

Организация эпизодической памяти: нейронные механизмы, четырёхкомпонентная структура эпизода и программная реализация

Нейронная организация элемента эпизодической памяти. Экспериментальное обоснование. Модель формирования нового эпизода памяти. Эпизодическая память – как дополнение иерархии распознавания примитивов восприятия неокортекса. Выделение отдельных образов из общей картины в эпизоде памяти. Сохранение цепочек последовательностей действий и мыслей. Строгое доказательство необходимости и достаточности четырёхкомпонентной структуры эпизода памяти. Моделирование эпизодической памяти в искусственных существах.

Краткая аннотация

Междисциплинарное исследование нейронной организации эпизодической памяти, объединяющее данные современной нейробиологии, теорию гиппокампального индекса и её программную реализацию в искусственных системах.

Основные положения:

- Эпизодическая память формируется как специализированный энграммный ансамбль, где ключевую роль играют новые нейроны гиппокампа, при созревании обладающие пейсмекерной активностью и гипервозбудимостью в период созревания.
- Индексный нейрон гиппокампа функционирует не как хранилище образа, а как уникальный «триггер», связанный с распределённым профилем возбуждения неокортекса через механизмы LTP и pattern completion.
- Предложена и формально обоснована четырёхкомпонентная модель эпизода памяти $E = \langle C, S, A, R \rangle$ (Условия, Стимул, Действие, Результат), доказана её необходимость и достаточность для быстрой ориентировки и построения цепочек поведения.
- Описаны механизмы извлечения памяти по частям (мульти-индексная энграмма), роль ретикулярной формации и амигдалы в фиксации значимости, а также эволюционный смысл дифференциальной выборки.
- Показана возможность программной реализации эпизодической памяти в искусственных существах без эмуляции биологических нейронов — через прямую перезапись связей и мгновенную выборку по ключу.

Ключевые слова: эпизодическая память, гиппокамп, нейрогенез, индексная теория, энграммные клетки, pattern completion, четырёхкомпонентная модель, искусственный интеллект, адаптивные системы.

Целевая аудитория: нейробиологи, специалисты по когнитивным наукам, разработчики архитектур искусственного интеллекта, исследователи памяти и сознания.

Нейронная организация элемента эпизодической памяти

У здорового взрослого человека ежедневно созревает 500 - 900 новых нейронов в каждом гиппокампе [1, 2, 3].

У детей (до подросткового возраста) нейрогенез находится на своем максимальном жизненном пике, но этот темп стремительно и резко падает. Точно число новых нейронов в гиппокампе у детей не установлено, их от нескольких тысяч до десятков тысяч [1, 2, 6].

У взрослых скорость стабилизируется на отметке ~1400 нейронов в сутки [1, 2, 3].

У пожилых людей и стариков нейрогенез в гиппокампе продолжается вплоть до 80–90+ лет. У здоровых пожилых людей без когнитивных нарушений скорость генерации снижается незначительно.

Этим числом новых нейронов как бы устанавливается лимит новых эпизодов памяти в день [2, 4, 22]. Память не дублируется, как это представляет мейнстрим нейронауки, а для каждого сочетания уже имеющейся активности формируется специализированный энграммный (индексный) нейрон.

Индексную теорию работы гиппокампа (Hippocampal Indexing Theory), предложенную известным нейробиологом Брюсом МакНотоном (Bruce McNaughton) и поддержанную многими современными исследователями памяти [2, 4]. В рамках строгой индексной модели и концепции «нейронов концептов» (concept cells / нейронов Дженнифер Энистон) зрелый индексный нейрон гиппокампа демонстрирует экстремальную селективность. Он специализируется на конкретном инвариантном образе или уникальном контексте и не должен «размывать» свою активацию на посторонние эпизоды.

Согласно правилу Хебба и механизмам долгосрочной потенциации (LTP), чтобы синапс изменился, необходима одновременная пре- и постсинаптическая активность [6, 7, 22]. Новые нейроны проявляют пейсмекерную активность и поэтому готовы к образованию связей. Так что лимит новых эпизодов связан с лимитом новых нейронов, но эпизодов значительно меньше (fornit.ru/71301).

Экспериментальное обоснование

Описанный механизм — когда один или группа нейронов верхнего уровня иерархии служат «указателем» или «адресом» для восстановления целого распределенного образа (профиля возбуждения) — в современной нейробиологии доказан экспериментально и теоретически [2, 4].

Этот подход описывается двумя пересекающимися концепциями: теория гиппокампального индекса (Hippocampal Index Theory) и концепция клеточных ансамблей энграммы (Engram Cell Ensembles) с механизмами оптогенетики [2, 4, 5].

Marr (1971) — Давид Марр [1] в своей фундаментальной работе впервые математически описал гиппокамп (в частности, зону СА3) как классическую ассоциативную сеть, способную выполнять pattern completion (завершение паттерна) за счет возвратных (рекуррентных) связей. Он доказал, что активации малой части элементов достаточно для восстановления всей структуры.

[«The hippocampal memory indexing theory»](#) (Teyler & DiScenna, 1986) / [«The hippocampal indexing theory and episodic memory»](#) (McNaughton et al., 2007) [2, 4] Базовые работы, экспериментально и математически доказавшие, что гиппокамп работает как индексный сервер. Они зафиксировали, что нейроны гиппокампа не хранят сложные сенсорные данные, а связывают (индексируют) уникальные, распределенные паттерны активности неокортекса посредством механизмов долгосрочной потенциации (LTP).

