
Механизмы и роль

памяти в поведении

Биологическая память – это фундаментальное свойство живой материи приобретать, сохранять и воспроизводить информацию (по Даниловой, 2004). Виды:

1. Генетическая

2. Иммунологическая

3. Нейрологическая (нервная) – совокупность сложных процессов, обеспечивающих формирование адаптивного поведения организма.

- генотипическая или врожденная (БУР, импринтинг, инстинкты)
- фенотипическая (хранение и извлечение информации)

Обучение – обеспечивает постоянное пополнение и изменение знаний, приобретение новых навыков.

Мнемические действия

1. **Запоминание** («ввод информации») — восприятие органами чувств внешних сигналов, стимулов, образов, их мысленная обработка (опознание, ассоциации с имеющимися в памяти смыслами, оценка) и формирование нового смысла, который включается в тот или иной вид памяти. Может быть *непроизвольным* и *сознательным*. Целенаправленно организованное запоминание есть заучивание.
2. **Сохранение** — собственно мнемический процесс — это динамический процесс, включающий переработку материала, предполагающую участие различных мыслительных операций (обобщения, систематизации и т.д.) оно включает освоение и овладение материалом, его переработку и отбор, обобщение и конкретизацию, систематизацию и детализацию и т. д.»
3. **Воспроизведение** (вывод информации) — извлечение хранящихся в памяти смыслов и использование их в практической жизни. Воспоминание — сугубо человеческий способ воспроизведения запомнившихся смыслов, являющийся результатом внутриличностной коммуникации, диалога с собственной памятью. Воспоминание, как и запоминание, может быть непроизвольным, а может быть сознательным.
4. **Забывание** — освобождение памяти от неактуальных смыслов, не востребованных в практической деятельности.

Временная организация памяти:

Важным является отражение в памяти фактора времени.

Энграмма – след памяти, сформированный в результате обучения (Термин предложен зоологом Дж. Янгом в 50 е годы XIX в).

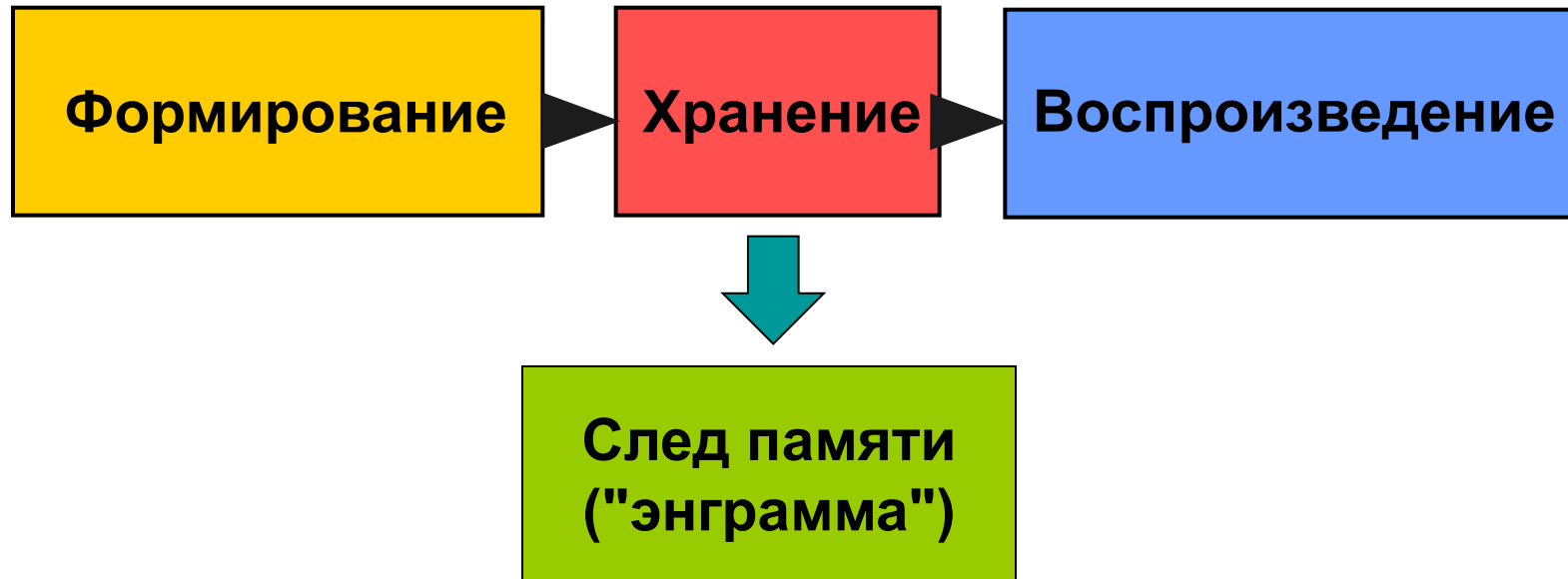
Становление энграммы осуществляется в несколько этапов, различающихся по механизмам фиксации энграммы, степени устойчивости энграммы и по объему сохраняемой информации.

Два основных процесса – консолидация и реверберация.

- **Консолидация** – процесс, приводящий к закреплению энграммы.
- **Реверберация** – механизм консолидации, основанный на многократном пробегании нервных импульсов по замкнутым цепям нейронов.

Длительность консолидации – интервал времени, необходимый для перехода следа памяти из кратковременного хранения (в котором он находится в виде реверберирующей импульсной активности), в долгосрочную.

Память - это приобретение, хранение и воспроизведение информации нервной системой.



Ричард Семон
Die Mneme, 1904

Department of
FSI
Systemogenesis

В основе "следа" памяти лежит устойчивая модификация синапсов, участвовавших в научении

"При всяком действии, вызванным нервным флюидом, происходит перемещение этого флюида. Когда это действие многократно повторяется, то несомненно, что флюид, обуславливающий его, прокладывает себе путь, прохождение которого делается с течением времени для него тем более легким, чем чаще он им пользуется и чем сильнее выражена склонность флюида следовать именно по этому привычному пути."

Ж.Б.Ламарк (1809) "Философия зоологии"

"Если аксон клетки А почти способен возбудить клетку Б и повторно и постоянно участвует в ее разрядах, то в одной или обеих клетках происходят некие процессы роста или метаболические изменения, которые увеличивают эффективность клетки А в возбуждении клетки Б."

D. Hebb (1949) "Organisation of Behavior"

"Память, это группа нейронов, которые разряжаются совместно одинаковым паттерном каждый раз, когда они активируются. Связи между индивидуальными нейронами, которые скрепляют их в единый след памяти, формируются за счет процесса, известного как долговременная потенция."

R. Carter (2000) "Mapping the Mind"



Молекулярные механизмы памяти

1885 - Ebbinghaus:

В хранении памяти существуют две фазы;

1900 - Mueller & Pilzecker:

Переход из первой фазы во вторую - активный процесс "консолидации";

1901 - McDougall:

Консолидация требует нервной активности и нарушается при травмах и судорогах;

1949 - Duncan:

Память у экспериментальных животных нарушается при судорогах в те же временные интервалы, что и у людей;

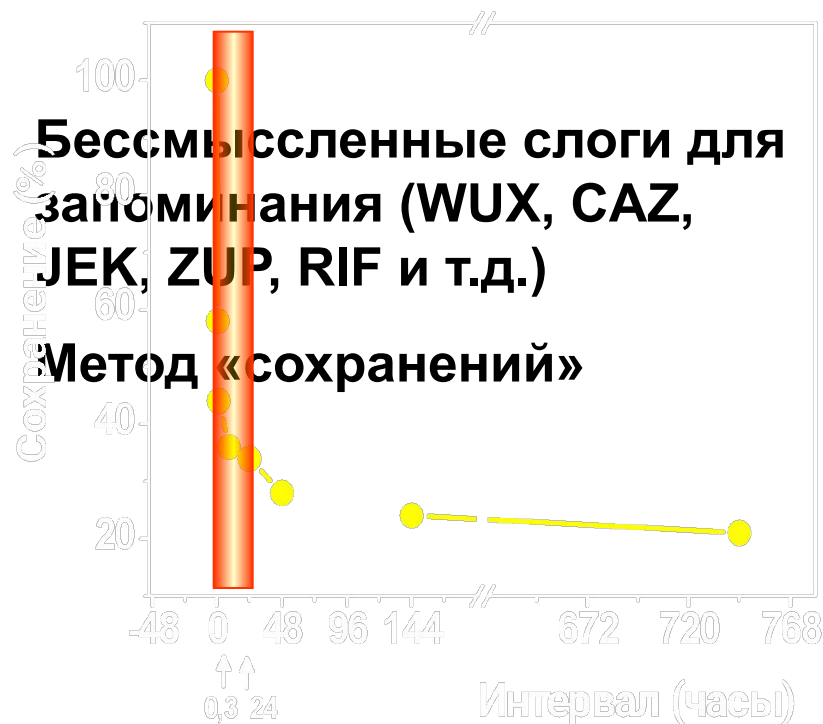
1962 - Hyden:

В это "временное окно" консолидации в мозге животных увеличивается синтез РНК и белка;

Герман Эббингауз
1963 - Flehner et al.:

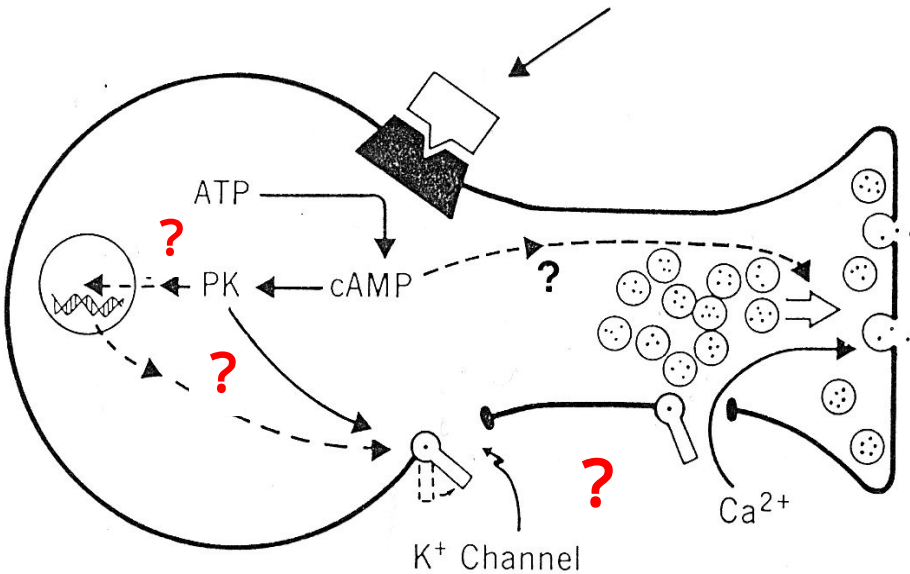
(1850-1909)
Блокада синтеза белка во "временное окно" консолидации нарушает долговременную память

- Бессмысленные слоги для запоминания (WUX, CAZ, JEK, ZUP, RIF и т.д.)
- Метод «сохранений»

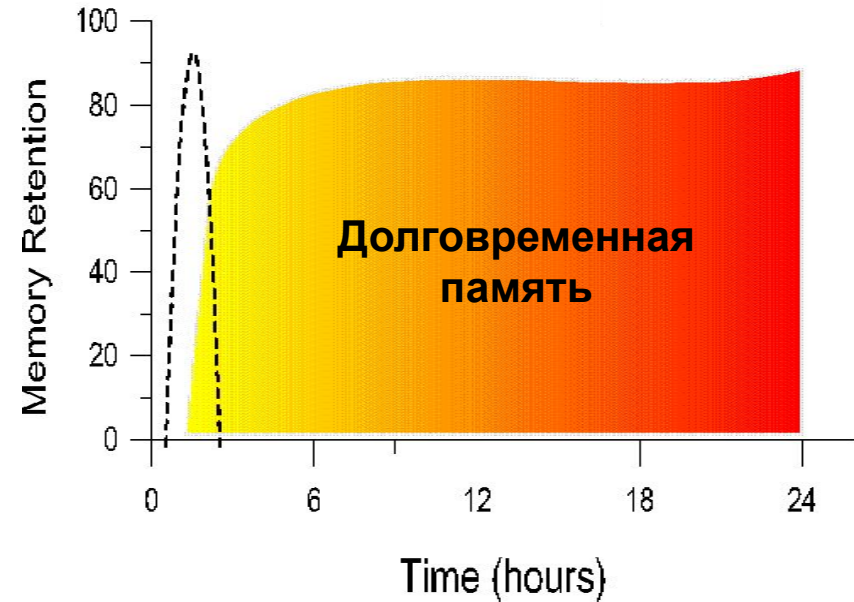


Исходная модель:

Sensitizing Stimuli → Modulatory Transmitter



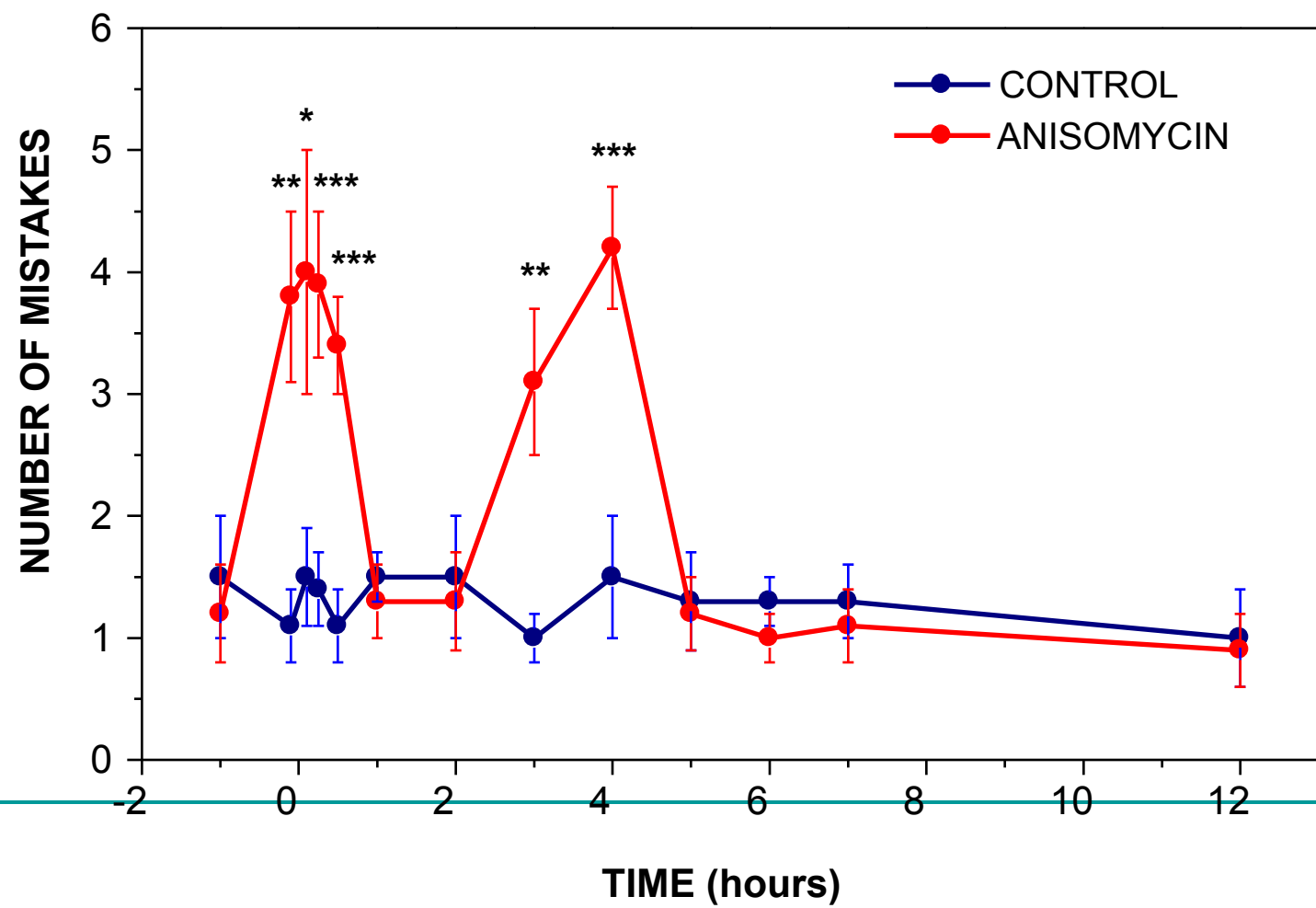
Byrne et al., 1988



1. Обучение приводит к синтезу РНК и белка в нервных клетках.
2. Данный процесс универсален и имеет "критическое" окно, ограниченное 1-2 часами после обучения.
3. После его завершения память переходит в стабильную, консолидированную форму и не может быть нарушена воздействиями на нервную систему.

Существует два "критических окна" действия блокаторов синтеза белка на память

Если за консолидацию памяти отвечает механизм с участием "ранних" генов, то у ингибиторов синтеза белка должно быть второе "окно" амнестического эффекта



Молекулярные механизмы ДП (экспрессия генов)

2 стадии активации синтеза регуляторных и эффекторных белков.

Эффекторные белки определяют хранение информации в организме,

Регуляторные белки – присоединяясь к ДНК или отделяясь от нее, контролируют экспрессию генов.

Внешнее воздействие приводит к изменению экстраклеточной среды клетки, вызывает в геноме **каскадную реакцию**, в которой выделяют две фазы активации синтеза белков и РНК.

