

# **ПАМЯТЬ.**

## **Модели и механизмы.**

**Память** — это способность живой системы фиксировать факт взаимодействия со средой (внешней или внутренней), сохранять результат этого взаимодействия в форме опыта и использовать его в поведении.

*В.Н. Дружинин, Когнитивная психология, 2002*

# Классификации нейрологической памяти:

## 1. По времени сохранения информации:

1. Сенсорная память: порядка  $\frac{1}{2}$  секунды (иногда до нескольких минут)

2. Кратковременная (краткосрочная ) память: минуты, десятки минут

[3. Промежуточная память (период консолидации): несколько часов (?)]

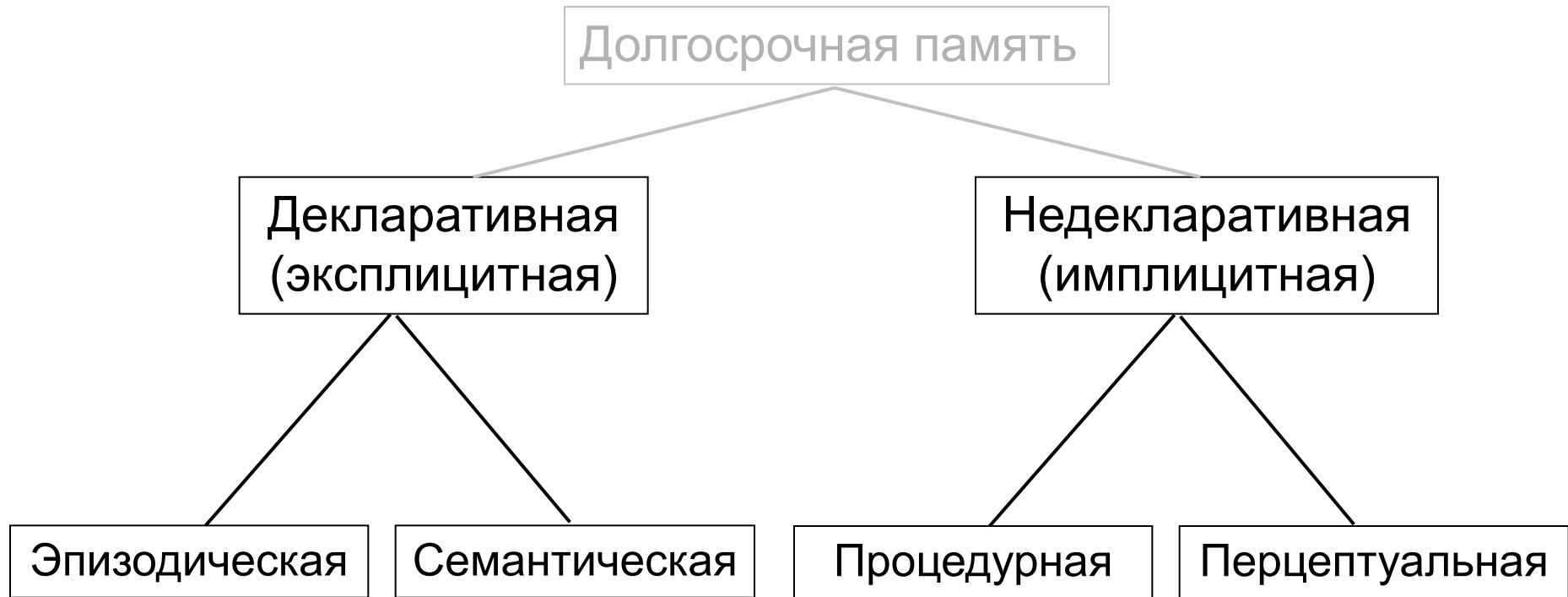
4. Долговременная (долгосрочная ) память: дни, месяцы, годы

**Консолидация** – процесс перехода кратковременной памяти в долговременную.

**Энграмма** – след памяти, сформированный в результате обучения.

# Классификации нейрологической памяти:

## 2. По типам сохраняемой информации:



Декларативная память осознается, недеklarативная – практически не осознается.

Примечание: иногда выделяют также автобиографическую память как промежуточную между эпизодической и семантической.

Процессы, связанные с (долговременной) памятью:

**Кодирование**, в процессе которого выделяется та информация, которая должна храниться;

**Консолидация** – переход информации в долговременную память;

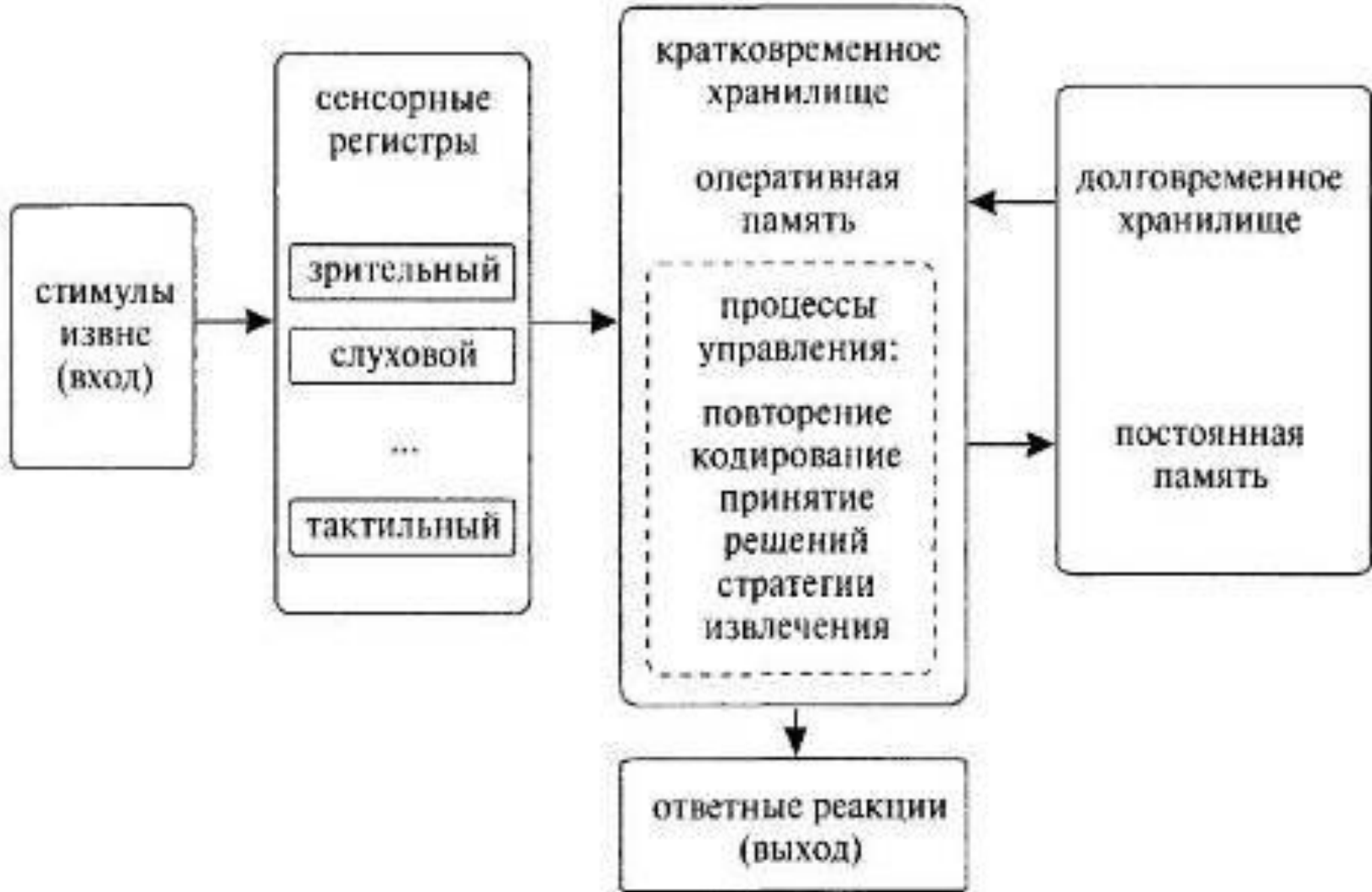
**Хранение** и связывание новой информации с уже хранящейся;

**Воспроизведение** (извлечение) из памяти.

**Забывание.** Забывание может быть связано с различными факторами (подробнее позже).

# Механизмы памяти:

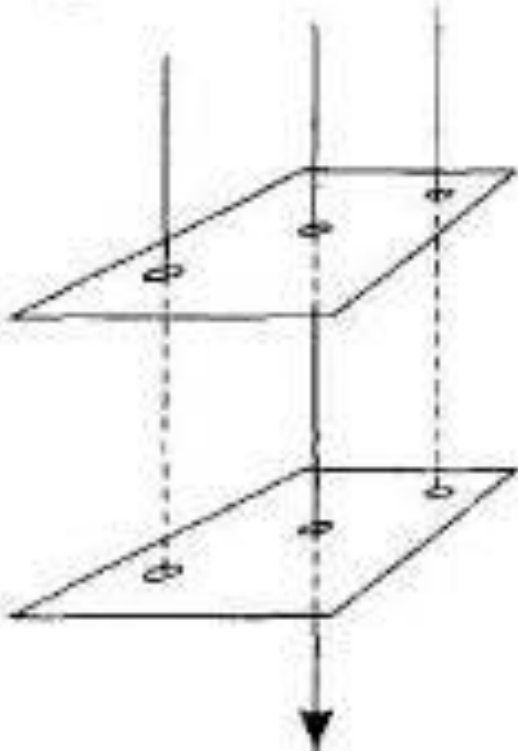
## 1. Компьютерная метафора (трёхкомпонентная модель):



*Модель памяти Р. Аткинсона и Р. Шиффрина (Аткинсон, 1980);  
рис. из Б.М. Величковский, Когнитивная наука, 2006*