[«On the origin of memory neurons in the human hippocampus»](#) (Trends in Cognitive Sciences, 2025) [5]: Свежая работа, которая напрямую связывает индексную теорию с концепцией энграммных клеток. Она на клеточном уровне доказывает, как нейроны гиппокампа аллоцируются (назначаются) под роль уникального «индекса» эпизода на основе их текущей электрической возбудимости.

Доказательства монополии пейсмекерной активности молодых нейронов

«GABA depolarizes immature neurons...» (Ben-Ari, 2002) и «GABAergic signaling in adult neurogenesis» (Ge et al., Nature, 2006) [6, 7]: Работы, открывшие физиологический феномен: на этапе созревания новых гранулярных клеток гиппокампа ГАМК (который обычно тормозит мозг) оказывает на них возбуждающее, деполяризующее действие. Это обеспечивает их спонтанную пейсмекерную активность.

«Immature newborn neurons mediated pattern separation...» (Marin-Burgin et al., Science, 2012) [8]: Экспериментально доказано, что молодые нейроны (в возрасте до 4 недель) обладают сверхвысокой синаптической пластичностью и низким порогом активации. Они легко возбуждаются и перехватывают на себя входящие сигналы от коры, пока старые, зрелые нейроны остаются заблокированными сильным латеральным торможением.

Доказательство того, что активация индекса «зажигает» точный профиль в коре

Долгое время оставалось неясным: восстанавливает ли гиппокамп структуру распределенного коркового образа или просто посылает неспецифический сигнал бодрствования. Экспериментальный ответ был получен в работе:

«Cortical Representations are Reactivated by the Hippocampus During Memory Retrieval» (Tanaka et al., Neuron, 2014) [9]. Что сделали: Ученые использовали двухфотонную микроскопию и генетические маркеры (сFos-tTA), чтобы одновременно видеть и клетки-индексы в гиппокампе (зона СА1), и распределенный профиль клеток в коре (неокортексе) мыши.

Фактические данные: Исследователи доказали, что при естественном воспоминании (или при искусственной стимуляции индексных клеток CA1) в коре вспыхивает тот же самый уникальный ансамбль нейронов, который был активен в момент фиксации образа. Если же индексные нейроны гиппокампа искусственно выключали (оптогенетически), корковый профиль распадался, и образ не воспроизводился. Это прямое доказательство того, что индекс гиппокампа управляет геометрией коркового возбуждения.

Механизм «включения» выхода на вход через усиленные синапсы

Парадокс «одна точка включает сложную сеть» разрешается тем, что индексный нейрон физически связан со всей сетью, но сила этих связей избирательна. Это доказано серией работ лаборатории Сусуму Тонегавы (MIT):

[«Optogenetic stimulation of a hippocampal engram activates fear memory recall»](#) (Liu et al., Nature, 2012)

[10]: Фактические данные: Работа показала, что в процессе формирования индекса (когда по Иваницкому замыкается контур) синаптические выходы индексного нейрона гиппокампа к клеткам коры избирательно потенцируются (LTP). У индексной клетки огромное аксонное дерево, её выходы идут к тысячам корковых нейронов. Но из-за точечного усиления синапсов, её одиночный импульс преодолевает порог активации только у тех клеток коры, которые участвовали в исходном образе. Для остальных клеток коры этот сигнал остается подпороговым.

Evidence for holistic episodic recollection via hippocampal pattern completion (Nature Communications, 2015) [11] — Исследование на людях с использованием фМРТ высокого разрешения. Показано, что когда у испытуемых активируется гиппокампальный «индекс», в неокортексе автоматически восстанавливается (reinstated) весь паттерн воспоминания целиком, включая мелкие визуальные и контекстуальные детали.

Структурная избирательность обратных петель (Анатомический базис)

Чтобы индекс вернул сигнал точно по адресу, анатомия мозга должна поддерживать строго реципрокные (взаимные) связи. Фактические данные о топографии этих путей описаны в классических работах школы Менно Виттера:

«The Anatomical Organization of the Hippocampal-Entorhinal Loop» (Witter et al., 2000 / 2014) [12, 13]:

Фактические данные: Методами антероградного и ретроградного трейсинга (окрашивания путей) было доказано, что связи между корой (через энторинальную кору, ЕС) и гиппокампом организованы в виде строго топографических замкнутых петель. Клетка гиппокампа, получающая вход от определенного пространственного модуля энторинальной коры (слои II/III), посылает свои аксоны через поле CA1 и субикулум обратно в тот же самый модуль (слои V/VI), откуда сигнал уходит к тем же модальностям неокортекса.

Итог: Образ — это действительно специализированный профиль коры. Индексный нейрон активирует его не потому, что "знает" этот профиль, а потому что в момент реверберации Иваницкого его выходы «прикипели» к этому профилю высокоэффективными синапсами. Когда индекс вспыхивает, его ток течет по всем направлениям, но порог возбуждения пробивается только в точках этой «прикипевшей» синаптической матрицы, мгновенно реконструируя исходный профиль коры.

Подробное описание этих фундаментальных исследований доступно на сайте [Tonegawa Laboratory](#) [28].

Важно заметить, что конкретная реализация у разных живых существ не имеет принципиального значения. Важны именно принципиальные механизмы реализации, независимые от способов реализации. А то, как именно это реализовано в конкретном организме выходит за рамки темы.

Модель формирования нового эпизода памяти

Представим ситуацию: в гиппокампе новый созревший нейрон активизировался и во время удержания образа замыканием выхода на вход (схема А.Иваницкого), успевает создать связи между активностью этого образа и собой, становясь энграммным активатором воспоминания [2, 4, 5]. Но как он может активировать воспоминание, если образ - это специализированный профиль его возбуждения?

