

国家自然科学基金青年基金项目（31100728）资助

上海哲学社科“十二五”规划课题教育学专项（2012JJY001）资助

●朱磊◎著●

记忆与海马

JIYI YU HAIMA

记忆是人脑对外界输入的信息进行编码、储存和提取的过程，
它是联系过去与现在的桥梁。

 吉林大学出版社



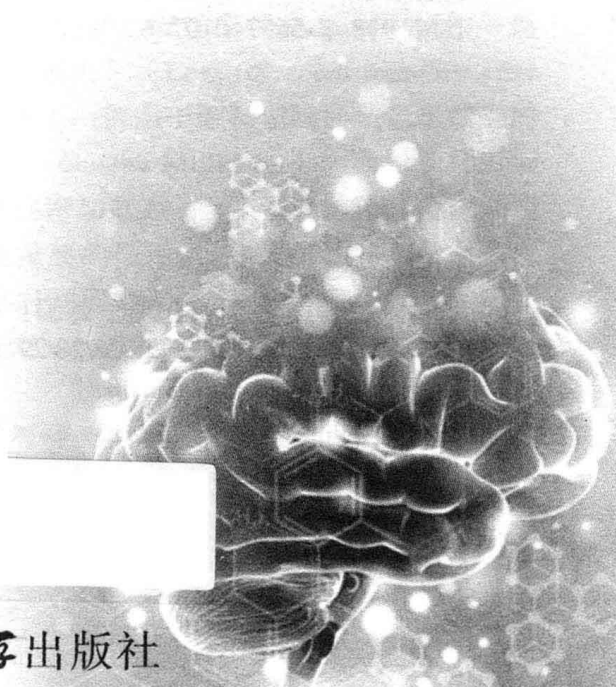
国家自然科学基金青年基金项目 (31100728) 资助

上海哲学社科“十二五”规划课题教育学专项 (2012JJY001) 资助

●朱 磊◎著●

记忆与海马

JIYI YU HAIMA



吉林大学出版社

图书在版编目（CIP）数据

记忆与海马/朱磊著. -- 长春：吉林大学出版社，
2013.5

ISBN 978-7-5677-0107-6

I. ①记… II. ①朱… III. ①记忆 - 关系 - 海马
IV. ①B842.3②R322.81

中国版本图书馆CIP数据核字(2013)第115517号

书 名：记忆与海马

作 者：朱磊 著

责任编辑：李欣欣 责任校对：曲楠

吉林大学出版社出版、发行

开本：787×1092 毫米 1/16

印张：12 字数：210千字

ISBN 978-7-5677-0107-6

封面设计：美印图文
北京东光印刷厂 印刷

2013年6月 第1版

2013年6月 第1次印刷

定价：26.20元

版权所有 翻印必究

社址：长春市明德路501号 邮编：130021

发行部电话：0431-89580026/28/29

网址：<http://www.jlup.com.cn>

E-mail：jlup@mail.jlu.edu.cn

前言

记忆是人脑对外界输入的信息进行编码、储存和提取的过程，它是联系过去与现在的桥梁。心理学对记忆的第一次探索发生于19世纪末，著名的德国心理学家Hermann Ebbinghaus首次借助实验的方法研究了人类的高级心理活动——记忆。到今天，记忆的研究历史已经长达一个多世纪。在这一个多世纪中，研究者们逐渐对记忆形成了一个普遍的认识，即记忆并非是对现实世界的复制，而是一个解释、修饰、转换和重新整合过往经验的具有构建性的多重系统。而海马则是大脑边缘系统中一个独特的结构，和大脑中许多其他区域的金字塔结构不同，海马内部的神经元组成一个单一的层，并且神经元之间有着错综复杂的联结。

虽然，19世纪末Wernicke-Korsakoff综合症的发现已经提示了记忆与海马间存在某种联系。然而，在此后的半个多世纪中，占统治地位的观点仍旧是“记忆存储于大脑的各个部位”，因为大量动物损伤研究发现动物对迷宫的记忆与切除的部位无关，而与切除的面积有关（Lashley, 1929）。

