق المثير الثاني. يضاف إلى ذلك أن التدني في مستوى إطلاق أو تحرير الناقل الحاصل بفعل مثير واحد هو تدنٍّ طويل الأمد حيث يستمر من 5 إلى 10 دقائق. ومع تطبيق ثمانية أو تسعة مثيرات في الجلسة الثانية، يصبح الهمود في النشاط المشبكي أكثر عمقاً وثباتاً ويستمر إلى 10 أو 15 دقيقة.

كيف يمكن أن يحدث التدنّي في مستوى إطلاق الناقل؟

في دراسة نموذجية قام بها كيڤين غينغرتش وجاك بايرن في جامعة تكساس في مدينة هيوستن افترضت أن رصيد الكمات المحرّرة يمكن استنفادها بفعل عملية التعوُّد. ولاختبار هذه الفرضية مباشرة استخدم كريغ بيلي وماري تشن في جامعة كولومبيا المجهر الإلكتروني ليشاهدوا مشابك العصبون الحسّي لحيوان الإبليشا التي تعرَّضت للتعديل بتأثير عملية تعوُّد قصيرة الأمد لقد اكتشفوا أن التعوُّد قصير الأمد لا يغيِّر من عدد نهايات ما قبل المشبك أو عدد المناطق النشطة في نهايات ما قبل المشبك أو حجم المناطق النشطة. كذلك لم تغيِّر من العدد الكلّي للحويصلات في نهايات ما قبل المشبك. لكنه كان هناك تدنٍّ في عدد الحويصلات المشبكية التي تصبُّ في مراكز الإطلاق داخل المناطق النشطة وعليه كان هناك عدد أقل من مجموعات الناقل الجاهزة للإطلاق. افترضت تجارب أرميتاج وسيغلبوم أنه بالإضافة إلى التدنّي في عدد الحويصلات المشبكية التي تصبُّ في مركز الإطلاق، يمكن لعملية التعود أن تتدخل في العملية التي تندمج فيها الحويصلات المتبقية مع غشاء نهاية ما قبل المشبك.

تظهر هذه الدراسات عدداً من المبادئ العامة حول عملية اختزان الذاكرة. المبدأ الأول، زودت هذه الدراسات بأول دليل مباشر يدعم افتراض رامون واي كاجال بأن الاتصالات المشبكية بين العصبونات غير ثابتة لكنها تقبل التعديل بواسطة التعلّم، وأن هذه التعديلات في قوة المشبك مستمرّة وتؤلّف المكوّنات الأوليّة لاختزان الذاكرة.

المبدأ الثاني: نحن نعلم الآن بالذي يسبّب التغيّرات في قوة المشبك بين مجموعتين حاسمتين من عصبونات منعكس انسحاب وهي مجموعة العصبونات الحسّيّة ومجموعة العصبونات الحركية. وفي هذا الإطار تمت دراسة مكون المنعكس بشكل معمّق، وكذلك التغيّرات الناجمة عن تغيُّر في النهايات ما قبل المشبك وبشكل أكثر تحديداً التغير في عدد حويصلات الناقل التي تم إطلاقها من هذه النهايات. وعلى الرَّغم من أنه وجدت أنواع مختلفة من الآليات اللّدنة الأخرى تساهم في عملية اختزان الذاكرة، فإن تغيُّر كمّيّة الناقل الذي تمّ إطلاقه قد أثبت أنه آليّة شائعة جداً في تكوين الذاكرة في هذا الجهاز وفي الأجهزة الأخرى.

المبدأ الثالث: هناك في منعكس انسحاب الغلصمة تضاؤل في قوّة المشبك ليس في الاتصالات بين العصبونات الحسّيّة وخلاياها المستهدفة فقط، وإنما في الاتصالات الحاصلة بين العصبونات البينية وخلاياها المستهدفة أيضاً. وهكذا نجد أن عملية اختزان الذاكرة حتى في الذاكرة غير الصريحة البسيطة موزعة على مراكز متعددة.

أخيراً، أوضحت الاكتشافات أن عملية اختزان الذاكرة غير الصريحة لا تعتمد على عصبونات ذاكرة متخصصة وظيفتها الوحيدة هي اختزان المعلومات. بل تعتمد عملية اختزان الذاكرة غير الصريحة البسيطة مباشرة على المشابك التي تصل بين العصبونات التي تشكّل الدارة العصبية للسلوك المعدَّل.