# Механизмы памяти:

## 2. Теория уровней обработки.



Первичные сенсорные  
признаки



Выделение объектов



Выявление связей между  
объектами

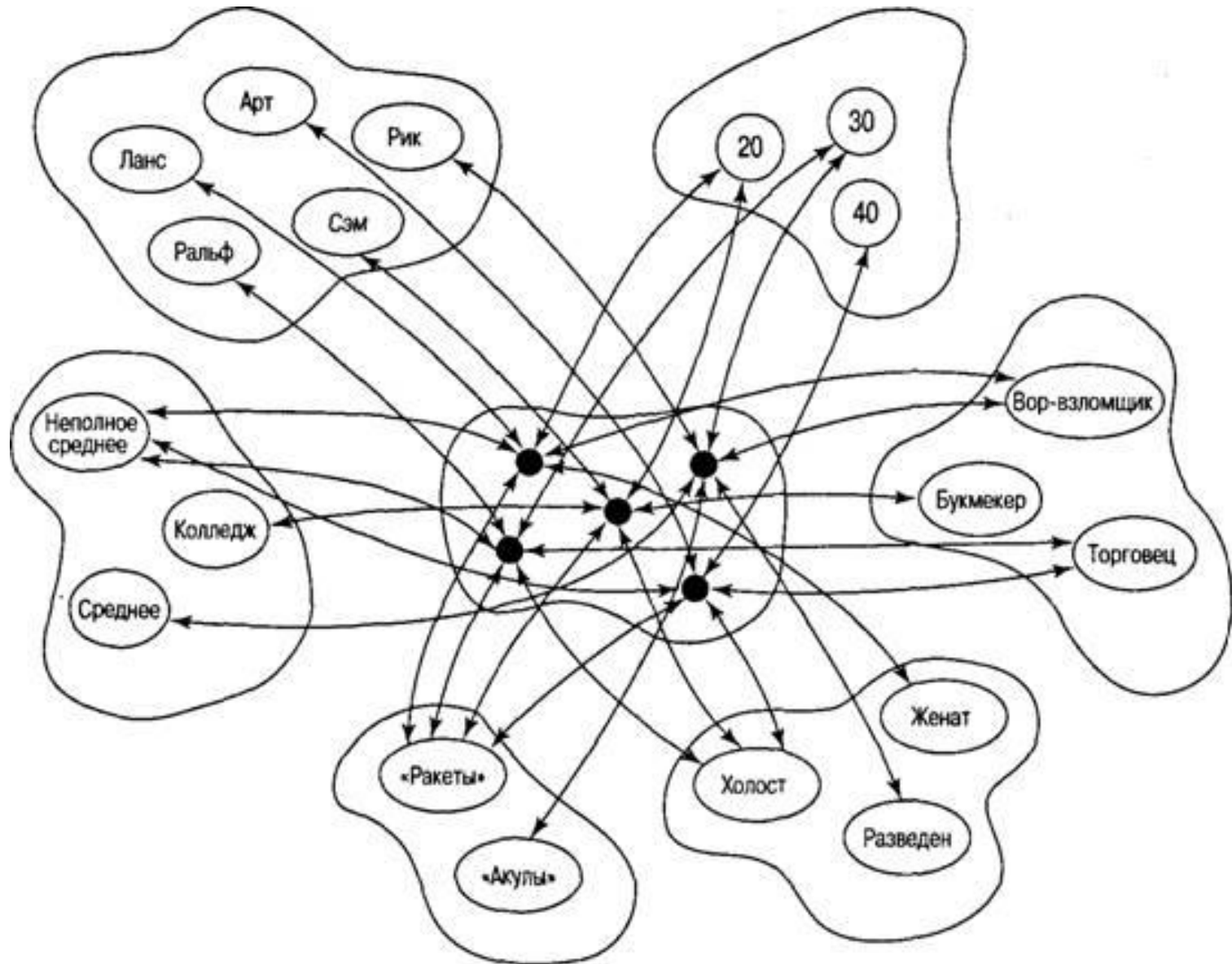


Вербально-семантические  
преобразования

**Чем «глубже» обработка, тем лучше запоминание**

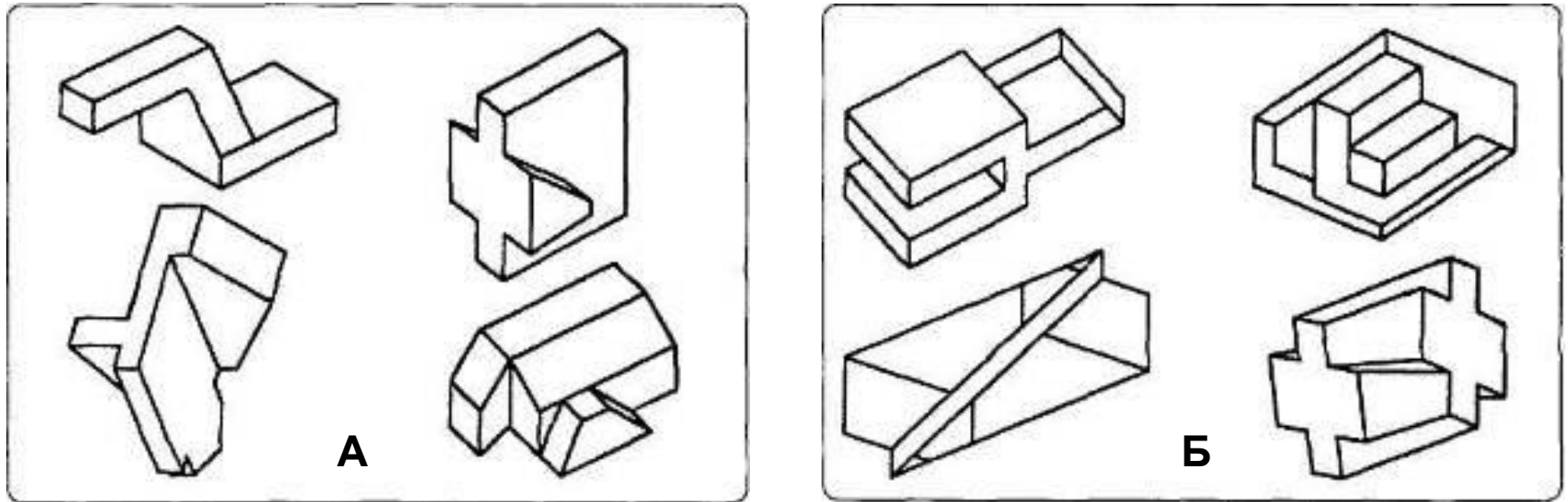
# Механизмы памяти:

## 3. Семантическая модель.





# Семантическая обработка начинается уже на уровне сенсорной памяти.

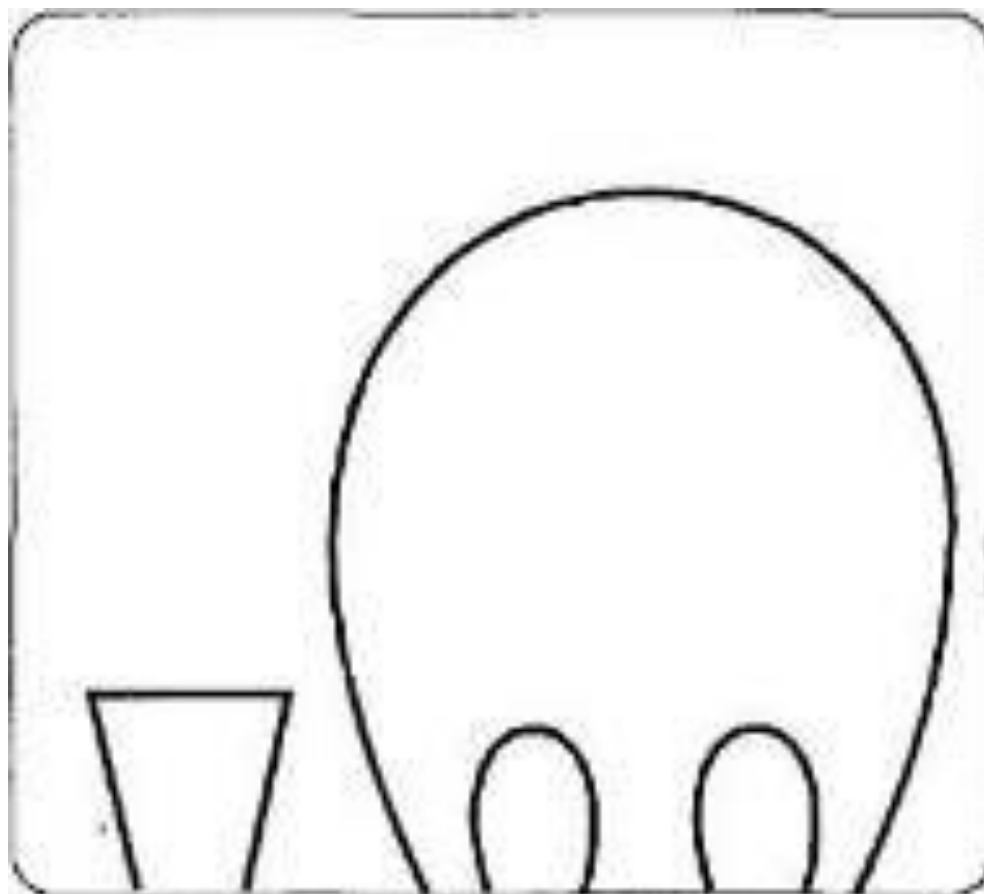


Возможные (А) и невозможные (Б) фигуры в тестах на имплицитное и эксплицитное узнавание\*.

**Возможность/невозможность фигуры не влияет на эксплицитное узнавание. Имплицитное же узнавание невозможных фигур (при сублиминальном первичном предъявлении) резко ухудшено.**

*\* - В тестах на эксплицитное узнавание фигуры предъявляются в две серии. Во второй серии часть фигур – новые. Испытуемому нужно указать видел он ранее такую фигуру или нет.*

*Тесты на имплицитное узнавание используют косвенные признаки узнавания, такие как ускорение времени реакции при работе со знакомыми фигурами. Первичное предъявление фигур при этом может быть сублиминальным (быстрым настолько, что не осознаётся).*



Наличие словесной интерпретации облегчает запоминание

ШРПИЕИЛТ ЕЕНГД

Какие буквы были показаны?

**ПРИШЛИТЕ ДЕНЕГ**

Какие буквы были показаны?

ШРПИЕИЛТ ЕЕНГД

ПРИШЛИТЕ ДЕНЕГ

# При запоминании используется прошлый опыт и известные субъекту закономерности

(A)



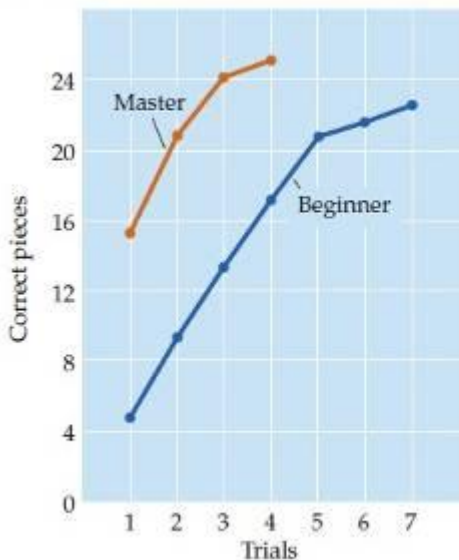
(B)



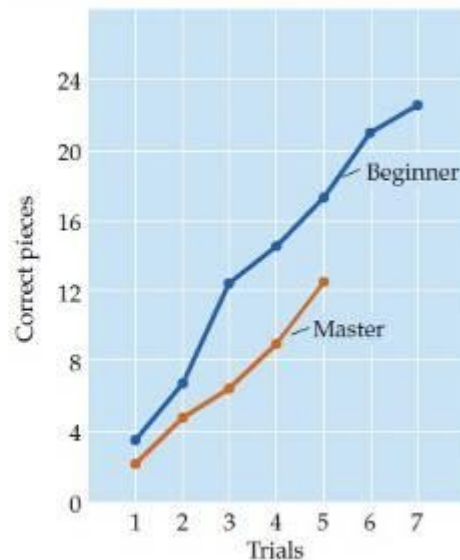
Запоминание информации, предъявленной кратковременно, зависит от прошлого опыта, контекста и ее важности для субъекта.

(A) Положение шахмат на доске после 21-го хода белыми в 10-ой игре Чемпионата Мира по шахматам между Карповым и Каспаровым. (B) Случайная расстановка тех же самых шахматных фигур.

(C) Real game



(D) Randomly arranged



(C, D) После кратковременной демонстрации доски с фигурами профессиональные шахматисты лучше новичков восстанавливали их расположение в первом случае (реальной игры). Случайную расстановку фигур новички воспроизводили так же хорошо или даже лучше, чем профессионалы.



# **Мнемоника**

# Краткосрочную память можно натренировать

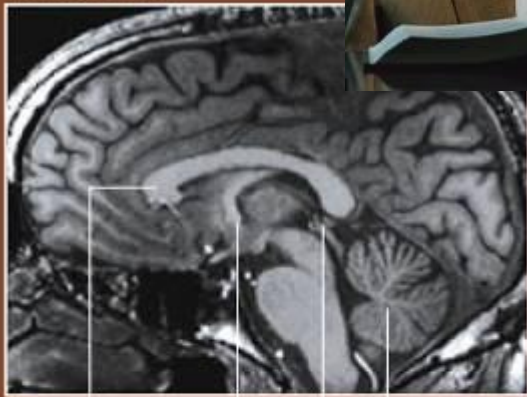


Улучшение запоминания набора цифр посредством тренировки (и развитие ассоциативных стратегий). Несколько месяцев тренируясь по часу в день (3-5 дней в неделю), испытуемый увеличил число запоминаемых цифр с 7 до 79. Цифры зачитывались ему в случайном порядке со скоростью одна цифра в секунду. Если испытуемый правильно воспроизводил названную цифровую последовательность, то к запоминаемому набору цифр добавлялась еще одна.