1. **Первая фаза активации**: соответствует **индукции специфических регуляторных генов** из класса **ранних генов**. Известно около 100 ранних генов. Продуктами большинства ранних генов – являются регуляторные белки. Под влиянием серотонина и цАМФ создается 15 белков.

Активность этих белков наступает через 15-30 мин после воздействия, кратковременна (от 1 до 3-х часов) – этот процесс соответствует кратковременной и промежуточной памяти.

• 2) На стадии **кратковременной памяти** происходит взаимодействие нейромедиатора и мембранных рецепторов.

Молекулярные механизмы ДП

3) На стадии **промежуточной памяти** – происходит действие протеинкиназ, которые фосфорилируют пресинаптические белки ионных каналов.

Ранние гены контролируют транскрипцию поздних генов, которые являются для них мишенями. Регуляторные белки (продукты ранних генов) продуцируют экспрессию поздних генов – морфорегуляторных. Эти гены определяют вторую фазу синтеза РНК и белков.

2. **Вторая фаза синтеза РНК и белков** – обуславливает рост и изменение клеточных связей в структурах мозга. Вторая волна активности появляется через 3 часа после воздействия и длится около 5 часов.

Включает синтез 4-х новых белков, через 24 часа – еще 2-х белков.

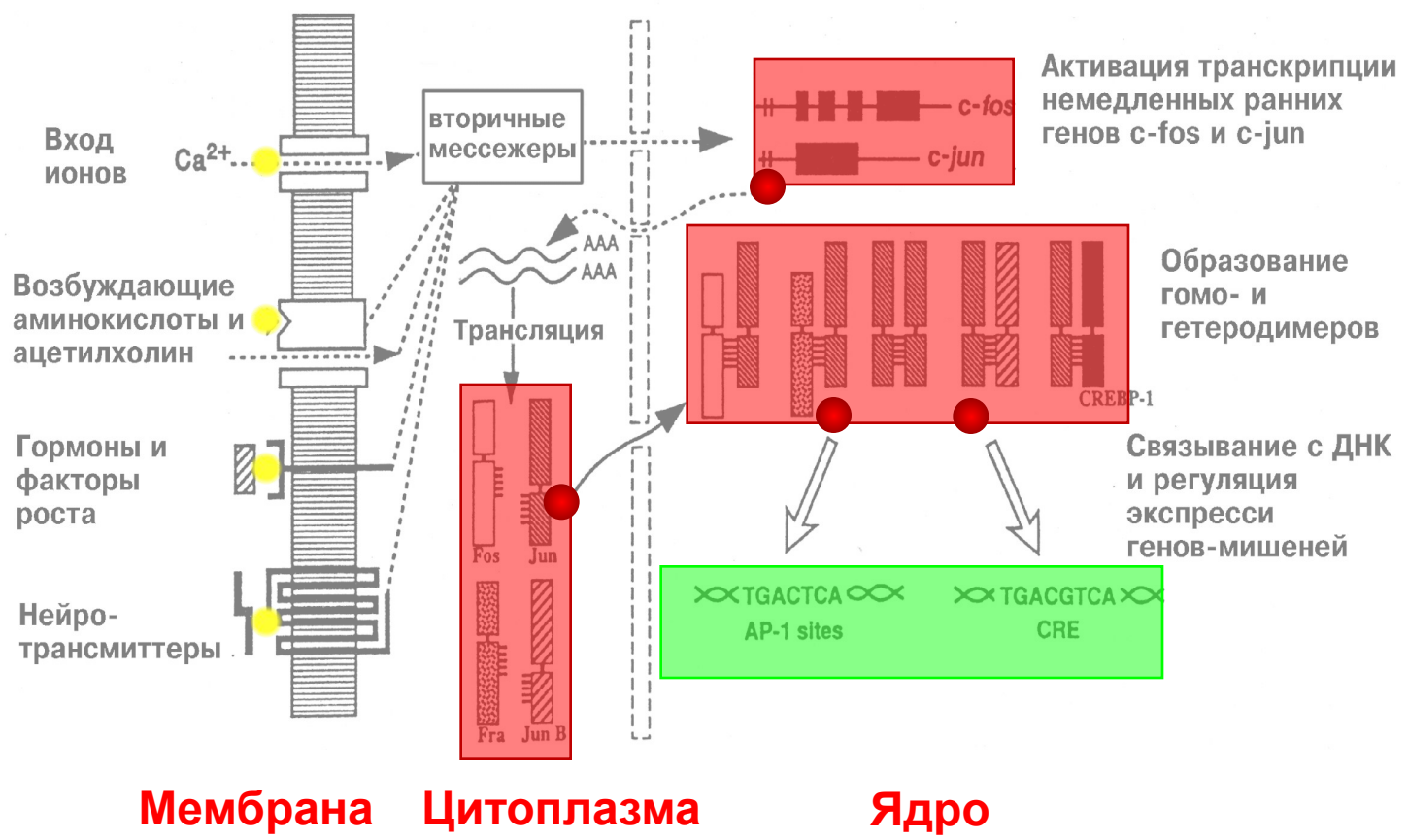
Долговременная память формируется после экспрессии поздних генов и зависит от индукции новых генов через вторичных посредников.

Предполагают, что ранние эффекторные гены отвечают за синтез белков, которые сохраняют информацию в течение дней.

Поздние эффекторные гены поддерживают информацию в течение недель и месяцев.

Молекулярная модель консолидации долговременной памяти

НОВИЗНА



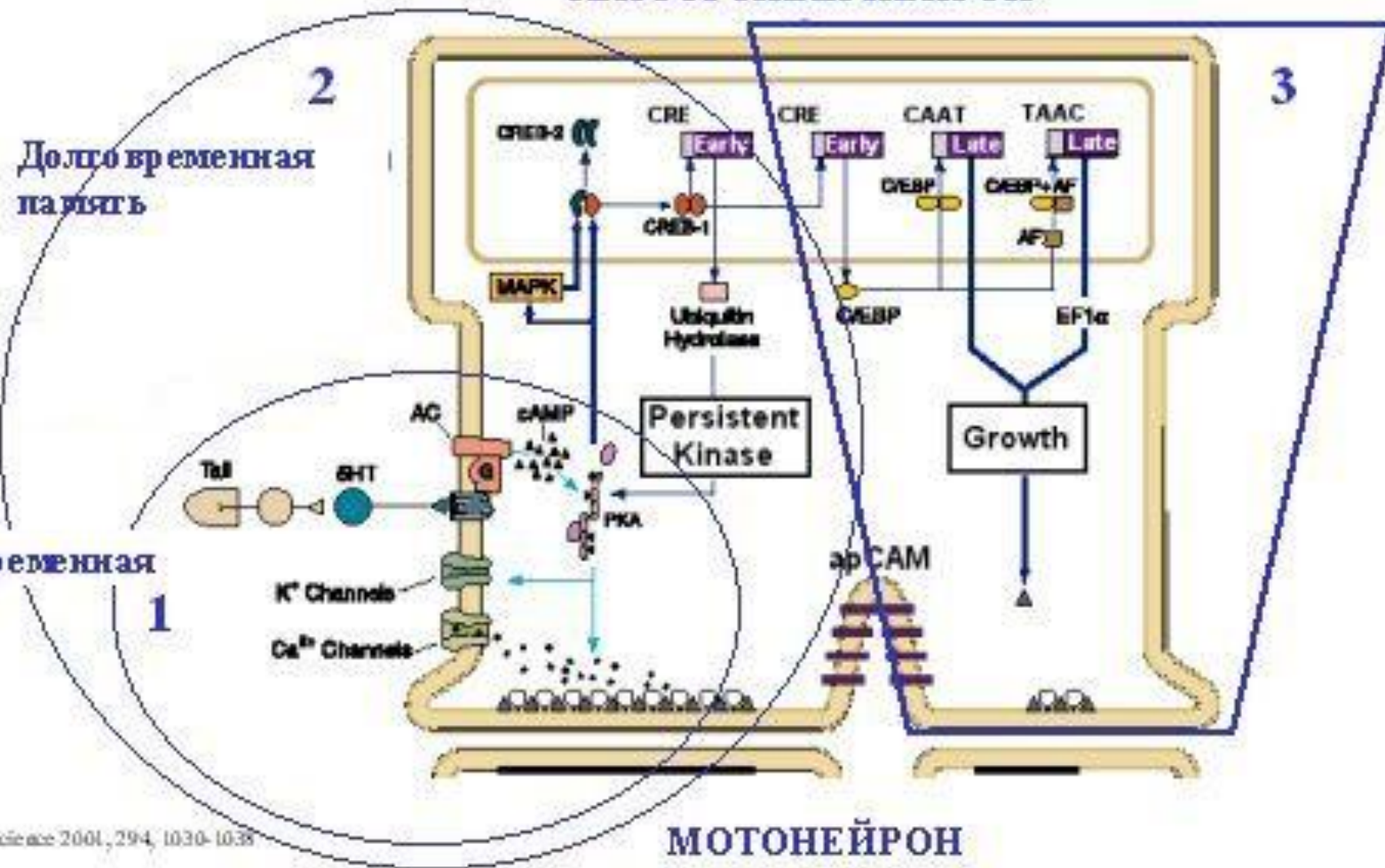
Активация транскрипции немедленных ранних генов c-fos и c-jun

Образование гомо- и гетеродимеров

Связывание с ДНК и регуляция экспрессии генов-мишеней

Молекулярно-генетические механизмы формирования условного рефлекса

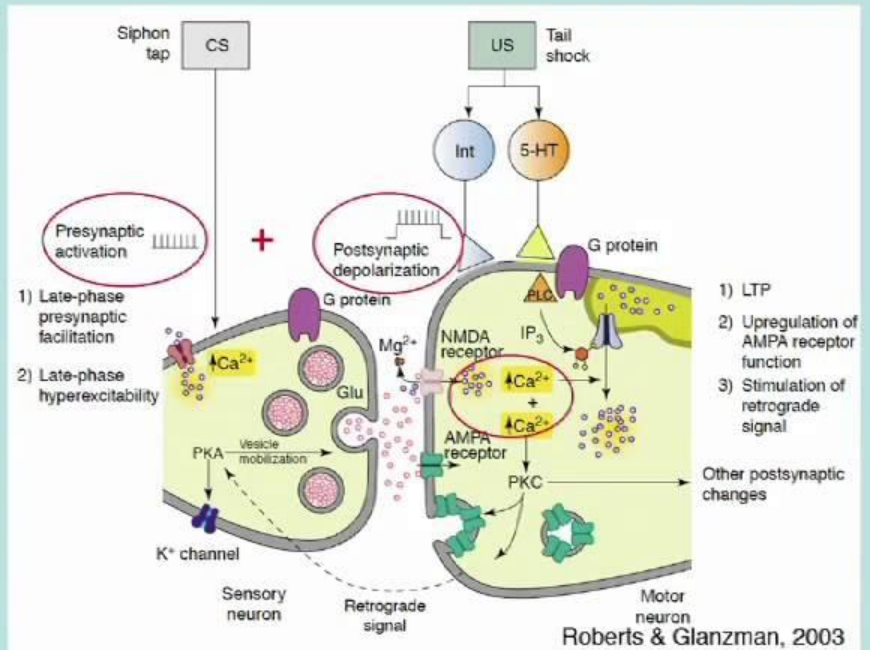
СЕНСОРНЫЙ НЕЙРОН



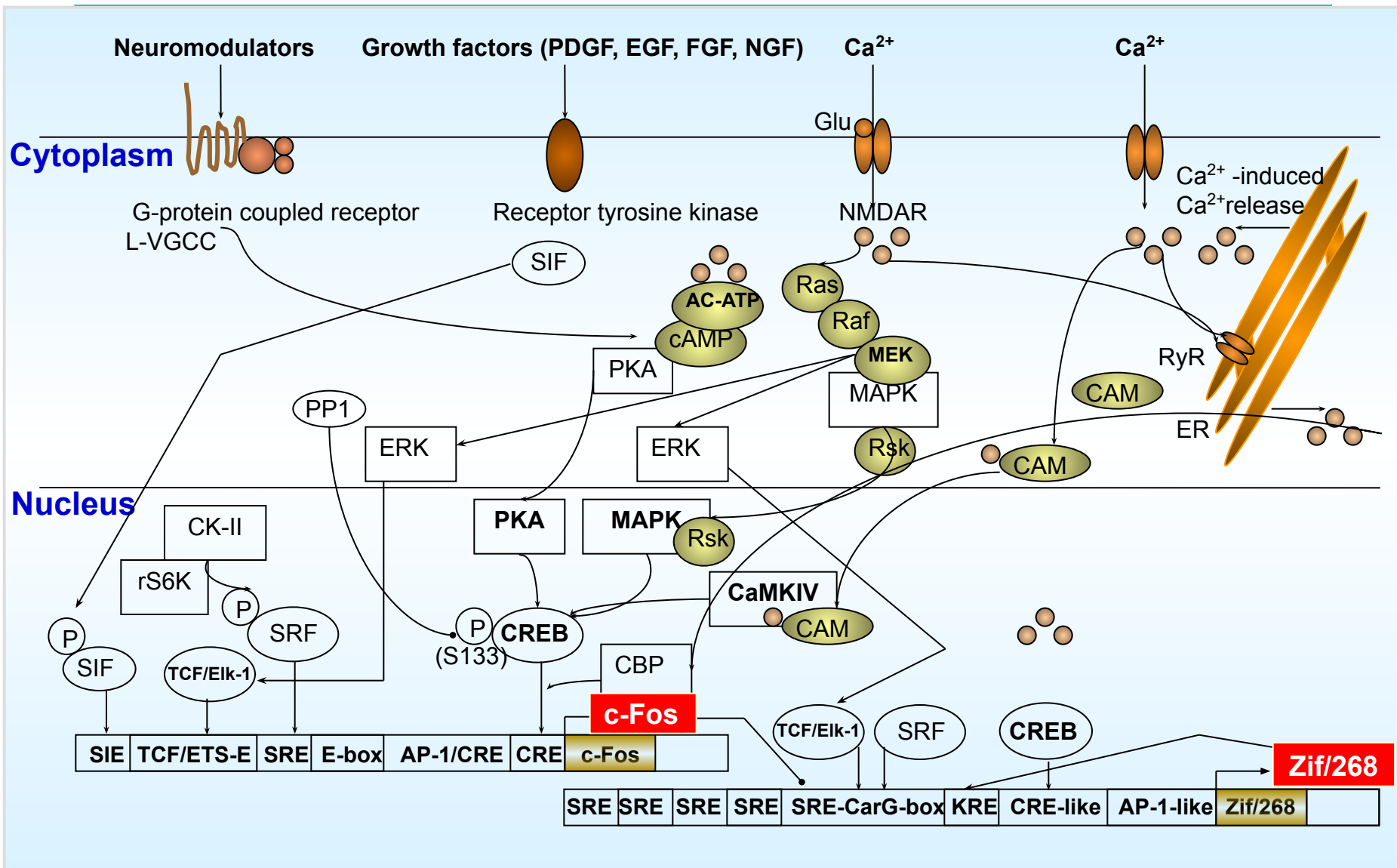
E.R. Kandel Science 2001, 294, 1030-1038

Продолжительность реакции 1 – минуты, 2 – часы, 3 – формирование новых синапсов

Mechanisms of synaptic plasticity: pre- post- retrograde



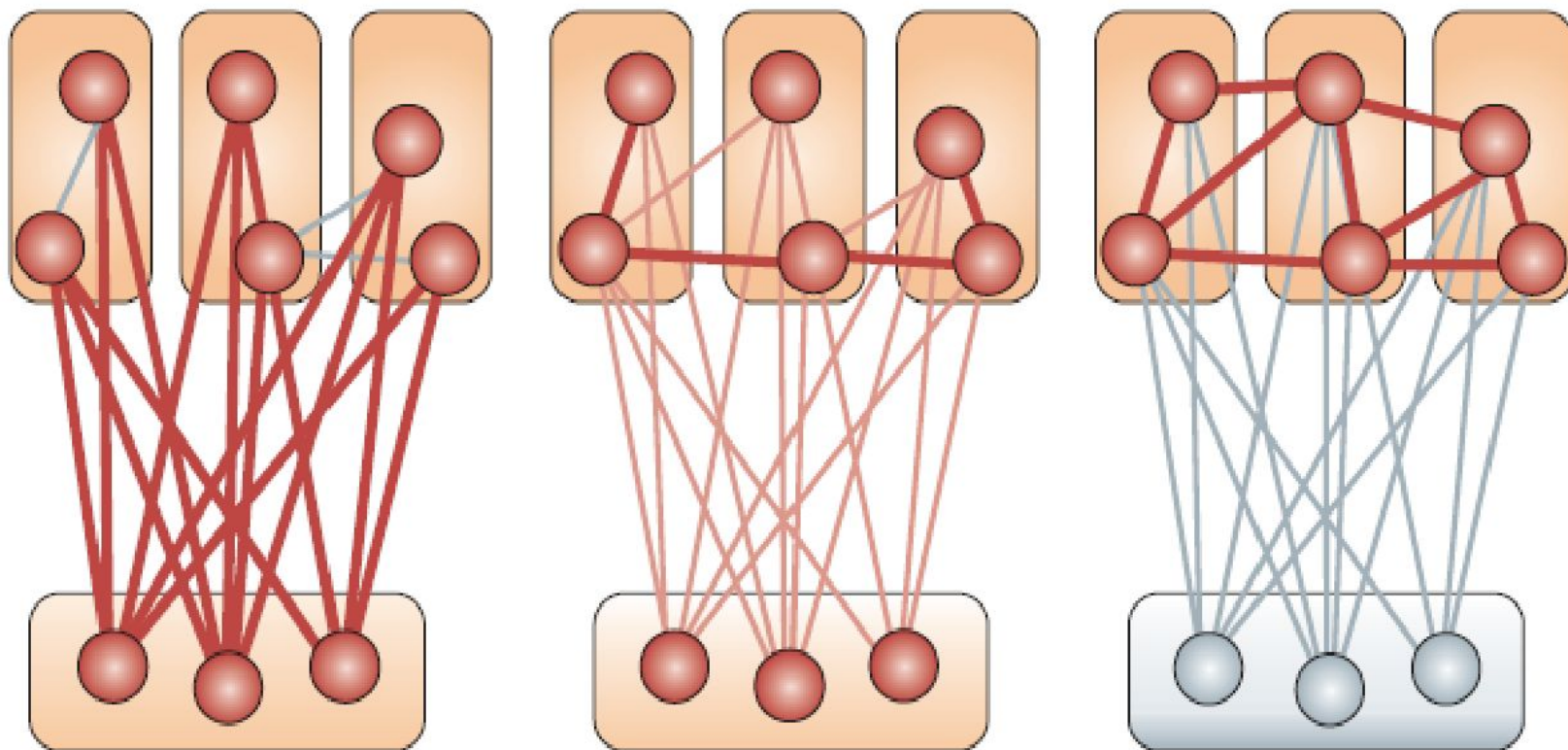
Клеточные сигналы, вовлеченные в активацию экспрессии генов при обучении



