

Российская академия наук
Институт психологии

А. А. Созинов, Ю. И. Александров

Стабильность и динамика памяти

2-е издание, исправленное и дополненное

Издательство
«Институт психологии РАН»
2024

УДК 159.9
ББК 88
С 58

*Все права защищены. Любое использование материалов
данной книги полностью или частично
без разрешения правообладателя запрещается*

Рецензенты:

В. Н. Носуленко, д-р психол. наук, гл. науч. сотр. ИП РАН
А. М. Черноризов, д-р психол. наук, проф., зав. каф. психофизиологии
фак-та психологии МГУ

Созинов А. А., Александров Ю. И.

С 58 Стабильность и динамика памяти. 2-е изд., испр. и доп. — М.:
Изд-во «Институт психологии РАН», 2024. — 286 с.

ISBN 978-5-9270-0474-4

УДК 159.9
ББК 88

В настоящей работе рассматриваются современные данные и представления о формировании и модификации индивидуального опыта, за счет которых организм получает новые возможности адаптации к условиям среды, в том числе социальной. Научение определяется как системогенез, процесс формирования новых функциональных систем за счет необратимой специализации нервных клеток. Эти клетки впоследствии обеспечивают стабильность, «постоянство» существования памяти. В то же время появление новых систем влечет за собой перестройку структуры опыта индивида. Следовательно, в ходе индивидуального развития постоянно происходят изменения целостной структуры индивидуального опыта. В книге предлагается описание многообразной феноменологии адаптации поведения (описываемой в литературе с помощью понятий: приобретение, консолидация, реконсолидация, реактивация памяти, забывание, интерференция, перенос) через процессы модификации индивидуального опыта, обусловленной формированием новых его элементов.

Труд рассчитан на читателей, интересующихся научными подходами к изучению научения и памяти, широкий круг специалистов в области психологии и психофизиологии, когнитивных наук, нейрофизиологии, педагогики и медицины.

© А. А. Созинов, Ю. И. Александров, 2024
© ФГБУН «Институт психологии РАН», 2024

ISBN 978-5-9270-0474-4

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие ко второму изданию	7
Введение	8
ГЛАВА 1	
Формирование и «упрочение» памяти как системогенез: мозговые основы	16
1.1. Теория функциональных систем	16
1.2. Системная психофизиология	17
1.2.1. Парадигма активности	18
1.2.2. Активный нейрон	20
1.3. Формирование памяти при научении и системная структура поведения	21
1.3.1. Формирование специализаций в индивидуальном развитии как продолжение филогенеза	25
1.3.2. Паттерны специализаций нейронов у представителей разных видов, обученных внешне одинаковому поведению	26
1.3.3. Традиционное представление о консолидации памяти	31
1.3.4. Консолидация памяти с системной точки зрения	37
1.3.5. Исследования реконсолидации памяти	43
1.3.6. Развитие представлений о консолидации памяти	48
1.3.7. В начале формирования памяти – рассогласование	53
1.3.8. От рассогласования через согласование к консолидации	55
1.3.9. «Альтруистичный суицид»	62
1.3.10. Связь истории формирования памяти и ее структуры	64
1.3.11. Долговременная потенция: традиционное и системное рассмотрение.	66
1.3.12. Индивидуальное развитие как последовательность системогенезов и «актуализация» генома	69
1.4. Стабильность памяти и неизменность специализаций	70

1.5. Цингулярная кора и поведение млекопитающих	73
1.5.1. Передняя цингулярная кора	76
1.5.2. Задняя цингулярная кора	80
1.5.3. Исследование динамики системной организации поведения с регистрацией активности нейронов цингулярной коры.	105

ГЛАВА 2

Проявления взаимовлияния элементов памяти

в поведении.	114
2.1. Эффект интерференции	114
2.1.1. Интерференция как средство изучения памяти	116
2.1.2. Эффект интерференции как гипотеза забывания	117
2.1.3. Эффект интерференции с позиций когнитивной психологии	124
2.1.4. Эффект интерференции с точки зрения системной психофизиологии	141
2.2. Перенос научения	152
2.2.1. Перенос существует?.	153
2.2.2. Определения переноса	158
2.2.3. Ключевые исследования	160

ГЛАВА 3

Дифференциация/интеграция систем

и их доменная организация	167
3.1. Принцип дифференциации	167
3.2. Дифференциация систем и их нейронное обеспечение	168
3.3. Внутрисистемная и межсистемная интеграция	169
3.4. Системная структура культуры.	170
3.5. Сознание и эмоции как характеристики разных уровней системной дифференциации	172
3.6. «Дедифференциация»: регрессия и архаизация	174
3.7. Увеличение дифференциации в процессе индивидуального развития	174
3.8. Сходство динамик дифференциации в процессах филогенеза, онтогенеза, научения и реализации дефинитивного поведения.	175

3.9. Сходство эмоций и морали как характеристик системных структур субъективного опыта и культуры. . . .	176
3.10. «Горизонтальный» анализ системной дифференциации: сопоставление разных доменов памяти	177
3.10.1. Достижение-избегание и перенос научения	180
3.10.2. Эмоции и дифференцированность опыта	189

ГЛАВА 4

Забывание как проявление памяти	192
4.1. Определения забывания	192
4.2. Почему мы забываем	196
4.2.1. Теория распада памяти	196
4.2.2. Теория интерференции	197
4.2.3. Консолидационная теория забывания.	201
4.3. Для чего мы забываем.	203
4.3.1. Преднамеренное забывание	204
4.3.2. Забывание и угашение	208
4.3.3. «Активное» забывание	211
4.4. Феномен забывания с позиций системной психофизиологии	219
Заключение	230
Литература	232