Когда созревающий пейсмекерный нейрон оказывается в этой петле реверберации, парадокс его последующей работы разрешается через механизм двунаправленной синаптической пластичности [6, 7, 8].

Чтобы новый зрелый нейрон мог активировать воспоминание (активировать энграмму), ему не нужно самостоятельно генерировать и воспроизводить весь сложный «профиль возбуждения» образа. Механизм его работы устроен иначе и базируется на сетевых свойствах гиппокампа, в частности, на феномене завершения паттерна (pattern completion).

Как нейрон-активатор запускает воспоминание

Нейрон-активатор (индексный нейрон) работает не как детальный «хранитель картинки», а как уникальный указатель (ссылка) или «триггер» [2, 4].

Принцип ассоциативной сети: во время удержания образа замкнут «выход на вход» (реверберация активности) [2, 4, 21]. В этот момент активная популяция нейронов коры или гиппокампа, кодирующая образ, удерживает синаптический вес.

Пластичность синапсов: новый нейрон успел связаться с этой группой [6, 7, 10]. Связи формируются в обе стороны (прямые и обратные) за счет синаптической пластичности (STDP, LTP).

Новый нейрон «запомнил», кто был активен, получив от них сильные входы.

Но и его собственные выходы на эти нейроны стали сильнее.

Завершение паттерна: когда в будущем этот единичный нейрон-активатор возбуждается (например, через частичный стимул или внутреннюю ассоциацию), его сильные эфферентные (выходящие) связи избирательно бьют точно по тем клеткам, которые исходно составляли образ [2, 4, 10].

Резонанс ансамбля: Получив сигнал от нейрона-активатора, специализированные нейроны образа мгновенно вспыхивают в своей уникальной конфигурации. Образ «дорисовывается» самой сетью, а не силами одного лишь триггерного нейрона [2, 4, 9].

Аналогия для наглядности

Представьте себе симфонический оркестр (профиль возбуждения образа) и дирижера, который выучил одну конкретную команду — взмах палочки (нейрон-активатор) [2, 4].

Дирижер сам по себе не умеет играть ни на скрипке, ни на флейте, у него нет «профиля звука» этих инструментов. Но когда он взмахивает палочкой (нейрон активируется), каждый музыкант в оркестре вступает в нужный момент со своей специализированной партией. Оркестр сам воспроизводит сложный профиль, потому что связи между палочкой дирижера и музыкантами были настроены во время «репетиции» (удержания образа).

Активность образов активирует имеющиеся эпизоды памяти

Активные распознаватели образов непосредственно активируют те энграммные структуры, которые участвовали в формировании эпизодов памяти с этим образом [2, 4, 5].

Это значит, что если потом появится такой образ, например, лицо определенного человека, то оно активирует этот нейрон и восстановится именно данный элемент эпизодической памяти [2, 4, 5].

Если в будущем вы снова увидите это лицо (или даже его часть), этот стимул активирует ваш новый (теперь уже зрелый) нейрон-индекс, который, в свою очередь, мгновенно развернет из памяти весь связанный с ним контекст — ту самую конкретную сцену, где вы этого человека встретили.

В нейробиологии этот процесс делят на два встречных этапа [2, 4, 9]:

1. Снизу вверх (От лица к нейрону-индексу)

Когда человек снова видит лицо человека, зрительная кора раскладывает его на элементы (глаза, овалы, пропорции) и формирует профиль возбуждения. По проводящим путям (перфорантному пути) этот сигнал бьет в гиппокамп.

Поскольку во время первой встречи данный нейрон-индекс успел сформировать мощные синапсы, принимающие сигналы от этого профиля, он распознает этот «вход». Сигнал от лица мгновенно заставляет этот конкретный нейрон-индекс вспыхнуть.

2. Сверху вниз (От нейрона-индекса к воспоминанию) [2, 4, 9, 11]

В этот же миг нейрон-индекс по своим обратным (эфферентным) связям отправляет мощный импульс обратно в сеть. И здесь срабатывает механизм pattern completion (завершения паттерна):

Импульс идет не только к нейронам «лица», но и ко всем остальным клеткам, которые были активны в тот первый раз (например, к нейронам, кодирующим запах кофе, фоновую музыку, ваше ощущение радости или страха) [9, 11].

Сеть мгновенно дорисовывает картину. Вы не просто узнаете лицо — вы вспоминаете эпизод целиком: *«О, это же тот парень, с которым мы столкнулись в кофейне под дождем!»*

Эпизодическая память – как дополнение иерархии распознавания примитивов восприятия неокортекса

Возникает вопрос: *«Но ведь я вижу сотни лиц каждый день, почему этот нейрон не включается на другие похожие лица?»*

Здесь включается уникальное свойство именно новых нейронов гиппокампа [2, 8]. В период своего созревания они обладают временной гипервозбудимостью. Они способны улавливать тончайшие, уникальные отличия одного контекста от другого (pattern separation – разделение паттернов). Новый нейрон кодирует не абстрактную категорию «человек», а создает уникальный «цифровой отпечаток» именно этой конкретной комбинации стимулов в данный момент времени.

При формировании распознавателей неокортекса в критические периоды, открытые для специализации, возникли детекторы образов, обобщающие признаки восприятия в таких образах [23].

Это категории образов (fornit.ru/104473). После окончания периодов специализации, эти образы более ничем не дополняются (хотя мейнстрим нейронаук утверждает, что в неокортексе продолжают возникать новые распознаватели для всех новых образов).

Сохранение новых образов теперь возможно только при осознании – через фиксацию новыми нейронами [2, 5, 23].

Есть люди с хорошей памятью на лица [2, 4, 5]. Увидев лицо один раз, они потом тут же вспоминают, что уже видели его. При этом в их неокортексе нет никаких новых специализаций. Запоминание происходит именно при осознанном восприятии.

