



# Забудьте это название

Алексей Созинов  
Институт психологии РАН

# Чужой эпиграф

The existence of forgetting has never been proved: we only know that some things do not come to our mind when we want them to.

(Friedrich Nietzsche, 1844–1900)

## **Forgetting**

Preliminary considerations

*Henry L. Roediger III,  
Yana Weinstein, and Pooja K. Agarwal*

<https://www.taylorfrancis.com/books/e/9780203851647/chapters/10.4324/9780203851647-6>

# Определение?

## «Мягкое» и «жесткое» определение

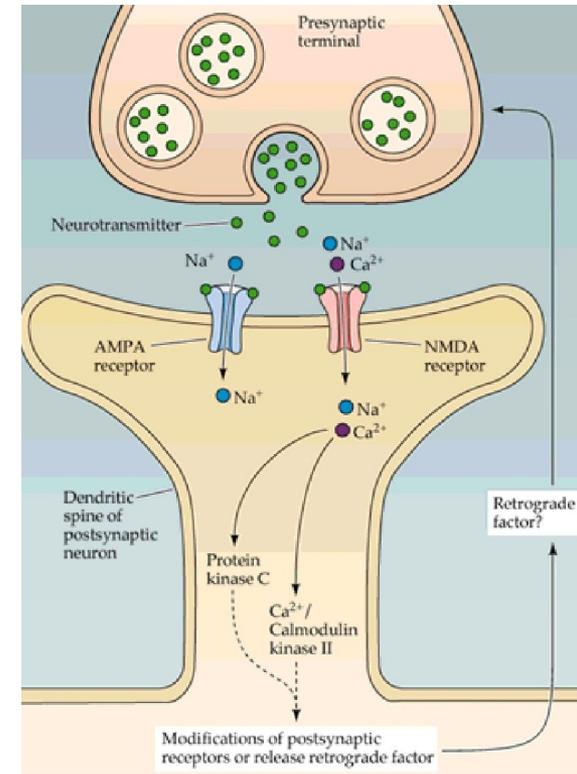
- Интерференция
- Распад
- Торможение (RIF, намеренное)
- Амнезия



Подробнее: обзор в 2-х частях  
Нуркова В.В., Гофман А.А.  
<http://npsyj.ru/articles/detail.php?article=6708>

# После забывания обучение заново проходит иначе

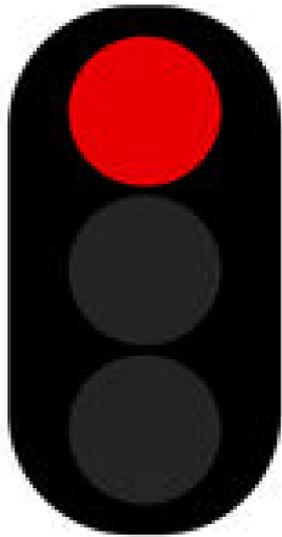
- Обучение условному страху у крыс в младенчестве требует NMDA-рецепторов
- Это поведение забывается через 14 дней
- И даже во взрослом возрасте повторное обучение NMDA-рецепторов не требует



- Li S., Callaghan B.L., Richardson R. Infantile amnesia: forgotten but not gone // Learning & Memory. 2014. V.21. No.3. P. 135–139.
- Li S., Richardson R. Traces of memory: reacquisition of fear following forgetting is NMDAr-independent // Learning & Memory. 2013. V.20. No.4. P. 174-182.

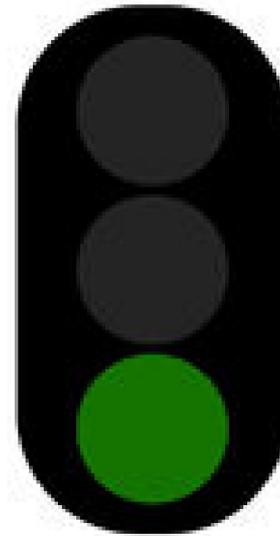
# Теоретические основы

Память как чердак



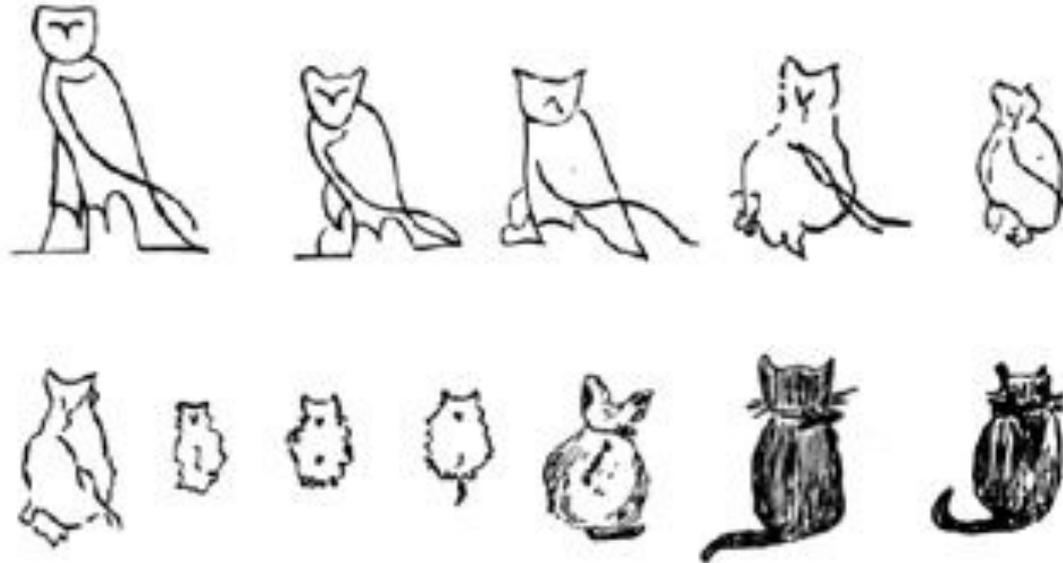
память vs.  
забывание

Память как аспект  
опыта



память = забывание

# Реорганизация памяти



- Александров Ю.И. Научение и память: традиционный и системный подходы // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. 2005. Т.55. №6. С. 842-860.
- Блонский П.П. Память и мышление. – СПб.: Питер, 2001. 288 С.
- Ляудис В.Я. Память в процессе развития. – М.: МПСИ; Воронеж: МОДЭК, 2011. 288 С.
- Alexandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V., Shevchenko D. G., Averkin R. G., Matz V. N., Laukka S., Korpusova A. V. A subset of cingulate cortical neurons is specifically activated during alcohol-acquisition behaviour // Acta Physiol. Scand. 2001. V. 171. P. 87-97.
- Alexandrov Yu.I., Sozinov A.A., Svarnik O.E., Gorkin A.G., Kuzina E.A., Gavrilov V.V. Neuronal bases of systemic organization of behavior // Advances in Neurobiology. Systems Neuroscience / Ed. A. Yu. - Springer, 2018. P. 1-33.
- Bartlett F.C. Remembering: A Study in Experimental and Social Psychology. – N.Y.: Cambridge University Press, 1995.
- Furman O., Mendelsohn A., Dudai Y. The episodic engram transformed: Time reduces retrieval-related brain activity but correlates it with memory accuracy // Learning & Memory. 2012. V.19. P. 575-587.
- McKenzie S., Eichenbaum H. Consolidation and reconsolidation: Two lives of memories? // Neuron. 2011. V.71. No.2. P. 224-233.

# Запоминание значит забывание

и иногда наоборот

В статье проводится анализ забывания как базового и преимущественно продуктивного мнемического процесса.

Забывание: проблема наличия следа памяти, его доступности и намеренного контроля

В.В. Нуркова, А.А. Гофман

Национальный психологический журнал № 3(23) 2016

<http://npsyj.ru/articles/detail.php?article=6708>

We propose forgetting  
complements sleep-dependent consolidation and facilitates  
gist abstraction especially at high memory loads

**Sculpting memory during sleep: concurrent consolidation and forgetting**

Gordon B Feld<sup>1,2</sup> and Jan Born<sup>2,3</sup>

Current Opinion in Neurobiology 2017, 44:20–27

<http://dx.doi.org/10.1016/j.conb.2017.02.012>

As a critical component of a healthy memory management system, forgetting has received increasing attention.

**Genetic dissection of active forgetting in labile and consolidated memories in *Drosophila***

Yang Gao<sup>a,1</sup>, Yichun Shuai<sup>b,1</sup>, Xuchen Zhang<sup>a,1,2</sup>, Yuwei Peng<sup>a,1</sup>, Lianzhang Wang<sup>a</sup>, Jing He<sup>a</sup>, Yi Zhong<sup>a,3</sup>, and Qian Li<sup>a,3</sup>

[www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1903763116](http://www.pnas.org/cgi/doi/10.1073/pnas.1903763116)

# Чем забывание похоже на память?

активность, стадийность, нейрохимия,  
зависимость от сна, материала, задачи

# Активное забывание



- Berry J.A., Davis R.L. Active forgetting of olfactory memories in *Drosophila* // *Progress in Brain Research*. 2014. V.208. P. 39-62.
- Berry J.A., Cervantes-Sandoval I., Chakraborty M., Davis R.L. Sleep facilitates memory by blocking dopamine neuron-mediated forgetting // *Cell*. 2015. V.161. P. 1656-1667.
- Hardt O., Nader K., Nadel L. Decay happens: the role of active forgetting in memory // *Trends in Cognitive Science*. 2013. V.17. No.3. P. 111-120.
- Langille J.J. Remembering to forget: A dual role for sleep oscillations in memory consolidation and forgetting // *Frontiers in Cellular Neuroscience*. 2019. V.13. Article 71.
- Liu Y. Du S., Lv L., Lei B., Shi W., Tang Y., Wang L., Zhong Y. Hippocampal activation of Rac1 regulates the forgetting of object recognition memory // *Current Biology*. 2016. V.26. No.17. P. 2351-2357.
- Parvez K., Rosenegger D., Orr M., Martens, K., Lukowiak K. Learning at a snail's pace // *Canadian Journal of Neurological Sciences*. 2006. V.33. P. 347-356.
- Sangha S., Scheibenstock A., Martens K., Varshney N., Cooke R., Lukowiak K. Impairing forgetting by preventing new learning and memory // *Behavioral Neuroscience*. 2005. V.119. No.3. P. 787-796.
- Sangha S., McComb C., Lukowiak K. Forgetting and the extension of memory in *Lymnaea* // *The Journal of Experimental Biology*. 2003. V.206. P. 71-77.

## Right Pedal Dorsal 1 (RPeD1)

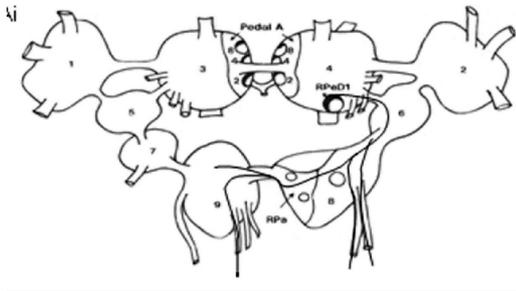
### **снижение частоты дыхания дыхальцем**

- Интернейрон, ДА, «генератор ритма» дыхания
- Возможно удаление сомы без нарушения синтеза белка в отростках
- Без сомы этого нейрона не формируется долговременная память, угашение, нет эффекта реконсолидации
- Улитки, у которых была удалена сома этого нейрона, не могли обучиться новому поведению даже при смене контекста, но не могли также забыть поведение, которое было сформировано до повреждения этого нейрона



Прудовик обыкновенный

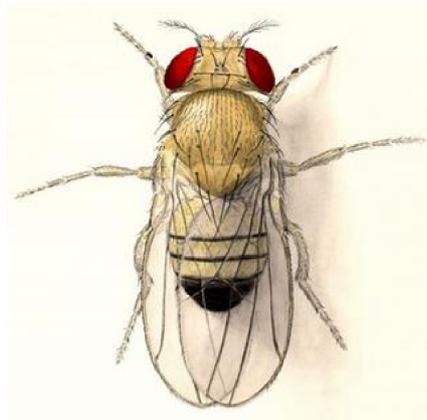
Правый pedalный ганглий



## Rutabaga protein in mushroom bodies

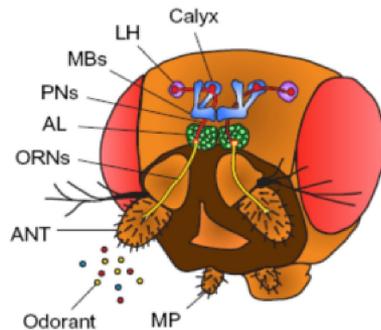
### **избегание аверсивного запаха**

- Нейроны Кэньона: белок, появляющийся при совпадении нового запаха и значимого события (электрический шок)
- Блокирование активности дофаминовых нейронов в период между обучением и воспроизведением аверсивного поведения приводит не к нарушению поведения, а к отсрочке забывания
- Животные, не имеющие DAMB-рецепторов, лишены обычной возможности забыть новое поведение и не переучиваются



Дрозофила

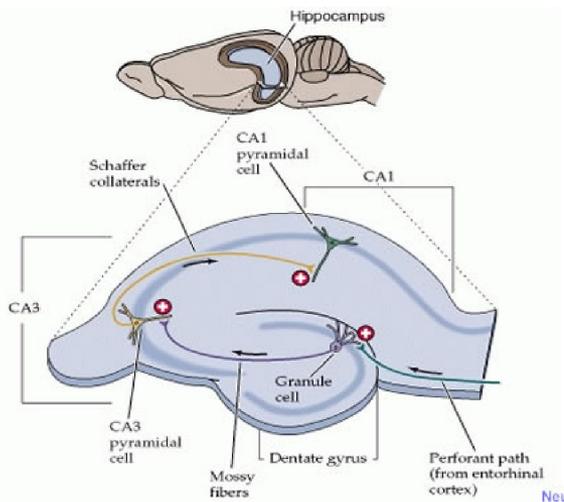
### Грибовидные тела





Крыса

## Дорзальный гиппокамп



## GluA2-рецепторы, NMDA-N2B-рецепторы

### **предпочтение нового объекта**

- GluA2-AMPA нарушает сформированное поведение. GluN2B-NMDA участвуют в долговременной депрессии
- Блокирование эндоцитоза GluA2-AMPA предотвращает забывание. При этом обучение еще одному новому объекту улучшается, но сопровождается эффектом ретроактивной интерференции
- Блокада GluN2B-NMDA снижает забывание
- Активация GluN2B-NMDA усиливает забывание

