

# Память: механизмы запоминания, кратковременная и долговременная память

Подготовила: студентка 5 курса 501 группы  
Лечебного факультета Румянцева Е. С.

# Определение

Память – это одно из основных свойств нервной системы, выражающееся в способности длительно хранить информацию и многократно вводить ее в сферу сознания и поведения.



# Классификация памяти

-

кратковременная

- долговременная

- декларативная

- процедурная

- рабочая

# Кратковременная память(КП)

- *Кратковременная память(КП)* представляет первый этап формирования следа памяти(энграммы). Ее существование во времени ограничено, след в КП неустойчив. Объем информации, одновременно сохраняемой в КП, ограничен. Поэтому более поздние следы вытесняют более ранние.
- КП сохраняется в гиппокампе.
- В качестве механизма КП большинство ученых рассматривают многократное циркулирование импульсов (реверберацию) по замкнутой цепочке нейронов, а также некоторые изменения клеточной мембраны.
- *В кратковременной памяти мы «живем».*

# Долговременная память(ДП)

- *Долговременная память(ДП) — второй этап формирования следа памяти, который переводит его в устойчивое состояние. Энграмма в ДП устойчива, время её хранения не ограничено, так же как и объем информации, сохраняемой в ДП.*
- Согласно концепции временной организации памяти, след памяти, прошедший консолидацию и попавший на хранение в ДП, не подвергается разрушающему действию амнестических агентов, которые обычно стирают КП.
- В качестве механизма ДП рассматривают устойчивые изменения нейронов на клеточном, молекулярном и синаптическом уровнях.
- *Обращение к прошлому опыту, который необходим, чтобы понять настоящее, — это функция долговременной памяти.*

# Ретроградная амнезия после травмы

Известно, что сразу после травмы (через 30 с) человек еще помнит все события, ей предшествующие, но если его опросить через 3—5 или 5—20 мин, пострадавший уже не может вспомнить все обстоятельства происшествия.

*Почему так происходит?*

- Амнезия возникает за счет нарушения процессов перевода информации из кратковременной памяти в долговременную, т.е. процесса консолидации, который начинается на стадии КП и продолжается в ДП. След памяти под влиянием амнестического агента(травмы) разрушается, если он до этого не успел консолидироваться, и эти разрушения необратимы. Чем больше интервал времени от момента завершения обучения до момента предъявления амнестического агента, тем слабее его разрушающее действие на память



# Декларативная память(ДП)

- Под *декларативной памятью* понимают запоминание объектов, событий, эпизодов. Это память на лица, места событий, предметы. Декларативная память часто основана на ассоциации одновременно действующих раздражителей.
- Декларативная память является сознательной, так как предполагает, что человеку знакомы объекты, события или образы, которые извлекаются из памяти. Декларативное обучение происходит быстро: иногда уже после первого «урока» информация о событии, произошедшем в определенное время и в определенном месте, запечатлевается сразу и навсегда.

# Декларативная память(ДП) - 1

- След в декларативной памяти может храниться годами.
- Морфологический субстрат ДП: медиальные части височных долей, включающие гиппокампальную формацию, энториальную и парагиппокампальную кору, и структуры таламуса, расположенные по средней линии. Наибольшее значение в формировании ДП имеют передняя и задняя височная кора (выявлено М. Мишкиным в экспериментах с разрушением всех указанных структур у обезьян).
- *С помощью декларативной памяти мы различаем знакомые и незнакомые объекты(лица, места, предметы).*

# Оливер Сакс (1933-2015)

- Диагноз: увеальная меланома с метастазами в печень и мозг, прозопагнозия, наркозависимость (в 60-е гг.)
- Сакс долгие годы работал неврологом в Бронксе, США. Известен благодаря своими работами «Человек, который принял жену за шляпу», «Антрополог на Марсе» (сборники рассказов), в которых он описывает пациентов, пытающихся жить с такими болезнями как синдром аутизма, паркинсонизм, эпилепсия, шизофрения и другие.



# Оливер Сакс (1933-2015) - 1

- Сакс страдал наследственной формой прозопагнозии – иными словами, лицевой слепотой. Люди с прозопагнозией зачастую не могут распознать лица самых близких друзей и родственников, а иногда не узнают самих себя в зеркале. В интервью 2010 года Сакс признался, что он не распознает лица людей и больше обращает внимания на их голос, манеру речи и одежду. Так в своей самой известной книге «Человек, который принял жену за шляпу» Сакс описывает пациента с тем же заболеванием, которым он страдал на протяжении всей жизни.
- Однако забывчивость Сакса не ограничивается только лицами, также он забывал места, маршруты и имена, в связи с чем часто оказывался в интересных ситуациях. Со слов его старого друга, доктора Джонатана Миллера, «проблемы Сакса лежат глубже - он помнит вещи, которые никогда не происходили».