直到1957年，这一深入人心的观点受到学界的强烈质疑。越来越多的证据显示记忆可能与大脑中的某一特殊结构——海马存在密切联系。1957年，神经外科医生William Scoville和心理学家Brenda Milner的一篇名为“双侧海马损伤后，新近记忆的损失”（Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions），报道了一例由于海马切除导致记忆损失的病例——亨利·古斯塔·莫莱森（Henry Gustav Molaison）。通过系列后续研究，Milner等发现记忆与海马存在密切联系：（1）记忆和其他认知能力分离，海马只在记忆中起着至关重要的作用；（2）海马并不是永久性存储记忆的仓库，它只存储着部分时间段的记忆；（3）海马和长时记忆有关，海马损伤并不会影响短时记忆；（4）海马在某些类型的长时记忆（诸如镜画技能）中不起作用。

此后，随着诸如脑电和脑成像等神经生理技术的发展，研究者们对记忆与海马的认识逐渐丰富。本书的工作正是要通过介绍相关领域的研究进展诠释记忆与海马间的关系及其内部机制。

十年前，笔者已是记忆研究领域中的一份子，由于记忆现象的多变、

与日常生活的密切联系，笔者被它深深吸引，几年前，记忆领域的一个重要课题——记忆与海马的关系映入笔者的眼帘，几年的探索思考，让笔者对此颇具心得。现在终于得以契机，能将这些心得、思考整理成专著，问世出版，我激动不已，但同时也深感个人能力有限，无法做到尽善尽美。

综观这本《记忆与海马》专著，笔者竭力将记忆与海马研究领域的广博与精深尽可能地展现于字里行间。本书的第一章和第二章从介绍各种不同的类型的记忆入手，转而介绍海马的独特结构及其功能，以使读者对相关领域有初步了解。第三章将介绍与记忆与海马研究的展开密不可分的各种研究方法，包括遗忘症研究、脑电技术和脑功能成像技术。接下来的三章将围绕海马与记忆构建过程的关系展开。第四章关注多重构建性记忆系统中指向过去的错误构建过程——错误记忆——与海马活动的关系，首先，通过三个理论（内隐激活反应假设、模糊痕迹理论和源检测框架）的介绍，确立错误记忆的构建性特点，然后，从遗忘症、事件相关电位和脑成像研究三个方面揭示错误记忆与海马的关系。第五章关注多重构建性记忆系统中指向未来的真实构建过程——想象未来，首先介绍研究方法及其相关的理论假设，然后，从遗忘症、老年人和脑成像研究三个方面，具体分析想象未来与海马的关系。第六章关注一个特定的构建过程（即项目与来源的整合，也称记忆源检测）与海马活动的关系，首先介绍研究方法及其相关的理论假设，然后，从双加工模型、两种源检测、信心水平及连续的回忆加工四个方面介绍海马活动在源检测中的作用。

本书适合全国高等院校基础心理学专业的本科生与研究生阅读，也能够为所有乐意探究学习与记忆奥秘的有志者提供引导。当然，记忆与海马的研究至今仍有许多争论，笔者在书中提出了许多探讨性的问题，期望和同行的研究者讨论与互勉。限于笔者的学识和水平，书中难免出现纰漏之处，敬请大家批评指正。

朱磊

2012年10月于复旦大学

目 录

第一章 记忆的概述	1
第一节 长时记忆	3
一、长时记忆的特点	3
二、长时记忆的结构	4
三、长时记忆的研究方法	6
第二节 短时记忆	10
一、短时记忆的发现	11
二、短时记忆的编码	12
三、短时记忆的遗忘	14
四、短时记忆的提取	16
第三节 内隐记忆	18
一、遗忘症研究与任务分离	18
二、加工分离	23
第四节 前瞻记忆	24
一、前瞻记忆的研究方法	24
二、前瞻记忆与回溯记忆的关系	25

三、前瞻记忆的机制	27
第五节 错误记忆	32
一、早期的错误记忆研究	33
二、目击者证词记忆的研究	35
三、实验室中的诱导研究	37
第六节 源检测	39
一、源检测的特点	39
二、源检测的机制	44
第二章 海马的概述	46
第一节 海马的形态及其结构	46
一、海马的形态——命名的由来	46
二、海马的组成部分	47
三、海马的神经元结构	56
第二节 海马的功能	57
一、海马与嗅觉	57
二、海马与情绪	58
三、海马与注意控制	59
四、海马与记忆	60
第三章 记忆与海马的研究方法	64
第一节 遗忘症研究	64
一、遗忘症	64
二、遗忘症研究的局限	65
三、动物的遗忘症研究	66
第二节 脑电技术	66
一、微电极记录	67
二、宏电极记录	70
第三节 脑功能成像技术	73
一、脑功能成像技术的原理	73
二、功能性核磁共振成像技术	74
第四章 错误记忆与海马	77
第一节 错误记忆的机制	77