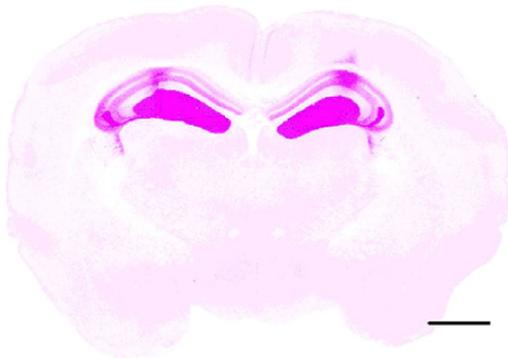
## Рецепторы Rac-1

### **несколько гиппокамп-зависимых тестов**



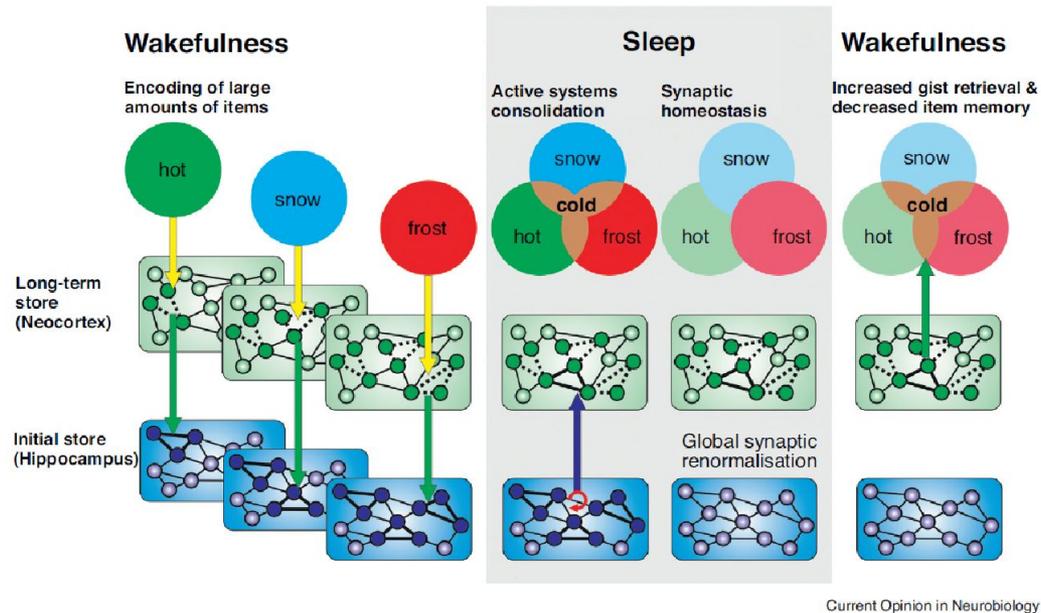
Мышь

Гиппокамп



- Активация Rac-1 снижает длительность срока воспроизведения предпочтения нового объекта
- Подавление Rac-1 увеличивает длительность срока воспроизведения предпочтения нового объекта
- Активация Rac-1 связана с эффектом интерференции, если вторая задача предъявлена на поздних сроках консолидации первой
- Подавление Rac-1 снижает эффект интерференции, если вторая задача предъявлена на поздних сроках консолидации первой

# Забывание во сне

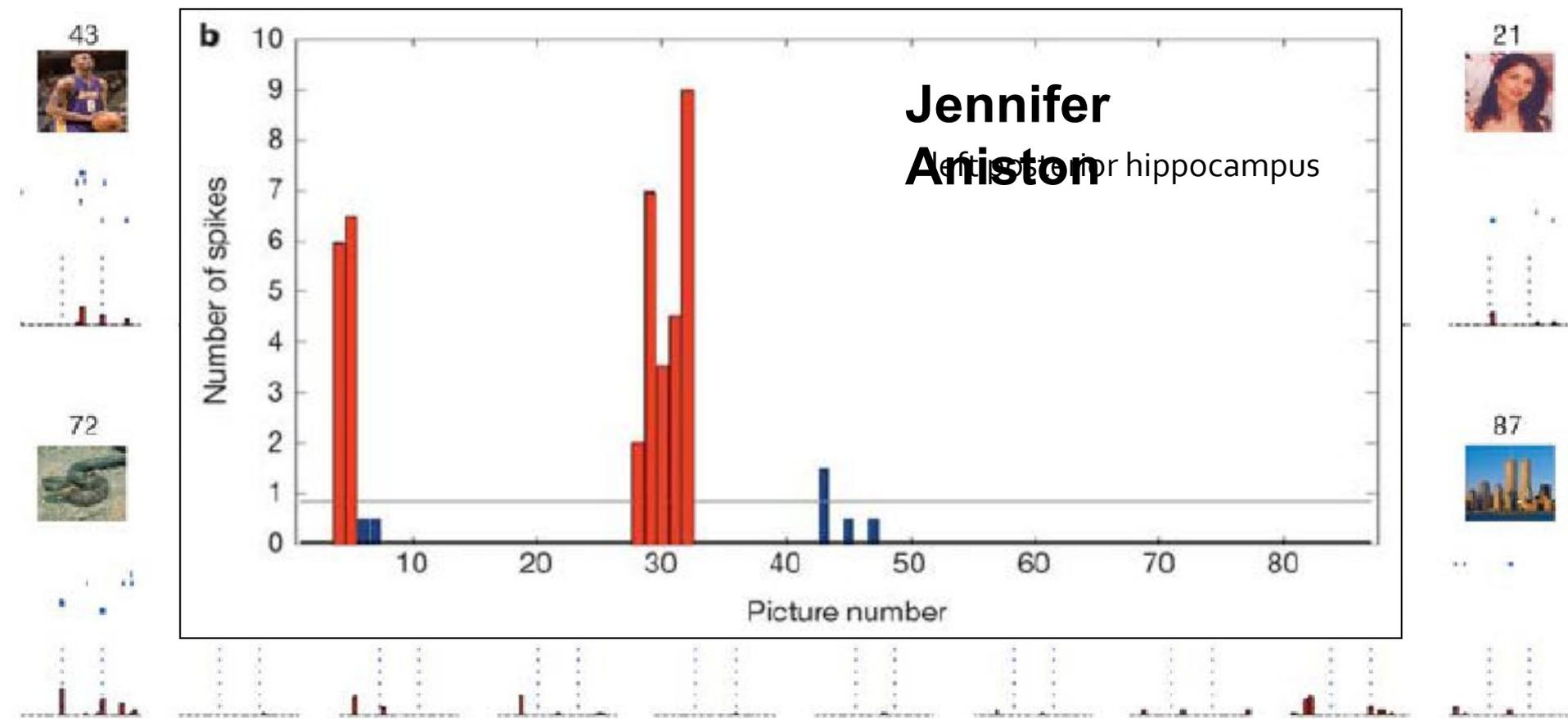
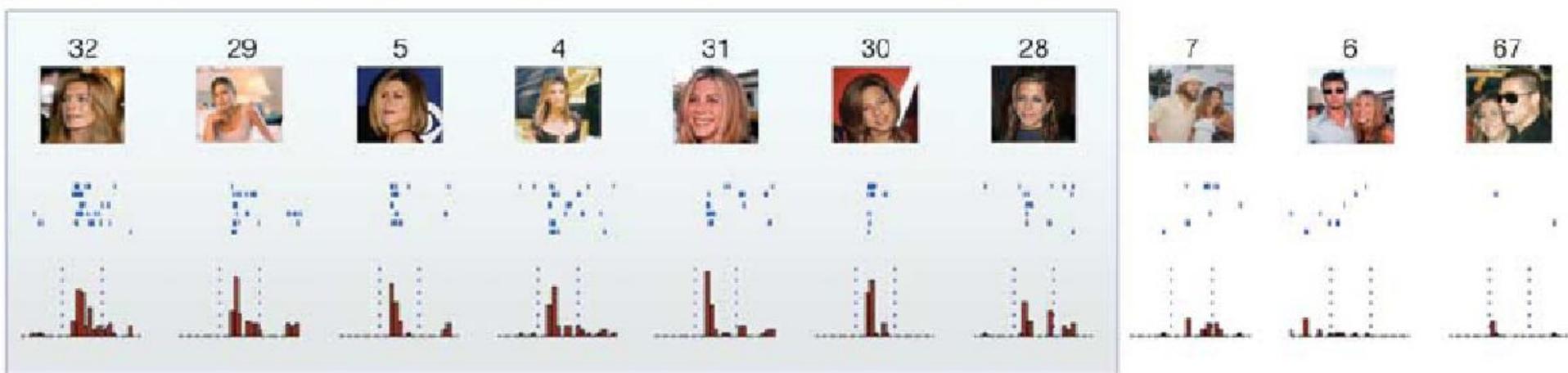


- Feld G.B., Born J. Sculpting memory during sleep: Concurrent consolidation and forgetting // Current Opinion in Neurobiology. 2017. V.44. P. 20-27.
- Gao Y., Shuai Y., Zhang X., Peng Y., Wang L., He J., Zhong Y., Li Q. Genetic dissection of active forgetting in labile and consolidated memories in *Drosophila* // Proceedings of the National Academy of Sciences. 2019. V.116. No.42. P. 21191-21197.
- Langille J.J. Remembering to forget: A dual role for sleep oscillations in memory consolidation and forgetting // Frontiers in Cellular Neuroscience. 2019. V.13. Article 71.

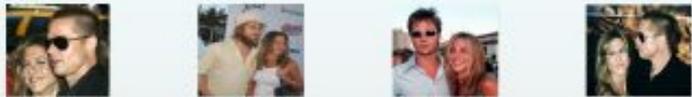
# Забывание и память

- Забывание требует специфических молекулярных изменений в нейронах (активное)
- Научение, память и забывание обеспечиваются рецепторами одного класса (нейрохимия)
- Забывание проявляется по-разному на разных стадиях научения
- Забывание зависит от задачи
- Забывание деталей сопровождает консолидацию памяти во время сна
- Забывание бывает необходимым для