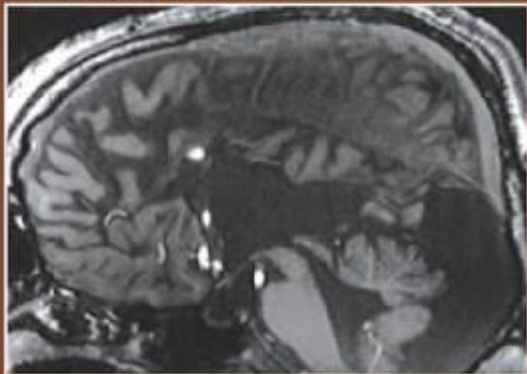
Ким Пик (Kim Peek) – человек с уникальной памятью. Ким прочитывает страницу за 8 - 10 секунд, сразу запоминая ее наизусть. В его памяти хранится 9 тыс. книг, охватывающих огромные области знания от Шекспира до композиторов и карт всех крупных городов США.

Normal brain



Corpus callosum Anterior commissure Posterior commissure Cerebellum

Kim Peek's brain



В мозге Кима обнаруживается множество аномалий, в том числе отсутствие мозолистого тела. У него также деформирован мозжечок, из-за чего многие простые движения в быту даются ему с трудом. В отличие от подавляющего большинства людей с феноменальной памятью, страдающих аутизмом и умственной отсталостью, Ким смог отчасти избавиться от своего аутизма, а недавно неплохо освоил игру на фортепиано. Послужил прототипом главного героя фильма «Человек дождя», хотя автобиографические детали в фильме не соответствуют реальности.

Сходный случай описан в книге Лурия А.Р. «Маленькая книжка о большой памяти», 1968.

# Мнемонические методы

Мнемоника	Характеристика	Пример
Размещение	Визуализировать предметы по знакомым ориентирам	Чтобы запомнить русских императоров, вообразите прогулку по университетскому городку. Ассоциируйте запоминаемую информацию с заметными ориентирами. Например, со столовой вы могли бы связать Екатерину II; с ФМШ — Петра I и т. д.
Слова-вешалки	Связывать новые слова или понятия со списком уже знакомых слов	Запомните рифму, например <i>One is a bun; two is a shoe</i> («Один — это булочка, два — это башмак»), и ассоциируйте королей и королев Англии с известными словами. Например, у Генри VIII были большие булочки, Виктория имела много детей, живущих в башмаке, и т. д.
Ключевые слова	Образовывать мостик между произношением слова и каким-нибудь знакомым словом	Возьмем русское слово <i>касса</i> , которое произносится как <i>kassa</i> , что напоминает <i>caughtya</i> и означает «кассир» <sup>1</sup> . И когда вы оплачиваете покупку, кассир <i>gotcha</i> <sup>2</sup>
Организующие схемы	Знание — это структура определенных значимых отношений	Список иерархически организованных слов или понятий, как в случае Российских императоров, может быть организован в соответствии с историческими периодами или завоеваниями. Имена монархов можно вплести в историю или зарифмовать или придумать песенку ( <i>Old King Sol was a merry old soul.</i> — «Старый король Сол был веселым стариной...»)
Дополнительные методы: акронимы акrostихи	Использовать первую букву слова (акроним) или фразу (акrostих) как подсказку для	Акроним: <i>POLKA</i> . <i>P</i> обозначает <i>Peg Word</i> (слова-вешалки); <i>O</i> обозначает <i>Organizational Schemes</i> (организующие схемы), <i>L</i> обозначает <i>Loc</i> (размещение). <i>OLK</i> обозначает <i>Key Word</i> (ключевое слово); <i>A</i> обозначает <i>Additional systems</i>

Первые сведения о физиологической основе памяти были получены при изучении нарушений памяти, связанных с повреждениями мозга.

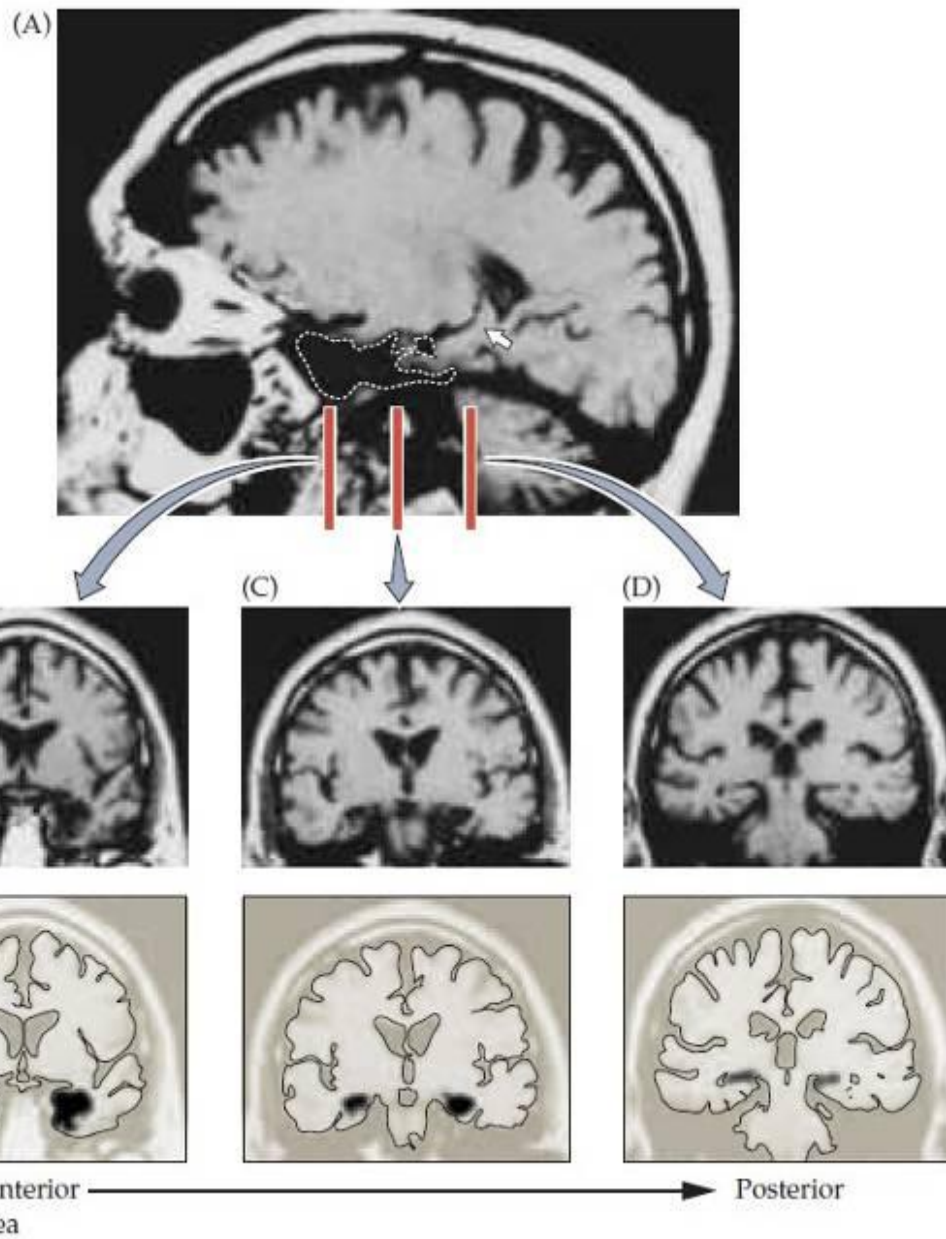
**Амнезия** – нарушение процессов памяти (запоминания, хранения, воспроизведения).

**Ретроградная амнезия** – пациент не способен вспомнить материал, предшествующий травме;

**Антероградная амнезия** – пациент не может вспомнить новый (только что предъявленный) материал.

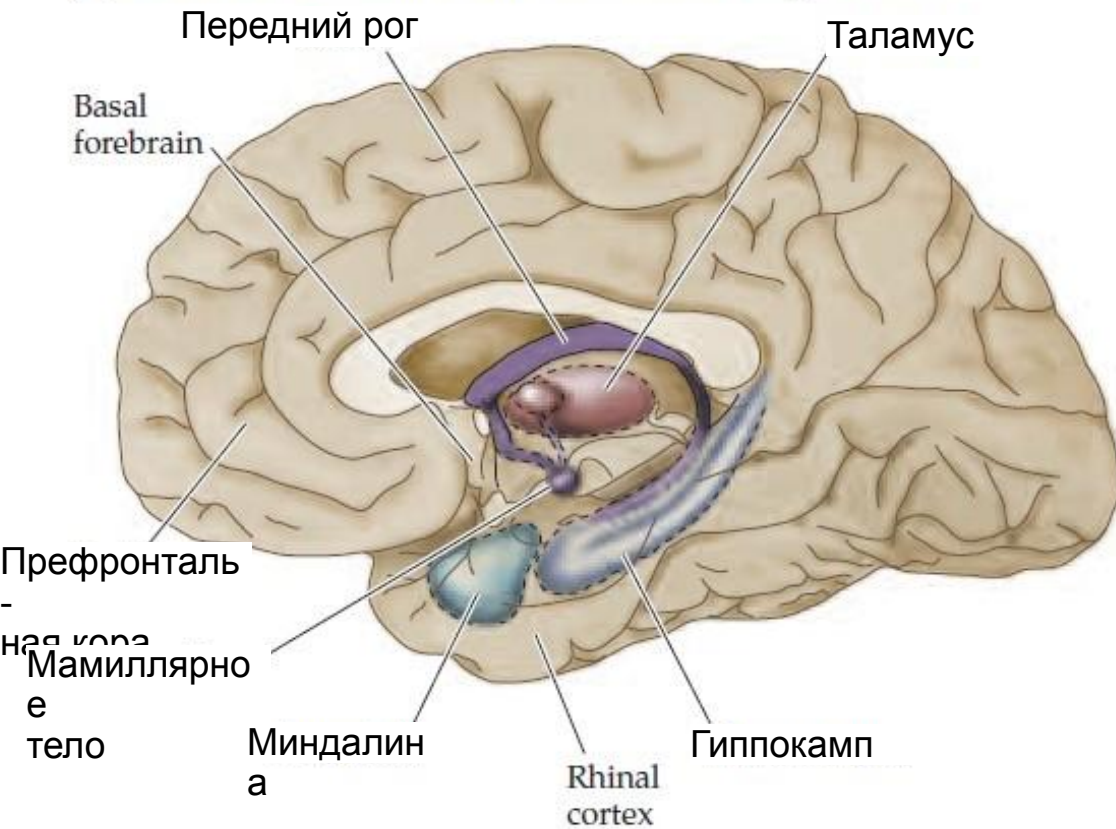
При поражении **гиппокампа** (и других областей медиальной части височной доли а также медиодорсального таламуса) нарушается **декларативная** память, возникает как **антероградная амнезия** (нарушение запоминания нового материала), так и некоторая **ретроградная амнезия** (вплоть до нескольких лет, предшествующих операции или травме). Память на более отдаленные события сохраняется в норме. Интеллект в норме или даже выше нормы.