ينتج اختزان الذاكرة عن تغيرات في عصبونات هي ذاتها مكونات لمسار

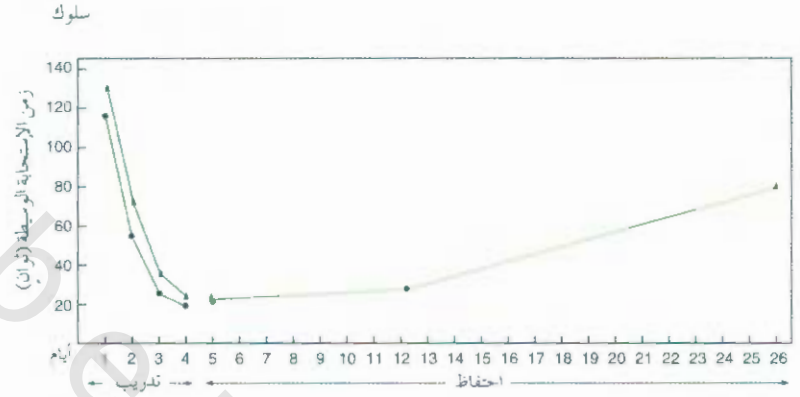
المنعكس. وهكذا فإن ذاكرة التعود متضمنة في الدارة العصبية التي تنتج السلوك. ووفقاً لهذا الاعتبار، وكما سنرى، تختلف الذاكرة غير الصريحة عن الذاكرة الصريحة، التي كرّس لها جهاز عصبي بأكمله واقع في الفص الصدغي الأوسط مصمم على ختم ماضي الأشياء في الذاكرة.

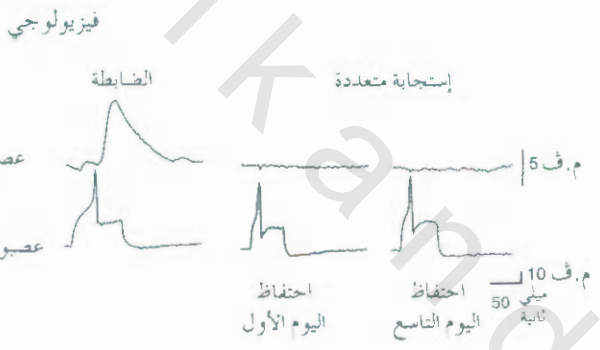
العصبون المتكيّف

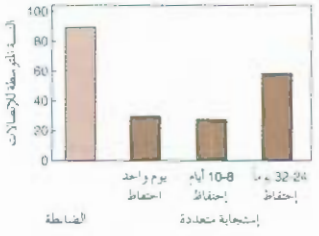
تناولنا حتى الآن، ذاكرة قصيرة الأمد، الذاكرة التي تدوم لدقائق. ماذا عن ذاكرة طويلة الأمد، الذاكرة التي تدوم أياماً أو أسابيع أو أطول من ذلك؟ إن أحد الخصائص المثيرة للاهتمام للتعود في منعكس انسحاب الغلصمة هو أن الممارسة تجعله تعوُّداً تامّاً.

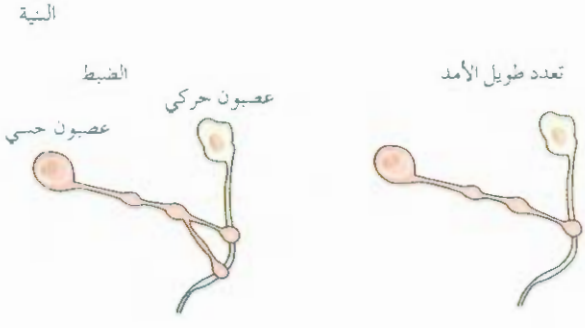
كما هو الحال في الأشكال الأخرى للتعلم، لا يقف التعوُّد وراء استمرار الذاكرة قصيرة الأمد لدقائق وساعات وفقط، ولكن مع إعادة المنير، يؤدّي إلى استمرار الذاكرة طويلة الأمد لأيام وأسابيع أيضاً. وبالتالي، وكما ذكرنا سابقاً، فإن جلسة تدريب مؤلفة من 10 لمسات للمثعب بفرشاة رسم تجعل التعود يدوم دقائق. وبالمقابل فإن أربعاً من جلسات التدريب المؤلّفة من 10 محاولات في اليوم ومتباعدة على مدى أربعة أيام تجعل التعود يدوم ثلاثة أسابيع على الأقل.