一、内隐激活反应假设	78
二、模糊痕迹理论	78
三、源检测框架	79
第二节 错误记忆与海马的关系	80
一、遗忘症研究	80
二、事件相关电位研究	83
三、脑成像研究	86
第五章 想象未来与海马	96
第一节 构建性系统：想象未来	97
一、研究范式	97
二、构建性情景模拟假设	101
三、想象未来和提取过去的关系	102
第二节 想象未来与海马的关系	105
一、遗忘症研究	105
二、老化研究	111
三、脑成像研究	117
第六章 源检测与海马	125
第一节 源检测的定义与研究方法	125
一、源检测的定义	125
二、源检测的分类	127
三、源检测的研究方法	128
第二节 源检测与海马的理论	137
一、四元素模型	137
二、双加工模型	139
第三节 源检测与海马的实证研究	148
一、支持双加工模型的证据	148
二、两种不同类型的源检测	154
三、海马活动=信心水平	159
四、连续的回忆加工：以海马活动为基础	163
参考文献	166

第一章 记忆的概述

19世纪上半叶，学界对记忆存在一个普遍的认识：记忆存储于大脑的各个部位。例如：动物损伤研究发现老鼠对迷宫的记忆与切除的部位无关，而与切除的面积有关（Lashley, 1929）。然而，1957年，神经外科医生William Scoville和心理学家Brenda Milner的一篇名为“双侧海马损伤后，新近记忆的损失”（Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions）的学术论文对这一深入人心的观点提出了强烈质疑。该论文报道了一例由于海马切除导致记忆损失的病例——亨利·古斯塔·莫莱森（Henry Gustav Molaison）。

亨利在一次车祸之后，患上了严重的癫痫。1953年，为了防止癫痫的继续发作，亨利通过手术切除了海马及其周围的部分内侧颞叶（见图1-1）。手术后，亨利的癫痫发作频率明显减少。但是，他的记忆系统却受到了严重的损伤。尽管他记得早年生活中发生的许多事情，他却无法将新的信息存入长时记忆。亨利仍然保留正常的智力，他会算术，可以和人正常交流，为草坪除草，清理落叶，整理床铺。他能记得一些小时候的事情，他记得父母带他去公路旅行，但是，他却无法将短时记忆中的信息转入长时记忆。手术后，亨利搬进了新家，他经常去街角商店买东西，走过家旁边的小路，和邻居打招呼，但每次做这些事情的时候，他都以为是第一次。一次研究中，Milner要求亨利记住数字584，为了记住，亨利编了一套复杂的方法“你只要记住8。你看，5、8和4加起来是17。你记住了8，17减去8等于9。把9分成两份就是5和4，这不就得出584了吗”，他甚至认真地把这套方法背了好几分钟，但是刚一分心，他就忘了这个数字。亨利的症状后来被称之为顺行性遗忘症（anterograde amnesia）。

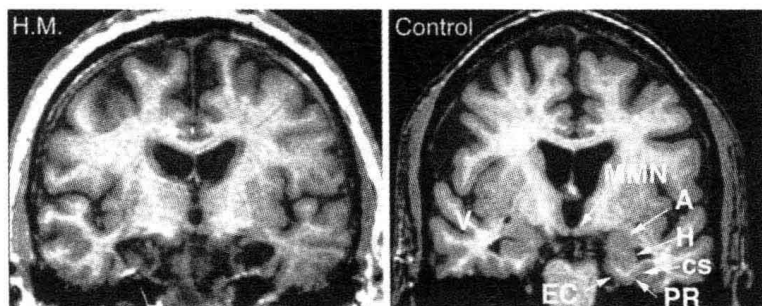


图1-1 亨利海马切除的情况（采自Corkin等，1997）

此外，Milner（1962）很快发现亨利顺序性遗忘得并不彻底，他仍然可以在不知不觉的情况下，学会一些复杂的操作，即将这些复杂的操作存入长时记忆。例如，在某次实验中，Milner要求亨利使用镜画仪（见图1-2）画五角星，即照着镜子里的图像，描五角星。通过一天的训练，亨利就可以画得很好，基本不太出错（见图1-3）。