**Процедурная** память у этих больных не нарушена и не отличается от таковой у здоровых людей.

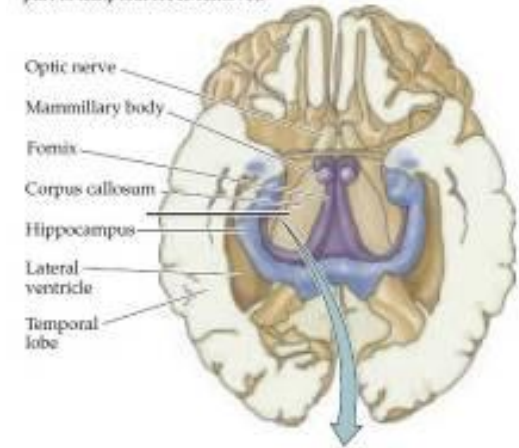


Магнитно-резонансная томография мозга пациента Н.М. (А) Сагиттальный разрез правого полушария; область передней височной лобэктомии показана белой пунктирной линией. Интактный задний гиппокамп представляет собой банановидное тело, отмеченное белой стрелкой. (В–D) Поперечные срезы на уровнях отмеченных красными линиями в (А). Иллюстрация (В) демонстрирует наиболее ростральную часть на уровне миндалины. Миндалина и ассоциативная кора полностью отсутствуют. Иллюстрация (С) на уровне переднего гиппокампа; здесь он и ассоциативная кора удалены. Иллюстрация (D) на заднем уровне гиппокампа; задний гиппокамп кажется интактным, хотя и в некоторой степени уменьшенным. Схема внизу дает ясное представление о том, какие части мозга Н.М. были иссечены (обозначено черным цветом).

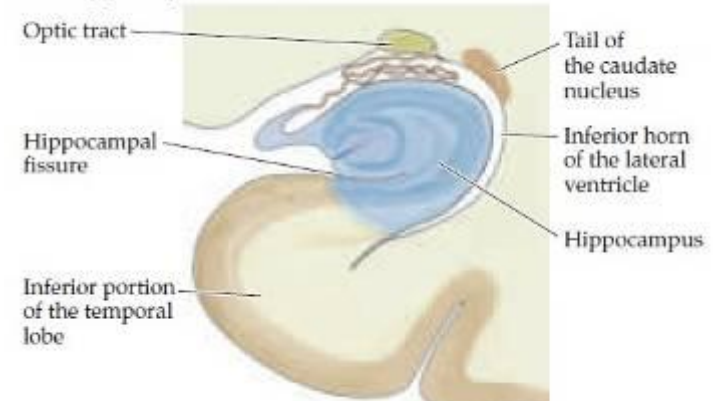
(A) Brain areas associated with declarative memory disorders



(B) Ventral view of hippocampus and related structures with part of temporal lobes removed



(C) Hippocampus in coronal section



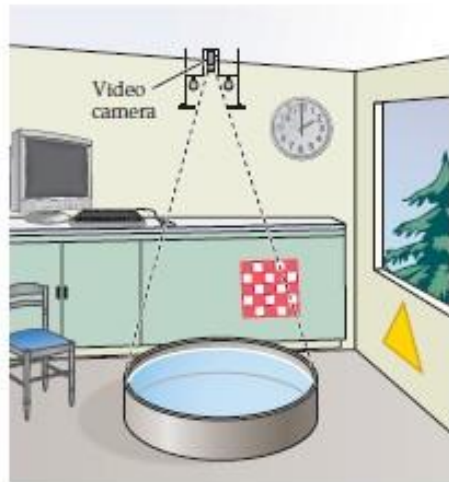
Участки мозга, при повреждении которых увеличивается вероятность нарушений декларативной памяти (следовательно, декларативная память основывается на физиологической активности этих структур). (A) Изучение пациентов с амнезией показало, что образование декларативной памяти зависит от целостности гиппокампа и его субкортикальных соединений с маммиллярными телами и таламусом. (B) Локализация гиппокампа, вид в разрезе на горизонтальной плоскости. (C) Вид в вертикальном разрезе.



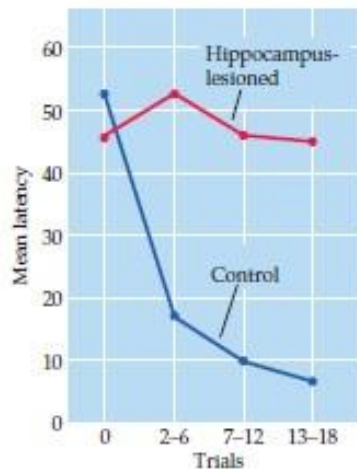
У животных при разрушении гиппокампа выработка простых условных рефлексов даже облегчается, однако сильно нарушается выработка контекстных (обстановочных) условных рефлексов (например, на цвет и рисунок обоев в качестве контекстного условного стимула).

Также при разрушении гиппокампа полностью исчезает возможность ориентироваться в пространстве по внешним ориентирам.

(A)



(B)



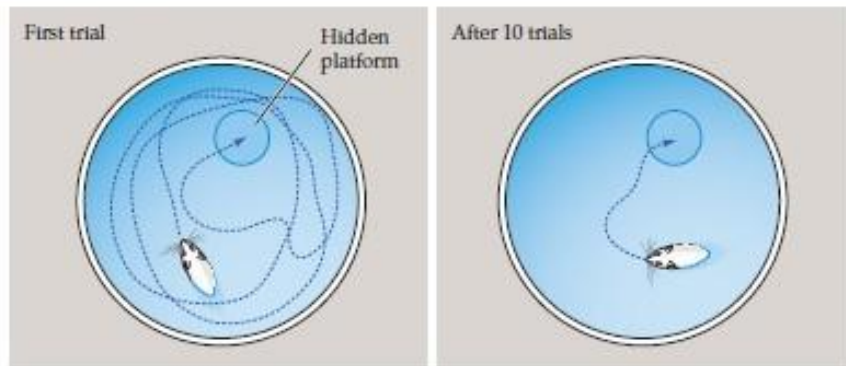
## Пространственное обучение и память у грызунов зависят от гиппокампа.

(А) Крыс помещали в круглый резервуар, похожий по форме и размерам на детский бассейн, наполненный мутной водой (с молоком). В окружающем пространстве находились знаки такие, как окна, двери, часы и т.д. Небольшая приподнятая платформа находилась неглубоко под поверхностью воды. Когда крысы искали эту площадку в воде, траектория их плавания регистрировалась видеокамерой.

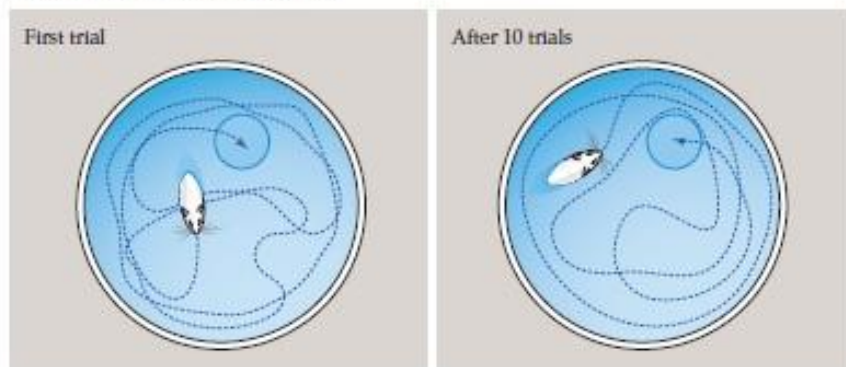
(В) После нескольких попыток нормальные крысы быстро обучались нахождению платформы, в отличие от крыс с повреждением гиппокампа. Пример плавательного пути (1-ая и 10-ая пробы) нормальной крысы (С) и животного с разрушенным гиппокампом (D).

Таким образом, крысы с повреждениями гиппокампа не способны запоминать, где расположена платформа.

(C) Control rat



(D) Rat with hippocampus lesioned



Изучение больных с амнезией, а также открытие длительной потенции (удобной экспериментальной модели памяти) в гиппокампе привело к **ошибочной** точке зрения, что гиппокамп и является местом хранения памяти.

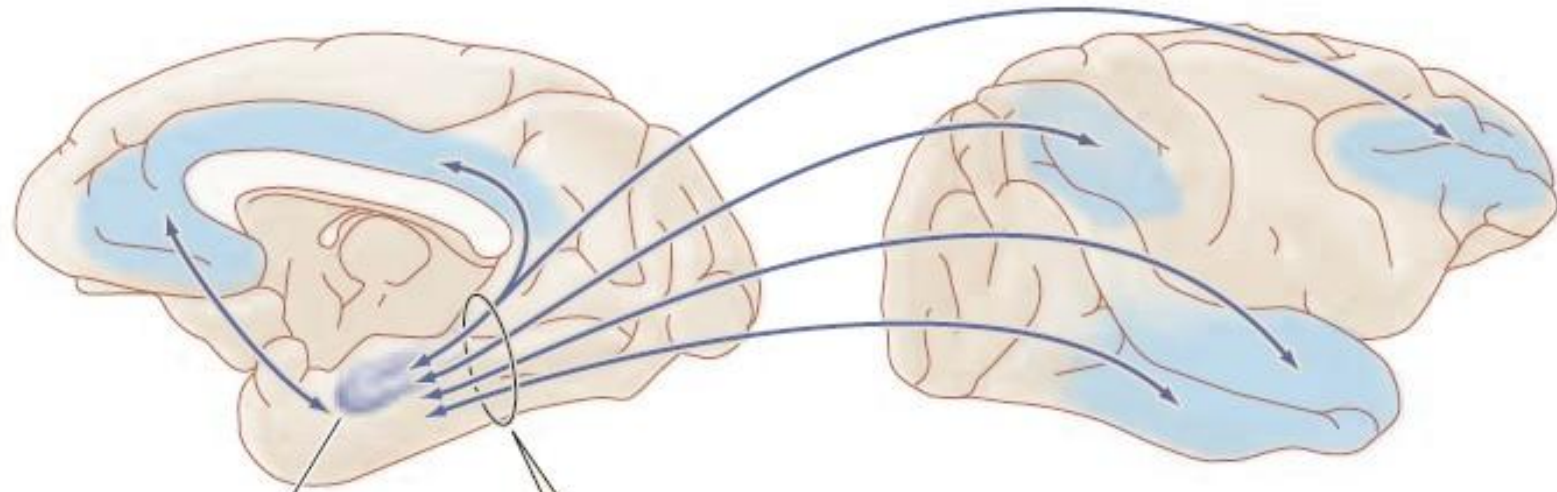
На самом деле, видимо, гиппокамп необходим для кодирования и консолидации декларативной памяти, а также, возможно, ее воспроизведения, однако сама по себе долговременная память хранится преимущественно не в гиппокампе.

«Считается, что **долговременная память** связана с **ассоциативной корой**. В адресации памятных следов в определенные участки коры важную роль играют медиальные отделы височной области полушарий, включающие **энториальную кору и гиппокамп** ... Вышеназванные образования имеют обширные связи как между собой, так и с проекционными (теми, куда приходят сигналы от органов чувств) и ассоциативными отделами коры. При запоминании они направляют сигнал в ассоциативную кору для длительного удержания в памяти, а при необходимости вспомнить - указывают адрес, где хранится связанная с поступившим сигналом информация. Приведем простой пример. **Долговременная память соответствует книгохранилищу в библиотеке, а гиппокампальный комплекс можно сравнить с каталогом, который показывает, где хранится нужная книга.**»

*А.М.Иваницкий*

Медиальный вид

Латеральный вид



Гиппокамп

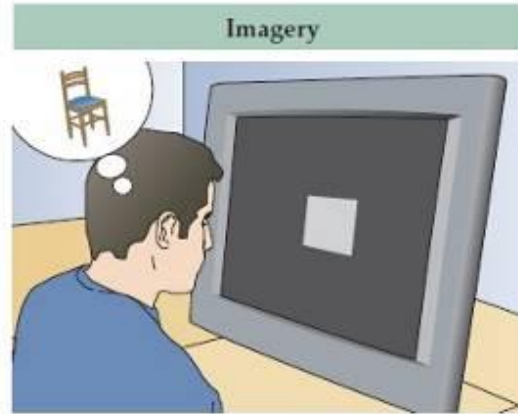
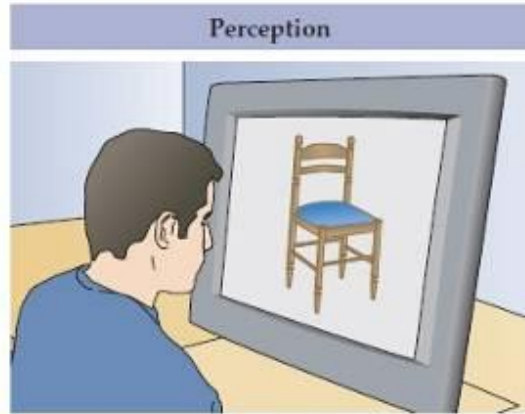
Widespread projections from association neocortex converge on the hippocampal region. The output of the hippocampus is ultimately directed back to these same neocortical areas.