Компоненты традиционной парадигмы:

- 1. Формирование памяти основано на процессах структурных изменений в синапсах между теми нейронами, которые участвовали в ее приобретении.**
 - 2. Этот процесс "консолидации" памяти требует активации каскада молекулярных сигналов в активированных синапсах, заканчивающегося экспрессией генов и синтезом новых белков, которые стабилизируют синапсы, вовлекавшиеся в научение. Блокада любой из стадий этого "молекулярного каскада" делает консолидацию памяти невозможной.**
 - 3. После завершения консолидации память переходит в структурную, стабильную форму, недоступную для нарушений.**
-

Cortical modules



Hippocampus

Time

Контурь новой парадигмы: модель ковариантной репликации

1. Память присутствует в нервной системе в виде множественных реплик (копий) функциональной системы.
2. Эти реплики различаются по составу входящих в них нейронов, а на одном нейроне - по набору синапсов, которыми он включается в данную функциональную систему.
3. Эти реплики категоризуются как "одно и то же" по критерию общего результата данной системы.
4. Генерация этих реплик происходит: а). при активном извлечении памяти, б). при их спонтанной реактивации без реализации в поведении, в). во время сна.
5. В итоге формирование памяти и сопутствующие ему процессы модификации в нервной системе протекают долгое время после приобретения первоначального опыта.
6. Этот процесс носит характер системогенеза.

4R model

(1994-1997)

Reactivation

Reconstruction

(F.Bartlett, 1932)

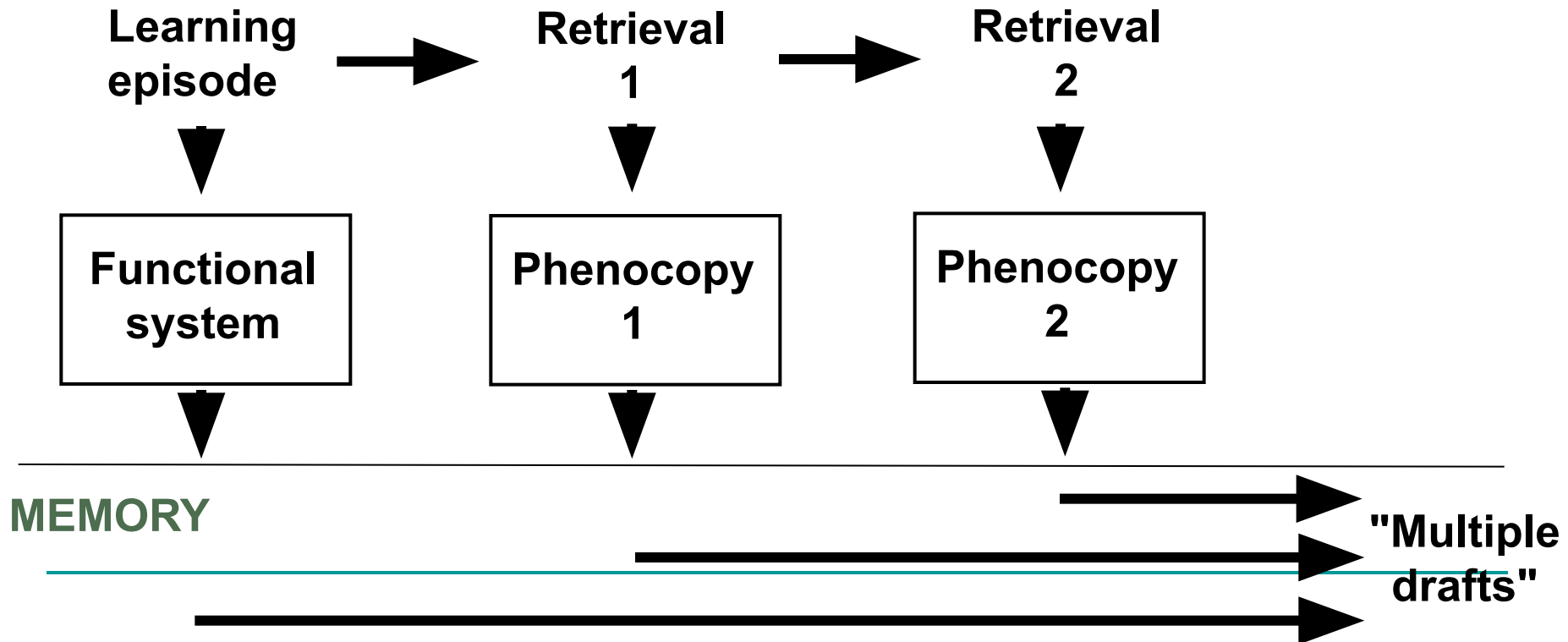
Recategorization

(G.Edelman, 1987)

Reconsolidation

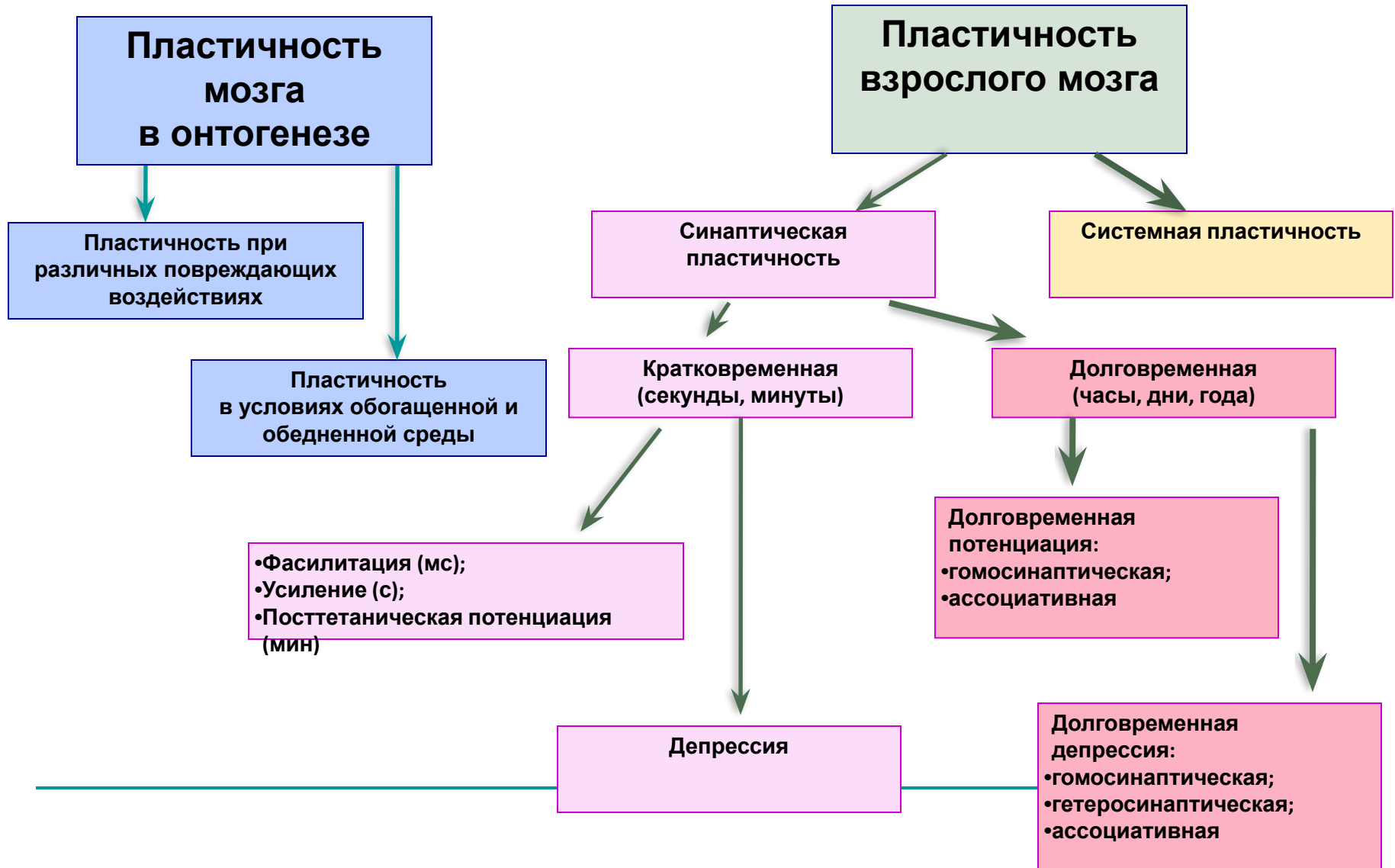
(N.Spear et al., 1983)

Covariant re-duplication model



СИНАПТИЧЕСКАЯ ПЛАСТИЧНОСТЬ

ПЛАСТИЧНОСТЬ НЕРВНОЙ СИСТЕМЫ



Функциональная пластичность зрелого мозга на нейронном уровне при обучении (синаптическая пластичность)

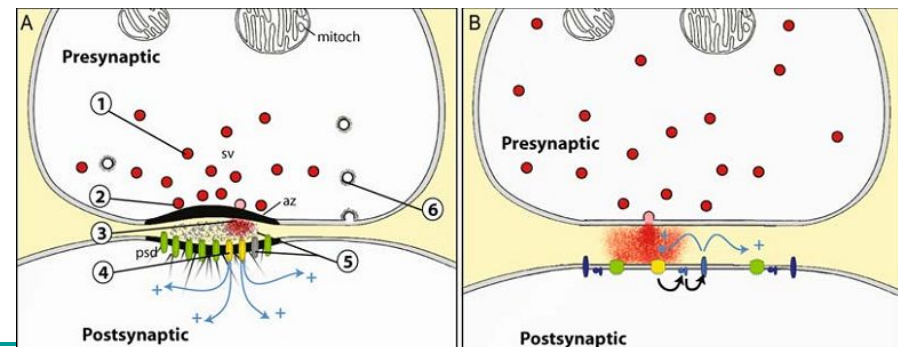
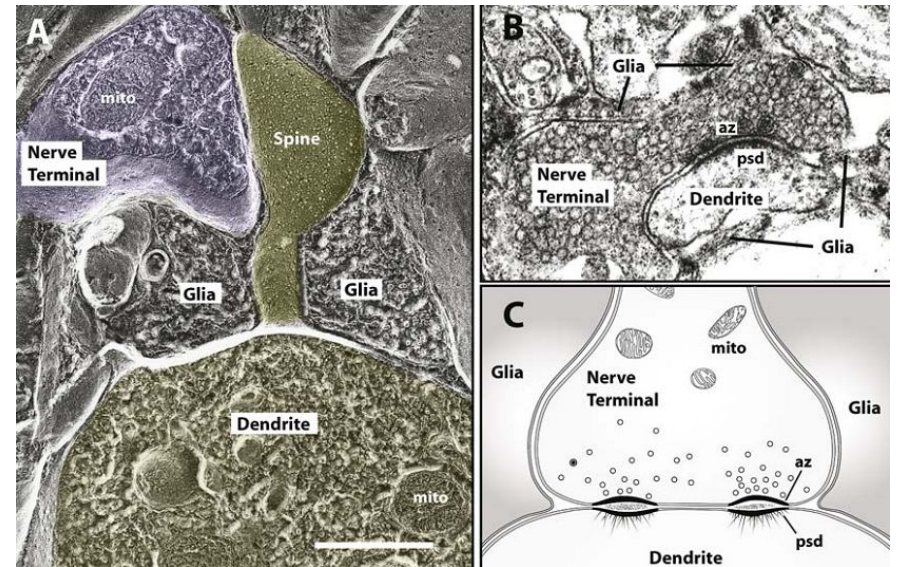
Синаптическая пластичность - способность синапсов к функциональным и морфологическим перестройкам в процессе активности - свойственна только химическим синапсам.

Перестройки приводят к увеличению либо снижению амплитуды синаптического потенциала.

Химический синапс формируется:

- пресинаптической клеткой, обладающей способностью выделять химический посредник – медиатор,
- синаптической щелью, в которой происходит диффузия медиатора,
- постсинаптической клеткой, чувствительной к действию медиатора благодаря наличию рецепторов.

Установлено, что медиатор выделяется порциями определенного размера – квантами в специализированных участках пресинаптической мембраны – активных зонах.



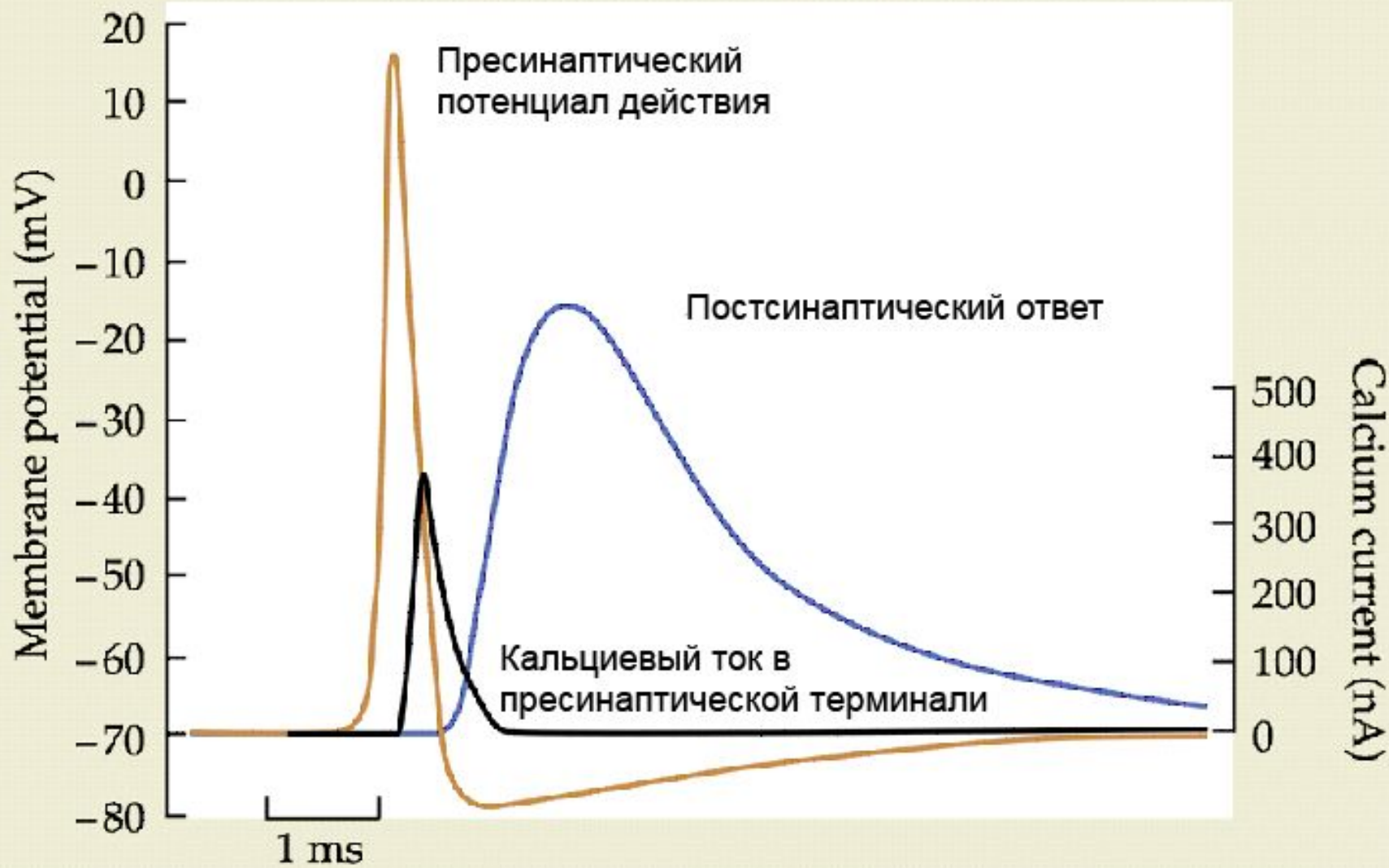
Выделяют следующие **формы** синаптической пластичности (СП):

- **кратковременные формы** синаптической пластичности, которые длятся секунды и минуты,
 - **долговременные формы**, которые продолжаются часы, месяцы и годы. Долговременные виды пластичности формируются на основе кратковременных, и лежат в основе когнитивных функций нервной системы – обучения, памяти и др.
-

В основе *кратковременных форм* СП лежат разнообразные:

- 1. пресинаптические механизмы**, связанные с:
- повышением концентрации и изменением динамики спада внутриклеточного кальция,
 - изменениями величины входящего кальциевого тока,
 - удлинением временного хода секреции,
 - нарушением соотношения между тратой и восполнением запаса медиатора.
 - структурно-функциональной организацией активных зон нервных окончаний. При разрушении активных зон под действием фармакологических агентов способность синапсов к пластичности практически исчезает.