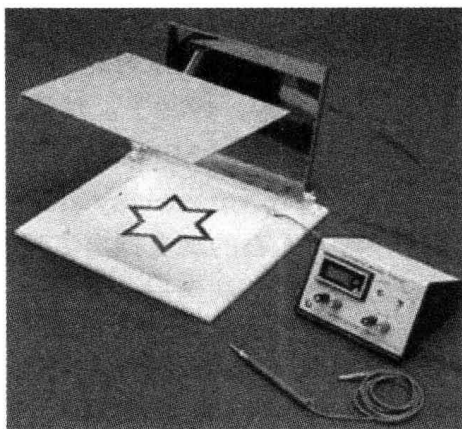


图1-2 镜画仪

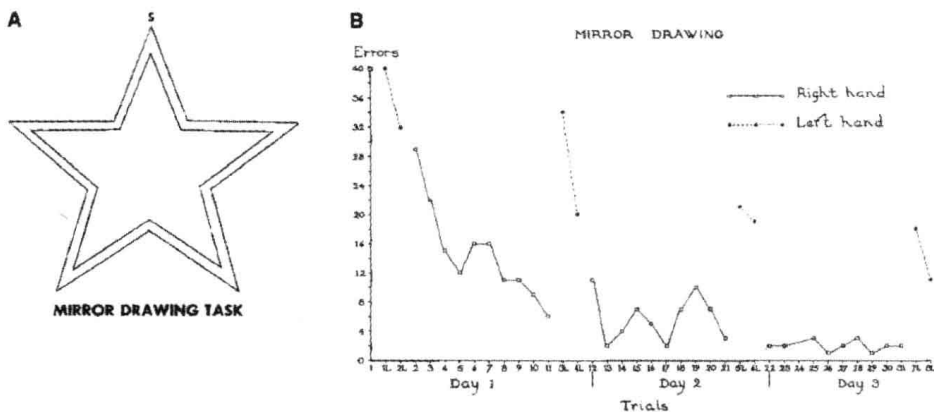


图1-3 H.M.镜画的成绩（采自Milner等，1998）

可见，记忆和海马之间存在密切的联系。根据亨利的病例，Milner将记忆与海马之间的关系归纳为以下四点（Milner等，1968；Milner，1972）：（1）海马并不是永久性存储记忆的仓库，它只存储着部分时间段的记忆；（2）记忆和其他认知能力分离，海马只在记忆中起着至关重要的作用；（3）海马和长时记忆有关，海马损伤并不会影响短时记忆；（4）海马在某些类型的长时记忆（诸如镜画技能）中不起作用。

此后的几十年中,记忆与海马的关系越来越受到研究者们的关注。如今,此方面的研究层出不穷,记忆与海马的关系已经成为多个记忆研究领域的重要课题之一。

当然,在介绍记忆与海马之间的联系前,本章有必要花一定的笔墨介绍不同种类的记忆。记忆,和各种进化而来的能力一样,已经很好地适应了日常生活的各种要求。日常生活中的许多活动都有赖于记忆系统的正常运作:我们必须记得约会的地点,然后才能选择正确的行进路线;必须记得熟人的面貌,才能在重逢时相认;必须记得词语、发音等,才能做到正常交流。本章就将关注人类丰富多彩的记忆活动。

第一节 长时记忆

记忆是人脑对过去经验的保持和提取。从信息加工论的角度来看,记忆是人脑对外界输入的信息进行编码、储存和提取的过程,它是联系过去与现在的桥梁。早在19世纪末,著名的德国心理学家Hermann Ebbinghaus就首次借助实验的方法研究了人类的高级心理活动——记忆。到今天,记忆的研究历史已经长达一个多世纪。在这一个多世纪中,研究者们逐渐对记忆形成了一个普遍的认识,即记忆是否是一个可以区分成不同种类的多重系统。从保持时间的长短角度,可以把记忆分为短时记忆、长时记忆和另外一种保持时间更为短暂的感觉记忆;从意识参与角度,可以把记忆分为内隐和外显记忆;从记忆的指向角度,可以把记忆分为前瞻和回溯记忆;而从记忆的真实性角度,可以把记忆分为真实与错误记忆;从记忆内容的角度,可以把记忆分为项目记忆和来源记忆。本章将围绕不同种类的记忆展开。

一、长时记忆的特点

在Ebbinghaus实验之后的半个多世纪,记忆研究大多是沿用他的方法,所关注的基本都是能够保持相当长时间、并且可以容纳大量信息的记忆,即长时记忆。一般来讲,长时记忆具有以下三个特点:(1)记忆容量无限;(2)信息保持时间很长,甚至可以长久性储存于大脑中;(3)信息的内容来自于对短时记忆中内容的复述。