Связи между гиппокампом и возможными местами хранения декларативной памяти. Показан мозг макаки резуса, поскольку данные соединения лучше подтверждены у приматов, чем у людей. Проекции от многочисленных корковых областей объединяются в гиппокампе, известно, что имеющие к ним отношение структуры мозга у человека вовлечены в процессы памяти, большинство этих областей также посылает проекции на те же корковые участки. Показаны медиальный и латеральный вид мозга, последний повернут на 180 ° для ясности.

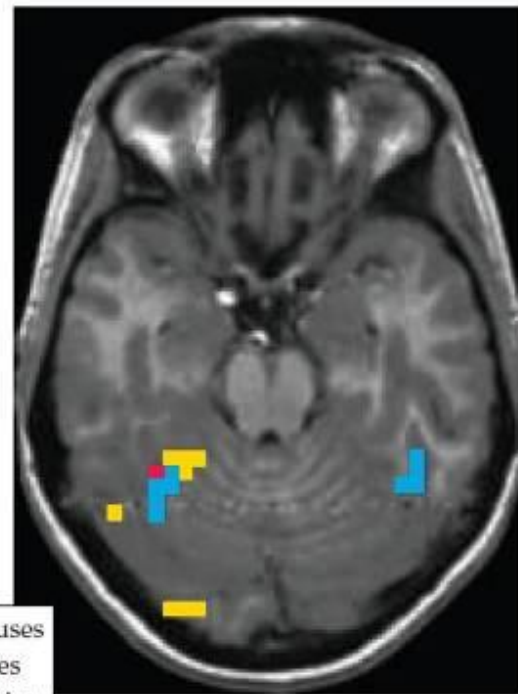
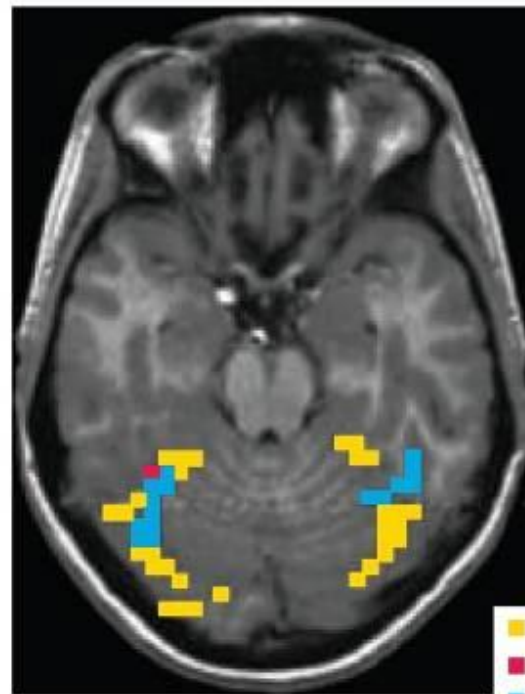
**Декларативная память хранится во всех специализированных ассоциативных областях коры больших полушарий.**

Согласно данным томографических исследований на людях, при воспоминании изображений или звуков активируются те же самые области коры, что и при их восприятии соответствующих стимулов. (см. след. рис.)

(A)



(B)



■ Houses  
■ Faces  
■ Chairs

## Реактивация зрительной коры во время визуального запоминания картинки.

(A) Дана инструкция либо смотреть на объекты (слева), либо представлять объекты без визуального стимула (справа).

(B) (Слева) Билатеральные участки вентральной височной коры специфически активированы при предъявлении разных зрительных стимулов: домов (желтым), лиц (красным), стульев (синим). (Справа) Когда испытуемые вспоминали эти объекты, то преимущественно реактивировались те участки мозга, которые были активны при рассмотрении объектов этой же категории.

**Процедурная память** также широко распределена по всей коре больших полушарий, и **связана преимущественно с сенсорными и моторными областями коры, а также с мозжечком.**

*Но как формируются следы памяти?*



# ПАМЯТЬ

## Системы памяти в мозге человека

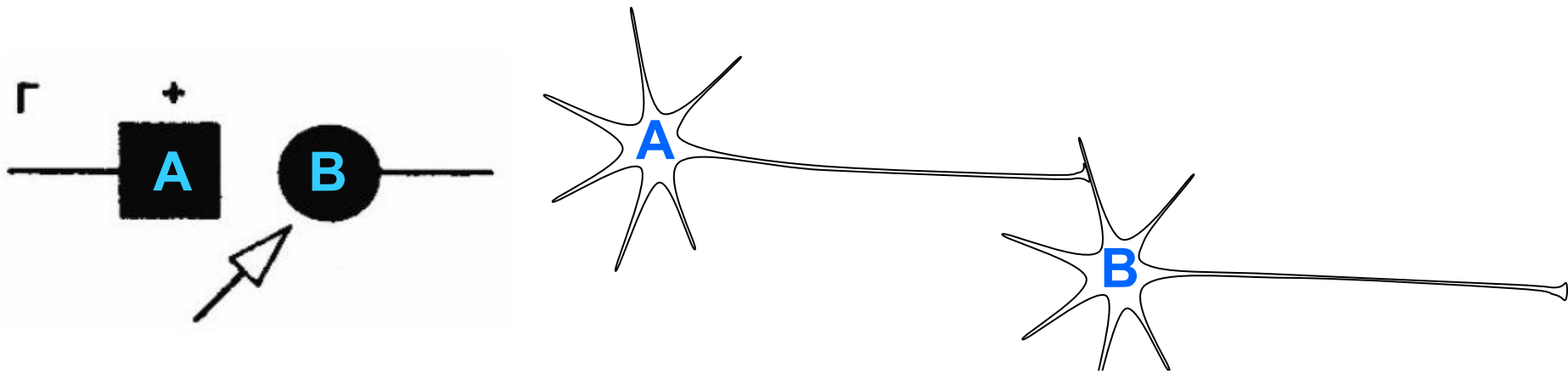
Два вида памяти



## Клеточные механизмы памяти



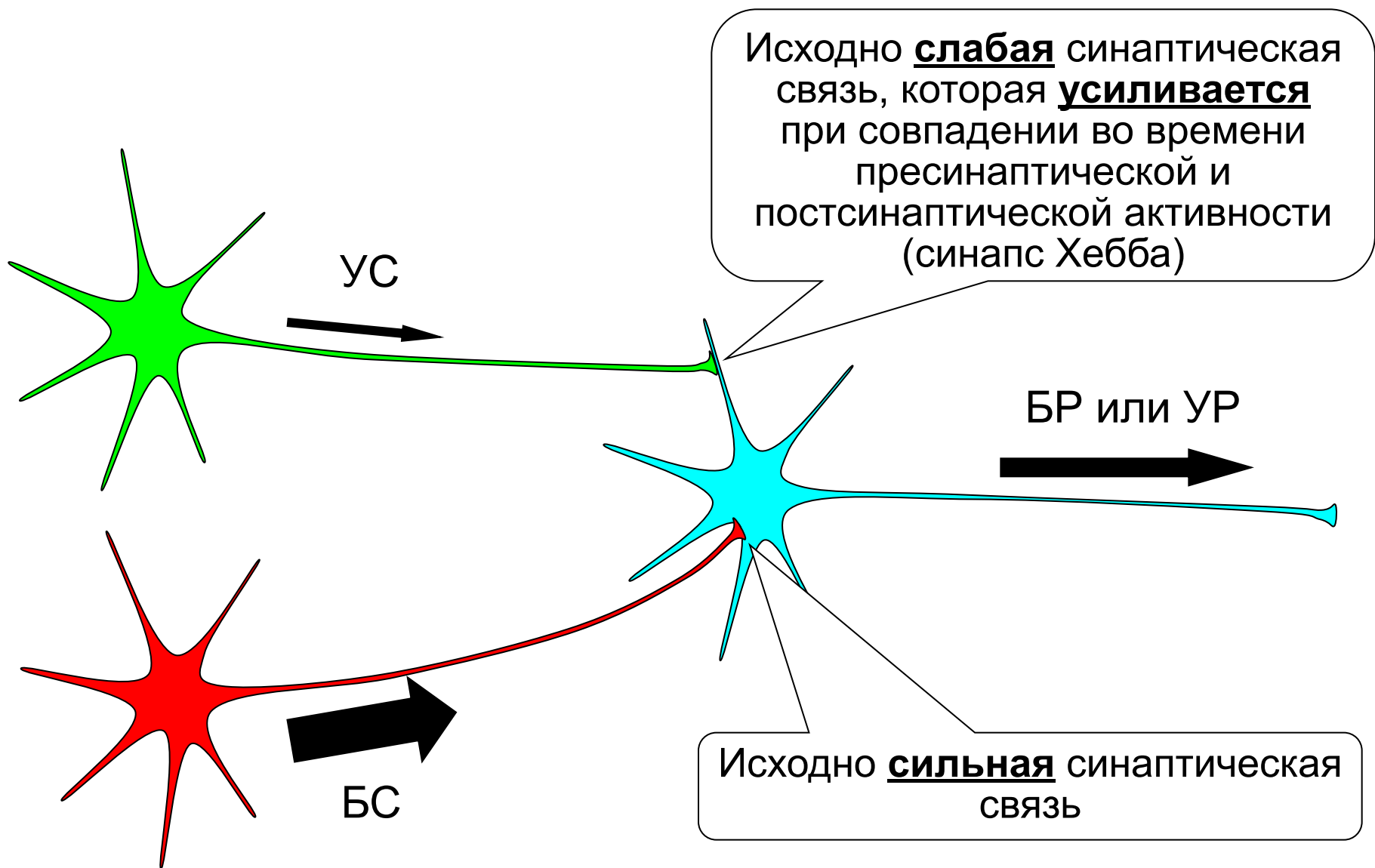
Дональд Хебб (Donald O. Hebb)  
1904-1985



Правило Хебба (1949 г.):

«Если аксон клетки **A** расположен настолько близко к клетке **B**, что может возбуждать ее, и если он многократно и непрерывно принимает участие в ее активации, то в одной или обеих клетках возникают какой-то процесс роста или метаболические изменения, и в результате эффективность клетки **A** как одного из активаторов клетки **B** возрастает».

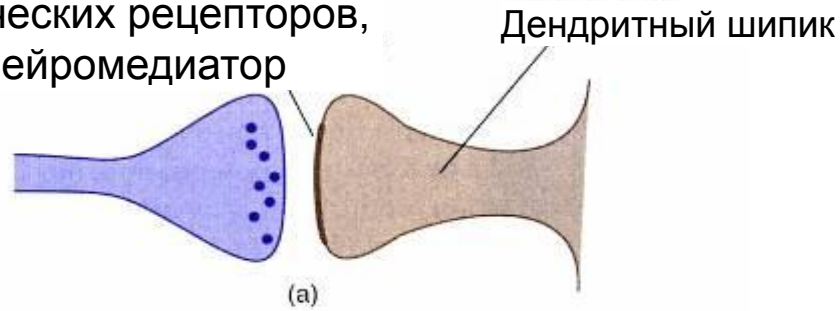
Примечание: подразумевается, что клетка **B** может быть активирована каким-то другим способом, помимо синапса с клетки **A** — т.е. либо имеются и другие входы на клетку **B**, причем сильные, либо клетка **B** спонтанно активна.