2. постсинаптические механизмы, связанные с:

- повышением (потенциацией) чувствительности постсинаптических рецепторов к медиатору;
- снижением (десенситизацией) чувствительности постсинаптических рецепторов к медиатору.

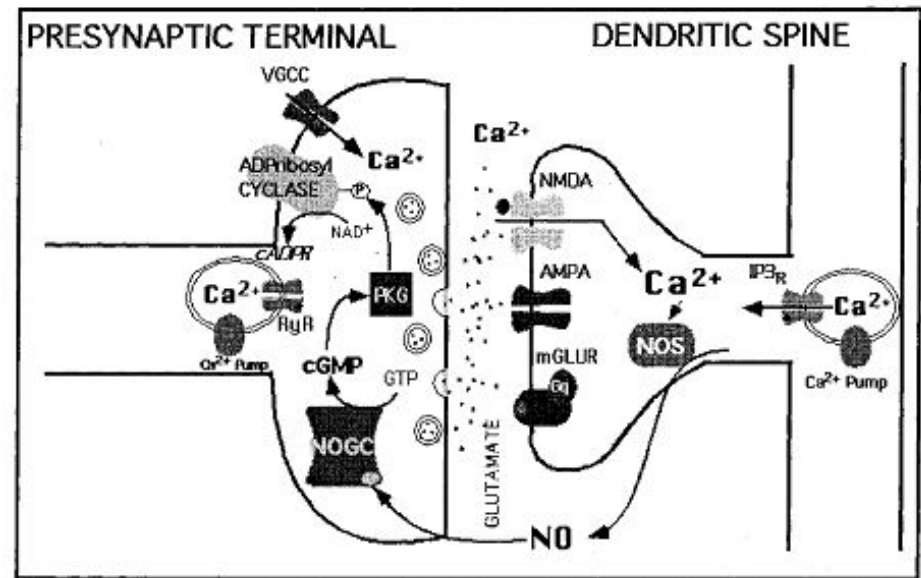
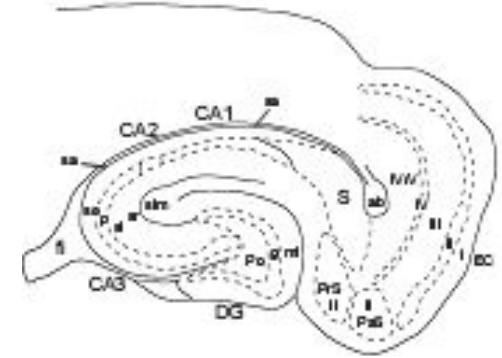
В зависимости от выраженности тех или иных процессов при различных параметрах активности и условиях функционирования синапса преобладает либо облегчение, либо депрессия секреции медиатора.

Долговременная СП развивается на основе кратковременных форм СП и может выражаться в виде:

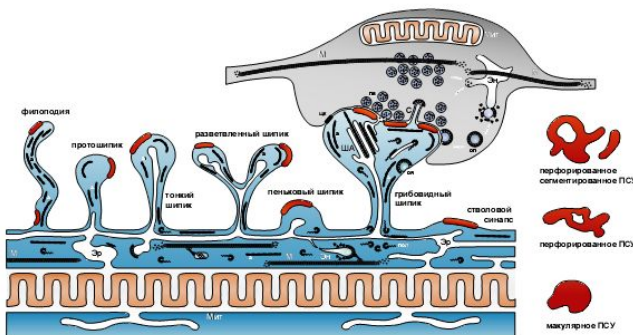
- **долговременной потенциации (ДВП или LTP):**
 - **гомосинаптическая** (увеличение синаптической передачи после ритмической активности этого же входа нейрона);
 - **ассоциативная** (ассоциированная во времени слабая стимуляция двух входов эффективнее отдельной стимуляции).
 - **долговременной депрессии (ДВД или LTD):**
 - **гомосинаптическая** (депрессия синаптической передачи после ритмической активности этого же входа нейрона);
 - **гетеросинаптическая** (депрессия синаптической передачи после ритмической активности другого входа нейрона);
 - **ассоциативная** (совпадающая по времени слабая и сильная стимуляция двух входов приводит к ослаблению слабого входа).
-

Наиболее выражены эти процессы в отделе головного мозга, играющем ключевую роль в формировании памяти – **гиппокампе**. Показано, что инициация долговременных форм СП происходит **в основном** в результате **постсинаптических механизмов**:

- активации глутаматных NMDA-рецепторов, которые открываются при деполяризации мембраны в процессе ритмической активности и пропускают ионы Ca^{2+} в клетку;
- ↓
- **повышение внутриклеточной концентрации ионов Ca^{2+}** приводит к активации внутриклеточных протеинкиназ (кальций-кальмодулинзависимые киназы – CaMKII, цАМФ-зависимая протеинкиназа и др.) и фосфорилированию определенных белков;
- ↓
- эти процессы приводят различным перестройкам в клетке, в том числе и морфологическим. Структурные изменения заключаются в росте и ветвлении пресинаптических нервных окончаний, изменении количества рецепторов на постсинаптической мембране, образовании новых синапсов.



Пресинаптический механизм проявления ДВП в ответ на активацию метаботропных постсинаптических рецепторов предполагает наличие ретроградного посредника в синапсе. Одним из них является **оксид азота (NO)**, который может синтезироваться в постсинаптической клетке и быстро диффундировать в окружающую ткань.



Психофизиология памяти

ЗАПОМИНАНИЕ

ПРОИЗВОЛЬНЫЕ

НЕПРОИЗВОЛЬНЫЕ

СОХРАНЕНИЕ

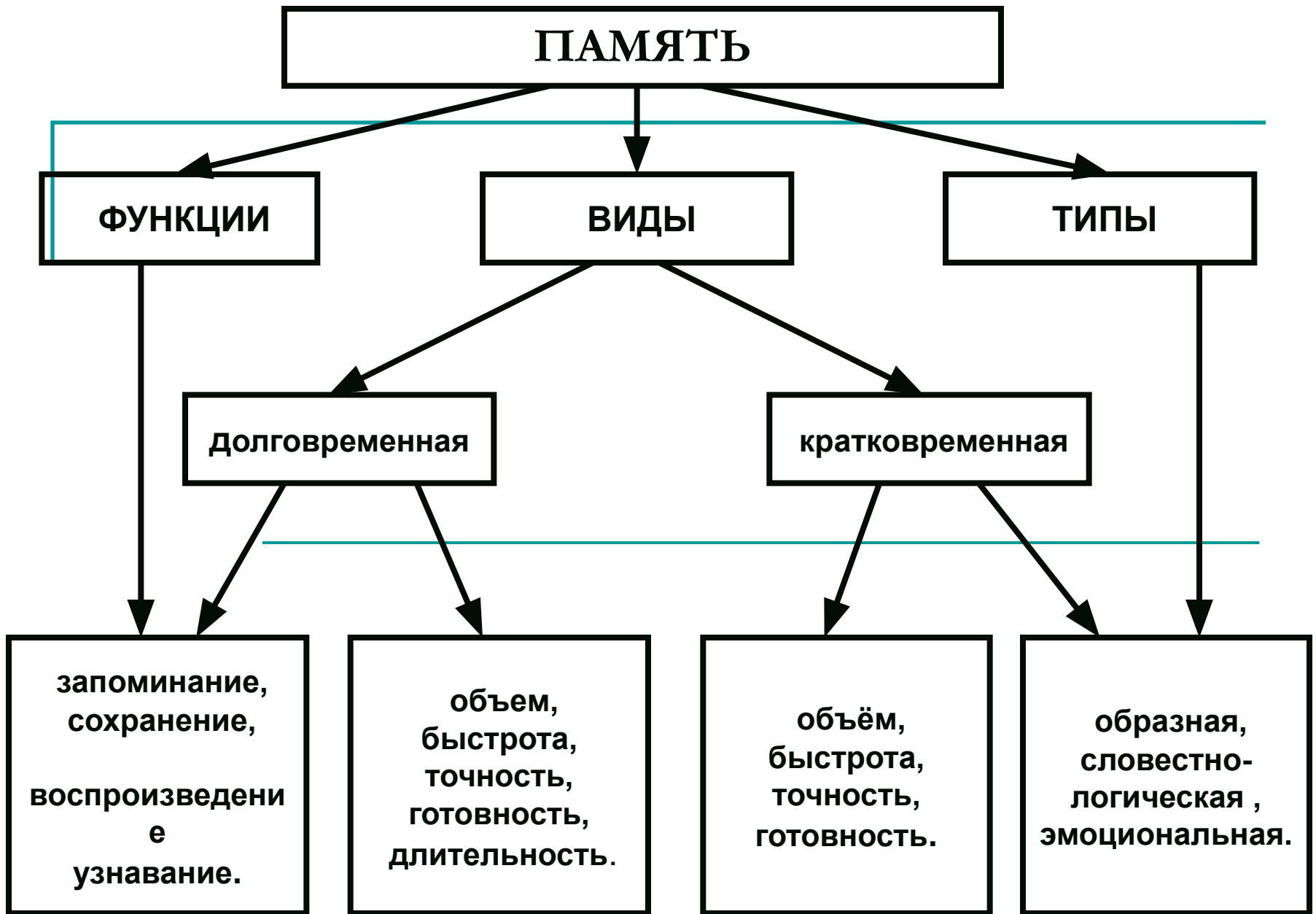
ДОЛГОВРЕМЕННОЕ

КРАТКОВРЕМЕННОЕ

ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ

ПРОИЗВОЛЬНОЕ

НЕПРОИЗВОЛЬНОЕ



Временная организация памяти:

- 1) Сенсорная память (иконическая, эхоическая память)**
- 2) Краткосрочная память**
- 3) Промежуточная (лобильная) память**
- 4) Долговременная память**

Стадии фиксации памяти

Гипотеза о двух последовательно развивающихся следах (Hebb D., 1949; Gerard R., 1963)

Концепция временной организации памяти (Hebb D) в 2 этапа формирования энграмм:

Кратковременная память – первый этап формирования энграммы (сотни мс), лабилен, но неустойчив. Механизм: многократное циркулирование импульсов (реверберация) по замкнутой цепочке нейронов либо изменение клеточной мембраны.

Долговременная память – второй этап формирования следа памяти, который приводит его в устойчивое состояние неизменяющееся в течении продолжительного периода. Есть адресная, безадресная и ассоциативная.

Механизм: устойчивые изменения нейронов на клеточном, молекулярном и синаптических уровнях.

Фиксация следа памяти (энграммы) осуществляется при помощи процесса консолидации, который сопровождает процесс перехода из КП в ДП. Устойчивость следа памяти зависит от времени, затраченного на обучение. Разрушение следа возможно, если он не консолидировался. Прерывание ~~процесса консолидации приводит к уничтожению энграммы. Разрушенный след не восстанавливается.~~

2. Краткосрочная память

Следующий этап формирования энграммы.

Временное разрешение – до 10 мин. Информация удерживается в системе кратковременной памяти для ее обработки и выбора наиболее значимой для организма в данный момент времени.

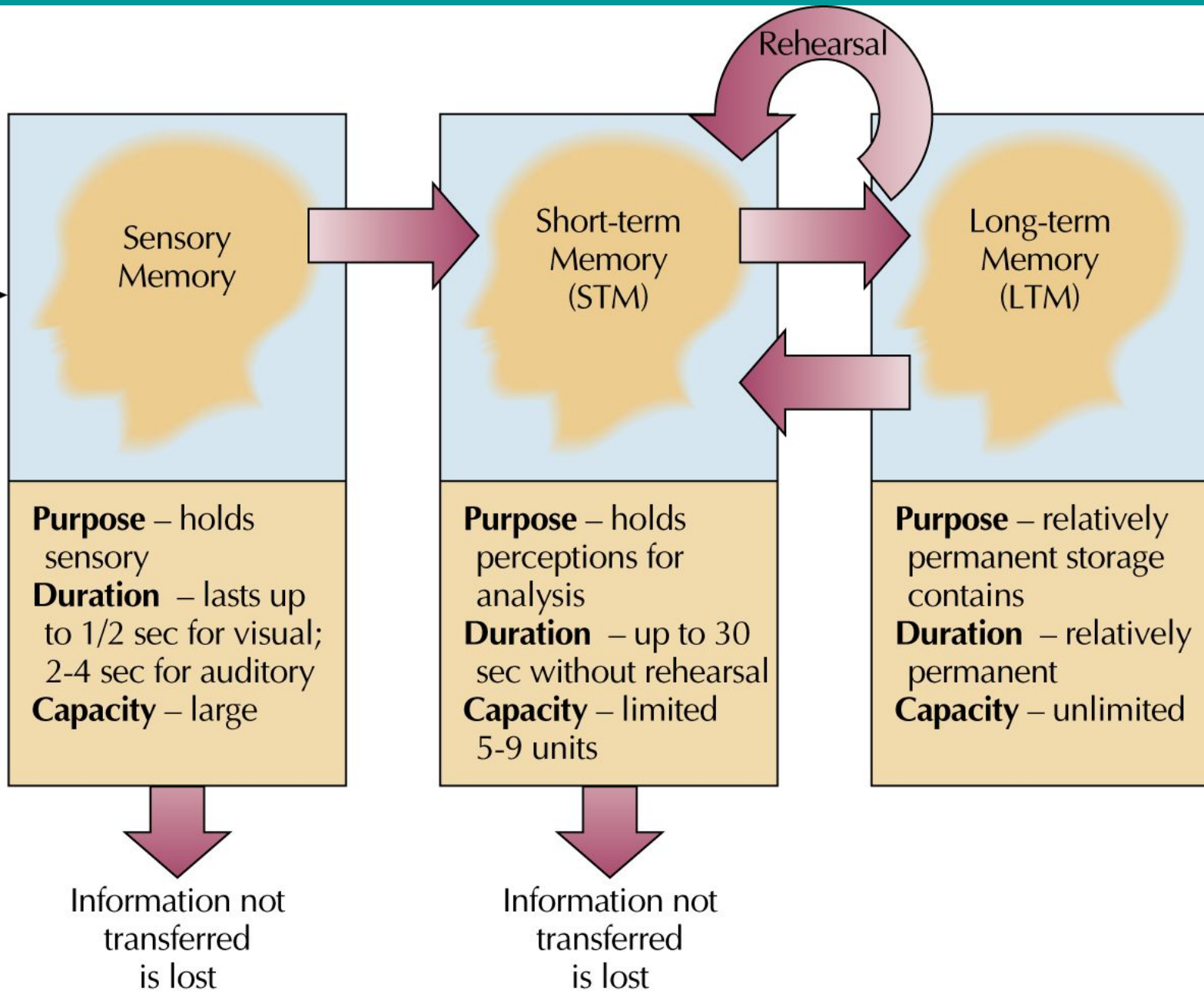
Свойство – нестойкость и подверженность нарушениям, что может приводить к ретроградной амнезии.

Основные характеристики кратковременной памяти:

- Необходима для перехода следа в долговременную
- Кратковременная память быстро угасает
- Объем кратковременной памяти ограничен

Физиологическая роль – закрепление энграммы за **счет избирательного повышения эффективности синаптической передачи** и повышения возбуждения постсинаптических нейронов.

Stimulus from the Environment



Сенсорная память

Iconic (Visual) Memory

- **Sensory memory that allows for the brief storage of visual images.**
 - Capacity: Large
 - Affected by: brightness.
 - Lost by:
 - Decay
 - Backward Masking
- The ability of a stimulus to wipe out the sensory memory of a preceding stimulus.