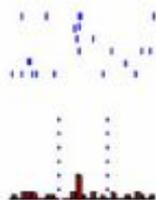
67 7 6 14



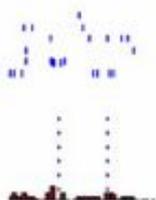
32 70 58 39 28 3



71



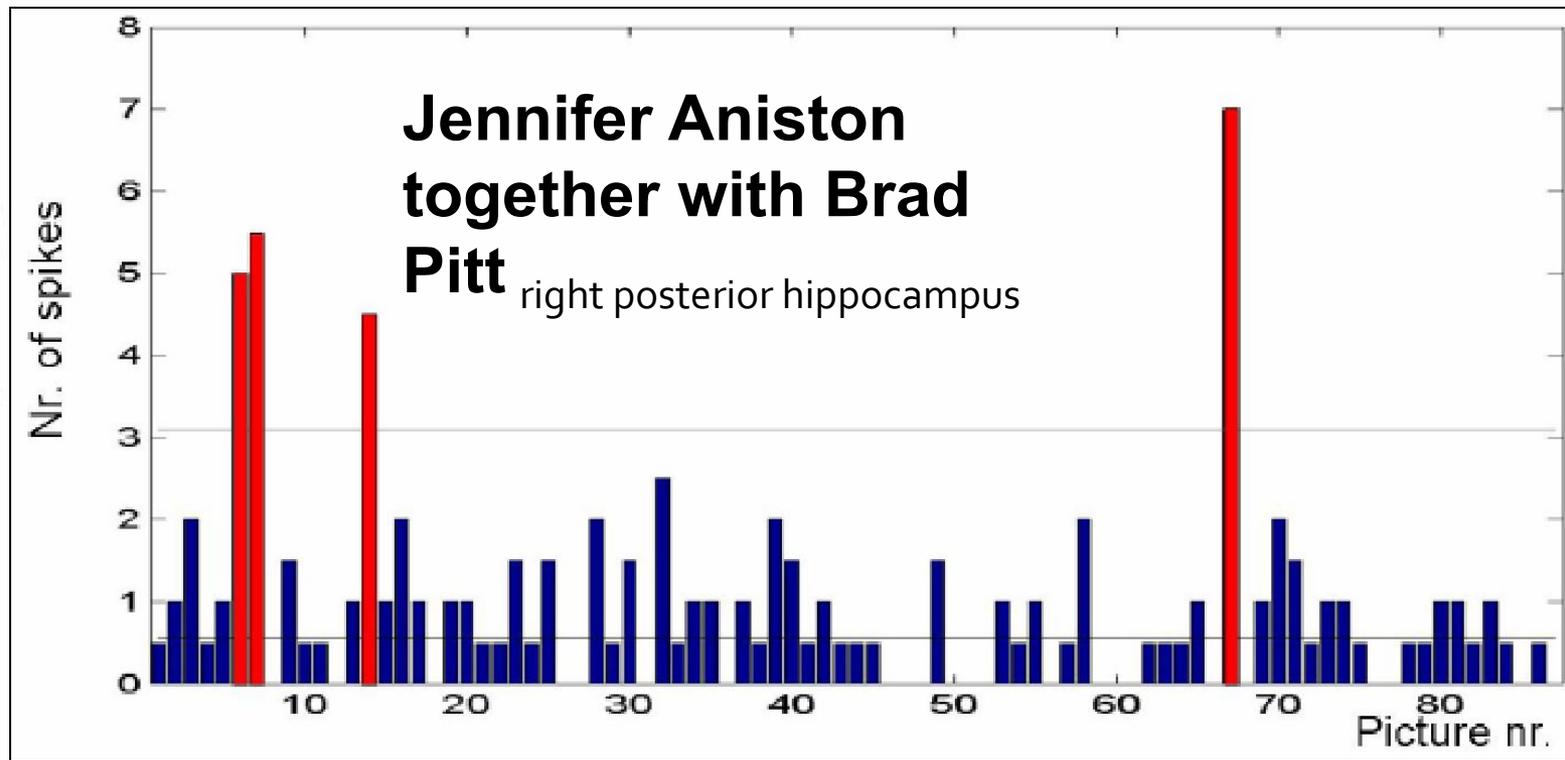
74



80

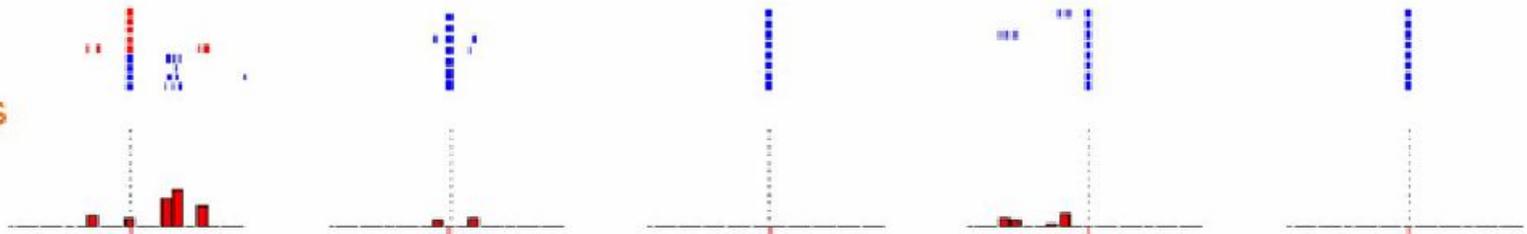


34

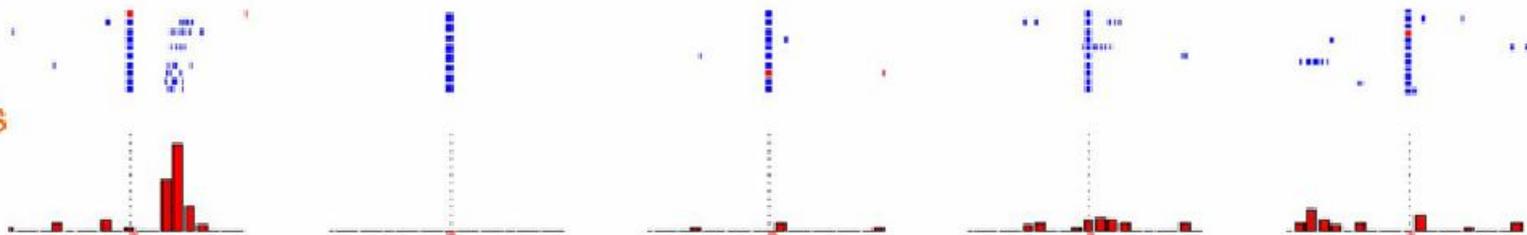




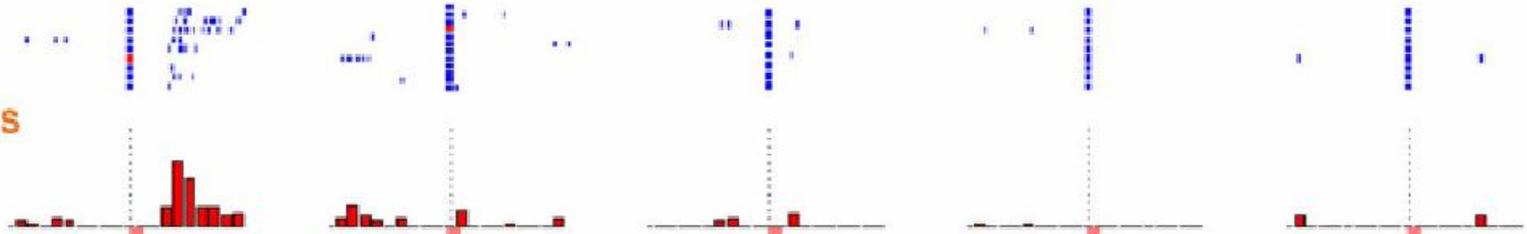
$\Delta t = 33\text{ms}$



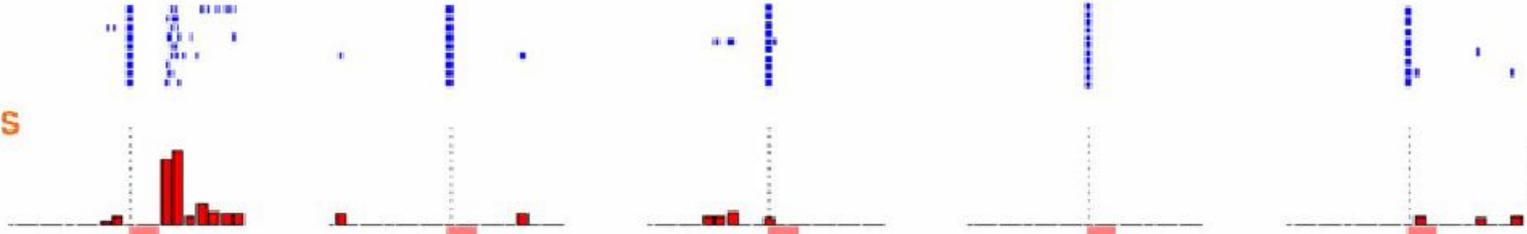
$\Delta t = 66\text{ms}$



$\Delta t = 132\text{ms}$

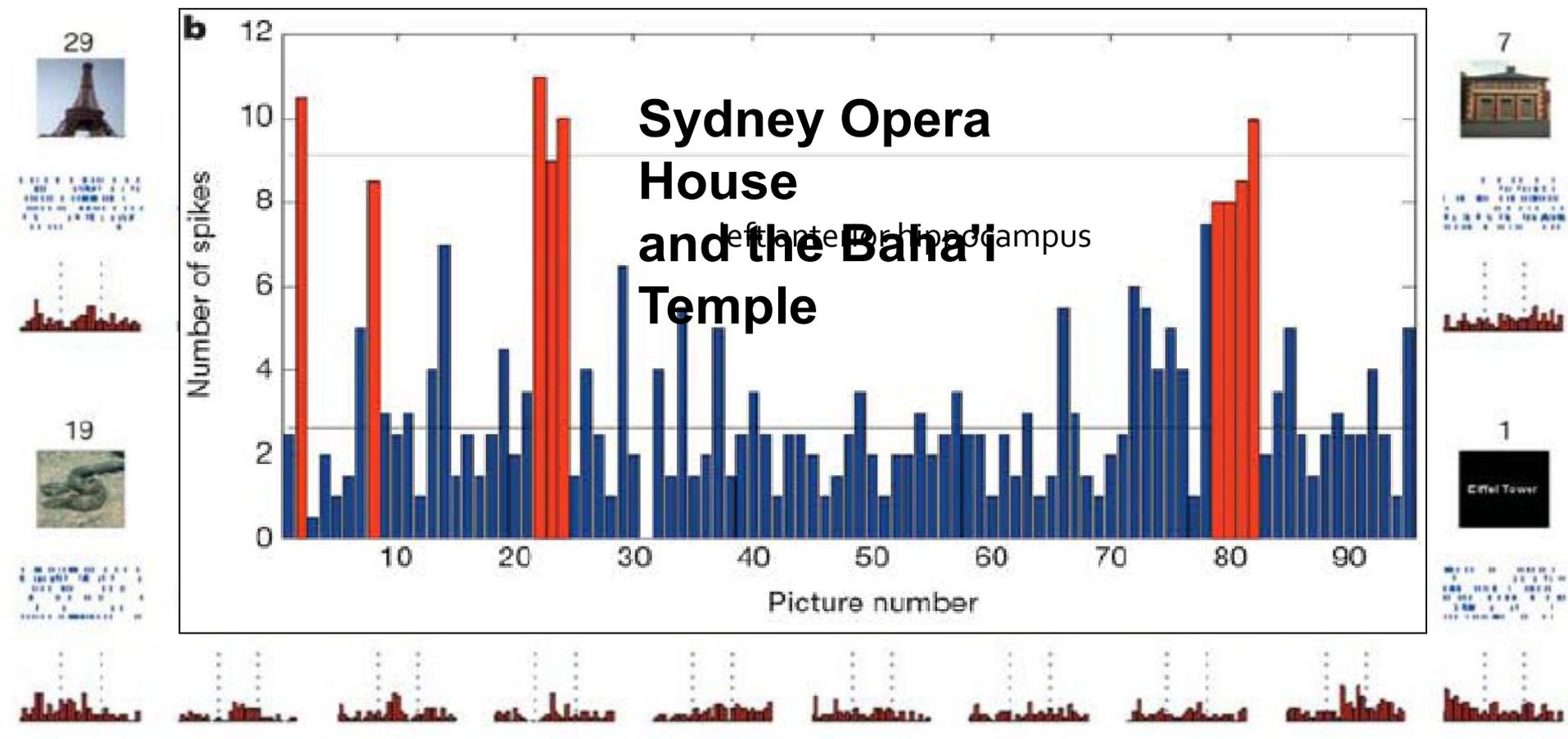
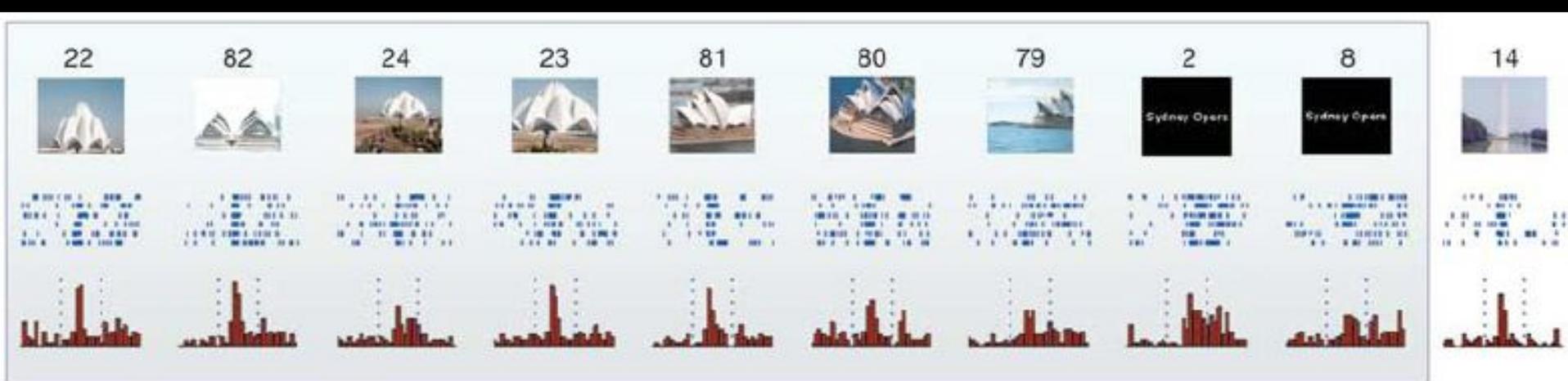


$\Delta t = 264\text{ms}$



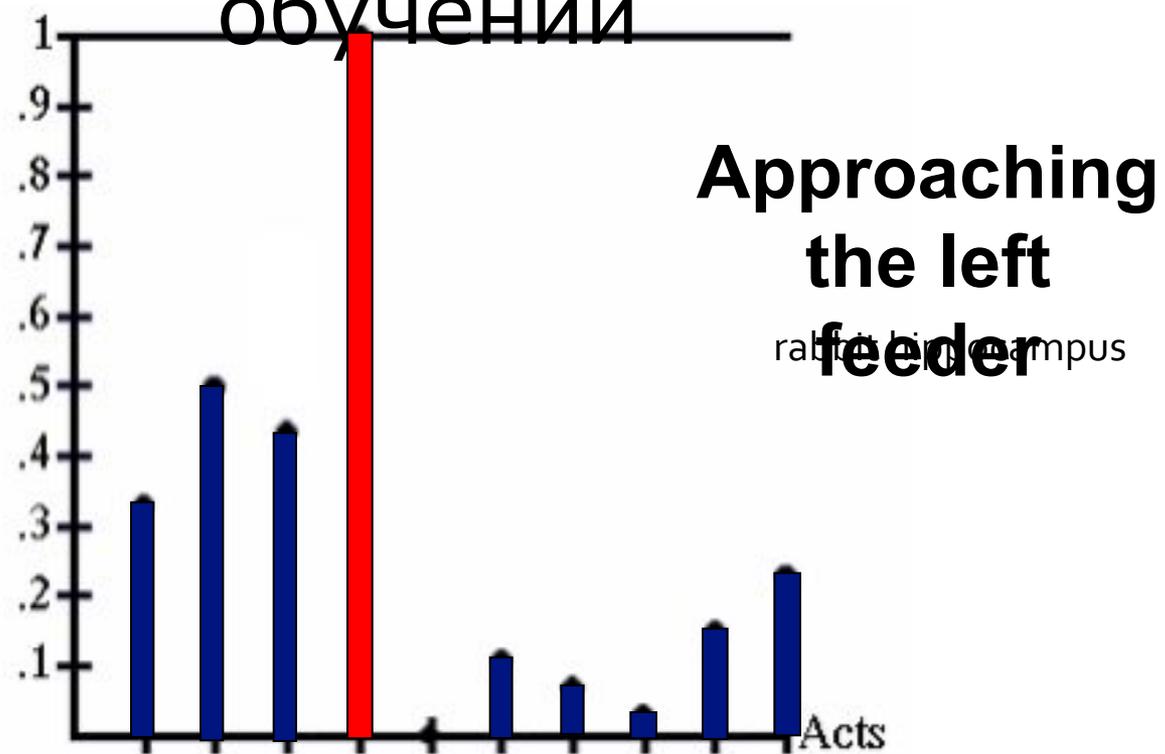
50 Hz

1sec

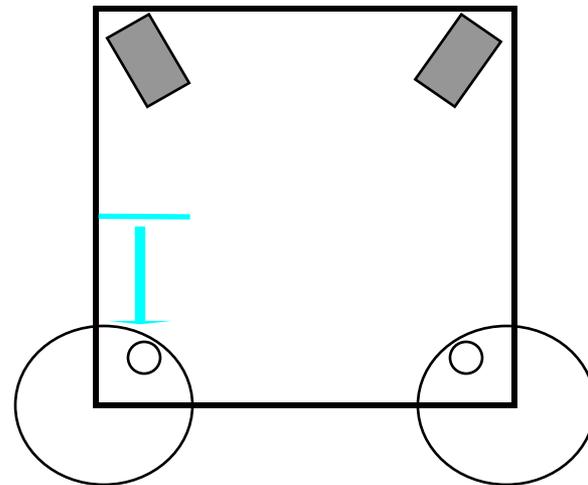




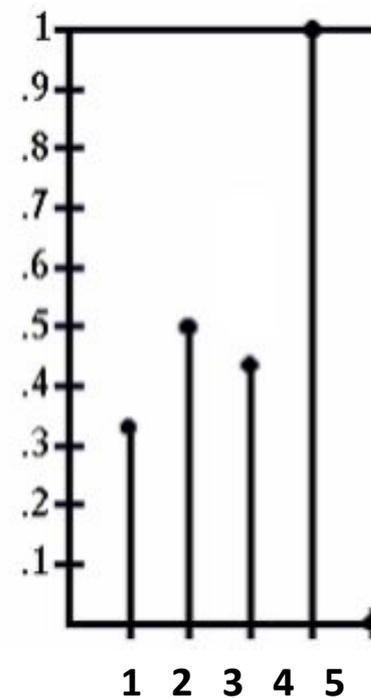
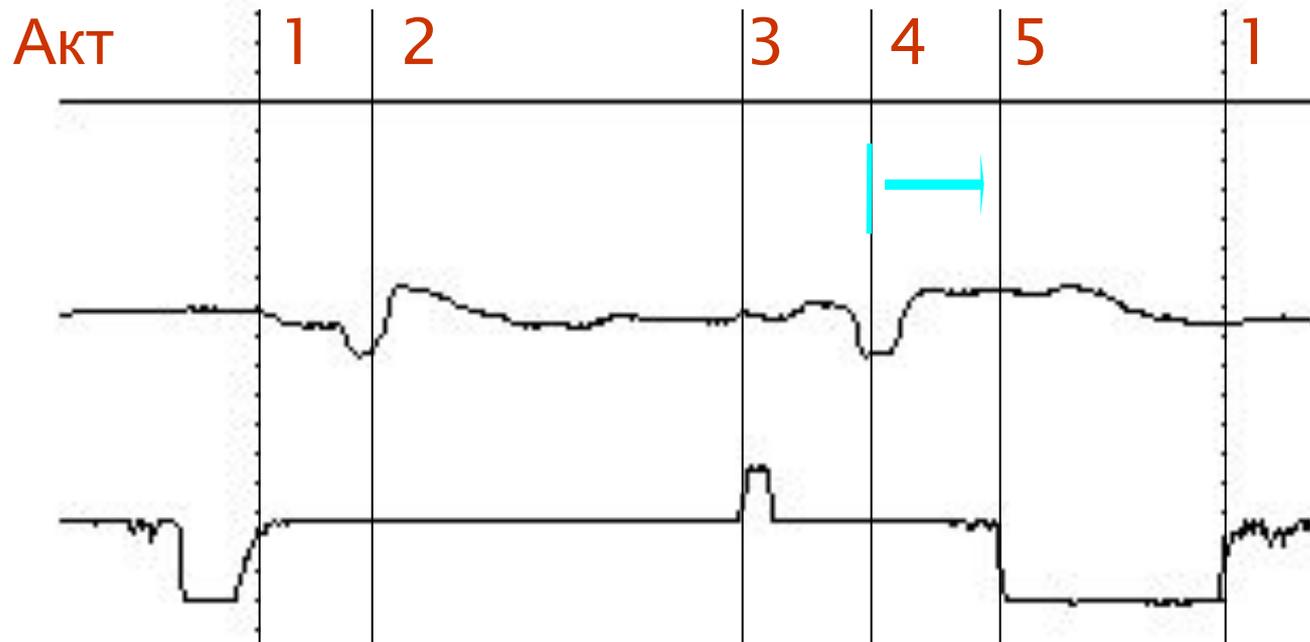
# Активность нейронов в актах, сформированных при обучении