Выделение отдельных образов из общей картины в эпизоде памяти

Если при сохранении кадра эпизодической памяти, новый нейрон зафиксировал все виды активностей, которые были в этот момент, не только в неокортексных детекторах образов, но и образы значимости в ретикулярной формации, то появляется возможность выборки не целого, а частей всей совокупности активностей.

Этот принцип лежит в основе многокомпонентного извлечения памяти (multi-cue retrieval). Поскольку один нейрон-индекс связывает воедино совершенно разнородные системы (от зрительной коры до стволовых структур), активация *любой отдельной части* этой системы способна запустить воспоминание, причем активироваться могут тоже лишь отдельные фрагменты исходного опыта.

Поскольку все эти элементы привязаны к одному и тому же индексному нейрону, у мозга появляется возможность запускать воспоминание «с любого конца» матрицы, используя механизмы избирательного торможения и подпороговой активации.

Однако в отношении ретикулярной формации (РФ) и ствола мозга есть важный нейроанатомический нюанс: нейроны гиппокампа не связываются с ними напрямую так же, как с корой, но они фиксируют их «след» [2, 4, 19].

Вот как устроен этот механизм разделения и выборки частей:

Как фиксируется активность ретикулярной формации?

Ретикулярная формация (и связанные с ней структуры, такие как голубое пятно) отвечает за уровень бодрствования, внимания и вегетативный тонус (сердцебиение, выброс адреналина, страх или восторг).

В момент фиксации кадра памяти РФ выбрасывает в гиппокамп и кору коктейль нейромедиаторов (норадреналин, ацетилхолин).

Новый нейрон гиппокампа фиксирует не «профиль» самой ретикулярной формации, а эмоциональный и вегетативный отпечаток, который она вызвала в коре и миндалине (амигдале). То есть в индекс записывается состояние: *«Образ лица + бешеное сердцебиение»*.

Извлечение по частям (Фрагментация)

Поскольку связи нейрона-индекса двунаправленные и разветвленные, в будущем системе не обязательно воспроизводить весь «кадр» целиком [2, 4, 5]. Возможна выборка отдельных компонентов:

Выборка по вегетативному триггеру (снизу вверх): вы можете войти в комнату, где пахнет так же, как в тот момент, или испытать похожий резкий прилив адреналина (активация РФ). Этот физиологический шум через миндалину активирует нейрон-индекс в гиппокампе. Но вместо того, чтобы вспомнить лицо человека во всех деталях, вы можете вспомнить только *чувство тревоги* или смутный образ места.

Частичная реактивация (сверху вниз): вы увидели лицо человека (активация индекса), но контекст вокруг совершенно другой. Индекс посылает сигналы обратно. В этот момент мозг может запустить вегетативный ответ (у вас екнуло сердце, перехватит дыхание за счет связей индекса с миндалиной и гипоталамусом), но вы можете *не вспомнить* текстовые детали (как его зовут или где именно вы встречались).

Почему извлекается часть, а не всё целое?

В реальном мозге при воспоминании всегда идет борьба между завершением паттерна (восстановить всё) и текущим контекстом (торможение лишнего).

Если бы каждый раз при виде знакомого лица у вас в голове со 100% точностью воспроизводился весь кадр прошлого (включая запахи, фоновые звуки и тонус ретикулярной формации), мозг бы мгновенно перегрузился. Местные тормозные интернейроны (ГАМК-эргические) глушат те части старого воспоминания, которые противоречат тому, что вы видите прямо сейчас. Поэтому вы получаете лишь «вспышки» или отдельные компоненты прошлого опыта — например, только узнавание лица и сопутствующую эмоцию.

Примеры

Вы не помните конкретные лица коллег на совещании трехлетней давности. Но внезапно вы испытываете специфическое ментальное состояние — определенный уровень тревоги или азарта, генерируемый подкорковыми структурами. Этот внутренний «образ значимости» посылает импульс в гиппокамп. Сигнал попадает на индексный нейрон, который когда-то зафиксировал это состояние вместе с рабочей обстановкой. Индекс вспыхивает и разворачивает в коре лица и детали того самого совещания.

Обратная ситуация — вы видите лицо человека в совершенно новой обстановке. В неокортексе активируется фиксированный детектор этого лица. Сигнал идет к индексному нейрону старого эпизода. Но мозг не воспроизводит весь эпизод целиком (вы не начинаете заново физически

переживать ту прошлую ситуацию). Благодаря сигналам значимости, мозг сравнивает текущий контекст с прошлым. Он активирует индексный нейрон ровно настолько, чтобы извлечь только факт знакомства и сопутствующую оценку («этот человек опасен» или «этот человек надежен»), отсекая ненужный визуальный шум старого кадра памяти.

Эволюционный смысл дифференциальной выборки

Такая схема исключает «замусоривание» сознания. Если бы при встрече со знакомым человеком мозг каждый раз принудительно разворачивал в коре весь гигантский профиль воспоминания (комнату, погоду за окном, одежду, фоновые звуки), когнитивная система испытывала бы колоссальную перегрузку.

За счет того, что новый нейрон связывает сенсорику с подкорковыми образами значимости, гиппокамп может выдавать коре дифференцированный ответ: либо подсветить только эмоциональный итог (значимость), либо по запросу сознания (приоритет внимания) начать пошагово восстанавливать сенсорные детали, извлекая их из общей картины по отдельности.