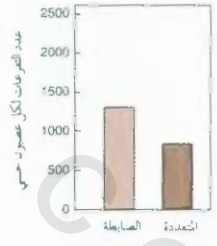
إن من أهم الأسئلة في دراسة الذاكرة هو: كيف تقوم العلاقة بين أشكال الذاكرة قصيرة الأمد والذاكرة طويلة الأمد؟ وهل تحدث في مواضع مختلفة أو موضع واحد معروف؟ وللتحقُّق من هذا السؤال أعطى كبيرو وكاستيلوسي وكاندل الحيوانات تدريباً على التعوُّد طويل الأمد وبعد ذلك تمّ اختبار الاتصالات بين العصبونات الحسيّة والعصبونات الحركيّة المعروفة بانخراطها في عملية التعوُّد قصير الأمد على فترات مختلفة. يوم واحد، أو أسبوع واحد أو ثلاثة أسابيع بعد التدريب. اكتشفوا أنه في الحيوانات غير المتدربة حوالي 90٪ من العصبونات الحسية أقامت اتصالات تم التأكد منها











جلسات التدريب المؤلّفة من 10 مثيرات لكل حيوان، مطبقة يومياً على مدى أربعة أيام لمجموعتين من الحيوانات، المؤدية إلى تعود طويل الأمد عند الإبليشا يدوم لأكثر من أسبوع، وكما يظهر بواسطة التناقص في مدة معكس الانسحاب السلوكي (في الأعلى) وبواسطة الهمود الكبير في الفعالية المشبكية الملحوظة في تسجيلات كوامن ما بعد المشبك في العصبونات الحركية عند هذه الحيوانات (الرسم الثاني من الأعلى). الدورة الزمنية للهمود المشبكي مبينة في المصور البياني العلوي على الجانب الأيمن الموازي للتعوُّد السلوكي هذا الهمود المشبكي طويل الأمد مصحوب بتغيرات تشريحية. في الحيوان الذي خضع لعملية التعوُّد ستتراجع العصبونات الحسية في عملياتها وتصبح اتصالاتها مع العصبونات الحركية أقل (في الأسفل) من العصبونات الحسية في الحيوانات الضابطة التي لم تخضع لعملية التعوُّد.

obeikandl.com

مع عصبون حركي معيَّن. وفي المقابل في الحيوانات المتعوِّدة تعوُّداً طويل الأمد نجد أن 30٪ من العصبونات تقيم اتصالات قابلة للتحقق. أما الاتصالات المتبقية فقد أصبحت ضعيفة لدرجة لا يمكن معها التأكد بشكل واضح بواسطة تقانات التسجيل الكهربائية على فترات اليوم الواحد وأسبوع واحد بعد التدريب، وكسلوك مواز تم استرجاع الاتصالات بشكل جزئي قبيل ثلاثة أسابيع من التدريب.

وبعد هذا هي اتصالات نشيطة تبقى هامدة لأكثر من أسبوع واحد تم اختزانها جزئياً على مدى ثلاثة أسابيع وهذه التغيُّرات المعتبرة هي نتيجة لخبرة التعلم البسيط المؤلَّف من أربع جلسات تدريب، ومتضمناً 10 محاولات لكل واحدة وبالتالي، بينما يتضمن التعود قصير الأمد انخفاضاً انتقالياً في فعالية المشبك، ينتج التعود طويل الأمد تغيرات أطول، وفي الحقيقة يبطل كثيراً من الاتصالات الموجودة سابقاً.

كيف تتم المحافظة على هذه التغيرات الوظيفية العميقة؟ في واحدة من أكثر الاكتشافات دهشة وإثارة في دراسة الذاكرة طويلة الأمد، وجد بايلي وتشن تغيراً بنائياً عميقاً مصحوباً بذاكرة طويلة الأمد لمنعكس انسحاب الغلصمة. تبين أنه لدى العصبونات الحسيَّة في الحيوانات المتعددة عدد من النهايات ما قبل المشبكية أقل بنسبة 35٪ مما تملكه العصبونات الحسيَّة في الحيوانات الضابطة. يحتوي كل عصبون حسّي في الحيوانات الضابطة على معدل إجمالي قدره 1300 نهاية مشبكية تتصل مع جميع الخلايا المستهدفة، بما في ذلك العصبونات البينية والعصبونات الحركية، وبالمقابل، تمتلك العصبونات الحسيَّة في الحيوانات التي خضعت لعملية التعود طويلة الأمد، قرابة 840 نهاية مشبكية فقط تتصل مع الخلايا المستهدفة. يعني هذا أنه في حالة الشروط الضابطة يرسل العصبون الحسّي العادي قرابة 30 نهاية قبل مشبكية لتتصل مع عصبوناتها المستهدفة. وبعد الخضوع لعملية تعود طويل الأمد يتناقص هذا العدد ليبلغ حوالي 20 نهاية قبل مشبكية فقط.