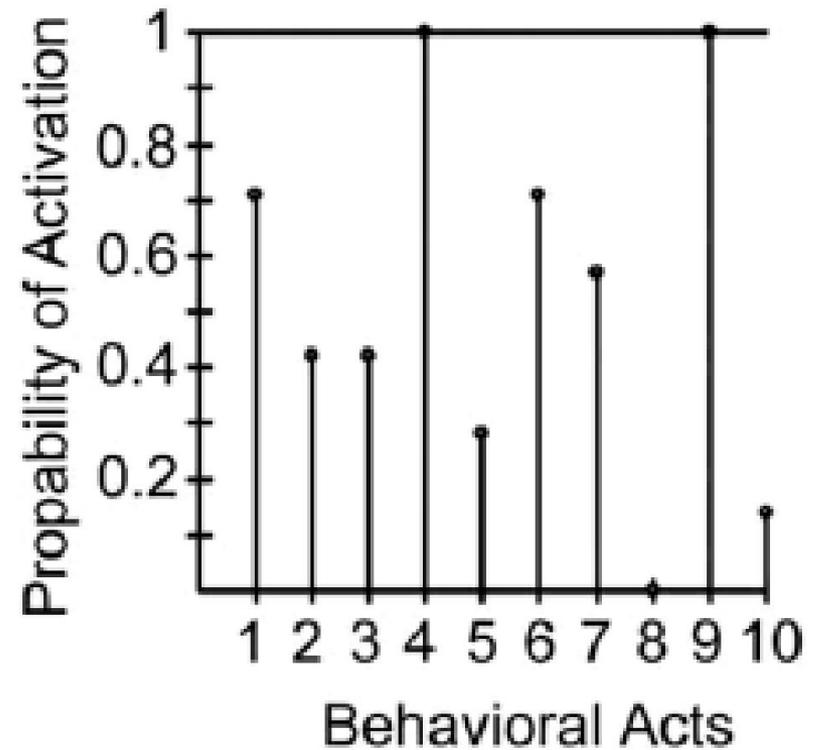
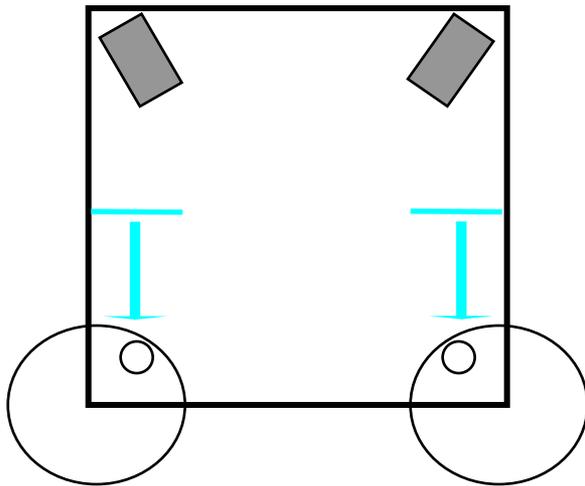
# Акты поведения

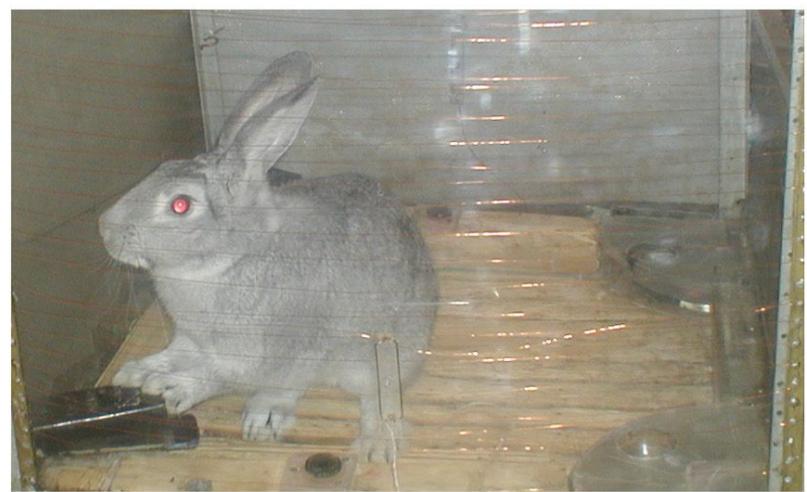


# Акты поведения



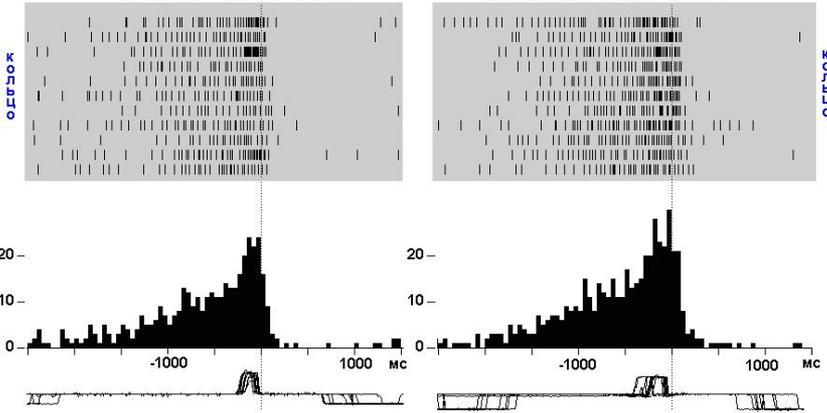
# Подход к кормушкам, гиппокамп





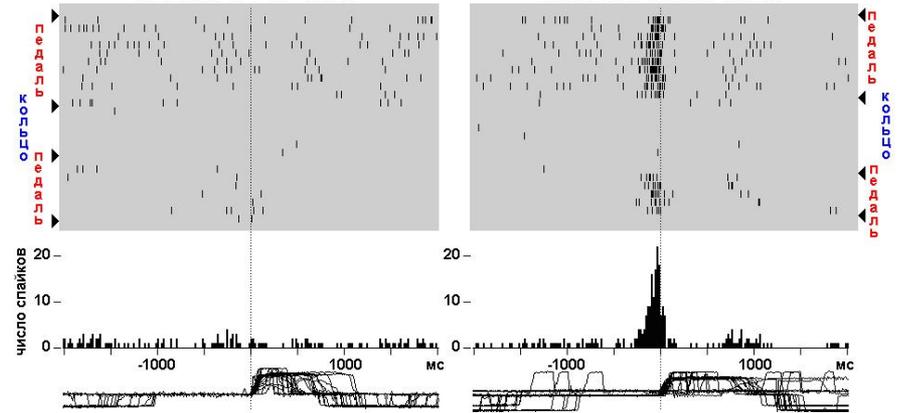
ЛЕВАЯ СТОРОНА

ПРАВАЯ СТОРОНА



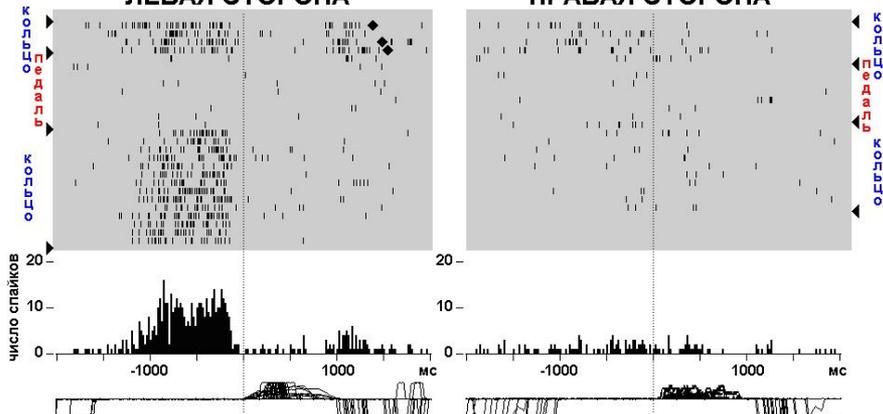
ЛЕВАЯ СТОРОНА

ПРАВАЯ СТОРОНА



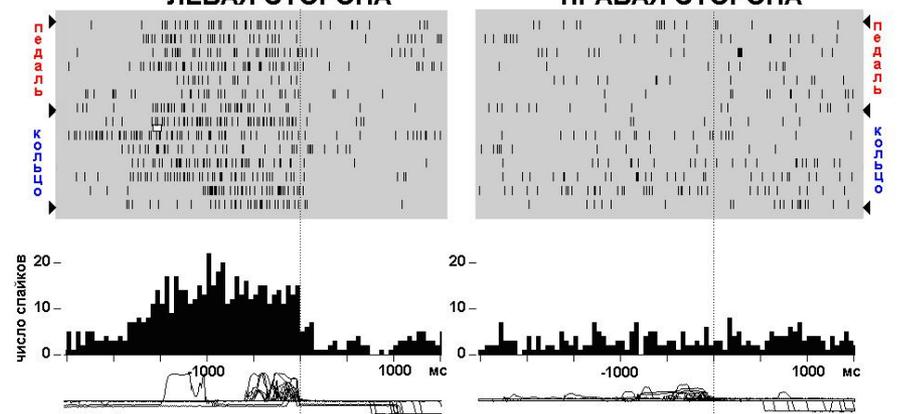
ЛЕВАЯ СТОРОНА

ПРАВАЯ СТОРОНА

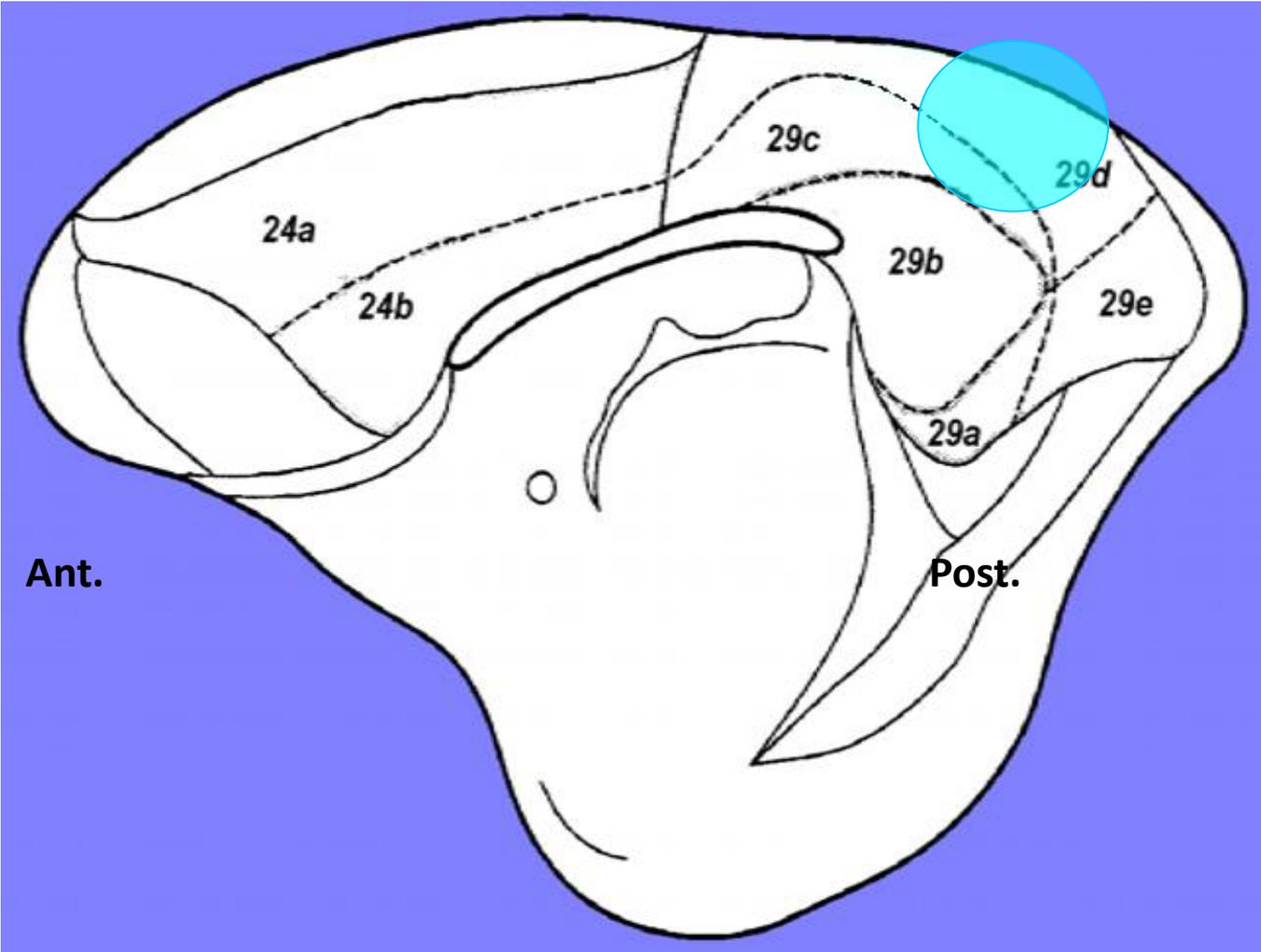


ЛЕВАЯ СТОРОНА

ПРАВАЯ СТОРОНА

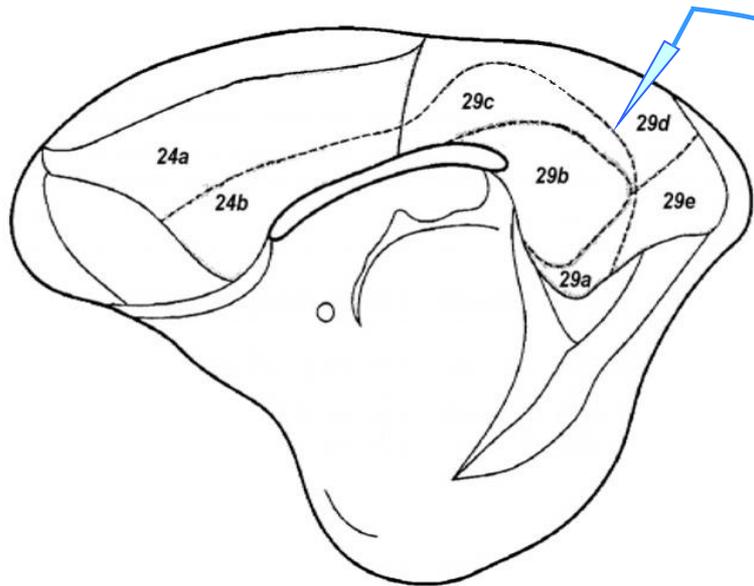




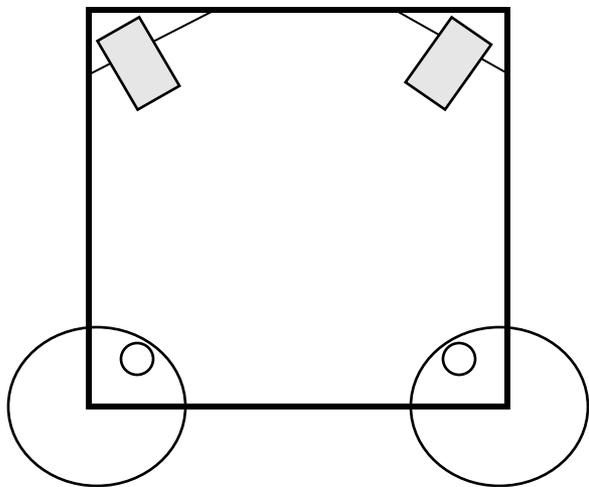


Ant.