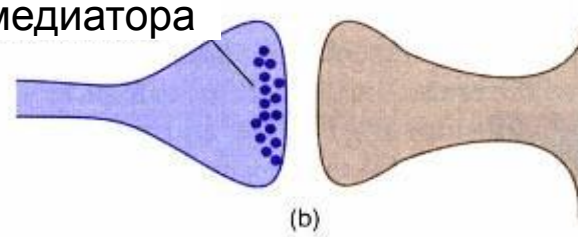
Синапс Хебба и условный рефлекс

# Четыре возможных способа повышения эффективности синапса

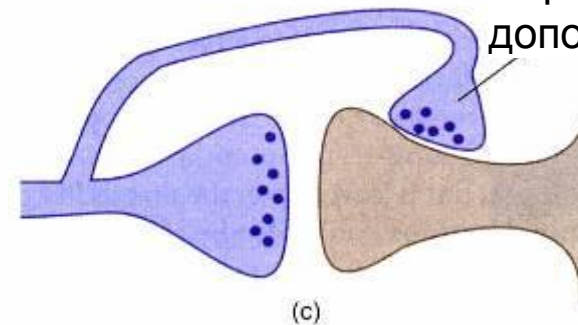
Больше постсинаптических рецепторов,  
сильнее реакция на нейромедиатор



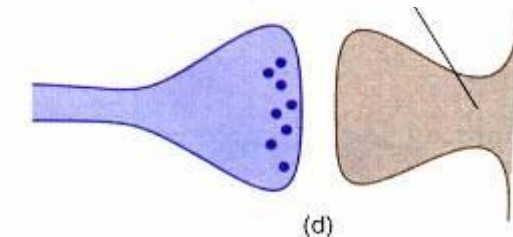
Выделение большего  
количества нейромедиатора



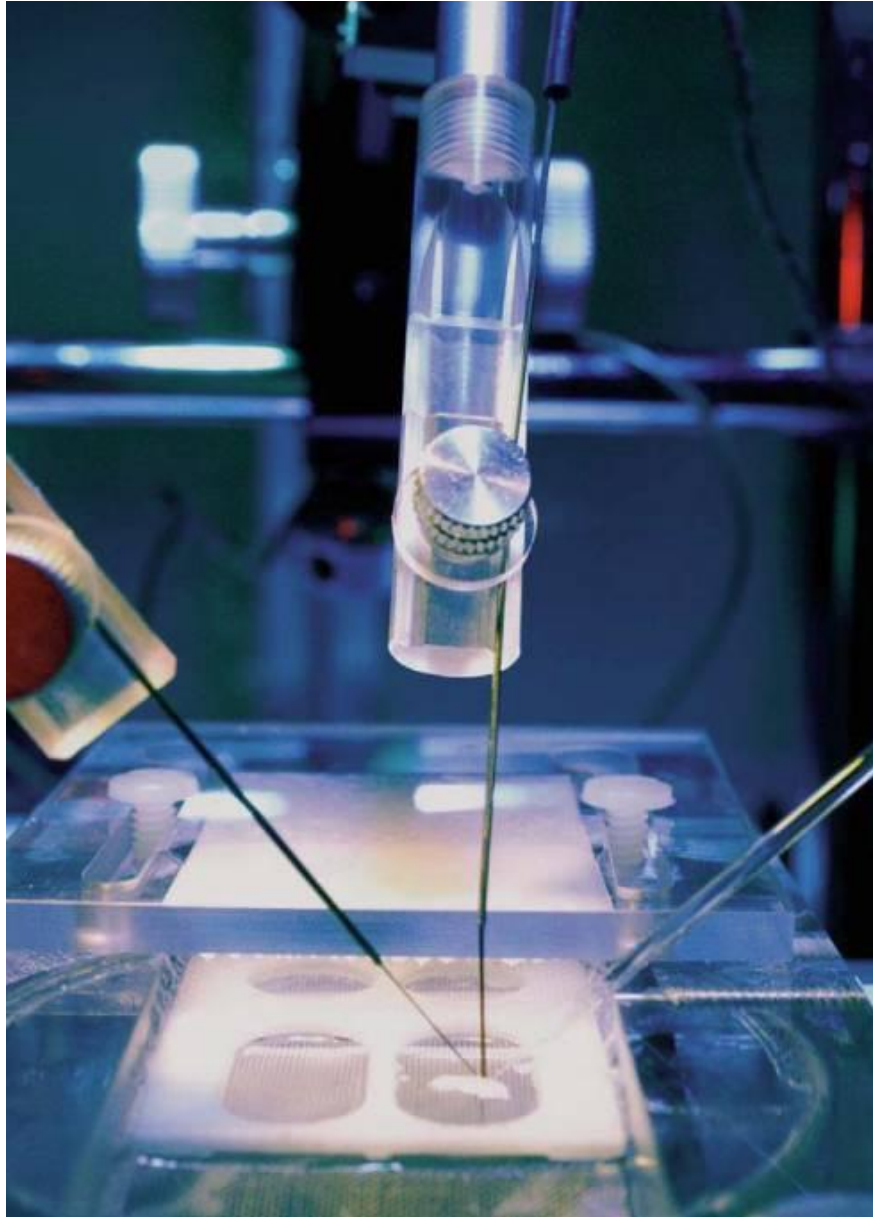
Спраутинг: образование новой  
дополнительной терминали



Утолщение и укорочение шейки шипика, что  
снижает его электрическое сопротивление

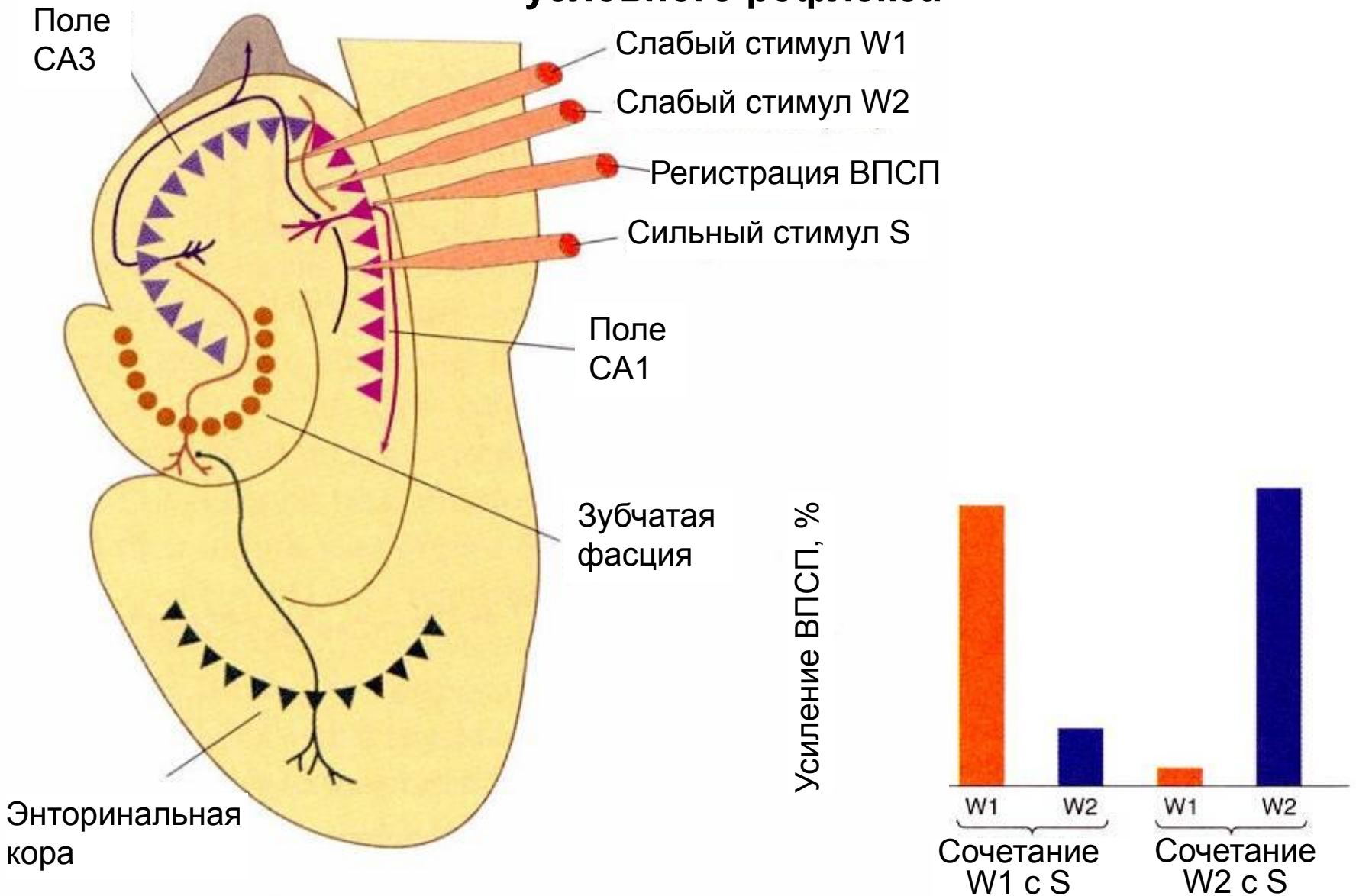


# Модель краткосрочной памяти: долговременная потенция в гиппокампе



Эксперимент на  
переживающем  
срезе  
гиппокампа

# Долговременная потенция в гиппокампе как клеточная модель условного рефлекса



Ассоциативная длительная потенция

**Вероятно, кратковременная память, как и долговременная, хранится непосредственно в тех же структурах, которые отвечают за данную функцию.**



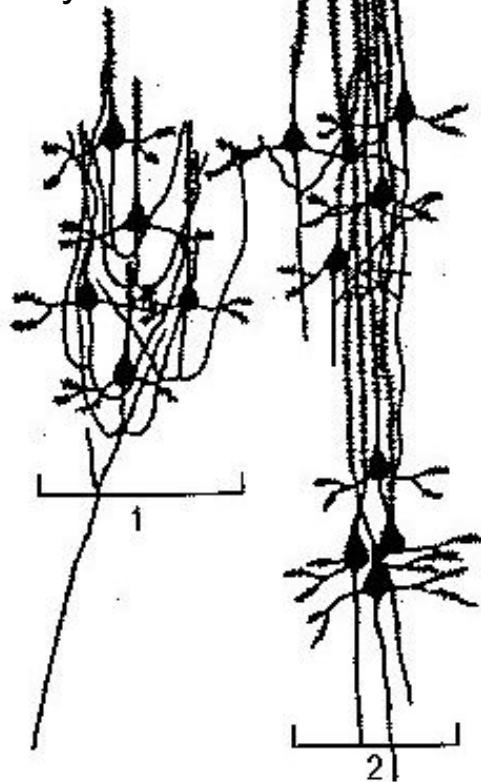
При кратковременной памяти синаптические изменения носят нестойкий характер, поэтому эта память сохраняется лишь пока существует соответствующая нервная активность. Нервная активность может поддерживаться за счет так называемой реверберации (многократного повторного прохождения сигнала по цепочкам нервных клеток) или каких-то сходных более сложных процессов циркуляции сигнала в нейронных сетях.

Любое изменение нервной активности (например, при поступлении новых сигналов, а также любое травматическое воздействие) ведет к разрушению кратковременной памяти.