10/16/2002

Memory.txt

7

Echoic (Auditory) Memory

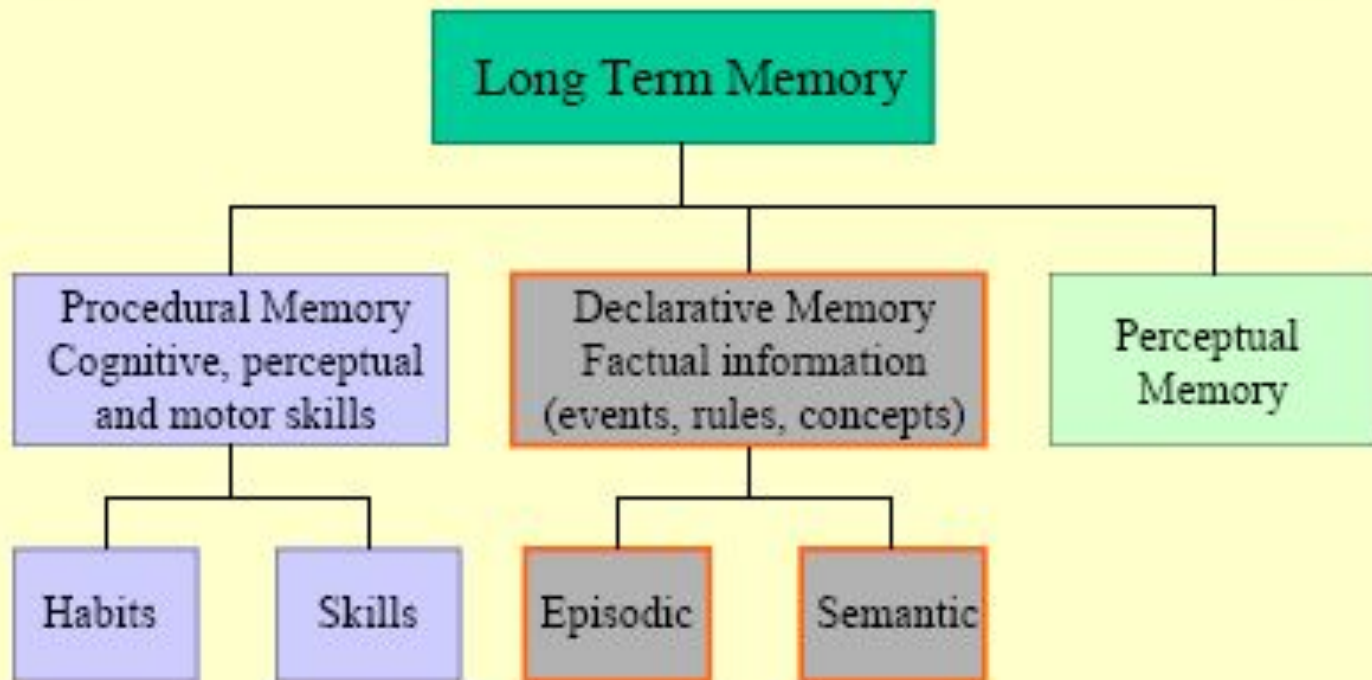
- **Sensory memory that allows auditory information to be stored for brief periods.**
 - Capacity: Large
 - Loss by:
 - Decay.
 - Backward masking.

10/16/2002

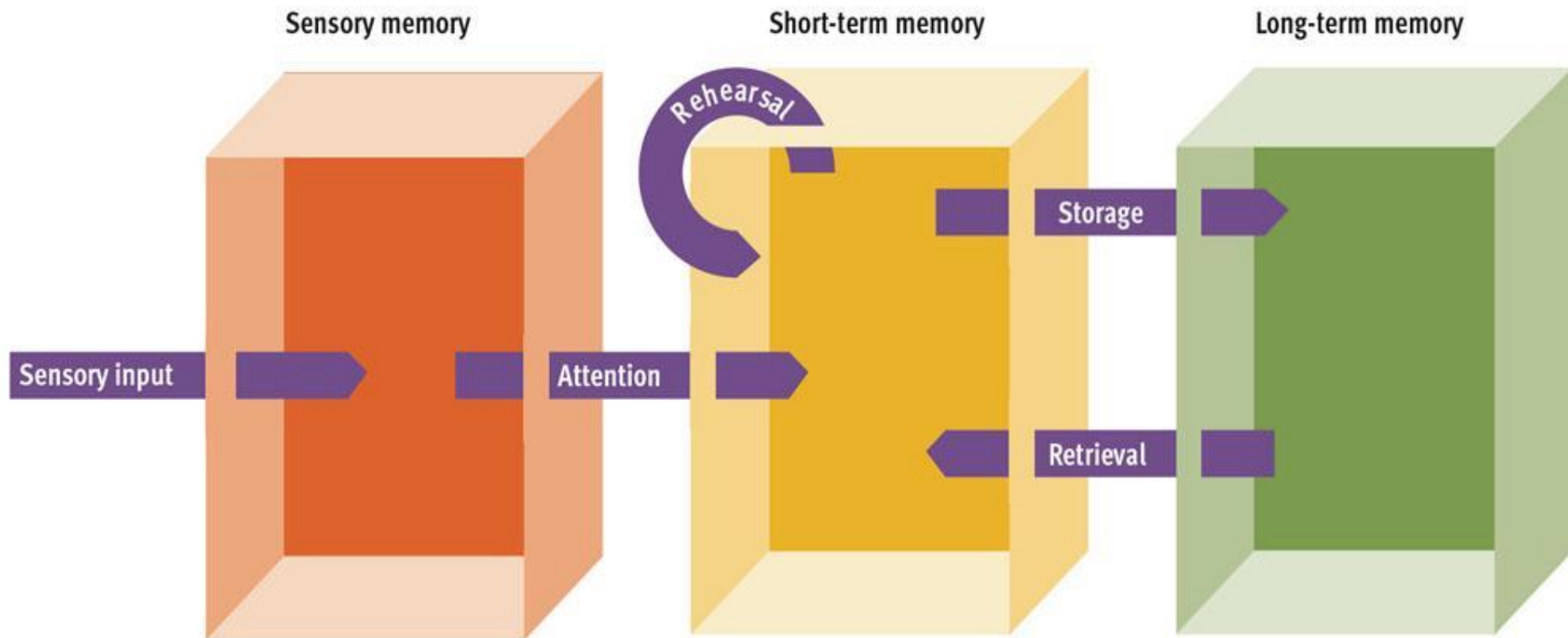
Memory.txt

8

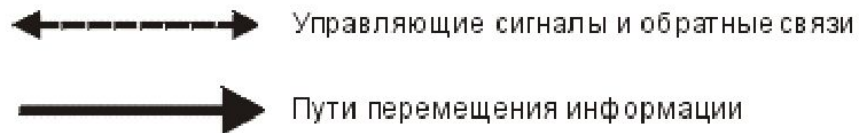
Model for Long-Term Memory



Информационная модель индивидуальной памяти (по Р.Аткинсону)



© 2007 Thomson Higher Education



■ Гипотеза одного следа и двух процессов единого состояния ЦНС (McGaugh, Gold, 1976)

Энграмма – совокупность явлений, прямо или косвенно участвующих в процессе следообразования. Следообразование – специфический процесс, а остальные процессы выполняют регуляторную функцию (неспецифические)

При обучении развиваются 2 процесса: специфический (следообразование) и неспецифический (регуляторная функция, управляющая физиологической активностью состояние мозга, что соответствует научению и формированию следа, сопровождающегося изменением уровня бодрствования и гормонального изменения). Особенность: отсутствие независимой кратковременной памяти

■ Гипотеза о трех последовательных этапах фиксации энграммы

- 1) Сенсорных регистров (не более 1 с), модально закодированный физических признаков стимуляции
- 2) кратковременного хранилища, информация представлена в вербально-акустическом коде; длительность хранения (ок. 30 с)
- 3) ~~долговременного хранилища. Объем памяти неограничен; информация в нем~~ представлена в семантических кодах и может сохраняться очень долго

Теория активной памяти

Память выступает как единое свойство без разделения на кратко- и долговременную. Временной градиент ухудшения памяти показывает влияние на воспроизведение энграммы. При обучении происходит одновременно и фиксация образа. Память существует в **активной** форме, готовой к реализации в данный момент времени и в **пассивной** – не готовой к непосредственному воспроизведению. Извлечение информации может блокироваться (ретроградная амнезия).

Активная память – совокупность активных энграмм, которая существует на уровне электрической активности нейронов. Изменения активности нейронов носят временной характер. Для воспроизведения энграммы нужна нормальная электрическая активность, если она нарушена, информация не воспроизводится (электрошок).

Организация активной памяти

Вся память рассматривается как постоянная и долговременная. Часть долговременной памяти становится активной в определенный момент времени. Другая часть находится в латентном (неактивном) состоянии. Новые следы памяти могут поступать в активном или неактивном состоянии. Реактивация может происходить спонтанно или под влиянием внешних или внутренних факторов.

Долговременная память организована в систему постоянного дополнения и усиления. Новая энграмма активируется через специфические пути и через «подсказки». Память модифицирует поведение. Повторно активируемая энграмма каждый раз отличается от предыдущей.

Активная = кратковременная память

Эталоны, когнитивные карты, фреймы

Эталон – признак или совокупность признаков (образ), служащий для воспроизведения, хранения и передачи информации

Пример, нейронные структуры, формирующие рецептивные поля. Весовая функция РП – количественная мера локальных возбуждательных и тормозных нейронных связей, сформировавшихся в долговременной памяти.

Когнитивные карты – обобщенные идеализированные схемы, включенные в перцептивный цикл процессов сбора и синтеза сенсорной информации.

Пример, зрительная сцена, хранящаяся в долговременной памяти.

Фрейм – обобщенная система данных, хранящихся в долговременной памяти и содержащая различные виды информации о часто встречающихся сценах и ситуациях. Это сложная иерархичная сеть узлов и отношений, вызывается в памяти за счет активации верхнего слоя. Содержит информацию о том, как воспользоваться информацией, на что направить взор. Может содержать ненужную информацию, которая замещается.

Формы памяти

Процедурная (имплицитная) память – запоминание моторных навыков – память на действия. Определяется как знание того, что нужно делать. Формируется произвольно, требует неоднократных повторений, хранит информацию о причинно-следственных связях между событиями, но без поддержки соответствующим подкреплением склонна к угасанию.

Декларативная (эксплицитная) память – основана на оперировании с понятиями. Это память на лица, предметы, события. Память произвольна, так как предполагает наличие знания об объекте запоминания. Процесс запоминания происходит быстро.

Непроизвольная память - проявляется в тех случаях, когда не ставится специальная задача запоминания информации.

Произвольная память - связана с сознательным целевым запоминанием информации

Эмоциональная память – запоминание эмоциональных компонентов поведенческого акта и субъективных переживаний человека.

Формы памяти

Образная память – хранение информации в виде образов: предметов, явлений и событий, сохраняющих пространственно-временные характеристики.

Выделяют **модально-специфические** виды памяти в зависимости от **модальности образа**: слуховая, зрительная, осязательная, вкусовая, обонятельная образная память.

Уровень развития этих видов памяти у разных людей различен. Явление получило название — **эйдетизм** (человек в нужный момент способен воспроизвести во всех деталях ранее виденное). Отличие эйдетического образа от обычного в том, что человек как бы продолжает воспринимать образ в его отсутствие. Предполагается, что физиологическую основу эйдетических образов составляет остаточное возбуждение зрительного анализатора.

Вербальная память – система запоминания, основанная на смысловых характеристиках понятий. Организация памяти основана на кодовом описании понятий и слов, обозначающих эти понятия.

Формы памяти

Логическая память – базируется на причинно-следственном характере запоминания информации, на использовании логических ассоциаций.

Ассоциативная память – связана с запоминанием информации на основе последовательности ассоциаций, когда одно событие вызывает в памяти другие, связанные с ним на основе разных аналогий, сравнений и т.д.

Эпизодическая память – на датированные во времени эпизоды и события из индивидуальной жизни человека. Строится на основе временных ассоциаций, последовательности событий во времени.

В психологии **фиксирование установки (эффект предшествования, прайминг)**

(англ. *priming*) — это явление имплицитной памяти, при котором обработка

воздействия заданного стимула определяется предшествующим действием того же самого или подобного

стимула. Фиксирование установки — это эффект имплицитной памяти, при котором реакция на действие

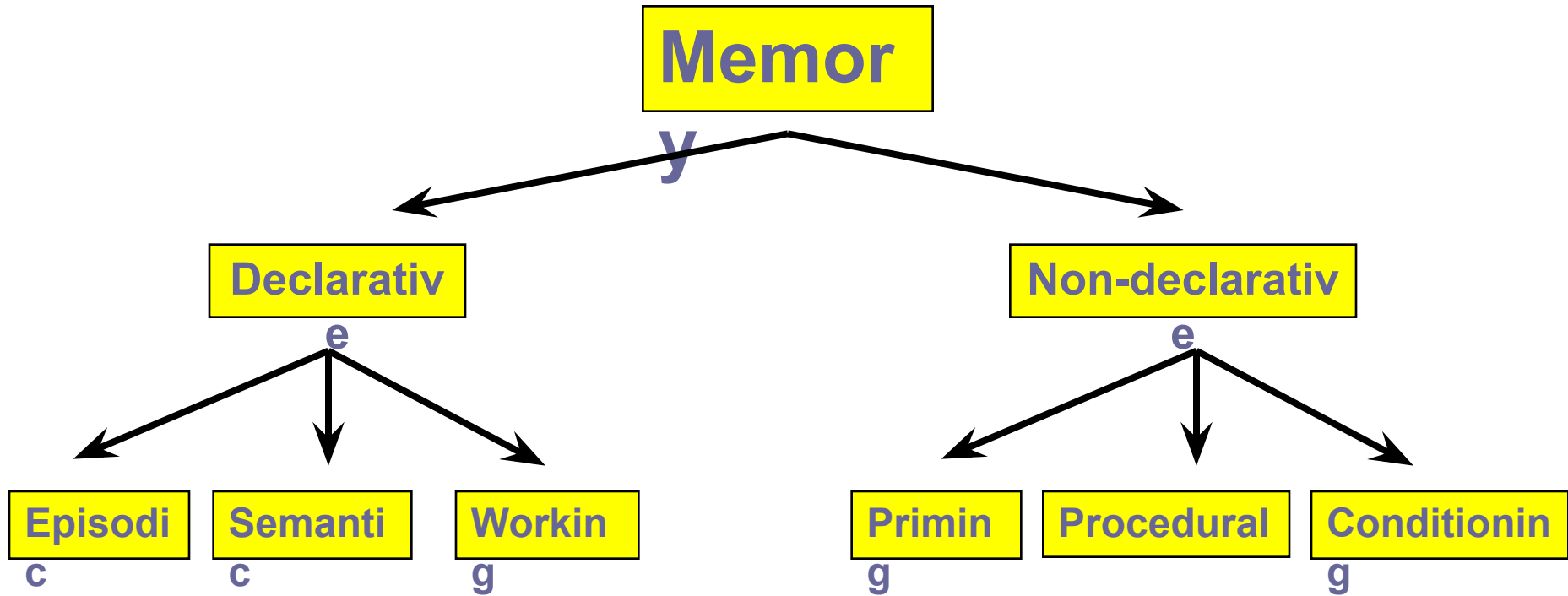
данного стимула оказывает влияние на реакцию, возникающую в ответ на последующие стимулы. Действие

предшествующего стимула может осознаваться человеком, но также фиксирование установки стимула

происходит и при неосознаваемом воздействии предшествующего стимула, например, при чрезмерной для

сознания кратковременности его воздействия, низкой интенсивности, искажении действия данного стимула другими стимулами и фоном.

Taxonomy of Memory



Нейрофизиологические механизмы памяти

Физиологические теории памяти

1. Теория Д. Хебба

О повторяющейся реверберации возбуждения замкнутых нейронных цепей.

Например, путей от коры к таламусу или гиппокампу и обратно к коре.

Повторное возбуждение нейронов цепи приводит к долговременным изменениям, связанным с ростом синаптических соединений и увеличением площади их контакта между пресинаптическим аксоном и постсинаптической клеточной мембраной. Образование нейронного ансамбля

2. Реверберационная теория (Лоренте де Но)

существовании в структурах мозга замкнутых нейронных цепей с «нейронами памяти» с «эстафетно-реверберационным» принципу передачи информации (Батуев А.С.)

3. Синаптическая теория

при прохождении импульса через определенную группу нейронов возникают стойкие изменения синаптической проводимости в пределах определенного нейронного ансамбля.

Г. Линч и М. Бодри (1984) Повторная импульсация в нейроне (запоминание), сопровождается увеличением концентрации кальция в постсинаптической мембране, что приводит к расщеплению одного из ее белков. Активируются неактивные белковые рецепторы (глутаматрецепторы) - состояние повышенной проводимости синапса.

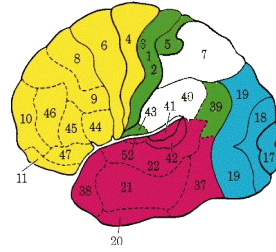
4. Нейронные модели памяти

Ливанов, Раева: "пусковые" нейроны, расположенные в головке **хвостатого ядра** и передней части зрительного бугра, которые отвечали лишь на речевые команды типа: "запомните", "повторите".

Соколов: **вектор** памяти, который создается набором постсинаптических локусов на теле нейрона-детектора, имеющих разную электрическую проводимость

Локализация механизмов запечатления

Опыты Лешли «память одновременно находится в мозгу везде и нигде»



Этапы формирования энграмм

1. **Иконическая память** (сенсорный след)
2. **Анализ, сортировка и переработка сигналов**, с целью выделения из них новой информации (гиппокамп, лимбическая система).

Гиппокамп, выполняет роль селективного входного фильтра. Он классифицирует все сигналы, способствуя оптимальной организации сенсорных следов в долговременной памяти. Участвует в извлечении следов из долговременной памяти под влиянием мотивационного возбуждения.

Роль **височной области** состоит в том, что она устанавливает связь с местами хранения следов памяти в других отделах мозга, в первую очередь, в коре больших полушарий. Отвечает за реорганизацию нервных сетей в процессе усвоения новых знаний; когда реорганизация закончена, височная область в дальнейшем процессе хранения участия не принимает.

3. **Следовые процессы переходят в устойчивые структуры долговременной памяти.** Перевод информации из кратковременной памяти в долговременную может происходить как во время бодрствования, так и во сне.