# Процедурная память (ПП)

- *Процедурная память — это память на действия. Она представлена моторными навыками, а также классическими условными и инструментальными рефлексам.*
- Процедурная память – бессознательная(не требуется представление об объекте) и работает несколько медленнее декларативной.
- В зависимости от вида ПП вовлекаются различные сенсорные и моторные системы мозга, обеспечивающие специфичность выполняемых действий и навыков. Процедурная память при неупотреблении и без поддержки соответствующим подкреплением склонна к угасанию.

# Рабочая(оперативная) память (РП)

- Рабочая память— это временно актуализированная система следов памяти, которая оперативно используется во время выполнения различных когнитивных действий (перцептивных, мыслительных и др.) и реализации целенаправленного поведения.
- Рабочая память позволяет обрабатывать информацию в режиме «on-line» во время мыслительной и исполнительной деятельности. Термин «рабочая память» был введен, чтобы избежать путаницы с КП, которая относится к кратковременному сохранению следов сенсорных стимулов. Термин «рабочая память» применяется исключительно для следов, извлеченных из памяти.

# Рабочая(оперативная) память (РП) - 1

- Морфологический субстрат: нейроны памяти префронтальной коры. Эти нейроны пространственно селективны (разная локализация объекта, место которого нужно помнить во время задержки, активирует различные группы нейронов.) Нижняя её часть отвечает за непространственную зрительную РП (на лица, объекты), а дорзолатеральная – за пространственную зрительную рабочую память( используемая при игре в шахматы, во время ориентирования по карте, запоминания картин).
- *Благодаря РП мы можем извлекать и «держат в уме» небольшие фрагменты информации, необходимые для сиюминутной деятельности.*

# Почему мы не помним или очень быстро забываем сновидения?

- При исследовании метаболической активности структур мозга методом ПЭТ в цикле бодрствование—сон во время парадоксального сна была выявлена сильная инактивация префронтальной (дорзолатеральной и орбитальной) коры (ответственна за рабочую память). Одновременно мощная активация охватывает лимбическую систему (особенно миндалину) и часть ассоциативной зрительной и слуховой коры.
- Во время парадоксального сна параллельно инактивации префронтальной коры отмечена редукция высвобождения норадреналина и серотонина (из синего пятна и ядер шва) — медиаторов, ответственных за обучение на отрицательном и положительном подкреплении (Hobson J.E., Stickgold R., Pace-Schott E.F., 1998).

Новые комбинации образов, которыми так насыщены сновидения, вследствие блокады норадренергической и серотонинергической систем не получают подкрепления и из-за инактивации механизма рабочей памяти не переписываются на место постоянного хранения.



# Миндалевидное тело в процессах памяти

- Миндалины у человека — сложное комплексное образование, включающее несколько групп ядер, расположенных в глубине височной доли и имеющих многочисленные связи со многими структурами мозга. Наиболее часто в миндалине выделяют *дорзомедиальную (или центральное ядро)* и *базолатеральную части (или латеральное ядро)*.
- Центральное ядро представляет выход миндалин к исполнительным механизмам, а базолатеральное является «хранилищем» памяти в миндалине.



# Миндалевидное тело в процессах памяти-1

- Миндалины обеспечивают быстрое и прочное запечатление в памяти эмоциональных событий часто после одноразового обучения. Эмоциональная память зависит от силы НА-ергических модулирующих влияний.

Пример:

Прием по поводу ишемической болезни сердца наиболее распространенных лекарств, блокирующих симпатическую систему (пропранолола), приводит к снижению метаболической активности миндалины, необходимой для формирования эмоциональной памяти. Такие больные демонстрируют избирательное нарушение памяти, связанной с эмоциональными эпизодами, при сохранности памяти на нейтральные, неэмоциональные события.

- Миндалины отвечают за «возрождение» эмоций в связи с какими-то событиями, «замурованных» в памяти. Таким образом она является связующим звеном между гиппокампом и префронтальной корой.

# Гиппокамп в процессах памяти

- В последнее время получены данные о *способности гиппокампа различать комплексные раздражители*.
- Эксперименты на животных показали, что удаление гиппокампа лишает животное способности обнаруживать общие элементы в различных стимульных комплексах. Крысы, лишённые гиппокампа, по сравнению с интактными животными, быстрее и легче вырабатывают дифференцировки на комплексы в виде последовательности запахов, различающихся лишь одним компонентом.
- Интактное животное, чтобы научиться различать комплексы стимулов, должно пройти через стадию, когда стимулы, имеющие общий элемент, смешиваются. Это различие объясняется тем, что у оперированных животных происходит слияние (фузия) всех компонентов последовательности в единый комплекс, что облегчает различение самих комплексов, но не позволяет выявлять отдельные их составляющие.