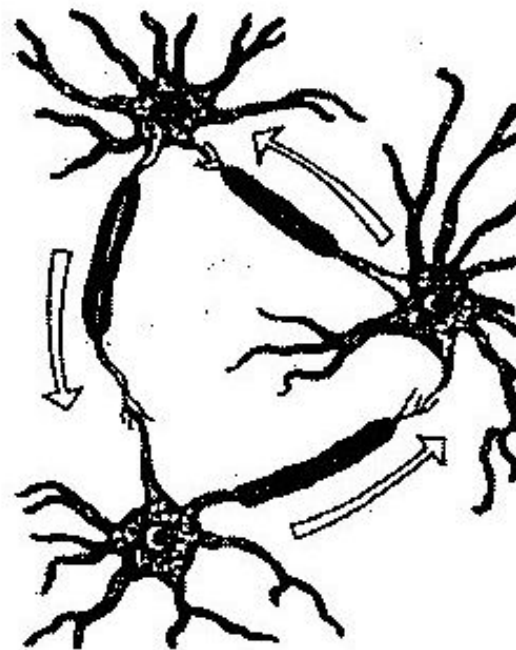
Явления ретроградной амнезии наблюдались в экспериментах с животными, которым электрошок наносился сразу после обучения, но он был неэффективен, если наносился спустя некоторое время после процедуры обучения.

При сильном сотрясении мозга человек не может вспомнить обстоятельства своей травмы (ретроградная амнезия), так как воздействие удара на мозг разрушило кратковременную память, не дав ей перейти в долговременную.

«Нейронная  
ловушка»

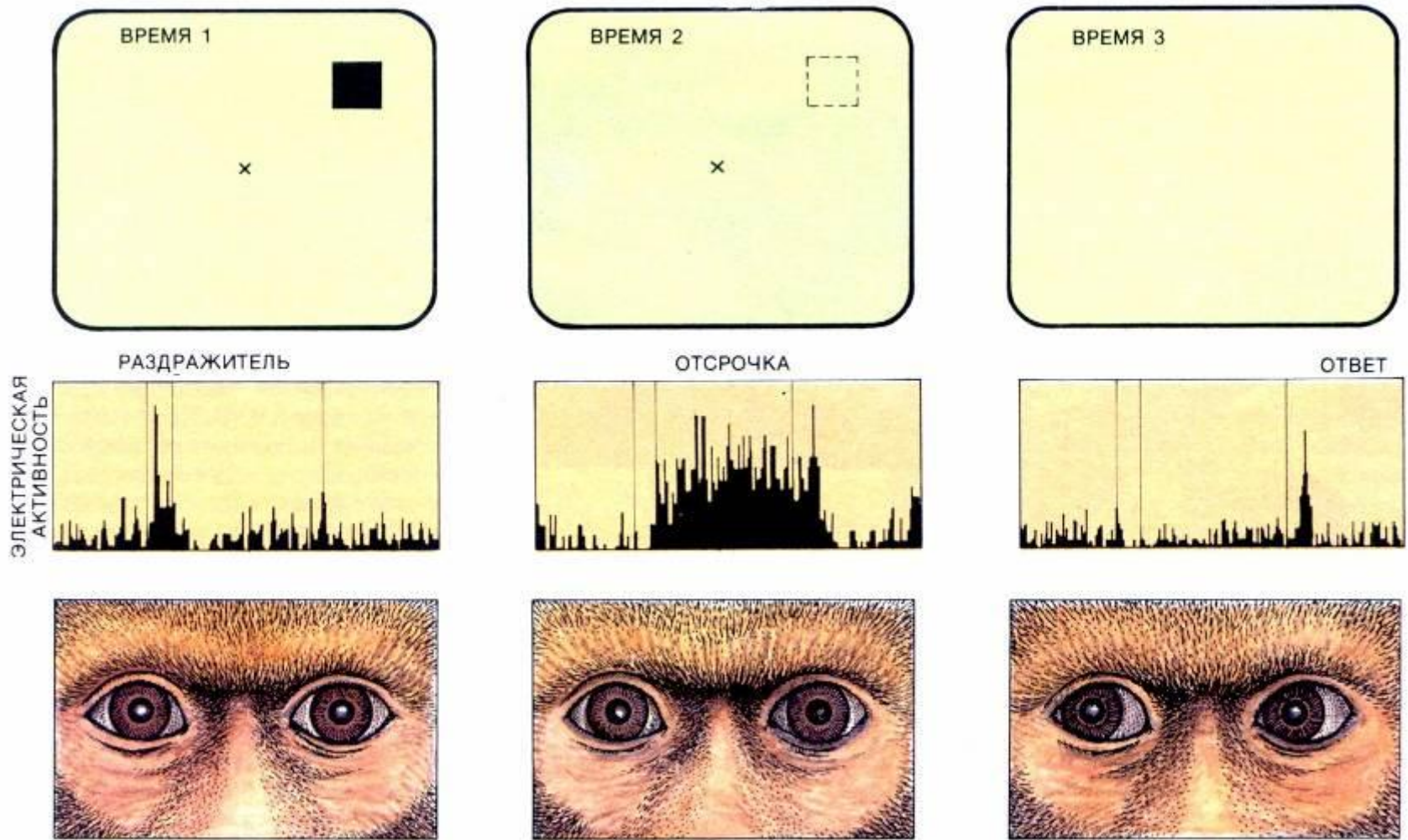


Вертикальный модуль – корковый  
конец таламокортикальной петли



Пример реверберирующей  
«петли»

Структурной основой реверберации импульсов могут являться «нейронные ловушки», распространённые в лобных областях коры, и таламо-кортикальные петли, представленные в теменных и височных областях.



Реакции нейронов префронтальной коры в эксперименте с отсроченным ответом. Когда обезьяна фиксирует взор на центральном пятне, на экране (слева) вспыхивает и затем исчезает цель. Во время длящейся несколько секунд отсрочки обезьяна хранит об этой цели «мысленную» память (в центре). Когда центральное пятно исчезает, животное переводит взгляд туда, где появлялась цель (справа). Некоторые нейроны префронтальной коры реагируют на появление цели, другие сохраняют о ней «мысленную» память, а третьи разряжаются, подготавливая двигательный ответ. (Гольдман-Ракич, 1992)

В основе процессов кратковременной памяти лежит **временное повышение проводимости в синапсах**, связывающих определенные нейроны, и **реверберация импульсов**, основанная на ряде химических и электрохимических реакций, не связанных с синтезом макромолекул.

# Переход краткосрочной памяти в долгосрочную

Широкое распространение получила гипотеза, которая была впервые сформулирована Д. Хеббом (1949): **кратковременная память представлена динамической, легко прерываемой электрической активностью, тогда как долговременная память связана с более стойкими структурными изменениями (например, белков мозга). Этот процесс в дальнейшем получил название консолидации следов памяти.**

В экспериментах на животных было показано, что **обязательным требованием для консолидации следа памяти является синтез белка и РНК** во время периода консолидации.

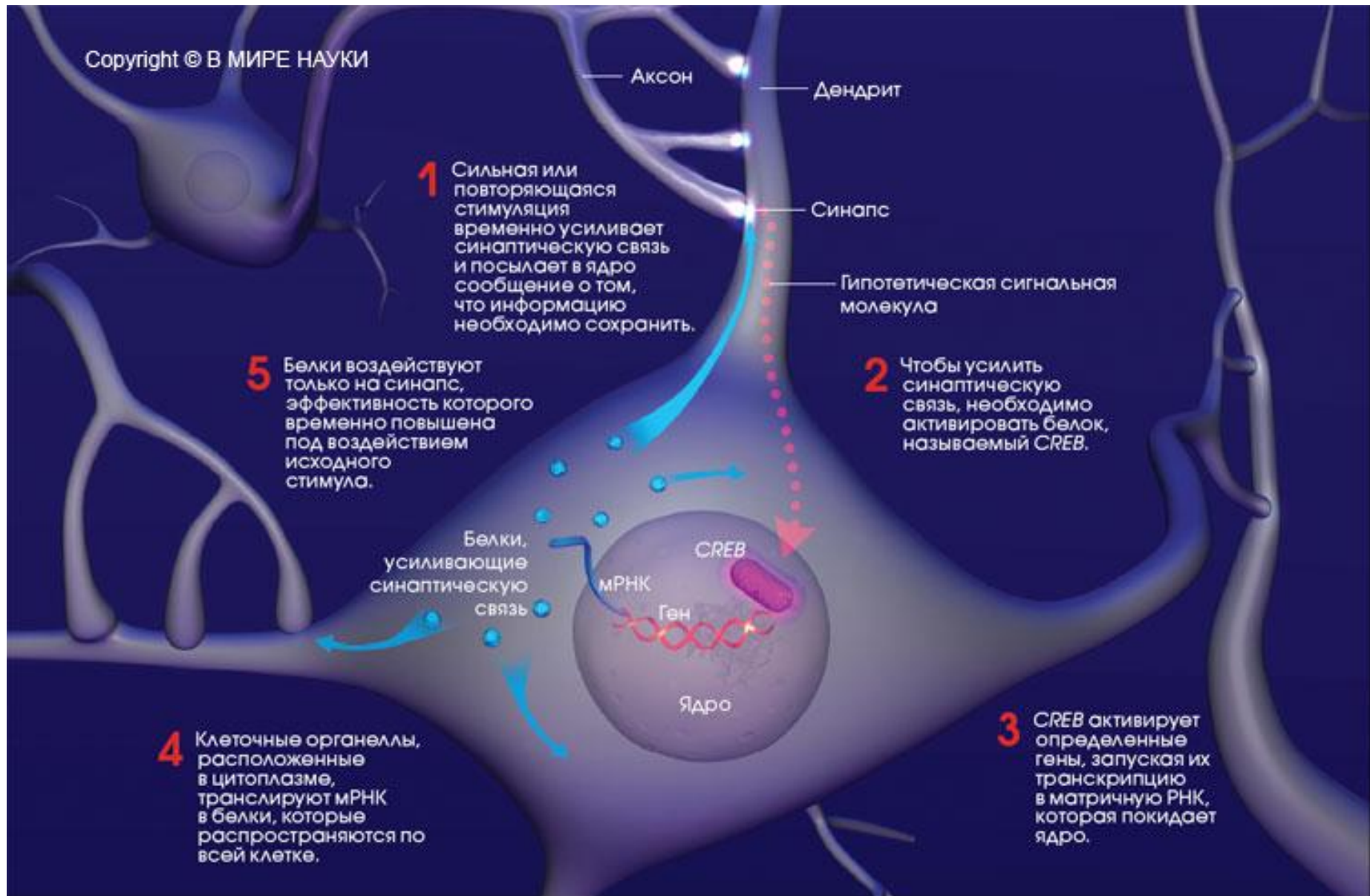
Блокада хотя бы одного из этих процессов в течение первого часа после обучения приводила к полному разрушению памяти, однако в более позднее время блокада синтеза белка и РНК уже не влияет на образование долговременной памяти.

В результате в конце 60-х – начале 70-х гг. распространилась ***ошибочная*** точка зрения, что консолидация представляет собой запись памяти в некотором коде непосредственно в молекулах РНК и/или белка.

На самом деле последовательность событий примерно такая:

1. Кратковременные нестойкие изменения в синапсах возникают согласно правилу Хебба.
2. При условии того, что клетка продолжает быть активной и в тело клетки входят ионы кальция, в ядре запускается сложный каскад процессов (с участием белкового комплекса CREB), который в конечном счете ведет к синтезу определенных белков.
3. Эти белки распространяются в цитоплазме клетки повсюду, но способны встроиться лишь в те синапсы, которые в данный момент несут кратковременные изменения.
4. Встраивание этих синтезированных белков в измененные синапсы позволяет превратить нестойкие изменения в устойчивые.
5. Блокада любого звена этой цепочки процессов не дает кратковременной памяти перейти в долговременную.