Системы регуляции памяти

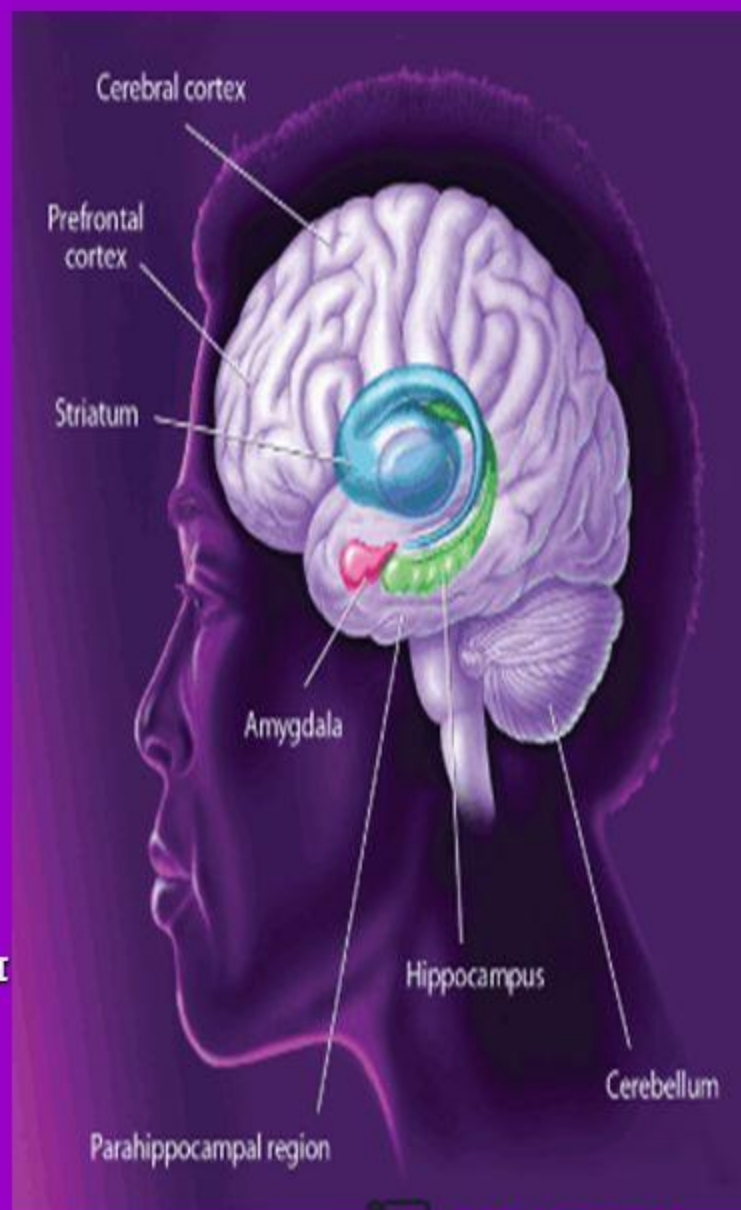
Непроизвольный и произвольный уровни

При этом выделяются два уровня регуляции:

- 1) **неспецифический** (общемозговой) — ретикулярная формация, гипоталамус, неспецифический таламус, гиппокамп и лобная кора;
- 2) **модально-специфический** (локальный), связанный с деятельностью анализаторных систем.

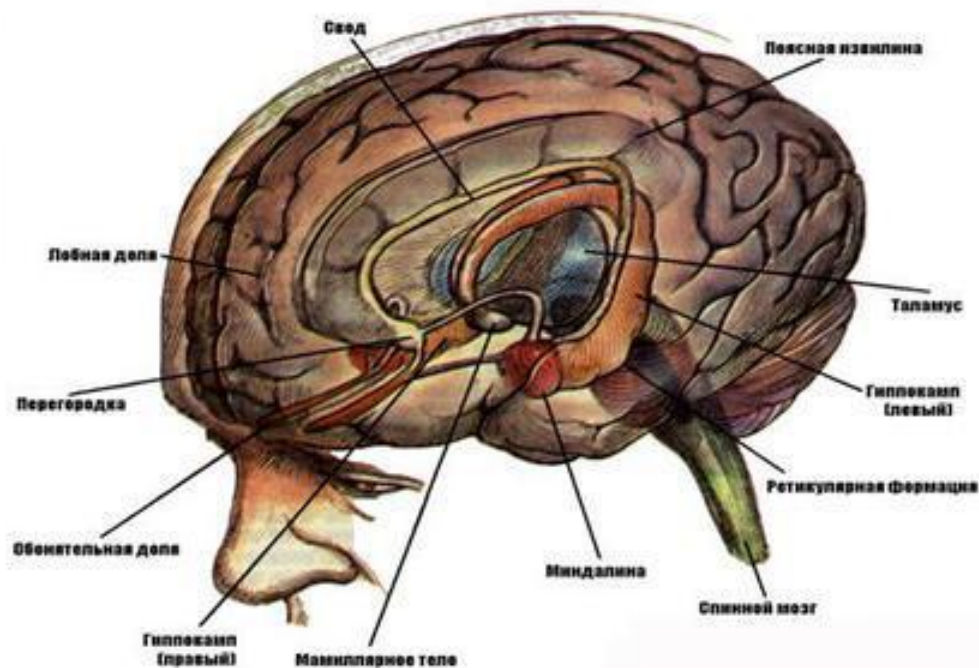
Ведущую роль играют лобные доли коры, особенно левой лобной доли, на уровне первичных и ассоциативных зон коры.

- 1937 г. Д. Папез : **ввел понятие «эмоциональный круг»**, в который включил гипоталамус, передние ядра таламуса, поясную извилину, гиппокамп и их связи. С тех пор эти структуры физиологами стали именоваться также **кругом Папеца**.
- Р.Д. McLean (1949) : Понятие «**висцеральный мозг**», обозначил сложное анатомо-физиологическое объединение, которое с 1952 г. стали именовать «**лимбической системой**». Она участвует в выполнении многообразных функций, имеет многочисленные связи со структурами ретикулярной формации, составляя вместе с ней **лимбико-ретикулярный комплекс**, обеспечивающий широкий круг физиологических и психологических процессов.

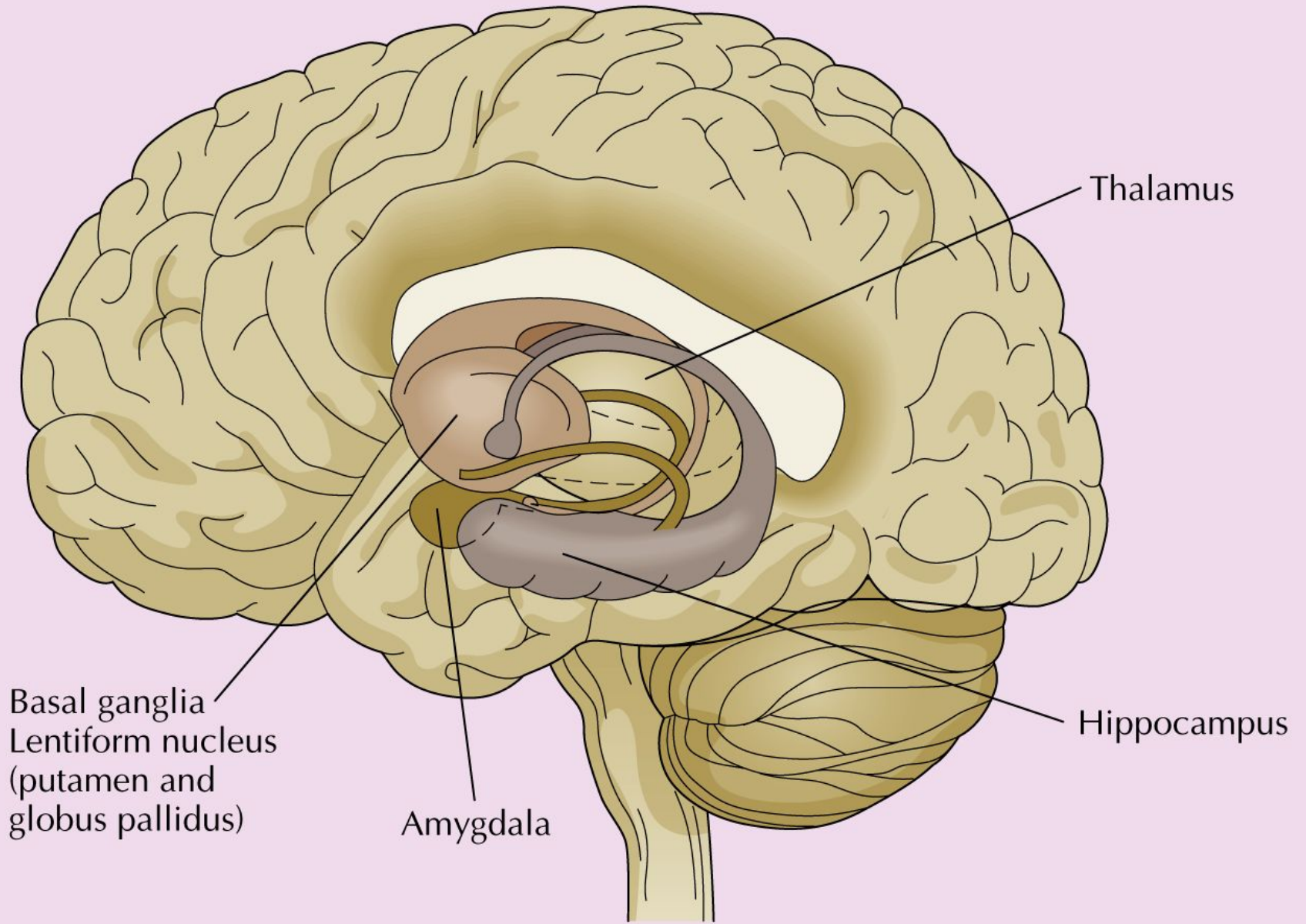


Лимбическая система

(от лат. *limbus* — кайма), обонятельный, или висцеральный, мозг, совокупность отделов головного мозга, объединённых по анатомическому и функциональному признакам.



Лимбическая система включает области старой коры (**поясную, или лимбическую, извилину, гиппокамп**), некоторые образования новой коры (**височные и лобные отделы, промежуточную лобно-височную зону**), подкорковые структуры (**миндалевидное тело, перегородку**), неспецифические ядра таламуса).



Функции лимбической системы:

- ✓ Поддерживает гомеостаз и регулирует работу внутренних органов.
При поражении - нарушение обменных процессов в миокарде, нарушение кровоснабжения желудочно-кишечного тракта (плоть до язвы);
- ✓ Обеспечивает различные формы поведения. Разрушение миндалевидных ядер - нарушение инстинкта продолжения рода;
- ✓ Инициация и поддержка эмоциональных реакций;
- ✓ Обеспечивает различные формы памяти. При поражении гиппокампа - корсаковский синдром: ретроградная амнезия; поражение поясной извилины - страдает запоминание, выработка практических навыков;
- ✓ Лимбическая система способствует проявлению условных рефлексов;
- ✓ Участие в формировании цикла «бодрствование – сон»;
- ✓ Гиппокамп - высший центр обоняния;

Функциональная структура лимбики по МакЛину (1970)

1. Нижний отдел

- миндалина и гиппокамп - центры эмоций и поведения для выживания и самосохранения

2. Верхний отдел

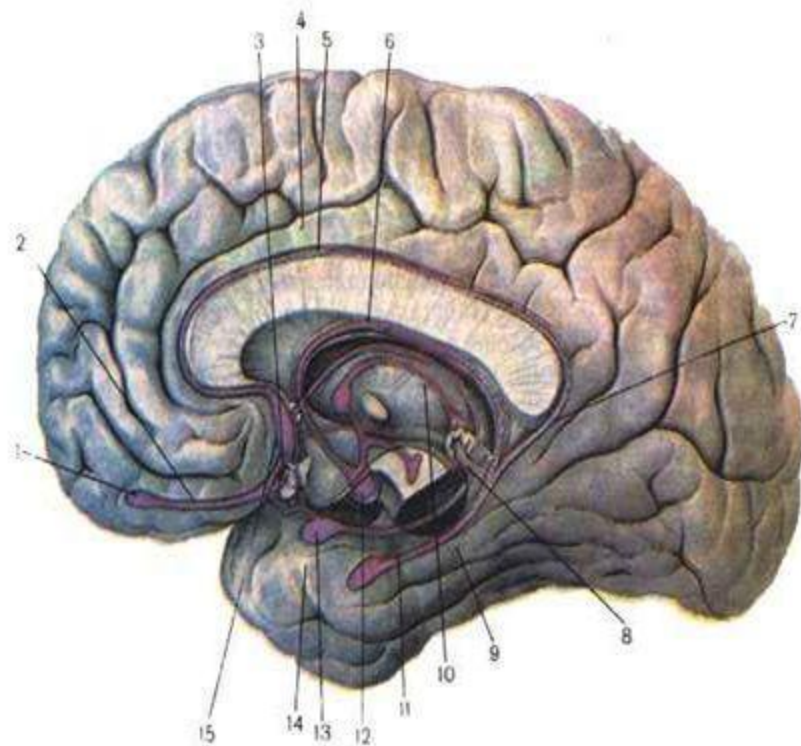
- поясная извилина и височная кора - центры общительности и сексуальности

3. Средний отдел

- гипоталамус и поясная извилина - центры биосоциальных инстинктов



Многие из того, что ныне объединяют под названием лимбической системы, входило в "круг Папеса"



Гиппокампальный лимбический круг Пейпеца

○ Джеймс Пейпец

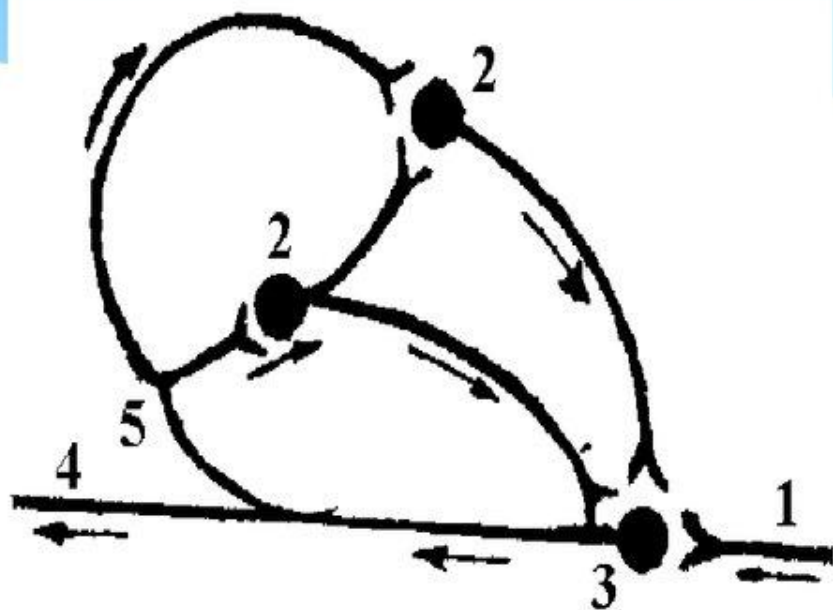
*Врач невропатолог, доктор
медицины (1883 - 1958)*

*Создал и научно подтвердил
оригинальную теорию
"циркуляции эмоций" в
глубинных структурах мозга,
включая лимбическую систему.
"Круг Пейпеца" создает
эмоциональный тонус нашей
психики и отвечает за
качество эмоций, включая
эмоции удовольствия,
счастья, гнева и агрессии.*



Особенности лимбической системы

Важнейшей структурно-функциональной особенностью лимбической системы является наличие многочисленных замкнутых нейронных цепей, обеспечивающих реверберацию (длительную циркуляцию) возбуждения внутри ее образований.



Эмоции и память

- * Длительная циркуляция возбуждения по нейронным «ловушкам» способствует:
- * а) формированию самих эмоций,
- * б) участию их в механизмах, обеспечивающих память: запоминание и воспоминание.
- * В этих процессах ведущую роль играет *гиппокамп*.

Связи структур лимбической системы



Круг Пайпетца (гиппокамп - сосцевидные тела - передние ядра таламуса - кора поясной извилины - парагиппокампова извилина – височная доля коры БП - гиппокамп). Этот круг имеет отношение к памяти и процессам обучения.

Круг Наута (миндалевидное тело - гипоталамус - мезенцефальные структуры - миндалевидное тело) регулирует агрессивные, оборонительные, пищевые и сексуальные формы поведения.

Важнейшим циклическим образованием лимбической системы является круг Пейпеца.

Он начинается от гиппокампа через свод к мамиллярным телам, затем к передним ядрам таламуса, далее в поясную извилину и через парагиппокампальную извилину обратно к гиппокампу.

- *Перемещаясь по этому контуру, возбуждение создает длительные эмоциональные состояния и "щекочет нервы", пробегая сквозь центры страха и агрессии, наслаждения и отвращения.*
- *Этот круг играет большую роль в формировании эмоций, обучении и памяти.*

• **Лимбическая система** — совокупность ряда структур головного мозга. Участвует в регуляции функций внутренних органов, обоняния, инстинктивного поведения, эмоций, памяти, сна, бодрствования и др.