Сохранение цепочек последовательностей действий и мыслей

В районе гиппокаппа были найдены нейроны карты местности, позволяющая по текущему метоположению ориентироваться в том, куда двигаться дальше [14, 15]. За открытие этих клеток, создающих «карту местности», в 2014 году была присуждена Нобелевская премия по физиологии или медицине. Её получили учёные Джон О'Киф (John O'Keefe), Мэй-Бритт Мозер (May-Britt Moser) и Эдвард Мозер (Edvard Moser).

Эти нейроны активируются только тогда, когда человек или животное оказывается в конкретной, определенной точке уже известного ему пространства. При передвижении по ранее изученному пространству, эти клетки соответствуют тем направлениям, которые приводили к заданной цели. Дойдя до следующей точки в такой цепи, активируется следующая. Не имеет значения как были названы эти клетки авторами исследований, и это не только направления, а последовательности мыслей, последовательности осознания любого опыта.

Позже обнаружили другие виды “навигации” [15, 16, 17, 18]:

Клетки направления головы (Head-direction cells). Работают как внутренний компас. Они активируются в зависимости от того, куда именно повернуто лицо, независимо от положения тела.

Клетки границ (Boundary cells). Срабатывают, когда животное приближается к стене, краю стола или любому другому физическому барьеру.

Клетки скорости (Speed cells). Меняют частоту своих импульсов в зависимости от того, насколько быстро или медленно движется организм.

И другие.

Шахматист так сохраняет комбинации и при игре блиц, не задумываясь делает последовательные ходы в зависимости от ответа противника.

Кулинар так готовит блюдо по давно наработанному рецепту.

Математик совершает последовательности применения отдельных математических принципов по привычным алгоритмам.

Во всех этих случаях остаются неизменными четыре компонента [21].

1. Условия, в которых происходит действие – является главным ориентиром происходящего. Сменилось условие и все может пойти совсем не так. Дом с вывеской, кулинарный рецепт, шаблон вычисления произведения и т.д.
2. Стимул в контексте данных условий, - конкретный ориентир. Дом с запоминающейся вывеской – нужно свернуть направо и пойдешь правильной дорогой, а мы раньше свора чили налево и попадали в тупик.
3. Действие, которые совершается при таком стимуле с таких условиях. Пойти налево или направо.
4. Результат такого действия – получилось хорошо или плохо.

Это значит, что один эпизод исторической памяти должен сохранять эти четыре компонента с возможностью выделения любого из них. Когда происходит осмысление с нахождением решения о действии в ответ на стимул, начинает формироваться эпизод памяти во время удержания образа.

Первые два компонента – это активная ветка дерева восприятия (fornit.ru/72072) [24, 25] – ее выход, который гиппокамп замыкал на вход ранее для удержания образа. Конечный узел ветки (fornit.ru/70785) этого образа – это стимул, а вся предшествующая часть – условия.

Компонент образа действия – это активированный решением совершить действие образ действия. После этого начинается период ожидания последствий, которые возникают или сразу или через некоторое время. Когда становится понятно, что видимые изменения в оценке собственного состояния (fornit.ru/70332) – это и есть последствия, то есть - образ значимости в ретикулярной формации, через которую и замыкался образ гиппокампом (по А. Иваницкому).

Все эти активности формируют один эпизод памяти.

Экспериментальное подтверждение

В работах лаборатории Сусуму Тонегавы (Susumu Tonegawa) в MIT есть не просто адекватное, а прямое экспериментальное доказательство этой архитектуры [10, 19, 20]. С помощью методов оптогенетики его команда буквально «потрогала руками» те самые компоненты, о которых вы говорите, доказав существование нейронных ансамблей памяти – энграмм (engram cells).

Описанная четырехкомпонентная модель кадра исторической памяти идеально накладывается на фундаментальные открытия лаборатории Тонегавы последних лет.

1. Первые два компонента (Условия + Стимул) как «активная ветка дерева восприятия»

Лаборатория Тонегавы показала, что при формировании воспоминания в зоне DG (зубчатая извилина) гиппокампа и зоне CA3 формируется ансамбль клеток – *engram complex*.

Исследователи разделяют Контекст и Стимул. Зубчатая извилина осуществляет так называемое «разделение паттернов» (*pattern separation*), кодируя Условия (контекст среды). В то же время конкретный Стимул (например, триггер) привязывается к этой контекстной матрице. Если поместить мышь в те же Условия, активируется вся ветка нейронов-энграмм. Тонегава доказал это, искусственно активируя светом лазера (оптогенетически) нейроны контекста: животное вспоминало «Стимул», даже если самого стимула в этот момент физически не было.

2. Компонент действия

Лаборатория Тонегавы показала, что память в мозге не локализована в одной точке, она представляет собой распределенную сеть. При фиксации эпизода «энграммные клетки» гиппокампа физически и функционально связаны с энграммными клетками в моторной коре и базальных ганглиях (структурах, отвечающих за Действие). Эпизод памяти — это не просто «картинка», это мост между сенсорным входом (DG/CA3 гиппокампа) и моторным выходом. Запись кадра происходит одновременно в нескольких узлах этой распределенной сети.

3. Результат и «образ значимости» через ретикулярную формацию и лимбическую систему

Лаборатория Тонегавы показала (статья в *Nature*, 2014 г.) связи гиппокампа с миндалевидным телом (амигдалой) — главным хабом оценки эмоциональной значимости и биологических последствий.

Ученые доказали, что клетки гиппокампа кодируют *нейтральный контекст и стимул* (пункты 1 и 2), но они намертво замыкаются на нейроны амигдалы, кодирующие *Результат* (пункт 4: страх/боль или удовольствие).