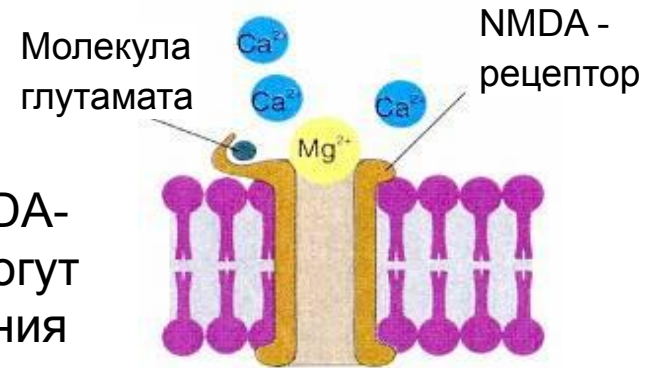
# Модель консолидации памяти на клеточном уровне



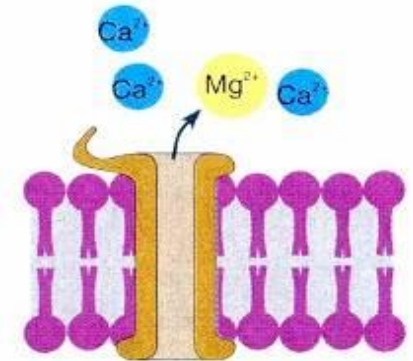


# Молекулярные процессы, лежащие в основе долговременной потенциации

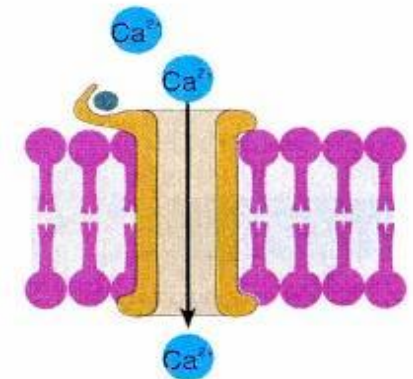
Когда молекула глутамата связывается с NMDA-рецептором, кальциевые каналы не могут открыться, поскольку заблокированы ионами магния



Деполяризация мембраны как следствие развития возбуждающего постсинаптического потенциала (ВПСП) в данном или соседних синапсах заставляет ионы магния покинуть кальциевые каналы



Когда теперь молекула глутамата связывается с NMDA-рецептором, канал открывается и кальций беспрепятственно входит внутрь клетки. В цитоплазме клетки вошедшие ионы кальция запускают каскад процессов, обеспечивающих длительную потенцию



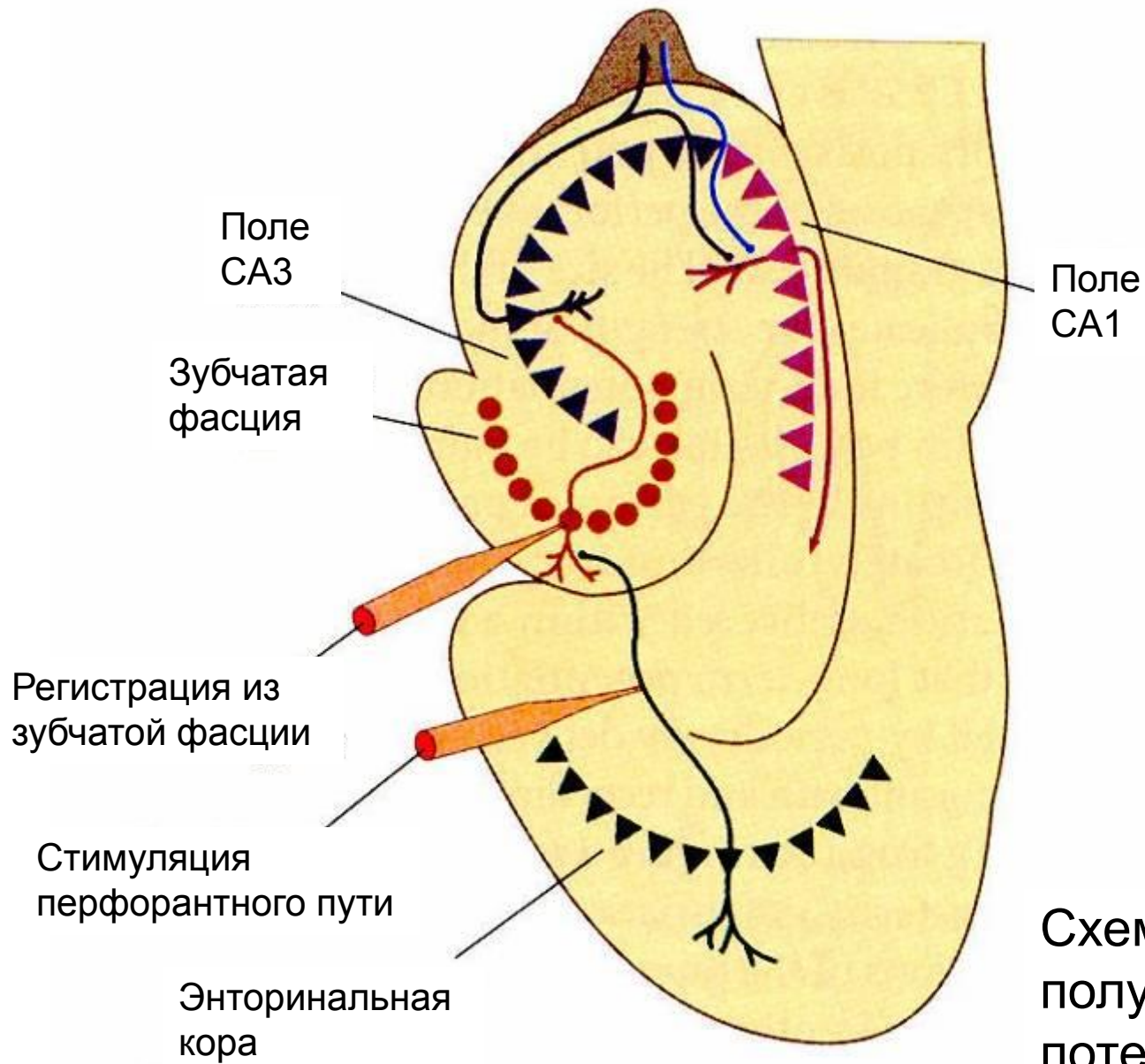
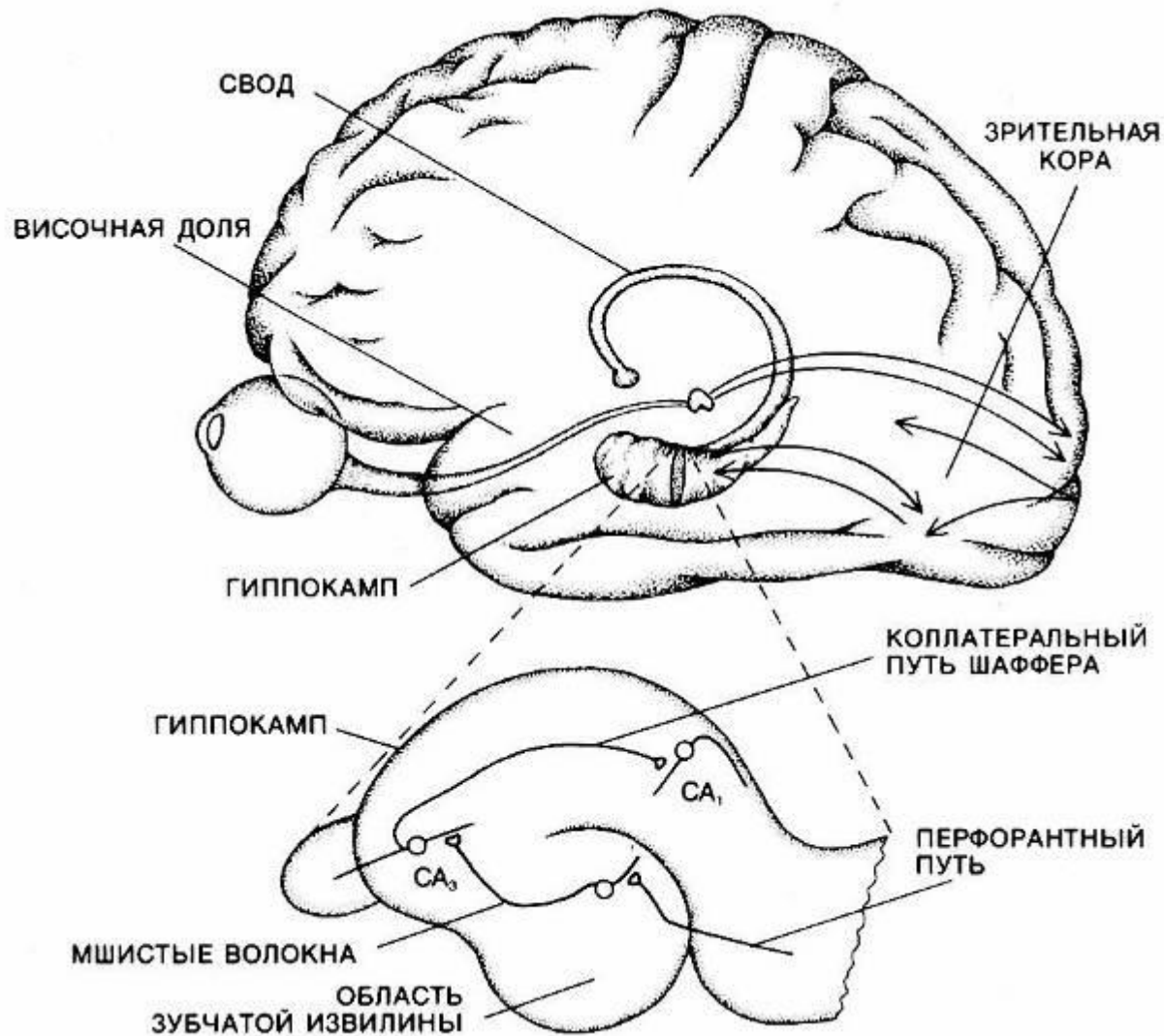


Схема эксперимента по получению длительной потенциации в гиппокампе



В гиппокампе есть три главных синаптических пути, каждый из которых способен к долговременной потенциации

Hippocampal formation

Гиппокамп

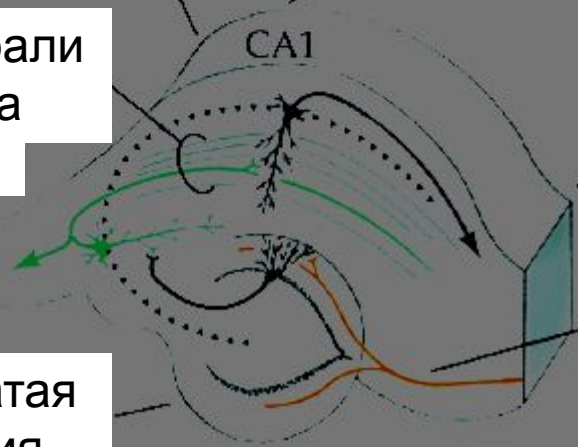
Коллатерали  
Шаффера

CA3

Зубчатая  
фасция

Перфорантный путь

Строение гиппокампа



Согласно наблюдениям над пациентами с амнезией и экспериментам над животными, **гиппокамп** имеет большее значение **для эпизодической памяти** (которая всегда связана с контекстом, в котором произошел эпизод), а **парагиппокампальная область** (энторинальная, периринальная и парагиппокампальная области коры) **связана с семантической памятью** («чистое знание»).

# Вопросы

- Память. Виды памяти (по продолжительности хранения материалы, по типам сохраняемой информации).
- Процессы, связанные с долговременной памятью.
- Механизмы памяти (модель Р. Аткинсона, теория уровневой обработки информации, семантическая модель памяти).
- Роль гиппокампа в механизмах декларативной памяти.
- Роль ассоциативной коры в декларативной памяти.
- Структуры мозга и механизмы процедурной памяти
- Клеточные механизмы памяти (синапс Хебба)
- Молекулярные механизмы долговременной памяти
- Пути и механизмы кратковременной памяти