当然,长时记忆最为显著的特点在于编码特异性(Tulving和Thomson, 1973)。编码特异性(encoding specificity)指编码取决于材料在当初学习时所处的情境,当提取背景与编码背景相匹配时,记忆效果最好。Thomson和Tulving(1970)最早揭示了长时记忆存在编码特异性。

他们的实验采用2*3的被试间设计，第一个变量为学习条件，第二个变量为提取条件。学习条件包含两个水平：（1）学习单词单独呈现，每次呈现一个；（2）学习单词和线索词一起呈现，比如：Train-black，其中，Train为线索词，black为目标词，但不要求被试记住线索词。提取条件包含三个水平：（1）无线索词的情况下，进行回忆；（2）呈现学习时的线索词，要求被试回忆与之配对的目标词；（3）呈现之前没学习过，但是与目标词高度相关的词，比如：White，要求被试回忆之前学习过的目标词。结果发现第二种提取条件下，被试的记忆成绩显著好于第三种条件。Thomson和Tulving认为这表示当提取背景与编码背景相匹配时，记忆效果最好。

Tulving和Thomson进一步指出要求匹配的背景可以非常广泛，可以是一个线索词，一种特殊的环境，有时甚至是一种特殊的气味。Gooden和Baddeley（1975）的实验要求潜水员分别在海滩上和水下学习一系列英语单词，然后，分别在上述两个环境中测试，他们对单词的记忆，结果发现当编码和回忆环境一致时，记忆成绩提高接近50%。Balch和Lewis（1996）也有类似的发现，当背景音乐或节奏在编码和回忆时一致，人们在记忆任务中的表现会更好。Schab（1990）发现当编码和回忆时，都给予巧克力气味，记忆成绩会大幅提高。

二、长时记忆的结构

Collins和Quillian（1969）提出层次网络模型，描述了长时记忆的结构。层次网络模型认为长时记忆由一系列概念组成的。概念是归类或范畴的心理表征。概念可以区分为很多不同的种类。有代表客体的概念，比

如：狗。有代表行动的概念，比如：打篮球。有代表关系的概念，比如：更聪明。有代表抽象思想的概念，比如：真理。每个概念都具有一些特征。特征，从本质上说，也是概念，但是它是为了说明另一些概念的。而长时记忆就是概念按照上下级的关系组织起来的一个有层次的网络（见图1-4）。其中，每个结点都代表一个

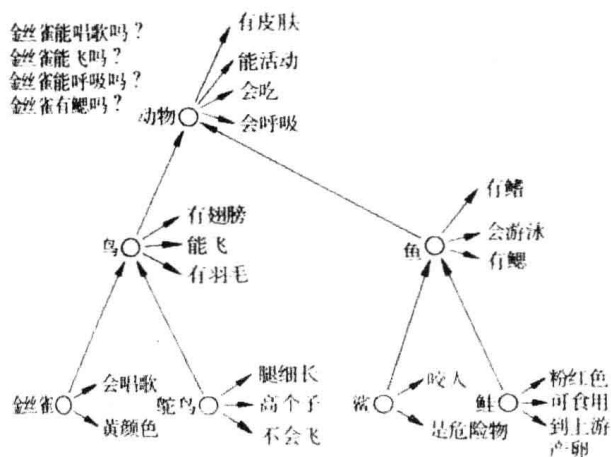


图1-4 层次网络模型（采自Collins和Quillian, 1969）

概念，比如：动物。带箭头的连线代表概念间的从属关系，比如：鸟属于动物。连线还可以代表概念与特征的关系，比如：动物具有“有皮肤”、“能活动”、“会吃”、“会呼吸”四个特征。特征在层次网络模型中是分级存储的。每一级的概念只储存这一级概念特有的特征，这一级概念共有的特征存储在上一级概念中。

为了验证这一模型，Collins和Quillian进行了一系列实验。在实验中，他要求被试对一系列陈述句进行真伪判断。实验所使用的陈述句包括“金丝雀会唱”等，陈述句的主语都来自最低层次的概念，而谓语则可能来自各个不同的层次。根据层次网络模型，实验可能会出现范畴大小效应，即随着谓语层次变高，判断所需要的时间增长。正如Collins和Quillian所预料，结果如图1-5所示。