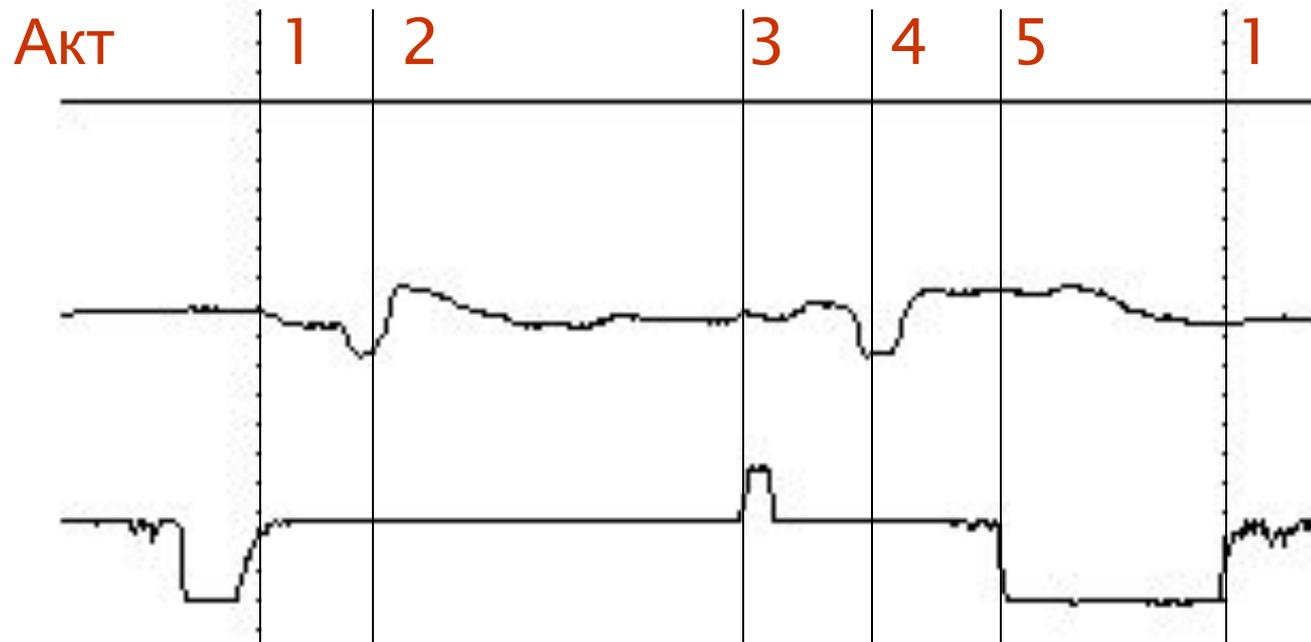
Post.



# Ring pulling and lever pressing

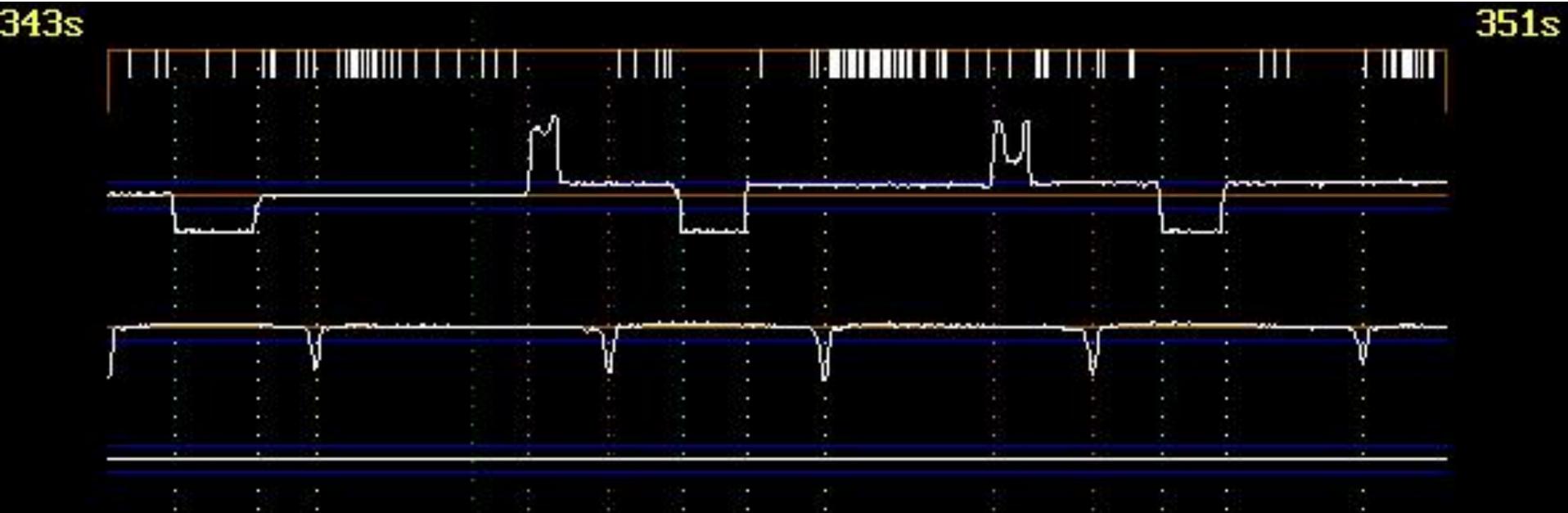


# Акты поведения

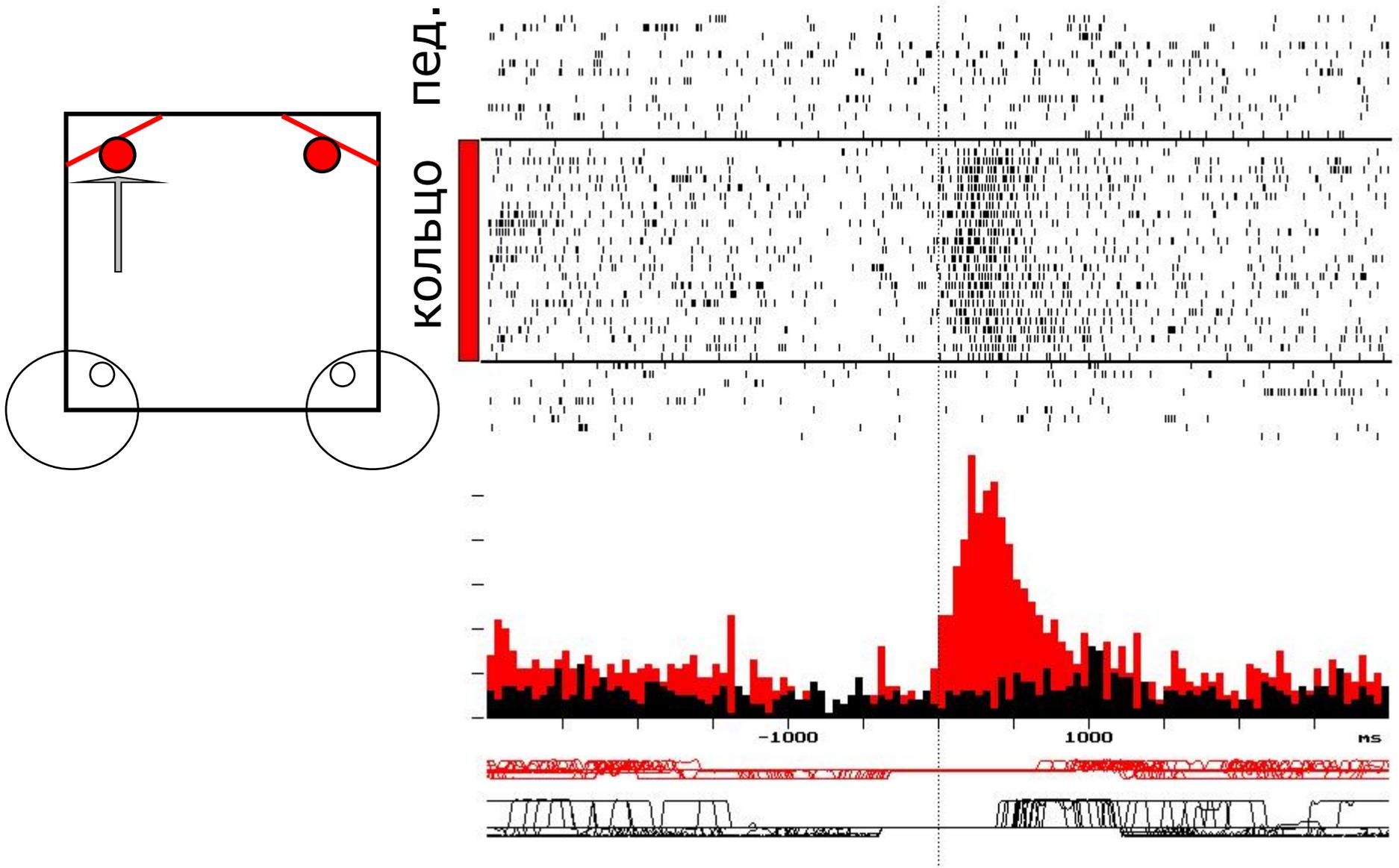


# Системная специализация нейрона

Превышение средней частоты в 1.5 раза =  
АКТИВАЦИЯ



# Системная специализация нейрона

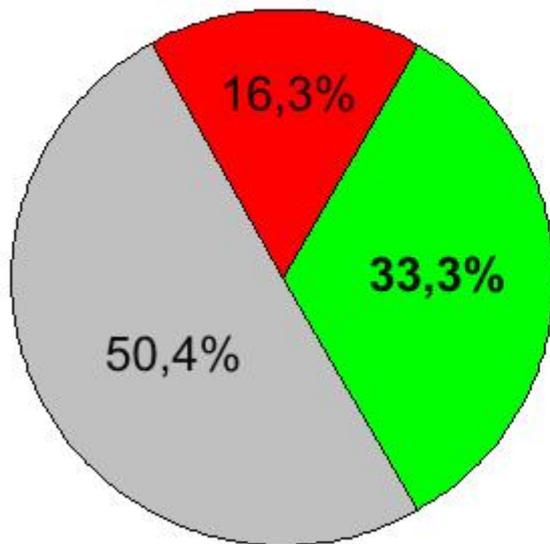


# Результаты эксперимента

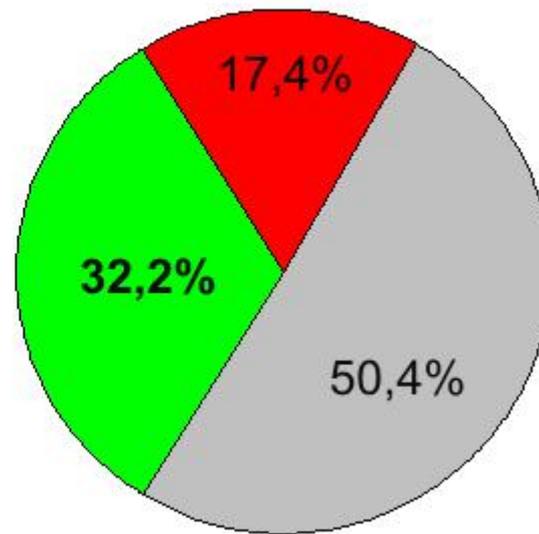
## Зарегистрированные нейроны:

- неидентифицированные
- **C-нейроны** → «старые»