# Гиппокамп в процессах памяти -1

- Полагают, что у интактного животного гиппокамп осуществляет *диффузию элементов комплекса*.
- Это свойство гиппокампа позволяет ему оживлять все следы ДП (как ранние, так и более поздние) и работать с большим их набором, что делает память обученного животного более гибкой. Удаление гиппокампа делает реакции животного стереотипными. На новые раздражители оно реагирует так же, как на старые. Оперированное животное трудно переучивается.



# Гиппокамп в процессах памяти -2

- Хорошо известен эффект растормаживания ранее приобретенных условных связей под влиянием действия экстраординарного раздражителя. Его связывают с возникновением ориентировочного рефлекса, реализуемого за счёт «нейронов новизны» вентрального гиппокампа. Полагают, что во время ориентировочной реакции гиппокамп актуализирует следы памяти, что позволяет ее гибко использовать в поведении.
- Экспериментально установлено участие гиппокампа в регулировании различных действий в пространстве, особенно тех, которые требуют гибкой стратегии нахождения пути. Это подтверждает наличие у пациентов с повреждениями гиппокампа проблем с пространственным поведением, в частности, с нахождением пути к заданной цели.

# Гиппокамп в процессах памяти -2

- По-видимому, гиппокамп непричастен к формированию ни декларативной, ни процедурной памяти, а только к манипуляции следами памяти. Гиппокамп можно охарактеризовать как «менеджер долговременной памяти».

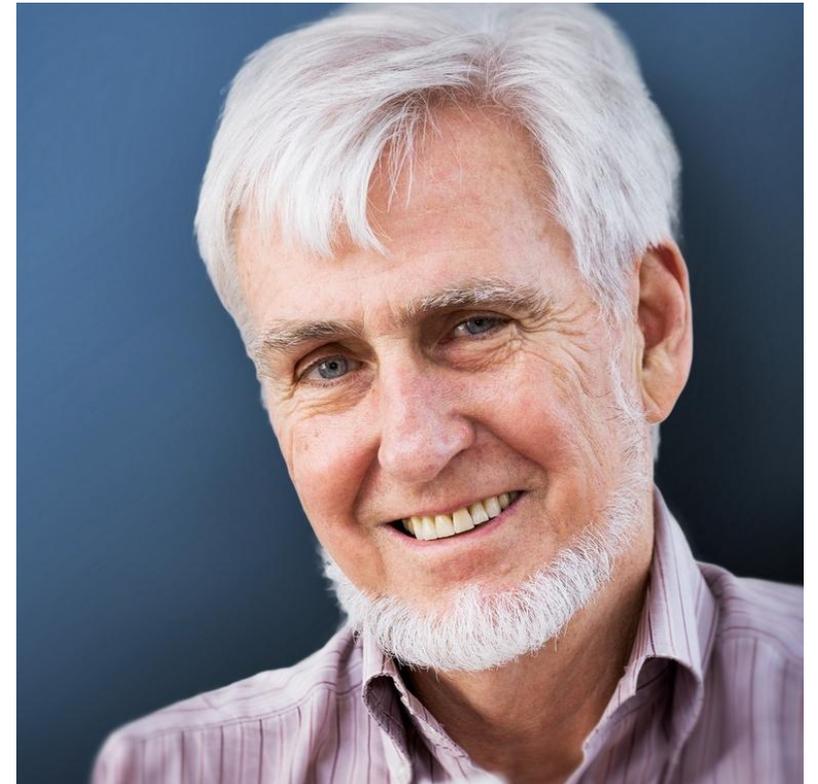


# Навигационная система мозга

- В 2014 году группе американских и норвежских учёных (Джон О'Киф, Май-Бритт Мозер и Эдвард И. Мозер) была присвоена Нобелевская премия «за открытие системы клеток в мозге, которая позволяет ориентироваться в пространстве». По-другому она называется «внутренняя GPS». Она позволяет человеку ориентироваться в пространстве и является субстратом сложных когнитивных функций.

# Нейроны места

- Джон О'Киф с коллегами провели серию экспериментов со свободно двигающимися крысами, во время которых они проводили внеклеточную регистрацию активности гиппокампа. О'Киф и его коллеги обнаружили, что активность главных клеток областей Са1 и Са3 была почти точно предсказана пространственным положением животных. О'Киф назвал эти клетки **нейронами места**.