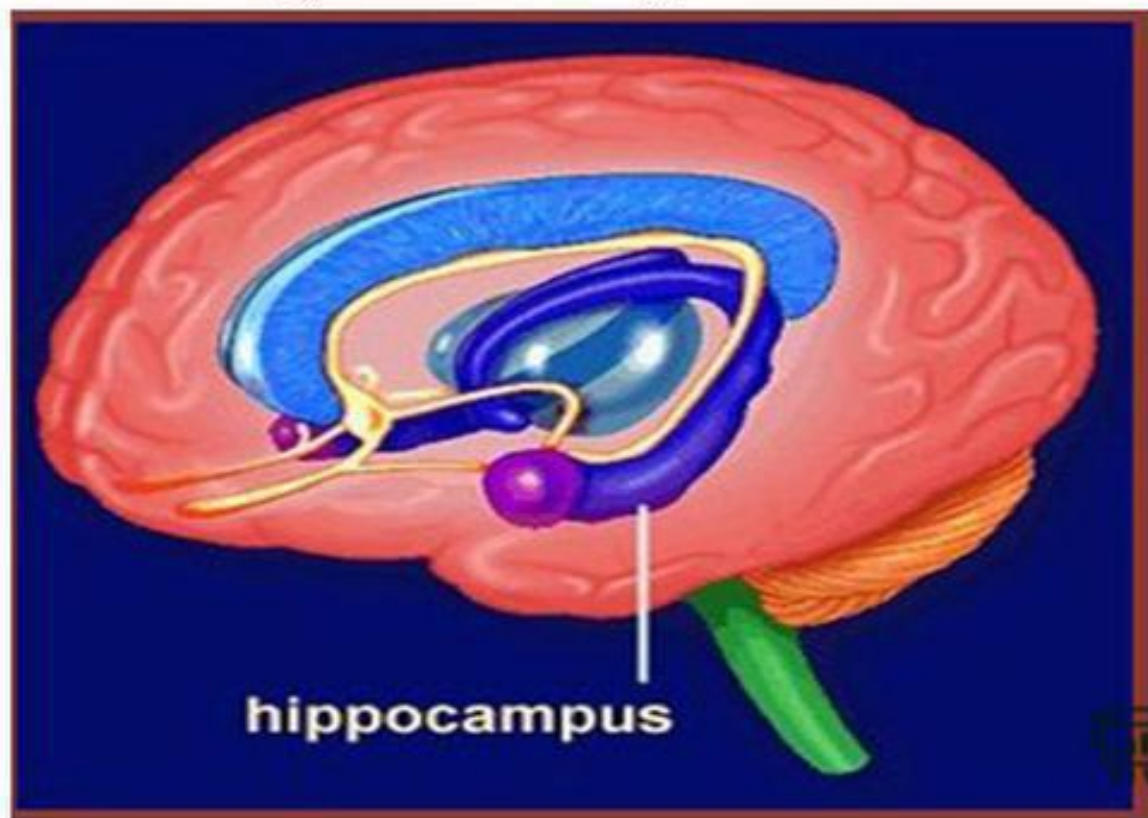
Включает в себя следующие структуры:

- * Обонятельная луковица (*Bulbus olfactorius*)
- * Обонятельный тракт (*Tractus olfactorius*)
- * обонятельный треугольник
- * переднее продырявленное вещество (*Substantia perforata*)
- * поясная извилина (*Gyrus Cinguli*) (eng Cingulate gyrus) : автономные функции регуляции частоты сердцебиений, и кровяного давления
- * парагиппокампальная извилина (*Gyrus hippocampi*)
- * зубчатая извилина (*Gyrus dentatus*)
- * гиппокамп (*Hippocampus*) : требуемый для формирования долговременной памяти
- * миндалевидное тело (*Corpus amygdaloideum*) (eng Amygdala) : агрессия и осторожность
- * гипоталамус (*Hypothalamus*) : регулирует автономную нервную систему через гормоны, регулирует кровяное давление и сердцебиение, голод, жажду, половое влечение, цикл сна и пробуждения
- * сосцевидное тело (*Corpus Mamillare*) (eng Mammillary body) : важен для формирования памяти

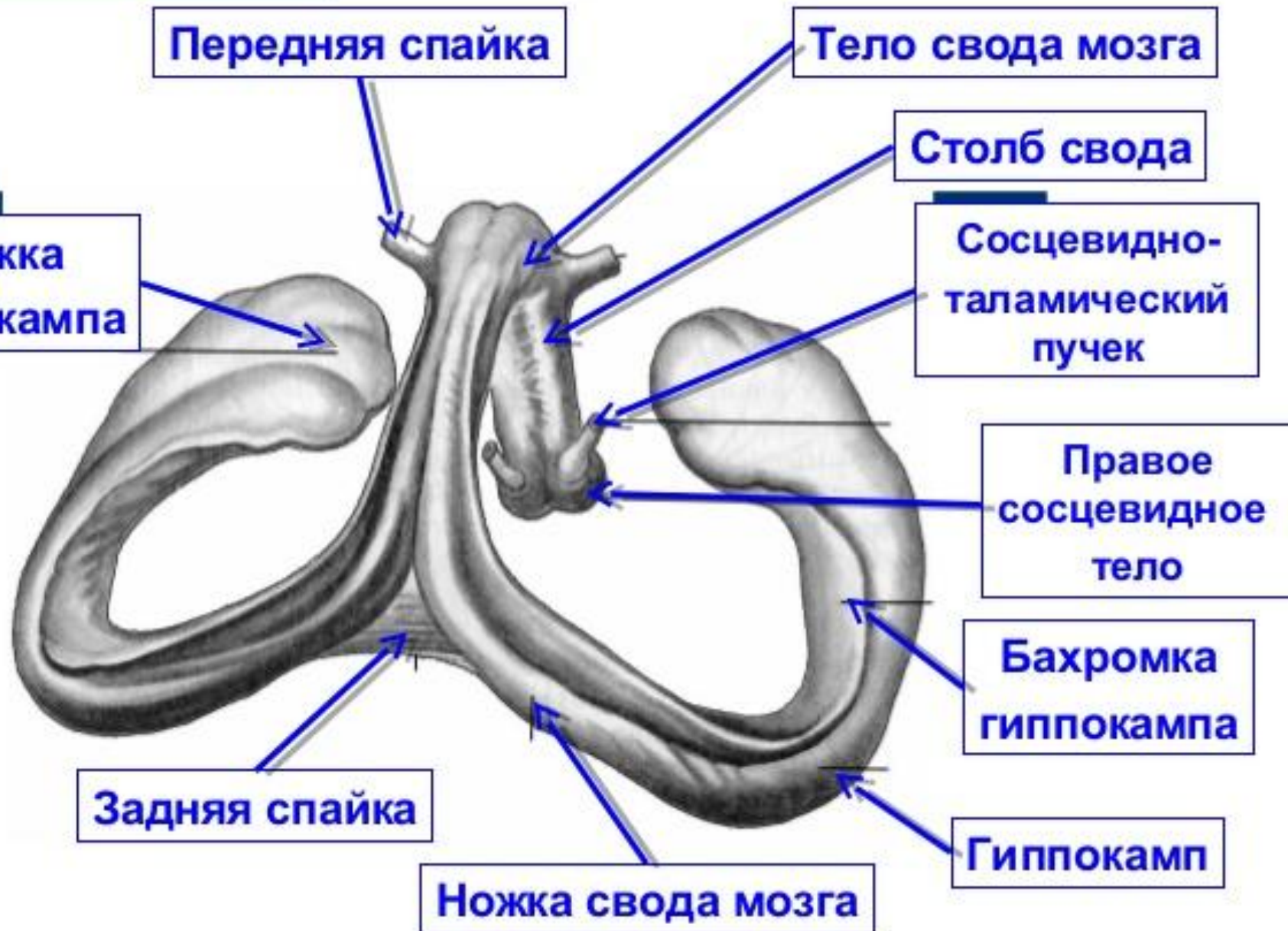
Гиппокамп

(от греч. *Hippocampus* — морской конёк) — расположен в глубине височных долей мозга.

Гиппокамп получает входы от зрительной, обонятельной и слуховой систем. Самой крупной проводящей системой гиппокампа является свод, который связывает гиппокамп с гипоталамусом. Кроме этого, гиппокампы обоих полушарий связаны между собой комиссурой.



Свод мозга, вид сзади



- Гиппокамп и связанные с ним задние зоны лобной коры ответственны за память и обучение.

- Эти образования осуществляют переход кратковременной памяти в долговременную. Повреждение гиппокампа ведет к нарушению усвоения новой информации, образования промежуточной и долговременной памяти.

- *Функция формирования памяти и осуществление обучения связана преимущественно с кругом Пейпеца.*

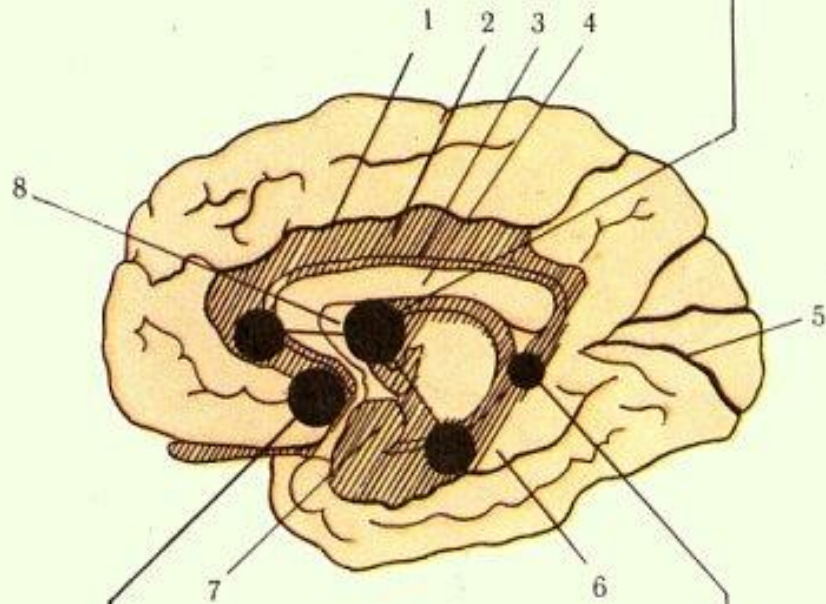
Существует две гипотезы.

- Согласно одной из них гиппокамп оказывает косвенное влияние на механизмы обучения путем регуляции бодрствования, направленного внимания, эмоционально-мотивационного возбуждения. По второй гипотезе, получившей в последние годы широкое признание, _____
- гиппокамп непосредственно связан с механизмами кодирования и классификации материала, его временной организации, т. е. регулирующая функция гиппокампа способствует усилению и удлинению этого процесса и, вероятно, предохраняет следы памяти от интерферирующих воздействий, в результате создаются оптимальные условия консолидации этих следов в долговременную память.
- Гиппокампальная формация имеет особое значение на ранних стадиях обучения, условнорефлекторной деятельности. При выработке пищевых условных рефлексов на звук коротколатентные ответы нейронов были зарегистрированы в гиппокампе, а длинно-латентные ответы — в височной коре. Именно в гиппокампе и перегородке найдены нейроны, активность которых изменялась только при предъявлении спаренных стимулов. Гиппокамп выступает первым пунктом конвергенции условных и безусловных стимулов.

Поражение лимбического комплекса

Нарушения памяти без нарушения других психических функций. Нарушения памяти носят модально-неспецифический характер. Возможны конфабуляции

Массивные очаги поражения лимбического комплекса (прозрачная перегородка, мамиллярные тела). Грубые нарушения памяти модально-неспецифического характера



Поражение медиобазальных отделов лобной коры. Снижение тонуса. Тенденция к акинетическому состоянию, быстрой истощаемости. Возможны депрессии, тоска, страхи

Поражение нижнезадних отделов лимбического комплекса. Снижение памяти на текущие события, не сопровождающееся конфабуляциями

Таблица 231. Синдром поражения медиобазальных отделов большого мозга (лимбического комплекса):

1 — поясная борозда (*sulc. cinguli*); 2 — поясная извилина (*gut. cinguli*); 3 — борозда мозолистого тела (*sulc. corporis callosi*); 4 — мозолистое тело (*corpus callosum*); 5 — шпорная борозда (*sulc. calcarinus*); 6 — парагиппокампальная борозда (*gut. parahippocampalis*); 7 — крючок (*uncus*); 8 — прозрачная перегородка (*septum pellucidum*).

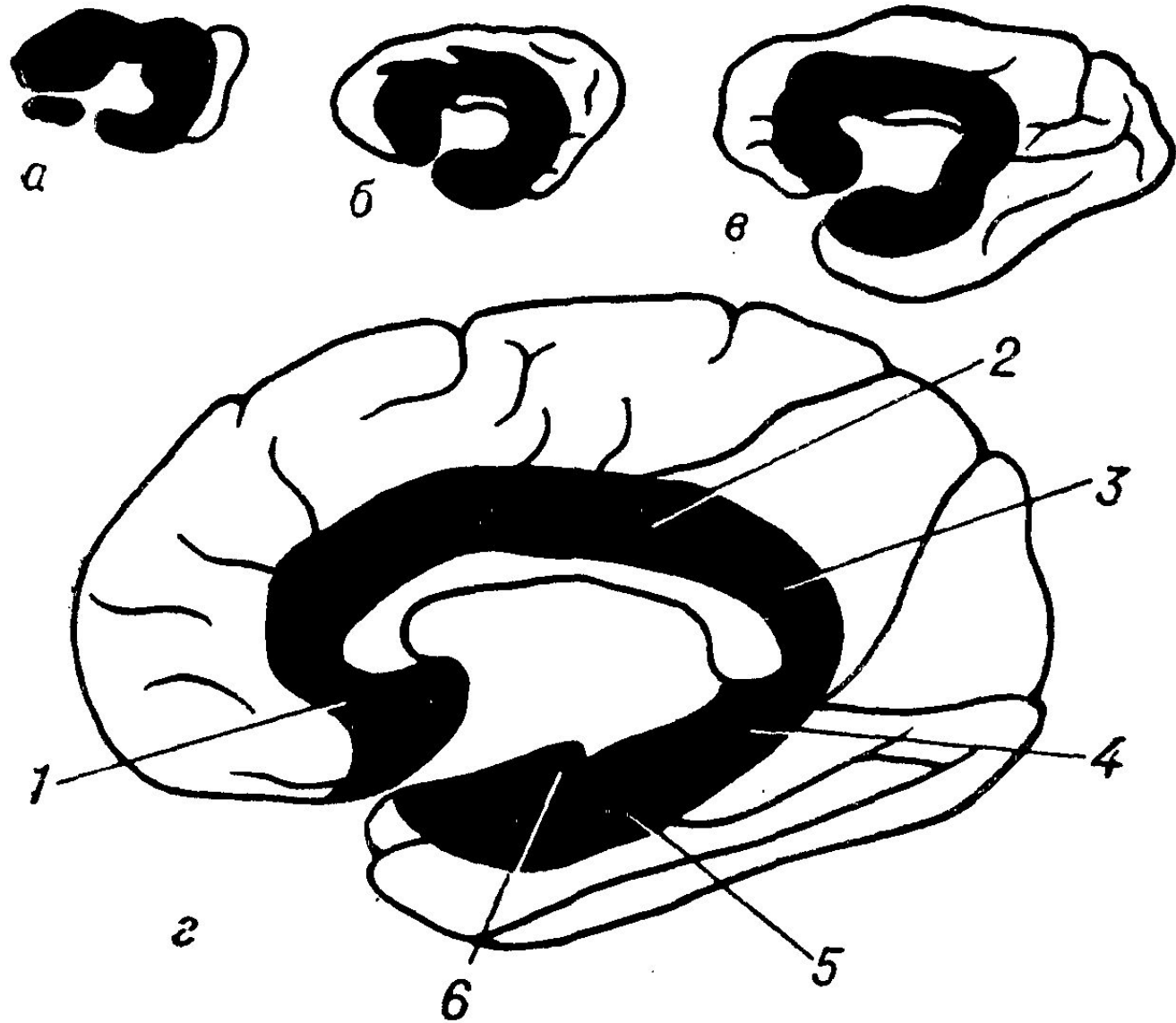
Заболевания ,связанные с нарушением памяти:

- **Болезнь Альцгеймера** — характеризуется потерей нейронов и синаптических связей в коре головного мозга и субкортикальных областях. Гибель клеток приводит к выраженной атрофии поражённых участков, в том числе к дегенерации височных и теменной долей, участков фронтальной коры, поясной извилины.
- **Синдром Корсакова** — разновидность анамнестического синдрома. Основой его является невозможность запоминать текущие события (*фиксационная амнезия*) при более или менее сохранной памяти на прошлое. В связи с этим возникает нарушение ориентировки (так называемая *амнестическая дезориентировка*). В первую очередь это касается времени. Кроме того, имеется дезориентировка в месте и окружающей действительности.

Виды амнезий:

- Ретроградная— больной не помнит события, происходившие до начала амнезии.
- Антероградная— больной теряет способность запоминать события, происходящие после начала заболевания (спровоцированного, например, травмой или стрессом). При этом он может помнить всё, что было раньше. Больной может страдать одновременно ретроградной и антероградной амнезией из-за повреждения средних темпоральных зон и особенно гиппокампа
- Фиксационная— нарушение памяти на текущие (больше, чем на несколько минут) события. Составной элемент синдрома Корсакова.
- Травматическая— амнезия в результате травмы головы (удара, падения на голову). Травматическая амнезия часто временная.
- Синдром Корсакова— тяжёлая антероградная и ретроградная амнезия из-за недостатка витамина В1 в мозгу, в сочетании с другими симптомами. Причиной чаще всего является алкоголизм, хотя и другие причины, например сильное недоедание, могут приводить к тому же синдрому.
- Диссоциированная— амнезия, при которой забываются факты из личной жизни, но сохраняется память на универсальные знания. Диссоциативная амнезия обычно является результатом психической травмы.
- Детская— неспособность всех людей вспомнить, что происходило с ними в младенчестве и раннем детстве. Причины, вероятно, в неразвитости соответствующих областей головного мозга.
- Постгипнотическая— неспособность вспомнить, что происходило во время гипноза.