تبيِّن هذه التجارب عدداً إضافياً من خصائص الذاكرة غير الصريحة.

أولاً، تقدم هذه التجارب دليلاً مباشراً على أنه، تماماً مثل الذاكرة قصيرة الأمد التي تشتمل على تغيرات قصيرة الأمد من قوة المشبك، كذلك تتطلب الذاكرة طويلة الأمد تغيرات طويلة الأمد في قوة المشبك.

ثانياً، تستطيع نفس الاتصالات المشبكية الأولية أن تشارك في اختزان كل من الذاكرة قصيرة الأمد والذاكرة طويلة الأمد.

ثالثاً، إن مقدار التدريب المطلوب لإحداث تغير عميق في البنية والوظيفة المشبكية هو مقدار صغير على نحو يثير الدهشة. ليست جميع المشابك في الإبليشا لدنة ومتكيفة، إذ أن بعض الاتصالات المشبكية في الجهاز العصبي لا تغير من قوتها، حتى لو تعرضت للإثارة المتكررة. ومن ناحية أخرى فإنه في المشابك التي تطورت لتشارك في عملية اختزان الذاكرة يستطيع مقدار صغير نسبياً من التدريب عبارة عن 40 مثيراً متباعدة زمنياً بشكل مناسب، أن يحدث تغيرات كبيرة ودائمة في قوة المشبك تستمر أسابيع متعددة.

أخيراً: بينت النتائج أن المشابك ليست فقط لدنة في مقدار الناقل العصبي الذي تحرره أو تطلقه وإنما لدنة أيضاً في شكلها وبنيتها. ليست المناطق النشطة والنهايات قبل المشبكية ثابتة بل هي مكونات في المشبك قابلة للتغيير.

تعمل المجموعة العادية من المناطق النشطة وحويصلات النواقل عمل المنصة التشريحية التي يطل من عليها السلوك. كما يمكن لخبرات التعلم الأولية مثل التعود أن تغير هذه المنصة للتكيف مع وظيفة الاتصالات العصبية. وكما سنرى في الفصول المقبلة تمثل هذه التغيرات في البنية الجسمية للعصبونات الأساس التشريحي الأولي لعملية اختزان الذاكرة. تناولنا حتى الآن أبسط شكل فقط من أشكال الذاكرة غير الصريحة. إن المسار الذي أقيم في الدماغ بفعل تعلم خصائص مثير وحيد، والوهن الذي أصاب هذا المسار أثناء تعلم الحيوان تجاهل هذا المثير. تُختزن هذه الذكريات

البسيطة بناء على الإضعاف من قوة الاتصالات المشبكية الموجودة سابقاً. سنتحول فيما بعد إلى أمثلة أكثر تعقيداً نوعاً ما عن التعلم وسوف نسأل مجموعة جديدة من الأسئلة:

مثلاً، هل تقيم الأشكال الأكثر تعقيداً للتعلم مسارات أيضاً بواسطة تغيير قوة الاتصالات المشبكيّة؟ وإذا كان الأمر كذلك هل يمكن تقوية أو إضعاف قوّة الاتصالات المشبكية؟

وأخيراً، سنتناول الأساس الحركي أو الميكانيكي لآليات الاختزان هذه. ولفهم هذه الآليات بشكل أعمق في حالتي الصحة والمرض نحتاج إلى معرفة ما هي الآليات بشكل أعمق في حالتي الصحة والمرض؟ نحتاج إلى معرفة ما هي الآليات الجزيئية التي بواسطتها تغير المشابك من قوتها؟

openkandl.com

جاسبر جونز، من الصفر إلى تسعة (1961) جونز (1930) أرقام مركبة فوق بعضها البعض من الصفر إلى التسعة لإحداث انطباع لا يظهر فيه أي من الأرقام بوضوح. يستخدم هذا الرسام التصوير من الحياة اليومية من مثل الأعلام والدرئيات وهنا يشوّش تركيب الأرقام الفارق بينها تماماً بنفس الأسلوب الذي يمكن فيه لطبقات الذكريات المختزنة أن تشوش عملية استدعاء حادثة معينة.