Короткий интервал



Длинный интервал



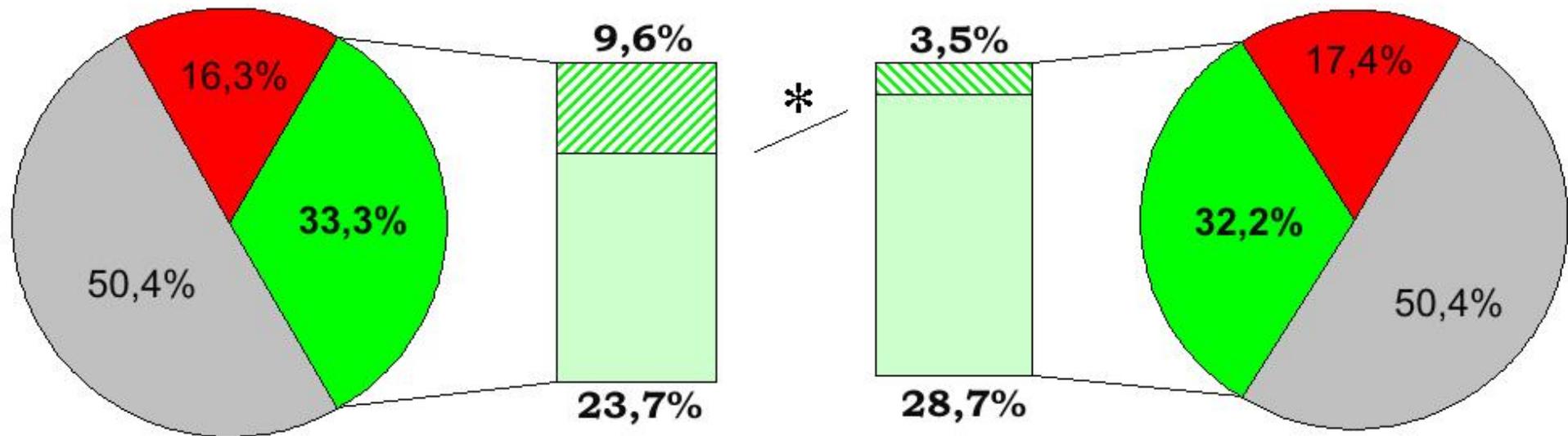
=

# Результаты эксперимента

- ✓ различно активирующиеся
- ✓ сходно активирующиеся

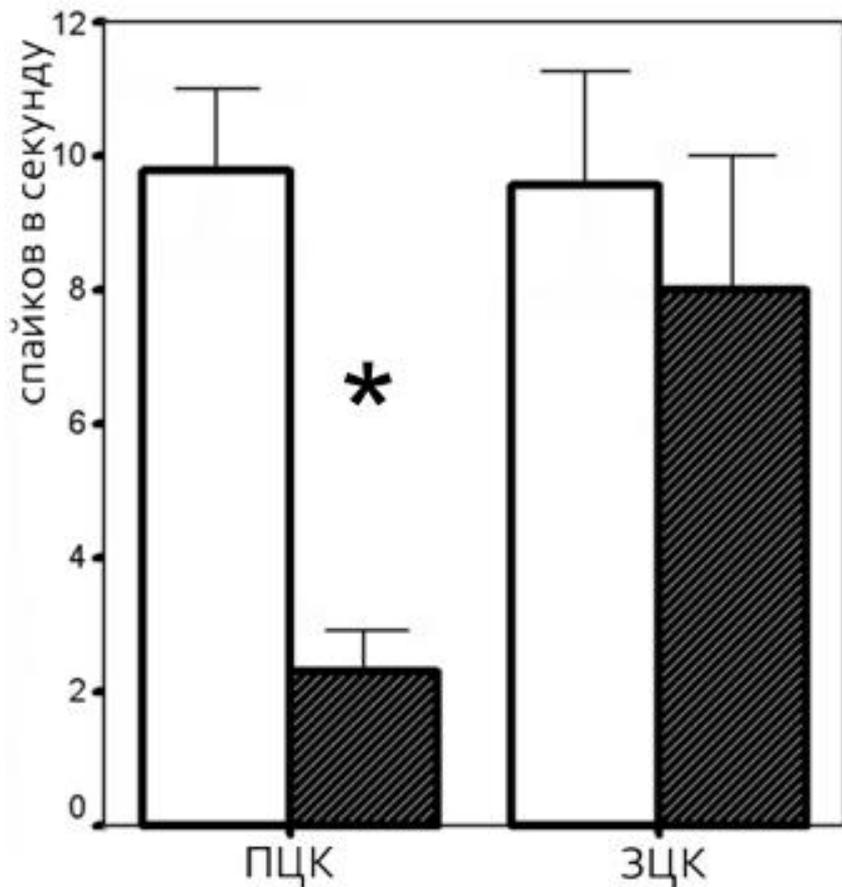
Короткий интервал

Длинный интервал



## Результаты

### Неидентифицированные нейроны



### Средняя частота спайков

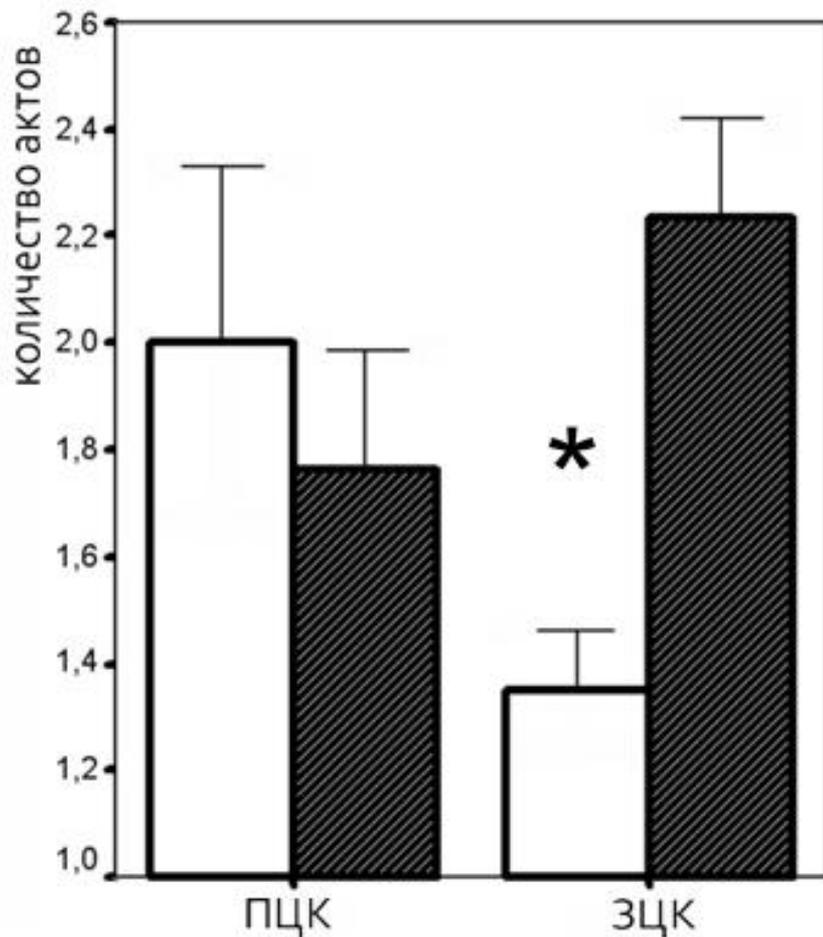
Параметры распределения показателя наложены на ось ординат с абсолютными (а не нормализованными) значениями частот

основной эффект этапа научения,  $F(1)=16,25$ ;  $p=0,0002$

взаимодействие эффектов этапа научения и зоны мозга,  $F(1)=7,28$ ;  $p=0,009$

## Результаты

### Неидентифицированные нейроны



Количество актов  
с активациями

# Системная психофизиология

Научение – формирование нового элемента индивидуального опыта, новой системы поведенческого акта

Процессы модификации нейронов:

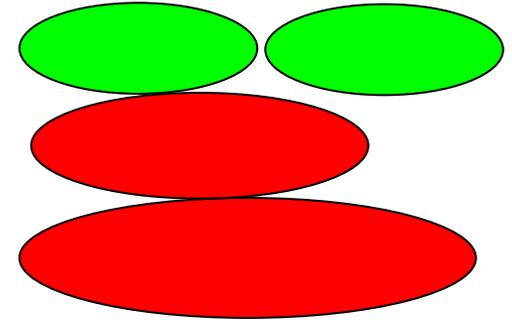
Системная специализация:

включение неспециализированного нейрона в новую систему, необратимое вовлечение в обеспечение поведения

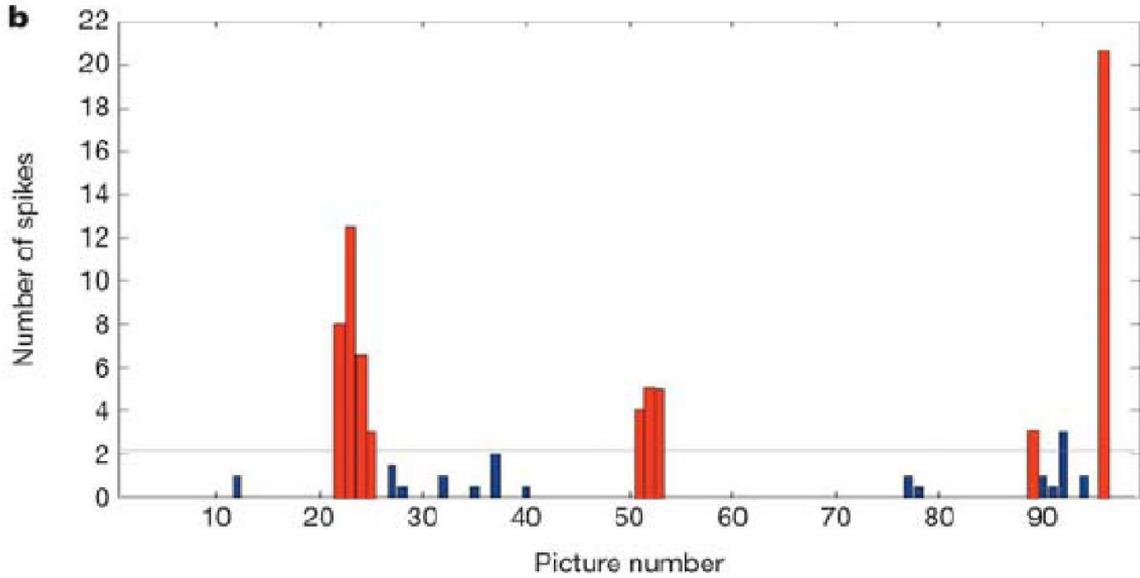
Аккомодационная (приспособительная)

реконсолидация:

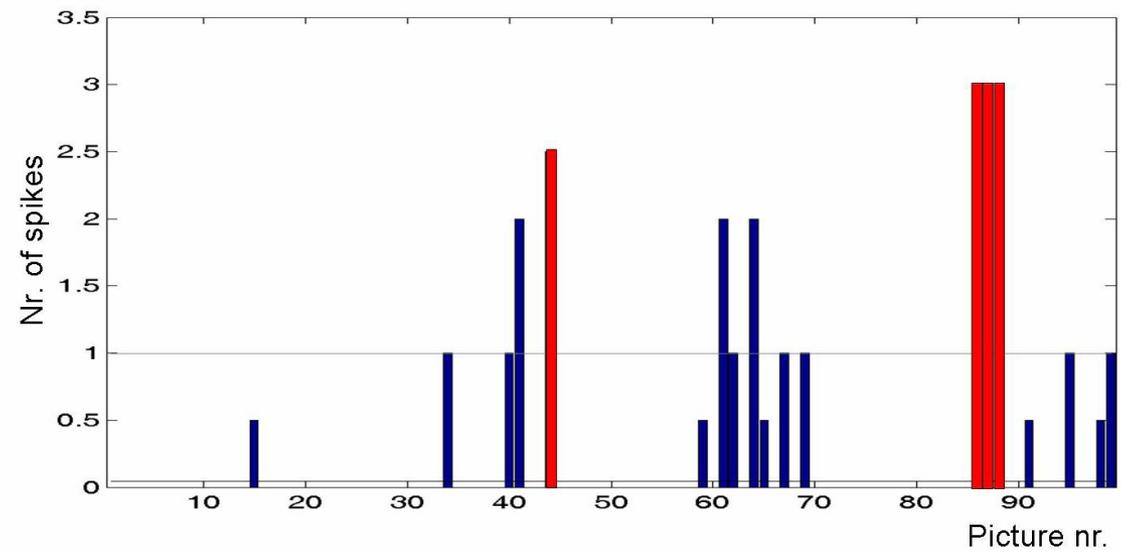
согласование существующих систем с новой





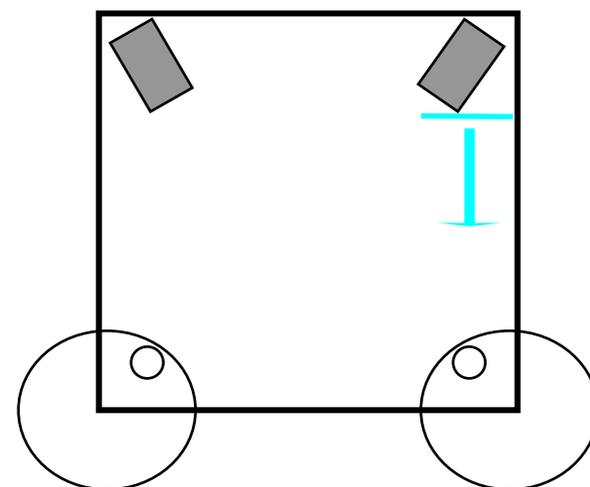
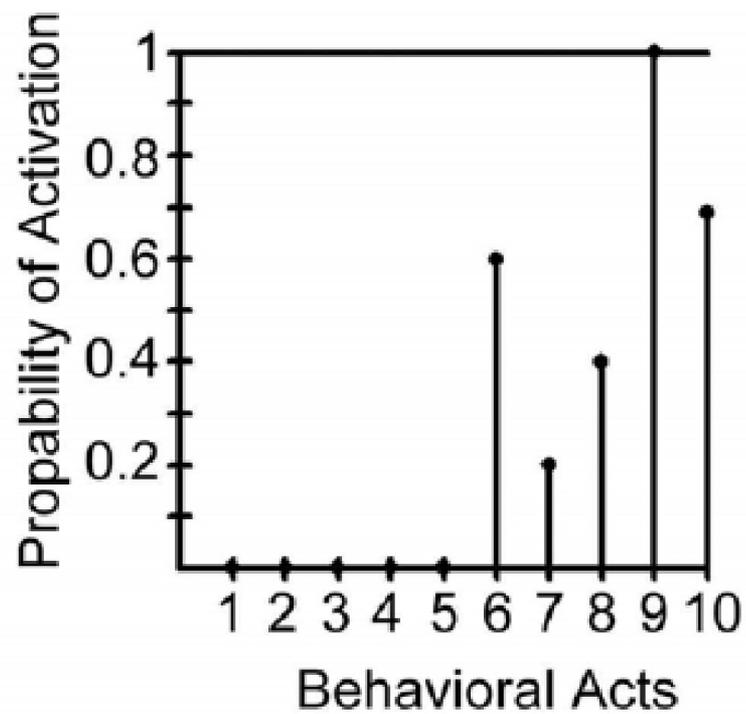
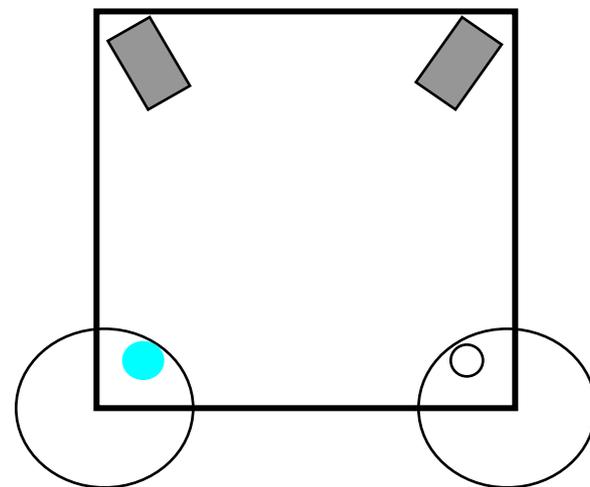
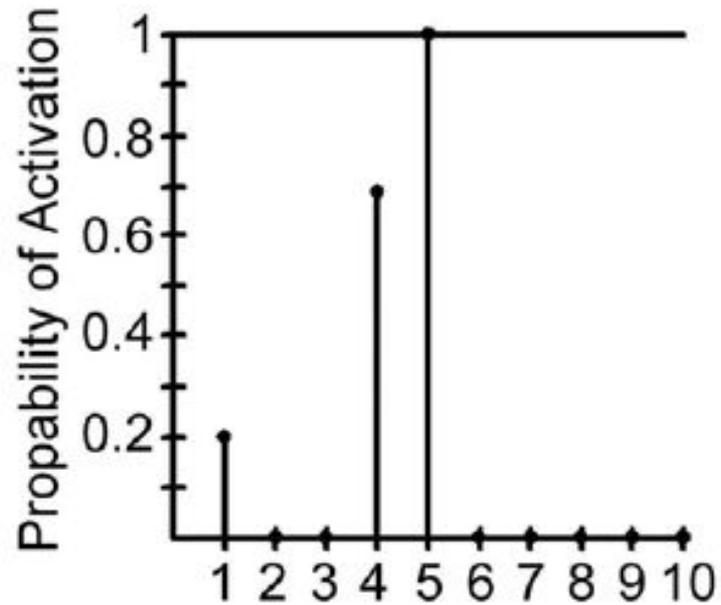