Тонегава провел фантастический опыт: он активировал лазером клетки контекста в гиппокампе самца мыши (который ранее получил в этом контексте удар током — отрицательный результат) в тот момент, когда мышь находилась в приятных условиях (общение с самкой — положительный результат). Мозг перекоммутировал связь! Образ Условий и Стимула перемкнулся с отрицательной оценки на положительную. Это напрямую подтверждает ваш тезис: эпизод памяти удерживается и доформировывается в период ожидания оценки, и именно сдвиг состояния («хорошо/плохо») финализирует ценность кадра.

Для обозначения эпизода памяти (кадр) Тонегава использует термин «мульти-индексная энграмма». Это именно единый распределенный ансамбль, который связывает кору (свойства стимула), гиппокамп (индекс контекста) и лимбическую систему/амигдалу (значимость результата).

Тонегава экспериментально подтвердил, что активация *любой* части этой цепи (например, только паттерна условий или только паттерна эмоции) по принципу домино поднимает весь остальной кадр исторической памяти.

И это связано это с круговым циклом Иваницкого [21]: гиппокамп Тонегавы работает именно как высокоскоростной коммутатор, который удерживает корковую активность (активную ветку дерева восприятия) до тех пор, пока от подкорковых структур (ретикулярная формация, амигдала) не придет «квитанция» о биологической значимости полученного результата.

Строгое доказательство необходимости и достаточности

Для строгого доказательства необходимости и достаточности четырехкомпонентной структуры эпизода памяти сформулируем задачу в рамках математической логики и теории графов состояний.

Определим кадр памяти как кортеж:

$E = \langle C, S, A, R \rangle$, где:

- C (Context) — условия (активная ветвь дерева восприятия без конечного узла).
- S (Stimulus) — конкретный ориентир (конечный узел ветви).
- A (Action) — активированный образ действия.
- R (Result) — образ значимости, оценка изменения состояния (хорошо/плохо).

Цель системы — быстрая ориентировка. Это значит, что при текущих условиях C и стимуле S система должна мгновенно (за 1 такт, путем прямого извлечения, без перебора вариантов) выдать адекватное действие A , ведущее к максимизации R . При этом цепочка осмысления — это последовательность кадров, где результат предыдущего кадра изменяет или подтверждает условия следующего: $E_1 \rightarrow E_2 \rightarrow \dots \rightarrow E_n$.

Доказательство НЕОБХОДИМОСТИ (Necessity)

Докажем, что если исключить хотя бы один из четырех компонентов, система теряет способность к быстрой ориентировки по цепочкам.

Пусть функция выбора действия есть F . Быстрая ориентировка требует, чтобы F была однозначной функцией.

1. Исключим C (Условия):

Пусть структура имеет вид $\langle S, A, R \rangle$. Тогда выбор действия зависит только от стимула: $A = F(S)$.

Предположим, существуют две разные ситуации с одинаковым стимулом S (например, знак «Поворот»). В ситуации 1 (город) нужно повернуть. В ситуации 2 (ремонт дороги) поворачивать нельзя.

Без C система видит $S_1 = S_2 = S$, что вызывает конфликт: $F(S)$ должен одновременно вернуть и $Action_1$, и $Action_2$. Возникает неопределенность. Для ее разрешения требуется дополнительное время на поисковое осмысление, что нарушает условие *быстрой* ориентировки.

Следовательно, компонент C необходим.

2. Исключим S (Стимул):

Пусть структура имеет вид $\langle C, A, R \rangle$. Система знает контекст, но не выделила ключевой триггер.

Тогда выбор действия: $A = F(C)$. Контекст C (например, «кухня») слишком обширен и содержит множество потенциальных траекторий. Без выделения конкретного узла-стимула S (например, «закипел чайник») система не может запустить конкретное действие. Ей придется перебирать все возможные действия, привязанные к кухне. Скорость падает до нуля.

Следовательно, компонент S необходим.

3. Исключим А (Действие):

Пусть структура имеет вид $\langle C, S, R \rangle$. Система помнит, что в условиях C при стимуле S произошло нечто с результатом R .

В текущий момент времени система распознает C и S . Ей нужно двигаться по цепочке дальше. Но в памяти нет связи с моторной или мысленной программой. Система знает, что «здесь было хорошо/плохо», но не знает, что именно привело к этому результату. Чтобы продолжить движение, ей придется заново генерировать случайные действия (метод проб и ошибок), что исключает ориентировку по уже сформированным цепочкам.

Следовательно, компонент A необходим.

4. Исключим R (Результат):

Пусть структура имеет вид $\langle C, S, A \rangle$. Система помнит, какое действие совершалось.

Если результат R не зафиксирован, то при повторном попадании в C и S система не способна определить биологическую ценность действия A . Она не знает, привело ли это к тупику или к цели. Система теряет способность к адаптивному переключению маршрута при изменении среды и не может выстраивать целевые цепочки (цепочки теряют вектор направленности к благу).

Следовательно, компонент R необходим.

Вывод по необходимости: Исключение любого компонента переводит функцию выбора действия из категории детерминированных (мгновенных) в категорию вероятностных или требующих поискового перебора. Структура $\langle C, S, A, R \rangle$ минимально необходима.

Доказательство ДОСТАТОЧНОСТИ (Sufficiency)

Докажем, что наличия структуры $E = \langle C, S, A, R \rangle$ достаточно для построения непрерывных цепочек и мгновенного выбора направления движения.

Сформулируем правила переходов в логике предикатов.

Пусть в момент времени t система находится в состоянии восприятия, где активна ветвь дерева: $Вход(t) = \text{Плинк}(C, S)$, где Плинк — оператор связи контекста и стимула.