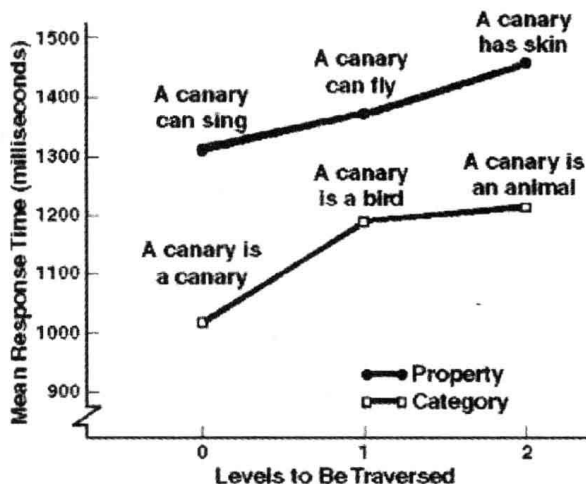


图1-5 范畴大小效应（采自Collins和Quillian, 1969）

此后，其他的研究者发现Collins和Quillian发现的范畴大小效应并不总是存在。Rips等（1973）发现真伪判断会出现熟悉效应，即熟悉的句子判断较快。有时这种熟悉效应会超越范畴大小效应，使得判断更高层次的句子反而快于较低层次的句子。比如：判断“狗是动物”要快于“狗是哺乳动物”。因此，Rips等人为判断的快慢并不取决于概念间的距离，而是取决于两个概念被联系在一起的频率。Cornard（1972）也获得了类似的结果。她的实验材料也是一些陈述句，其谓语都取自最高层次，而主语来自不同层次。比如：“鲨鱼能活动”、“鱼能活动”和“动物能活动”。结果发现判断的快慢并无显著差异，这说明概念与特征的层次距离不影响概念的提取时间，概念与特征联系的频率决定了提取的快慢。因此，概念结构的层次网络具有一个基础水平，即所有层次的概念中，反应最快的概念，也是接触频率最高的概念，比如：水果、苹果、红富士中，根据使用频率，苹果为基础水平。同样，在同一层次的概念中，也存在一个接触频率最高、对其反应最快的概念，即某一概念的典型性样例，或称原型。人们对“麻雀是鸟”的反应要快于“鸽子是鸟”或“企鹅是鸟”，麻雀就是鸟的原型。原型可以是存在的实物概念，也可以是所有样例的平均，每

次遇到新的样例时，原型会随之调整，概念样例与原型共享的特征越多，越典型，反应时越快。人们对“鸽子是鸟”的反应快于“企鹅是鸟”，因此，在鸟这个范畴中，鸽子比企鹅更加典型。

三、长时记忆的研究方法

上面阐述了长时记忆的特点与结构。接下来，关注长时记忆的研究方法。一般来讲，研究长时记忆依赖于三种方法：节省法、回忆法和再认法。

（一）节省法

1885年，Ebbinghaus最早将实验法应用到记忆的研究中，并提出了著名的记忆遗忘曲线。当时，他所使用的方法就是节省法。节省法的目的是考察被试随着时间的进程，学习同一组材料，达到同样的程度所需的时间或遍数。在Ebbinghaus的实验中，他的任务是用稳定的速度大声反复阅读无意义音节，直到能把它们完全准确无误地回忆出来为止，记录下学习这个音节表所需的时间和遍数，这就是初始学习材料所需的时间和遍数。然后，隔一段时间（如：一周），他同样也学习这些无意义音节，直到正确回忆出来为止，记录这次学习所需的时间和遍数。用初始学习的时间或遍数减去重新学习时所需的时间或遍数，便可以求出重新学习时的节省量，作为学习或记忆效果的指标：

$$\text{节省量} = \frac{\text{初始学习的时间或遍数} - \text{重新学习的时间或遍数}}{\text{初始学习的时间或遍数}} \times 100\%$$

如果第一次，艾宾浩斯学习无意义音节需要40遍，而一周之后，重新学习时，只要30遍，他就学会了，那么，节省量就为25%[(40-30) ÷ 40 × 100%]。

（二）回忆法

和节省法不同，回忆法的基本程序为：让被试识记一些学习材料，立即或一段时间后，要求他们把识记的材料用口述或者书面的形式再现出来。将被试回忆的结果与原材料进行比较，就可以计算保持量的大小：