**Halle Berry**  
right anterior hippocampus



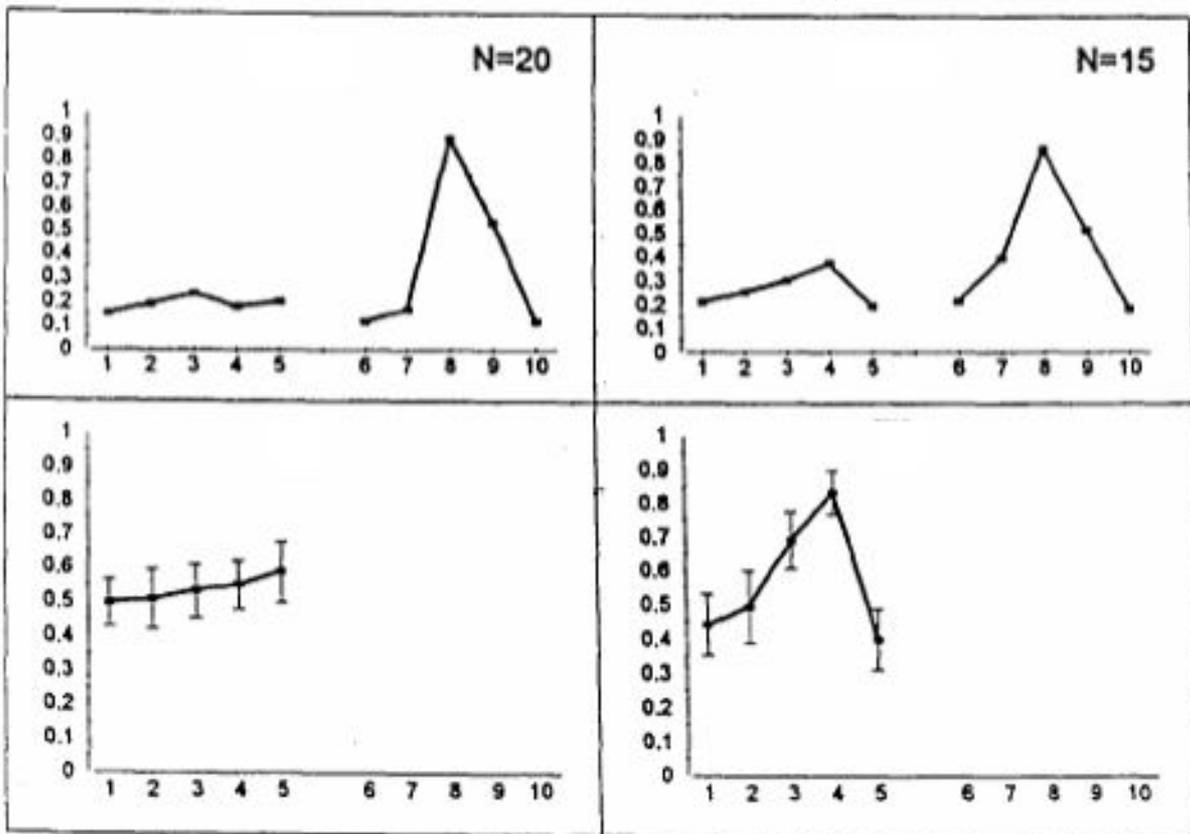
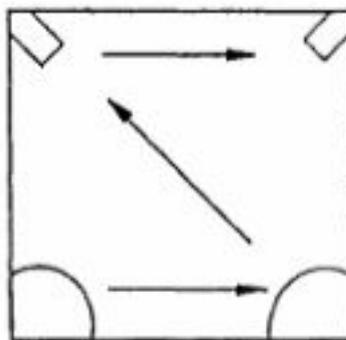
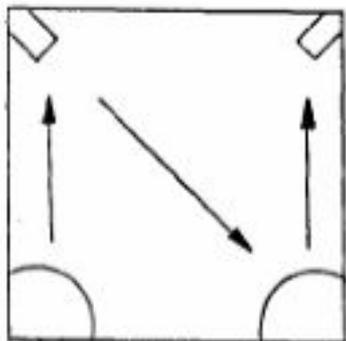
**Mother Teresa**  
right anterior hippocampus







# Разная последовательность обучения одному и тому же поведению



**Разная организация  
активности мозга  
при реализации  
«одного и того же»  
поведения**



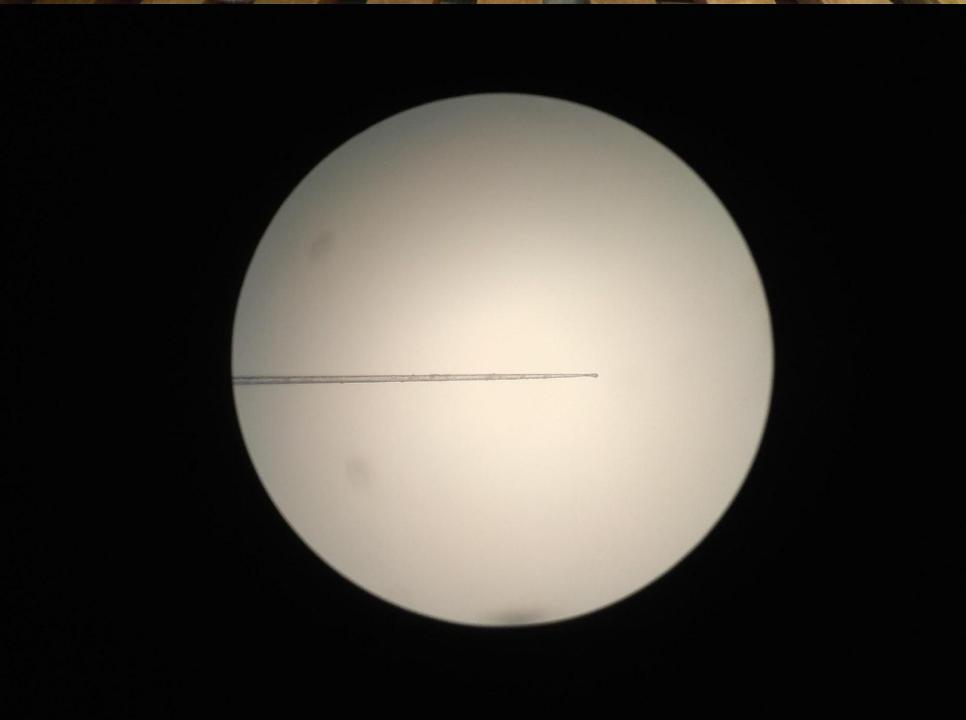
Швырков Вячеслав Борисович  
(1939—1994)

## Системная психофизиология

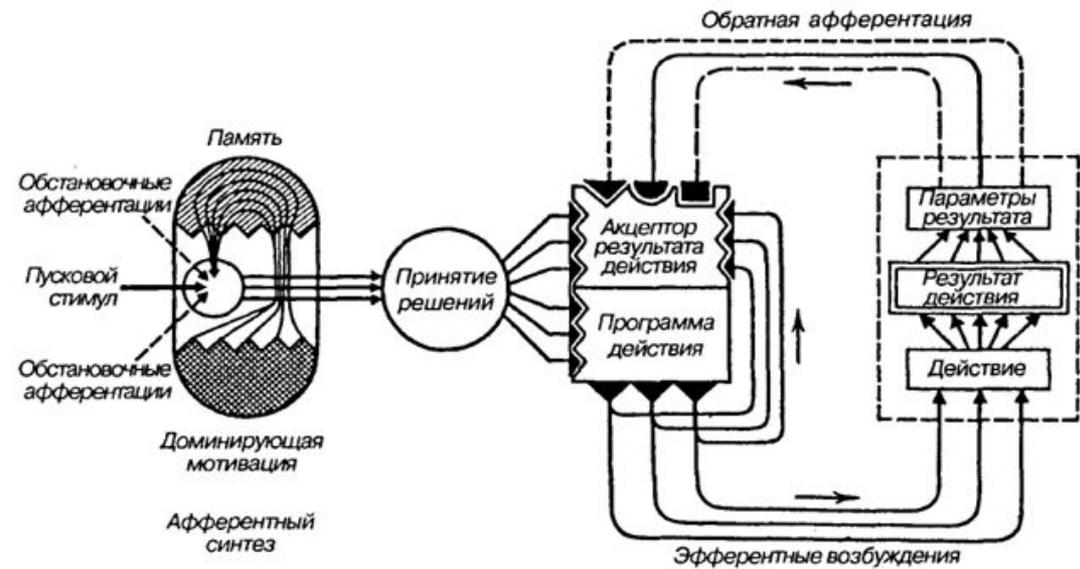


Благодарю за внимание

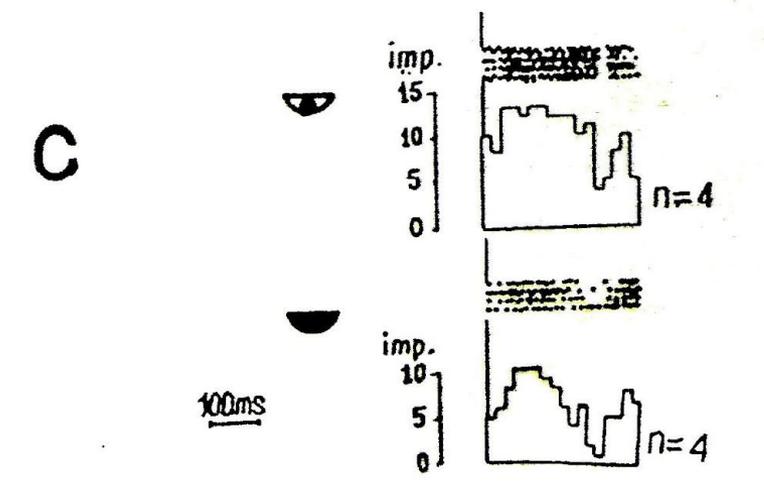
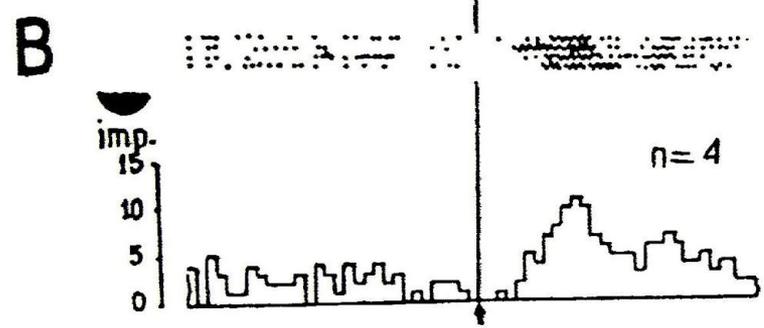
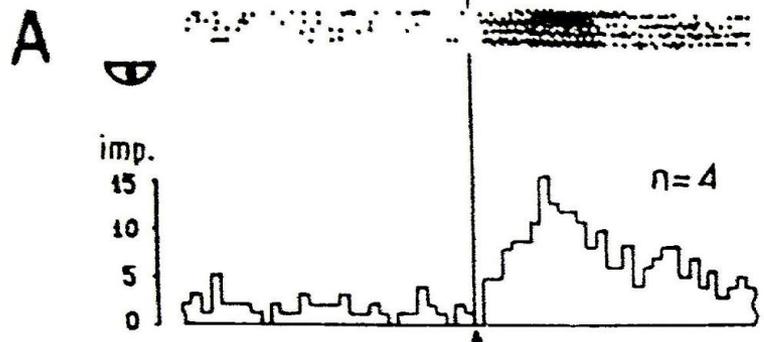
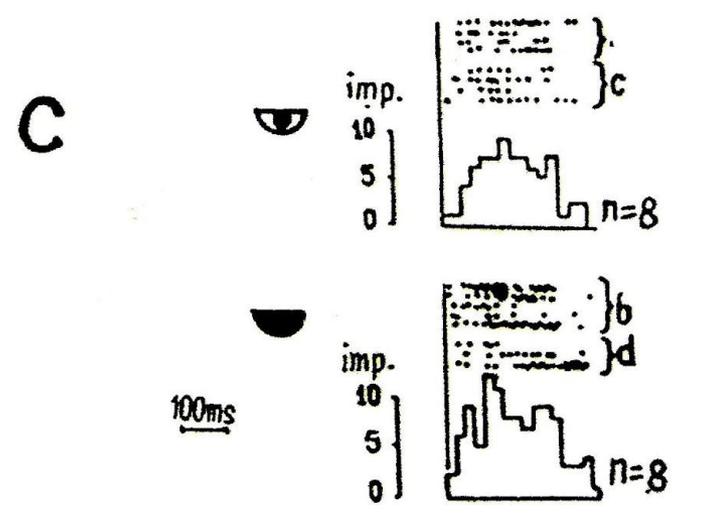
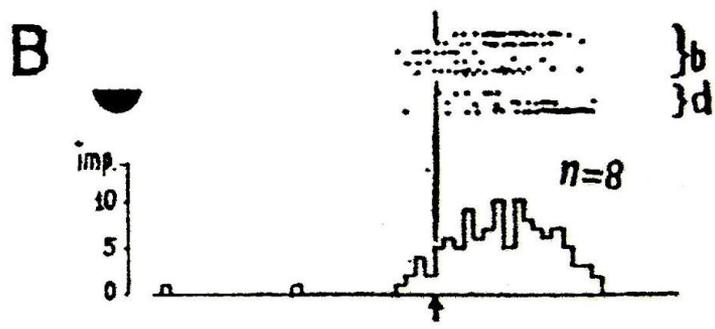




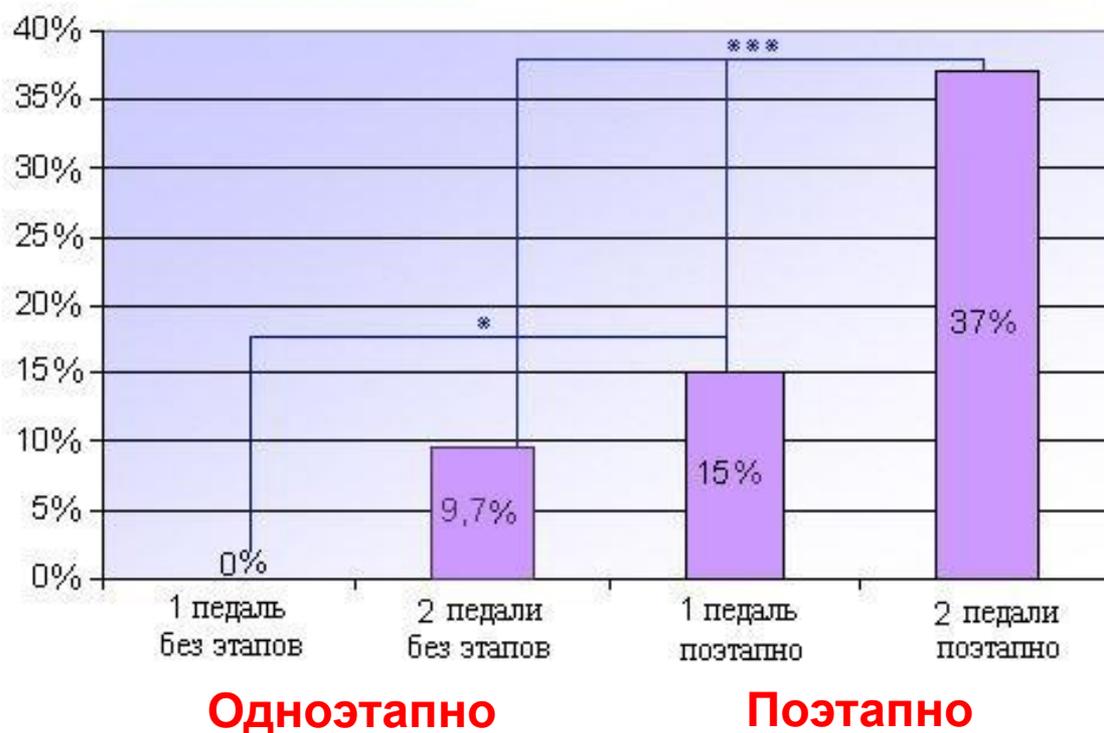
## Функциональная система



Анохин Петр Кузьмич (1898—1974)