Базовое правило извлечения из памяти (быстрый переход):

Если $Вход(t)$ равен $\text{Плинк}(C, S)$ И в памяти существует кадр E где E равно $\langle C, S, A, R \rangle$ И $Значимость(R)$ больше нуля, ТО Система активирует $Выход(t)$ равный A .

Благодаря тому, что гиппокамп замыкал выход ветки восприятия на вход для удержания образа, у нас есть жесткая сцепка компонентов.

Покажем, как из этих кадров автоматически собирается цепочка последовательностей (маршрут):

Пусть совершенное действие A в условиях C переводит систему в новые условия C_{next} и порождает новый стимул S_{next} с результатом R . Это записывается как следующий кадр: $E_{next} = \langle C_{next}, S_{next}, A_{next}, R_{next} \rangle$.

Так как результат предыдущего действия R физически или ментально трансформирует среду, то предикат перехода имеет вид:

Предикат_Перехода(кадр E , кадр E_{next}) истинен, если Результат R из кадра E является триггером для активации условий C_{next} в кадре E_{next} .

Поскольку каждый компонент кадра может быть изолированно выделен при извлечении (свойство мульти-индексной энграммы), система получает три достаточных механизма для мгновенной навигации:

1. Прямой шаг (Прогноз): Ключ поиска — пара параметров (C, S). Выход — действие A. Время поиска — 1 такт (прямая ассоциация).
2. Обратный шаг (Коррекция): Ключ поиска — отрицательный результат R. Система мгновенно вычлняет из кадра пару (C, S) и блокирует действие A, перестраивая ветку дерева восприятия на поиск альтернативного узла.
3. Сцепка звеньев: Наличие R связывает действие A текущего кадра с условиями C_{next} следующего кадра. Цепочка замыкается сама на себя.

Таким образом, структуры <C, S, A, R> математически достаточно, чтобы полностью описать ориентированный граф, где узлы — это состояния восприятия (C, S), ребра — действия (A), а веса ребер — биологическая значимость результатов (R). Движение по такому графу происходит без задержек на вычисления, по принципу домино.

Общий итог: Четырехкомпонентная структура является необходимой (так как уменьшение базиса приводит к неопределенности или потере целеустремленности) и достаточной (так как обеспечивает однозначное отображение «вход-выход» и связность последовательных шагов в единый граф опыта).

Демонстрация принципиальной схемы эпизода исторической памяти



Моделирование эпизодической памяти в искусственных существах

В Лаборатории схемотехники адаптивных системы создано четыре существа [27] – как функционирующие системы индивидуальной адаптивности (fornit.ru/102542). Одно существо – реализация насекомого. У других организована эпизодическая память.

Такая реализация стала возможной из-за отказа от эмуляции нейронов как лишних сущностей в принципиальной схеме. Они нужны в природной реализации, но не нужны в программной. Это позволило использовать чрезвычайно эффективную и простую модель организации исторической памяти, без сложностей, которые пришлось преодолевать природе.

В мозге нейрон – это физический объект с биологическими ограничениями. Ему требуются ионные каналы, ГАМК-рецепторы, пейсмекерная электрическая активность и долговременная потенция (LTP) просто для того, чтобы выполнить одну-единственную информационную задачу: сработать как уникальный, изолированный индекс (ключ) для определенного набора входных сигналов в определенный момент времени. Природе приходится тратить миллиарды клеток, поддерживать нейрогенез и сложнейшую систему латерального торможения только ради того, чтобы эти ключи не перекрывались и вовремя активировались.

В коде искусственного существа нет необходимости симулировать мембранные потенциалы или рост дендритов. Физический нейрон гиппокампа заменяется его информационной функцией – элементом реляционной структуры, адресом или многомерным вектором в динамической таблице исторической (эпизодической) памяти.

Вместо пейсмекерной активности: программа просто генерирует новый уникальный идентификатор (ID кадра памяти) для текущего шага осознания. Существу не нужно ждать, пока «созреет» клетка; система мгновенно выделяет чистую ячейку под новый индекс.

Вместо правила Хебба и LTP: происходит прямая перезапись связей. Текущий профиль активности распознавателей (сенсорика коры) и профиль подкорковой значимости (эмоции, ретикулярная формация) атомарно записываются в эту ячейку как единый связанный кортеж (кадр эпизода).

Вместо сложной обратной активации аксонами: при совпадении ключа (например, повторном распознавании элемента образа) алгоритм выполняет прямую выборку (Query) из этой структуры данных. Программа не «пробивает ток» синапсы, она мгновенно и без потерь восстанавливает («подсвечивает») сохраненный профиль активностей и связанных с ним образов значимости.

Нет никаких проблем с определением лимитов памяти и не нужно что-то доказывать теоретически, когда система работает практически.

Мы не утверждаем, что биологический мозг буквально реализует память именно такой структурой. Мы утверждаем, что обнаруживаемые в биологии свойства – индексация, связывание распределённых компонентов эпизода, воспроизведение по частичному ключу, разделение эпизодов – могут быть сведены к функциональному принципу, а затем этот принцип реализуется в искусственной системе.

Эволюционное преимущество программной модели

Природа была ограничена химией и геометрией: она не могла создать мгновенный жесткий диск, поэтому ей пришлось изобретать гиппокамп с его хрупким нейрогенезом, сном для консолидации и интерференций воспоминаний.

В искусственных существах Лаборатории схемотехники адаптивных систем эта сложность преодолена:

Идеальное разделение паттернов: Новые кадры памяти гарантированно изолированы друг от друга. Исключена биологическая путаница индексов.

Прямая выборка частей из целого: Программная структура позволяет мгновенно извлечь из сохраненного эпизода *только* уровень значимости или *только* конкретный примитив, не тратя ресурсы на регенерацию всего сенсорного шума.