# Нейроны места - 1

- Нейроны места обычно неактивны, но сильно увеличивают свою активность, когда животное проходит через место, в котором находится область активации нейрона. Разные клетки места чувствительны к разным частям окружающего пространства, так что в любом месте активна только небольшая группа таких клеток, что с точностью кодирует местоположение животного. Для одной среды срабатывание нейронов места постоянно во времени и позволяет среде и основным ориентирам оставаться прежними.
- Однако в другой среде нейроны места могут изменять локацию своей активности или прекращать активность вообще. Этот процесс называется ремэппингом. Таким образом, любая среда будет иметь определенную репрезентацию нейрона места.

# Нейроны-решётки

- В 2005 году Мей-Бритт и Эдвард Мозеры открыли другой тип нейронов, которые были задействованы в обработке пространственной информации. Как и нейроны места, эти клетки активировались в момент нахождения в определенном месте. Хотя вместо того, чтобы активизироваться только один раз в определенной среде, они активировались по всей площади регулярным треугольным рисунком по принципу «замощения». Благодаря их регулярной и повторяющейся природе Мозеры назвали эти нейроны **«решеткой»**.

# Нейроны-решётки - 1

- Решетки считаются самыми многочисленными клетками в поверхностных слоях средней энторинальной коры (СЭК), хотя их можно встретить и в более глубоких слоях.
- Учёные полагают, что с наибольшей вероятностью решетчатые нейроны являются субстратом для интеграции территории и, несомненно, влияют на активность нейронов места, хотя они необязательно полностью ее определяют.
- Клетки-решётки генерируют систему координат и позволяют точно определить своё местоположение и найти путь.

# Нейроны направления головы

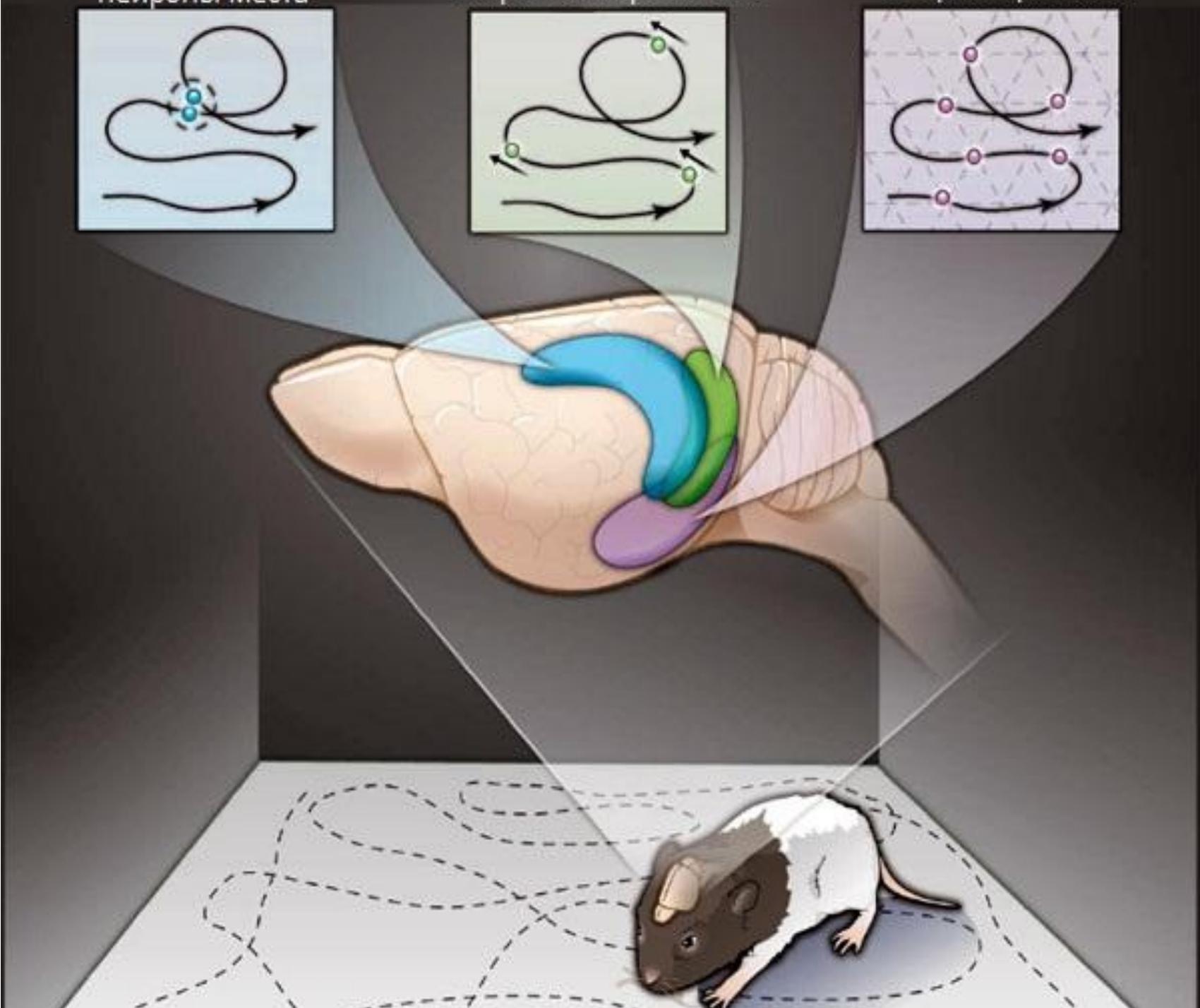
- **Нейроны направления головы** отличаются от нейронов места тем, что они активны во всех средах. Когда они вращаются, они делают это связно, как единая популяция.
- Например, если одна ячейка имеет предпочтительное направление при  $60^\circ$ , а другая — при  $120^\circ$ , тогда, когда животное переместится в другую среду, два нейрона изменят свое предпочтительное направление активации вместе, чтобы поддерживать то же угловое соотношение в  $60^\circ$ .