**I****II**

### Возрастание относительного числа нейронов “новых” специализаций при увеличении числа этапов обучения



# Паттерн специализации

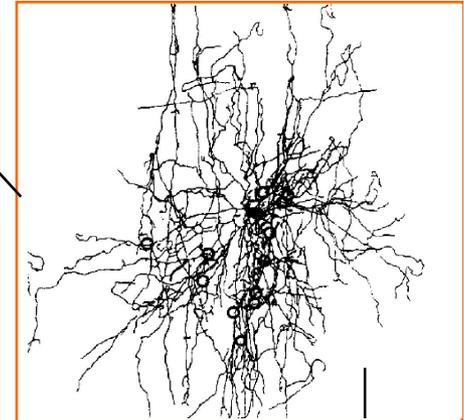
## нейронов

описание набора  
элементов опыта

результат  
обработки данных

Системная специализация нейронов  
относительно акта поведения

Единица  
индивидуального опыта  
– система –  
модель взаимодействия  
со средой

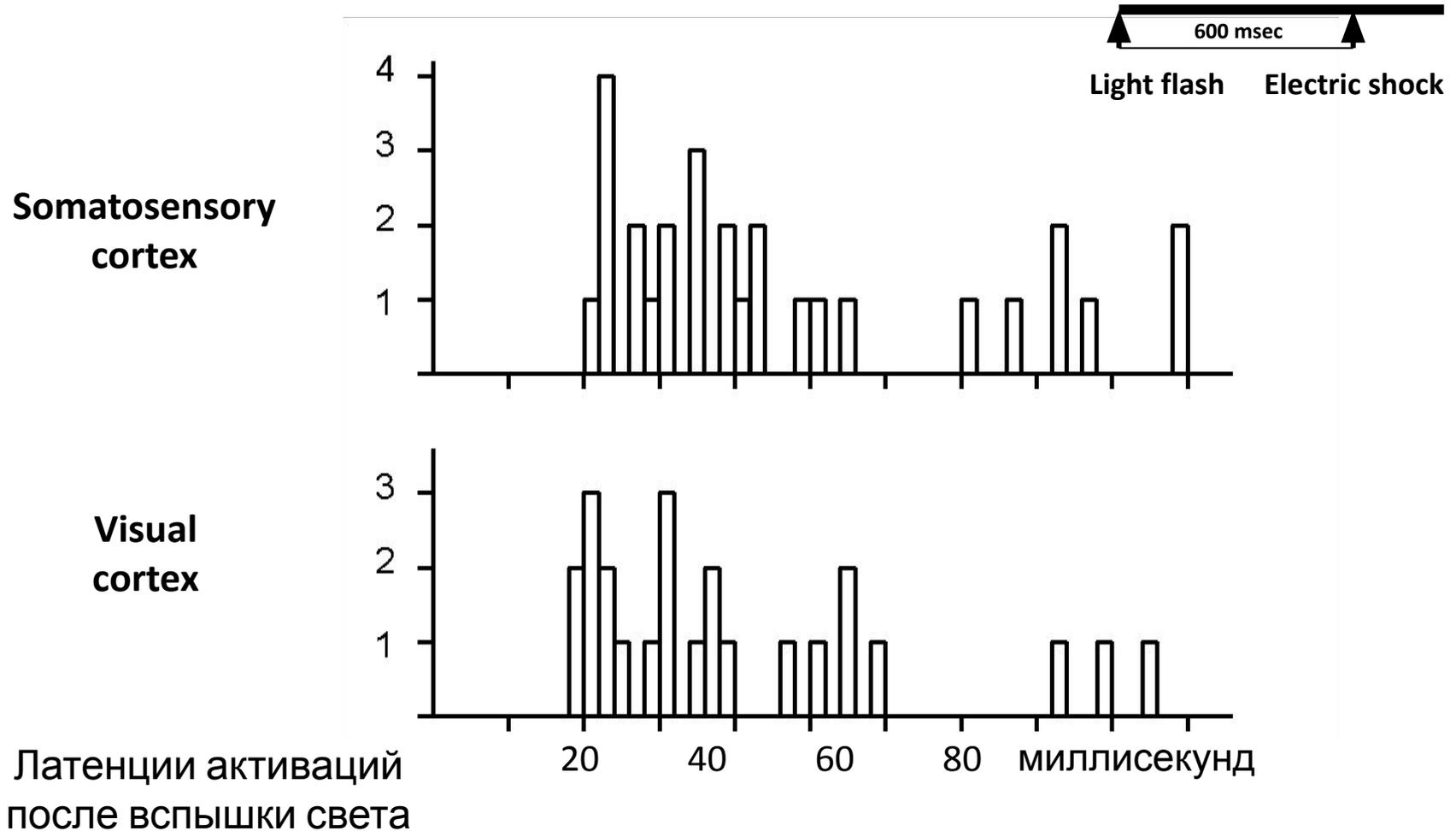


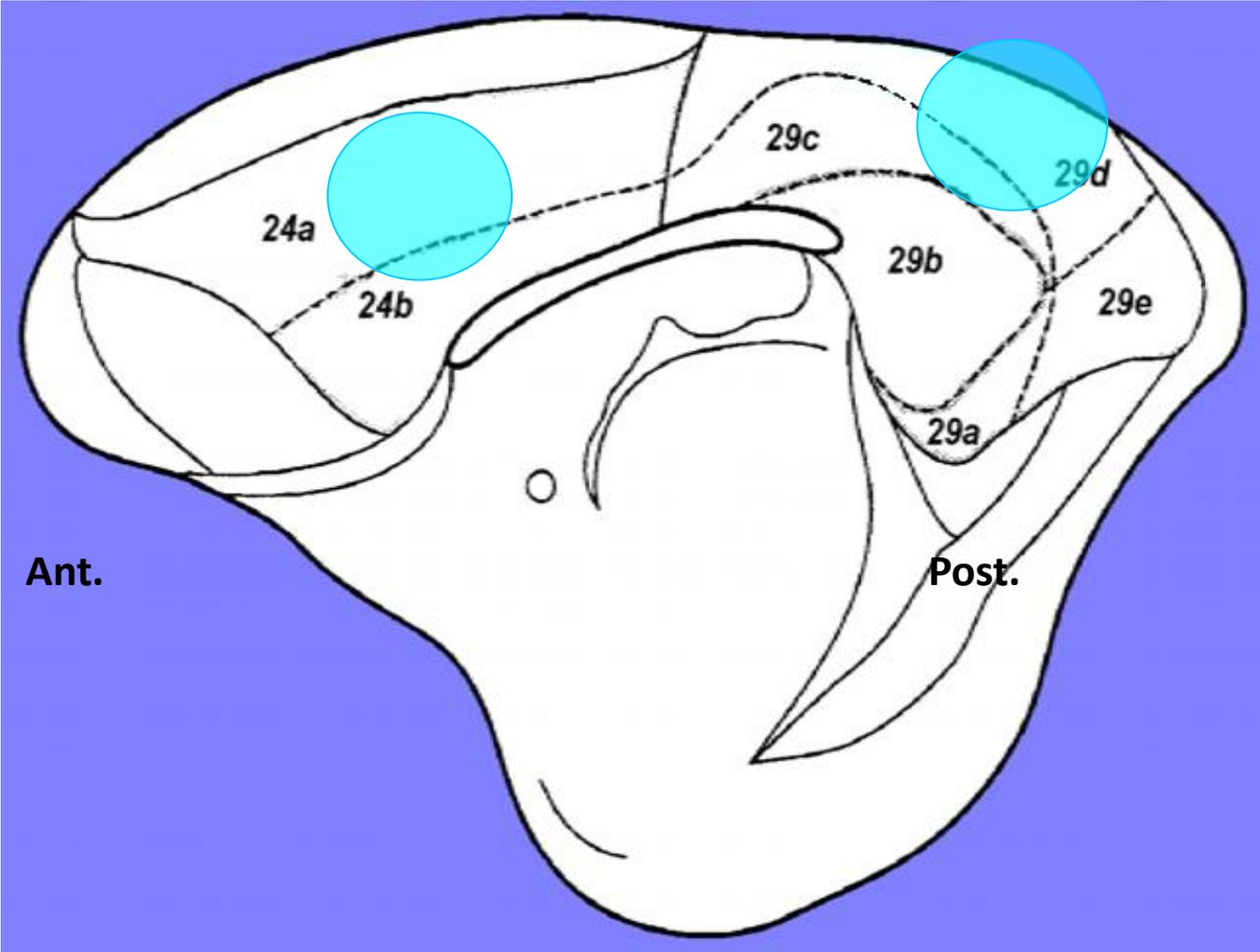
Функциональная система поведенческого акта

Системно-эволюционный подход (В.Б. Швырков)  
Теория функциональных систем (П.К. Анохин)

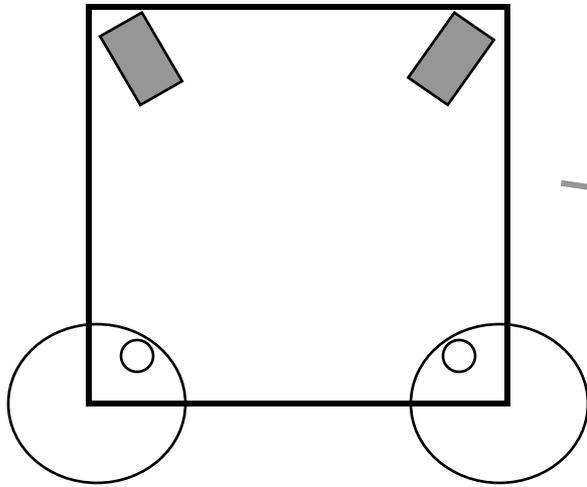


«Интеграция нейронов при достижении результата поведения осуществляется **синхронизацией** активности нейронов различных мозговых структур».



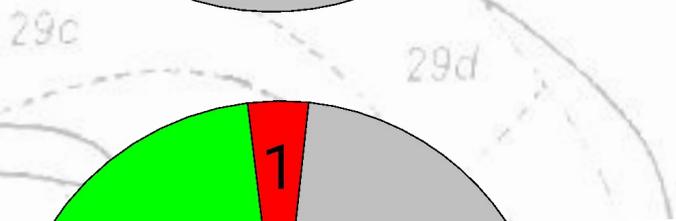
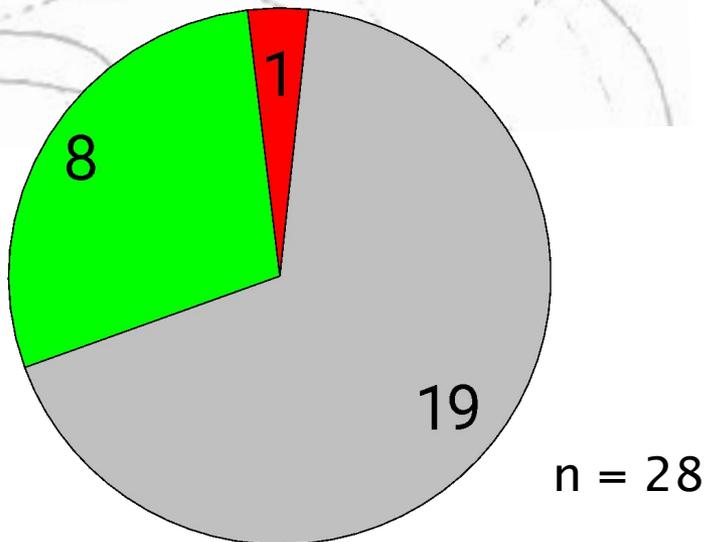
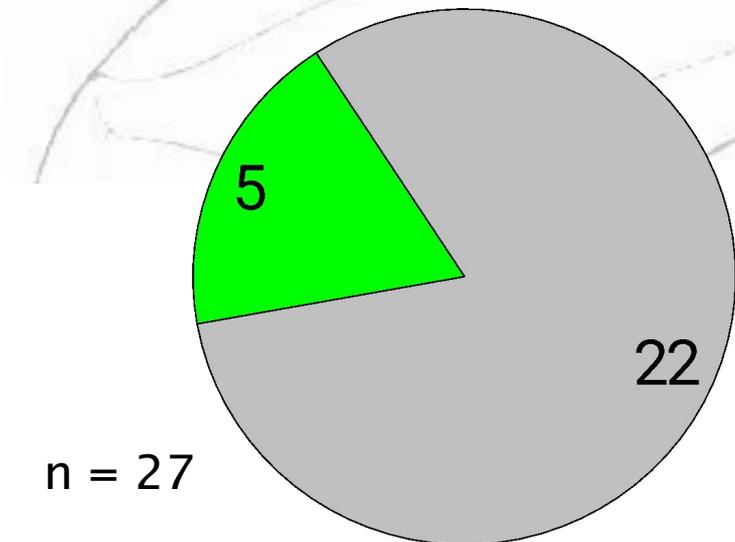
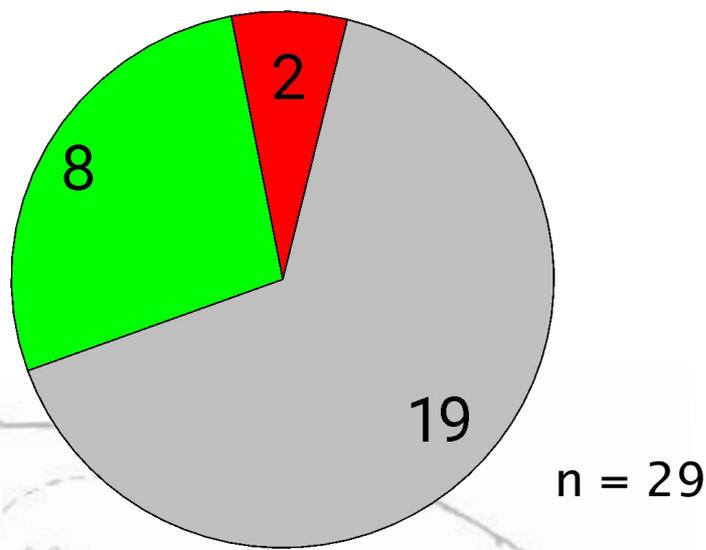
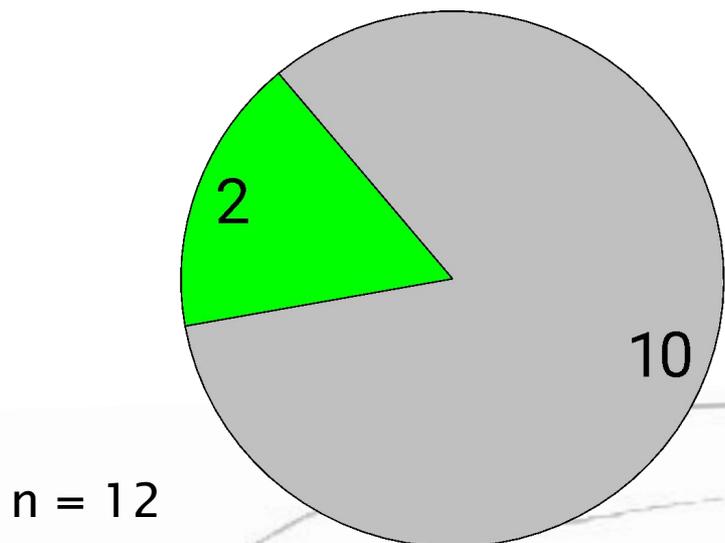


# Нажатие на педаль для получения пищи



# Результаты

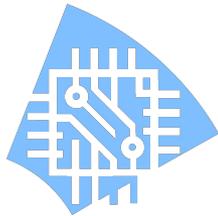
## Специализированные нейроны



# Регистрация нейронной активности



Стеклянные электроды  
2,0 - 4,0 МО $\Omega$ m; 3М КСl / NaCl



Фильтрация сигнала  
300 Hz – 6 kHz



Обработка  
offline: D-main, Neuru