-
- Существенный вклад в понимание филогенетического развития памяти внес П.П. Блонский. Он высказал и развил мысль о том, что различные виды памяти, представленные у взрослого человека, являются также разными степенями ее исторического развития, и их, соответственно, можно считать филогенетическими степенями совершенствования памяти. Это относится к следующей последовательности видов памяти: **двигательная, аффективная, образная и логическая.**
 - П.П.Блонский высказал и обосновал мысль о том, что в истории развития человечества эти виды памяти последовательно появлялись один за другим.
-

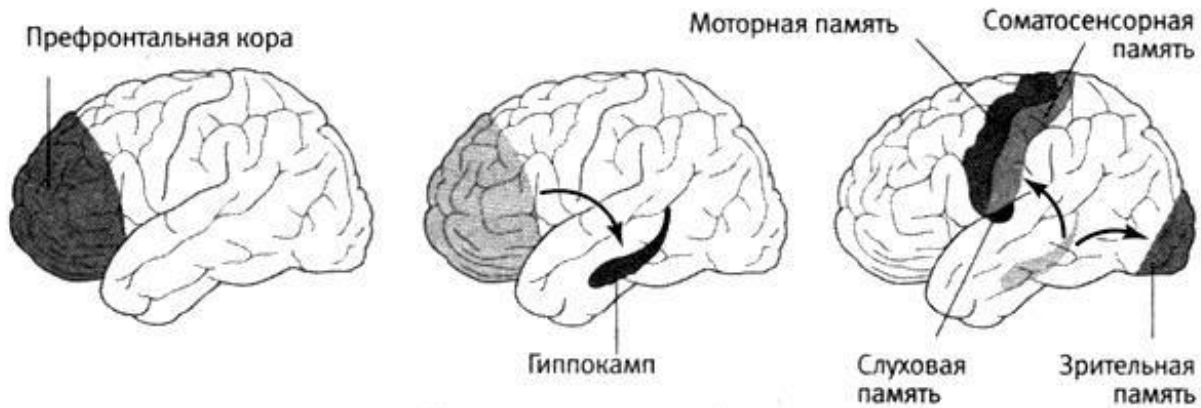


а – крыса, б – кошка, в – обезьяна, г - человек

- В соответствии с типом запоминаемого материала выделяют следующие **четыре вида памяти**.
 - Генетически первичной считают **двигательную память**, то есть способность запоминать и воспроизводить систему двигательных операций (печатать на машинке, завязывать галстук, пользоваться инструментами, водить машину и т. п.),
 - затем формируется **образная память**, то есть возможность сохранять и в дальнейшем использовать данные нашего восприятия. В зависимости от того, какой анализатор принимал наибольшее участие в формировании образа, можно говорить **о пяти подвидах образной памяти**: зрительной, слуховой, осязательной, обонятельной и вкусовой. **Психика человека** ориентирована, прежде всего, на зрительную и слуховую память, отличающихся у него большой дифференциацией (особо «память» на лица, ситуации, интонации и т. п.).

- ❑ Практически одновременно с двигательной формируется **эмоциональная память**, представляющая собой запечатление пережитых чувств, собственных эмоциональных состояний и аффектов.
- ❑ Высшим видом памяти, присущим только человеку, считается **вербальная память** (иногда называемая словесно-логической или семантической). С ее помощью образуется информационная база человеческого интеллекта, осуществляется большинство мыслительных действий (чтение, счет и т. п.). Семантическая память как продукт культуры включает в себя формы мышления, способы познания и анализа, основные грамматические правила родного языка.

Хранение эксплицитной памяти

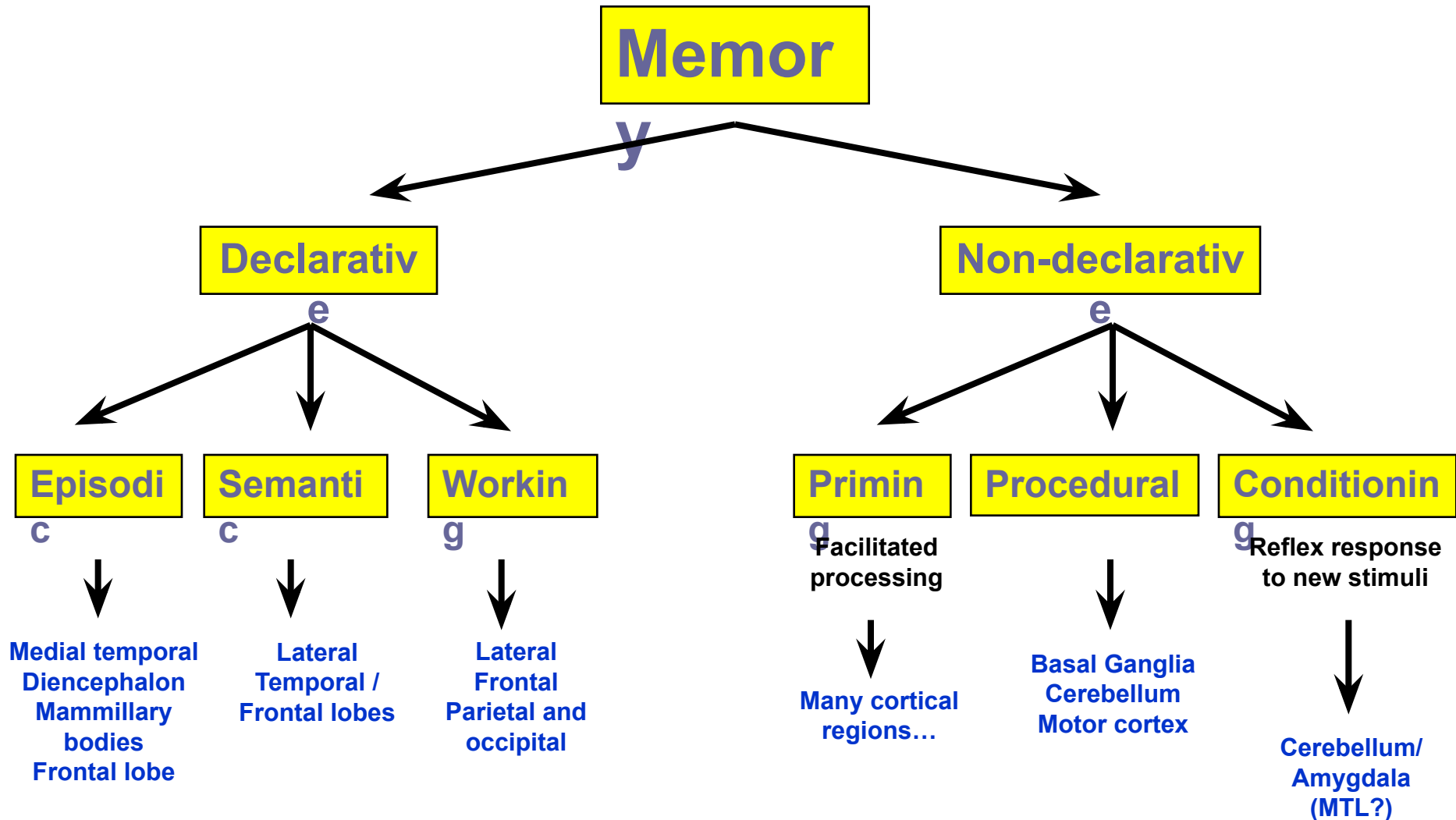


Хранение имплицитной памяти



- Эксплицитные и имплицитные воспоминания обрабатываются и хранятся в разных участках мозга. Кратковременно эксплицитная память на людей, предметы, места, факты и события хранится в префронтальной коре. Эти воспоминания переводятся в долговременную память в гиппокампе, а затем хранятся в частях коры, соответствующих задействованным в них чувствам, то есть в тех самых областях, где эта информация была первоначально обработана. Имплицитные воспоминания о навыках, привычках и условных рефлексах хранятся в мозжечке, полосатом теле и миндалевидном теле.

Taxonomy of Memory



Множество систем памяти

Процессы памяти связаны с **фронтальной, височной и париетальной корой, мозжечком, базальными ганглиями, миндалиной, гиппокампом, неспецифической системой мозга.**

Мозжечок и условный мигательный рефлекс

Миндалина и эмоциональная память

Гиппокамп и оживление следов памяти, инициация ориентировочной реакции

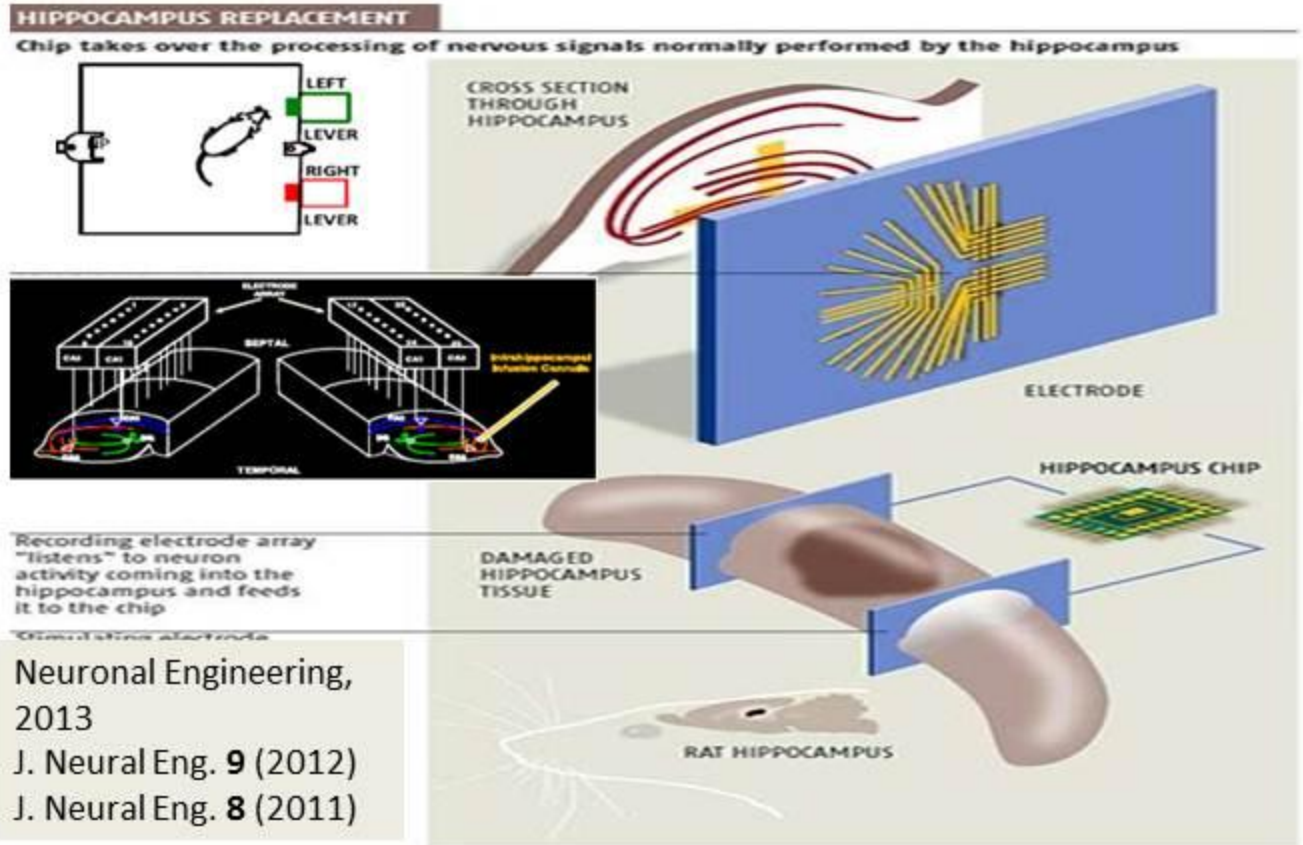
Начиная с 2003 года, в Университете Калифорнии в Лос-Анджелесе (США) группой ученых под руководством Теодора Бергера (Theodore Berger) разрабатывается искусственный гиппокамп крысы^{[3][3][4]}. При моделировании предполагается, что основная функция гиппокампа — это кодирование информации для сохранения в других отделах мозга, играющих роль долговременной памяти. Предполагается также, что ввиду очень большой схожести этого отдела мозга у млекопитающих адаптация к функции гиппокампа человека будет произведена достаточно быстро. Так как ученым были неизвестны методы кодирования, гиппокамп был смоделирован как совокупность нейронных сетей, функционирующих параллельно. Выдвинута гипотеза, что такое предположительное строение настоящего гиппокампа дает возможность при травме обойти поврежденную область целиком. Конструктивно аналог гиппокампа выполнен в виде компьютерного чипа с двумя пучками электродов: входным — для регистрации электрической активности других отделов мозга и выходным — для направления электрических сигналов в мозг.

4. Протезирование гиппокампа



Theodore W. Berger
Professor

Biomedical Engineering
Viterbi School of
Engineering

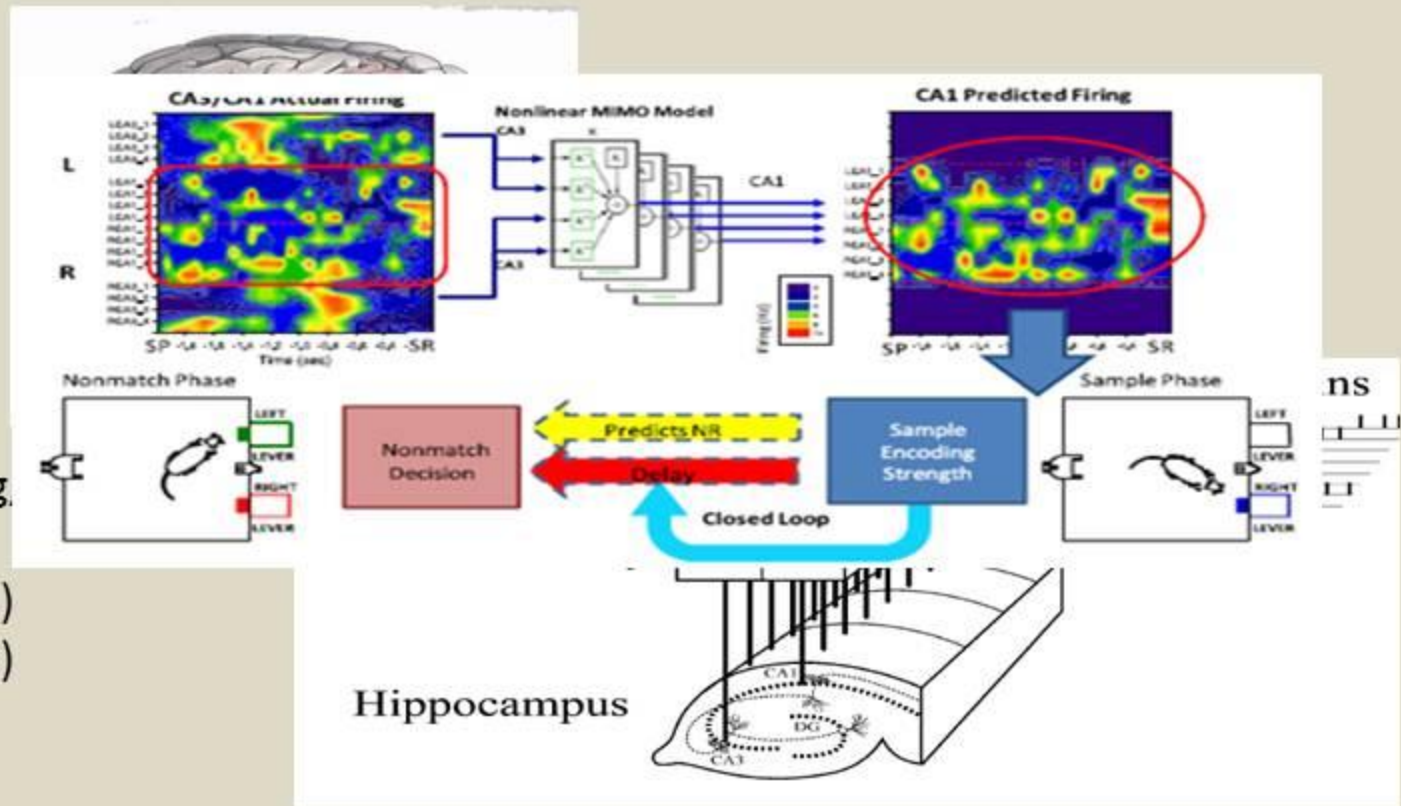


В августе 2006 года начато создание математической модели гиппокампа крысы.

К декабрю 2010 года исследователи из Института Южной Калифорнии совместно с коллегами из Университета Уэйк Форест разработали и протестировали схему^{[5][5][6]}, заменяющую гиппокамп крысы. Исследователи смогли заставить крысу запоминать те или иные действия. Более того, протез гиппокампа смог улучшить способности мозга крысы при одновременной работе с естественным гиппокампом.

Профессор Теодор Бергер предвкушает создание искусственного гиппокампа человека к 2025 году. Но сначала необходимо создать и испытать соответствующий протез на мозге обезьяны.

4. Протезирование гиппокампа



Neuronal Engineering,
2013

J. Neural Eng. 8 (2011)

J. Neural Eng. 9 (2012)



**Спасибо за
внимание!**