# Нейроны направления головы - 1

- Нейроны направления головы могут активировать потенциалы действия в любом месте в окружающей среде, но активизируются только тогда, когда голова животного ориентирована в предпочтительном направлении ячейки в горизонтальной плоскости.
- Клетки направления головы были идентифицированы в ядрах таламуса, в мамиллярных телах и энторинальной коре, некоторые из которых проецируют информацию напрямую в гиппокамп.

# Нейроны границы

- Эти клетки активизировались вблизи границ среды, таких как стены или острые края, и были хорошо управляемы направлением головы.
- Например, **нейрон границы** полностью настраивался на границу, которая находится к югу от животного. Если вторая граница внесена параллельно первой границе, нейрон развивает новое поле активации вдоль северного края новой границы. Влияние нейронов границы на активность нейронов места требует непосредственных исследований. Хотя уже известно, что клетки границы имеют проекцию на гиппокамп. Следовательно, можно предположить, что их активность формирует активность клеток места.



# Пространственное восприятие человека

Ощущение себя в пространстве и умение ориентироваться в нём очень важны для человека. Навигация осуществляется за счёт взаимосвязи чувства своего места в пространстве и чувства расстояния, в основе которого – движение и знание своего предыдущего местоположения.



# Формирование памяти

- Ранее считалось, что кратковременные воспоминания формируются в гиппокампе, после чего созревают и транспортируются в неокортекс. Воспоминания об особых событиях хранятся вне гиппокампа: при его повреждении часть долговременных воспоминаний сохраняется, хотя новые больше не формируются. Следы воспоминаний, содержащие детали событий, остаются в гиппокампе, более общие воспоминания – в неокортексе.
- В 2012 году были открыты «engram cells», которые могут быть помечены и отслежены. Они хранят специфические воспоминания, могут быть активированы и инактивированы.
- Клетки памяти обнаружены в гиппокампе, префронтальной коре и миндалевидном теле (эмоциональный компонент воспоминаний).

Клетки миндалевидного тела остаются неизменными. Они связаны с «engram cells» гиппокампа и префронтальной коры.

# Формирование памяти - 1

- По данным 2017 года, воспоминания сохраняются в «engram cells» и в гиппокампе, и в префронтальной коре, но в коре остаются «молчащими» некоторое время. В течение 2х недель клетки в коре постепенно созревают (анатомические и физиологические изменения), и, когда этот процесс заканчивается, они становятся активными, а клетки гиппокампа – «молчащими». Если на пути между гиппокампом и префронтальной корой где-то возникает блок - память не "созреет", то есть не сможет быть "вызвана" в будущем.

# Формирование памяти - 2

- Но, как показывают исследования, традиционная теория формирования памяти может быть спорной, потому что воспоминания формируются быстро одновременно в префронтальной коре и в гиппокампе в тот день, когда они были получены. Они формируются параллельно, после чего их пути расходятся: префронтальная кора становится сильнее, а гиппокамп – слабее.
- Engrams формируются в префронтальной коре. Это подвергает сомнению гипотезу о том, что есть перемещение воспоминаний из гиппокампа в кору, но подтверждает одновременный ход этих процессов.

**Спасибо за внимание!**