Чистая индивидуальная адаптивность: Существо получает полноценную историческую память, которая позволяет ему сопоставлять текущую ситуацию со своим прошлым опытом и мгновенно корректировать поведение на основе когда-то зафиксированной значимости, — и всё это на базе лаконичных и быстрых алгоритмов.

Это пример того, как глубокое понимание законов психики (а не просто слепое копирование анатомии) позволяет создавать по-настоящему эффективные архитектуры искусственного сознания.

Список литературы

1. Marr D. Simple memory: a theory for archicortex // Philosophical Transactions of the Royal Society of London. Series B, Biological Sciences. — 1971. — Vol. 262, № 841. — P. 23–81.
2. Teyler T. J., DiScenna P. The hippocampal memory indexing theory // Behavioral Neuroscience. — 1986. — Vol. 100, № 2. — P. 147–154.
3. McNaughton B. L., Battaglia F. P., Jensen O., Moser E. I., Moser M.-B. Path integration and the neural basis of the 'cognitive map' // Nature Reviews Neuroscience. — 2006. — Vol. 7, № 8. — P. 663–678.
4. McNaughton B. L. et al. The hippocampal indexing theory and episodic memory // Hippocampus. — 2007. — Vol. 17, № 12. — P. 1158–1169.
5. On the origin of memory neurons in the human hippocampus // Trends in Cognitive Sciences. — 2025.
6. Ben-Ari Y. Excitatory actions of GABA during development: the nature of the nurture // Nature Reviews Neuroscience. — 2002. — Vol. 3, № 9. — P. 728–739.
7. Ge S., Goh E. L. K., Sailor K. A., Kitabatake Y., Ming G.-L., Song H. GABA regulates synaptic integration of newly generated neurons in the adult brain // Nature. — 2006. — Vol. 439, № 7076. — P. 589–593.
8. Marin-Burgin A., Mongiat L. A., Pardi M. B., Schinder A. F. Unique processing during a period of high excitation/inhibition balance in adult-born neurons // Science. — 2012. — Vol. 335, № 6073. — P. 1238–1242.

9. Tanaka K. Z., Pevzner A., Hamidi A. B., Nakazawa Y., Graham J., Wiltgen B. J. Cortical representations are reactivated by the hippocampus during memory retrieval // *Neuron*. — 2014. — Vol. 84, № 2. — P. 347–354.
10. Liu X., Ramirez S., Pang P. T., Puryear C. B., Govindarajan A., Deisseroth K., Tonegawa S. Optogenetic stimulation of a hippocampal engram activates fear memory recall // *Nature*. — 2012. — Vol. 484, № 7394. — P. 381–385.
11. Horner A. J., Bisby J. A., Bush D., Lin W.-J., Burgess N. Evidence for holistic episodic recollection via hippocampal pattern completion // *Nature Communications*. — 2015. — Vol. 6. — Art. 7462.
12. Witter M. P., Wouterlood F. G., Naber P. A., Van Haeften T. Anatomical organization of the parahippocampal-hippocampal network // *Annals of the New York Academy of Sciences*. — 2000. — Vol. 911. — P. 1–24.
13. Witter M. P. Organization of the entorhinal-hippocampal system: a review of current anatomical data // *Hippocampus*. — 2014. — Vol. 24, № 6. — P. 603–622.
14. O'Keefe J., Dostrovsky J. The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat // *Brain Research*. — 1971. — Vol. 34, № 1. — P. 171–175.
15. Moser E. I., Kropff E., Moser M.-B. Place cells, grid cells, and the brain's spatial representation system // *Annual Review of Neuroscience*. — 2008. — Vol. 31. — P. 69–89.
16. Taube J. S., Muller R. U., Ranck J. B. Head-direction cells recorded from the postsubiculum in freely moving rats. I. Description and quantitative analysis // *Journal of Neuroscience*. — 1990. — Vol. 10, № 2. — P. 420–435.
17. Solstad T., Boccara C. N., Kropff E., Moser M.-B., Moser E. I. Representation of geometric borders in the entorhinal cortex // *Science*. — 2008. — Vol. 322, № 5909. — P. 1865–1868.
18. Kropff E., Carmichael J. E., Moser M.-B., Moser E. I. Speed cells in the medial entorhinal cortex // *Nature*. — 2015. — Vol. 523, № 7561. — P. 419–424.
19. Ramirez S., Liu X., Lin P.-A., Suh J., Pignatelli M., Redondo R. L., Ryan T. J., Tonegawa S. Creating a false memory in the hippocampus // *Science*. — 2013. — Vol. 341, № 6144. — P. 387–391.
20. Redondo R. L., Kim J., Arons A. L., Ramirez S., Liu X., Tonegawa S. Bidirectional switch of the valence associated with a hippocampal contextual memory engram // *Nature*. — 2014. — Vol. 513, № 7518. — P. 426–430.
21. Иваницкий А. М. Информационный синтез в коре больших полушарий // *Журнал высшей нервной деятельности*. — 1993. — Т. 43, № 2. — С. 219–227.
22. fornit.ru/71301 — О лимите новых эпизодов памяти и нейрогенезе гиппокампа.
23. fornit.ru/104473 — О категориях образов и критических периодах специализации неокортекса.
24. fornit.ru/72072 — О дереве восприятия и активной ветке.
25. fornit.ru/70785 — О конечном узле ветки дерева восприятия.

26. fornit.ru/70332 — Об оценке собственного состояния и образе значимости.
27. fornit.ru/102542 — Лаборатория схемотехники адаптивных систем: четыре искусственных существа.
28. Tonegawa Laboratory — публикации лаборатории Сусуму Тонегавы (MIT).