$$\text{保持量} = \frac{\text{正确回忆的项目数}}{\text{原来识记的项目数}} \times 100\%$$

具体来说，回忆法主要包括自由回忆、系列回忆和对偶联合回忆。

1. 自由回忆

自由回忆法是记忆研究领域使用最早、相对最简单的一种方法。其基本程序是：先给被试呈现一系列刺激项目，例如：文字或图片，要求被试

学习与识记。然后，在刺激项目呈现完之后，要求被试尽量回忆之前学习过的刺激，被试报告的时候，不必按照原来刺激呈现的顺序一一报告。据此，便可以考察被试对不同位置上的刺激的记忆效果，并作图得到系列位置曲线。例如，在Deese和Kaufman（1957）的一项研究中，以听觉方式向被试呈现不同长短的词单，每个单词呈现1秒钟，向一半被试，呈现10个短词单，每个词单由10个单词组成，向另一半被试呈现长词单，每个词单由32个单词组成，然后要求被试进行自由回忆，并根据实验结果绘制系列位置曲线（见图1-6）。从图中可以看出，不管是短词单，还是长词单，被试对词单中间部分的单词，记忆成绩较差，而对处于头尾位置的单词，记忆效果较好。这就是所谓的系列位置效应，对处于识记材料起始位置的内容，记忆效果较好的效应称为首因效应，而对处于识记材料结尾位置的内容，记忆效果较好的效应称为近因效应。

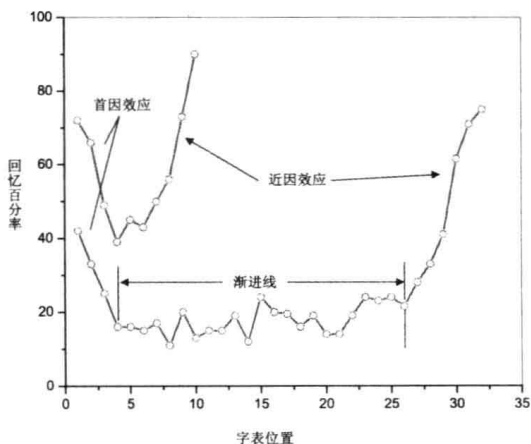


图1-6 系列位置曲线（采自Deese和Kaufman, 1957）

2. 系列回忆

和自由回忆不同，在系列回忆实验中，往往按照某一事先约定的顺序向被试呈现一系列刺激，要求被试进行学习，呈现完毕后，要求被试仍然按照原来的顺序回忆所有的刺激序列。系列回忆实验通常用系列学习曲线表示记忆成绩，即计算每个位置上记忆正确或错误的项目数，然后画成曲线（见图1-7）。和自由回忆一样，系列回忆的实验，也能发现系列位置效应。在一项研究中，研究者以每个2秒和每个4秒的速度，并以固定顺序，向被试呈现一系列无意音节，并要求被试在呈现之后，以原来的顺序回忆出

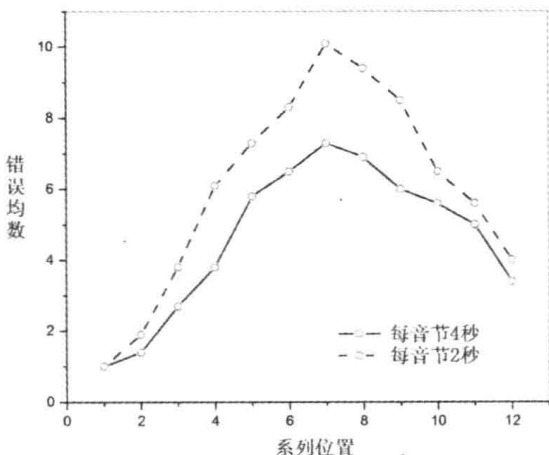


图1-7 系列学习曲线（采自McCary和Hunter, 1953）

所有的刺激材料（McCarey和Hunter, 1953）。实验结果如图所示，出现了首因效应和近因效应，系列中处于开始位置和结束位置的音节，学习效果较好，错误较少，而处于中间位置的音节则错误较多，学习效果较差。

3. 对偶联合回忆

对偶联合回忆，是一种线索回忆，即要求被试在成对呈现的学习材料之间建立联系。例如：我们常常配对记忆英语单词，诸如“big - small”，以便能在回忆的时候，提供更多的线索，以提高记忆效果。在对偶联想回忆实验中，依次向被试呈现由两个刺激项目组成的项目对，其中一个被定位为线索，另一个为反应，要求被试记住线索和反应间的一一对应关系。

对偶联合回忆具体又可以分为两种：检验法和预期法。检验法的程序为：学习阶段，以固定速度依次呈现刺激项目对，测验阶段，向被试呈现

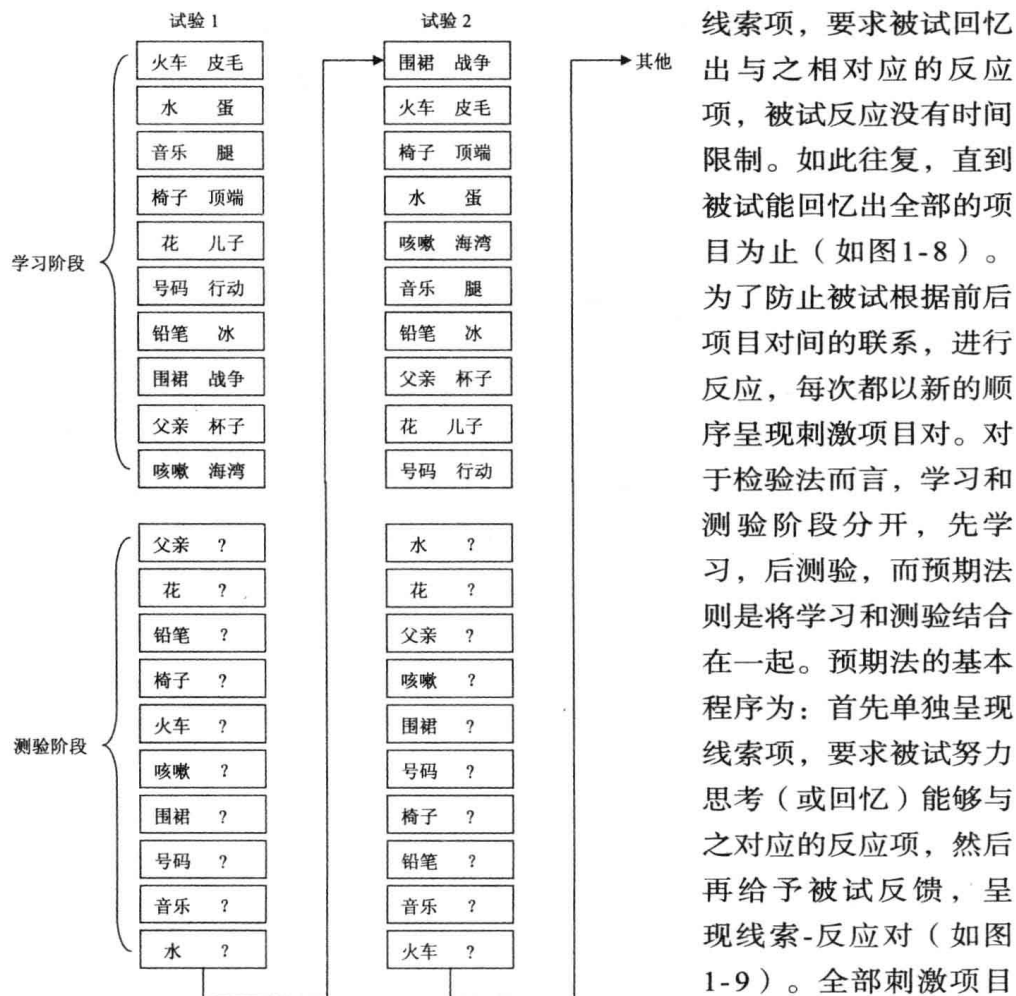


图1-8 对偶联合回忆的检验法（采自Hintzman, 1978）

线索项，要求被试回忆出与之相对应的反应项，被试反应没有时间限制。如此往复，直到被试能回忆出全部的项目为止（如图1-8）。为了防止被试根据前后项目对间的联系，进行反应，每次都以新的顺序呈现刺激项目对。对于检验法而言，学习和测验阶段分开，先学习，后测验，而预期法则是将学习和测验结合在一起。预期法的基本程序为：首先单独呈现线索项，要求被试努力思考（或回忆）能够与之对应的反应项，然后再给予被试反馈，呈现线索-反应对（如图1-9）。全部刺激项目对呈现完毕后，改变

刺激呈现顺序，进行下一轮。预期法对于被试反应存在时间限制，一旦超时，便直接呈现答案。



图1-9 对偶联合回忆的预期法（采自Hintzman，1978）

综上，虽然回忆法是最容易想到的、也是最为直接的一种外显记忆测量方法，但是它的敏感度却不高。回忆法要求被试通过内省的方式主动回忆或提取所记忆的信息，然后，在某些特殊的情况下，被试实际上记住了，却由于表达问题无法获得正确答案。例如：要求被试记忆素描图，被试可能记住了，却画不出来，再如，要求被试记忆人脸，被试可能记住