Предисловие ко второму изданию

Первое издание настоящей работы было профинансировано ПРФФИ, и предполагаемый в рамках гранта тираж распространялся только безвозмездно. Он быстро «разошелся», главным образом, по адресатам обязательной рассылки. Благодаря интересу как ближайших коллег, так и других читателей к нашей работе мы задумались о допечатывании дополнительного тиража, но нам показалось важным дополнить текст в главе 4 о сходствах процессов, лежащих в основе забывания, угашения и реконсолидации, расширить обзор литературы, а также исправить языковые ошибки и опечатки, допущенные в первом издании.

Введение

Когда человек идет за телефоном туда, где его оставил, и называет людей их именами, он проявляет свою способность идентифицировать объекты как те же самые — распознавать их как *одно и то же*. Поэтому память кажется хранилищем, в которое мы что-то кладем, в определенном месте которого мы можем что-то записать (запомнить), а затем взять или прочесть *это* из того же места (воспроизвести, извлечь из памяти). Метафора памяти как хранилища или записывающего устройства закреплена в терминах, описывающих этапы работы памяти: запечатление, хранение, воспроизведение. Кроме того, прикладывая для воспоминания определенные усилия (вспоминая), мы представляем, что в таком хранилище можно порыться и найти что-то, но что-то может быть и потеряно (забыто) на время или навсегда.

Результаты нейрофизиологических исследований памяти показывают, что эта метафора обманчива. Она позволяет описать субъективные ощущения от осознанного использования памяти, но не подходит для описания мозговых процессов, которые лежат в ее основе. Например, известно, что новое поведение, выполнение которого при внешнем наблюдении кажется стабильным, обеспечивается меняющейся со временем активностью мозга. В нейронауке такие изменения связываются с развертыванием консолидационных процессов. Означает ли это, что «записи» переписываются с одного места на другое?

Изменения памяти по мере консолидации описываются не только через различного рода активацию в разных зонах мозга, но и в терминах содержания: как освобождение от деталей и контекста, символизация и т. д. Получается, что «запись» не только переписывается, но и преобразуется? Иными словами, память динамична, просто «хранением» этот процесс не назовешь.

Если память постоянно меняется, то как мы узнаём близких, эту книгу, не забываем буквы? Забегая вперед, скажем, что стабильность

памяти обусловлена необратимостью изменений в нервных клетках после объединения последних в группы и эволюционного отбора нейронов в состав этих групп.

Эта книга посвящена поиску ответа на вопрос о том, какие аспекты поведения и активности мозга связаны с постоянством, *стабильностью* памяти, а какие — с ее непрекращающимся изменением, *динамикой*. Как утверждал И. И. Шмальгаузен применительно к индивидуальному развитию, «стабильность... вовсе не означает неподвижности системы. Наоборот, это — характерное для организмов сочетание некоторого постоянства внешней формы и жизненных проявлений с большой потенциальной пластичностью» (Шмальгаузен, 1969, с. 239). Но что в памяти стабильно, а что — меняется можно понять, имея определение единицы анализа памяти. Идентифицировать такую единицу только на основе эмпирических данных об активности мозга не представляется возможным — необходимо фундаментальное представление о том, как структурирована память.

В первой главе «Формирование и „упрочение“ памяти как системогенез: мозговые основы» мы формулируем основные положения системно-эволюционного подхода, необходимые для рассмотрения данных литературы, связанных с постоянством и изменчивостью памяти, и приводим данные наших исследований с регистрацией активности отдельных нервных клеток коры мозга животных. Ключевой отправной точкой в этом изложении является определение функции, сформулированное Петром Кузьмичом Анохиным: функцией является достижение результата (Анохин, 1968). Результат выступает системообразующим фактором — он обуславливает появление функциональной системы, т. е. комплекса избирательно вовлеченных в систему взаимодействующих компонентов, фиксирующих, по П. К. Анохину, и результат, и действия по его достижению. Следовательно, поведение индивида организовано на основе целеполагания.

В психологии память уже давно рассматривается не как функция записи и воспроизведения, а как средство решения поведенческих задач. Мы кратко напомним об этих представлениях в основной части текста, а здесь заметим, что идея «память для будущего» и нейрофизиологическое описание памяти сосуществуют в современном научном дискурсе как масло и вода, т. е. соседствуют, но не объединяются едиными представлениями. Как говорил В. Б. Швырков, контакты между психологией и физиологией «искрят». Нынешняя

волна междисциплинарности заливает такие возгорания, но часто — горючим веществом редукционизма, тая в себе не меньшую опасность (см.: Александров, 2021). И действительно: как цепочки превращения химических соединений и последовательности нервных импульсов могут быть вызваны тем, что еще не произошло? Решение этого «временного парадокса» также предложил П. К. Анохин, обосновав таким образом возможность исследовать организацию направленного в будущее — целенаправленного — поведения методами физиологии.

Представления П. К. Анохина получили развитие в трудах его ученика Вячеслава Борисовича Швыркова. В. Б. Швырков (Швырков, 2006) обосновал, что системогенез (появление новых систем) происходит не только в раннем онтогенезе, но на протяжении всей жизни и что нервные клетки (нейроны) становятся частью системы в результате необратимого для них эволюционного процесса — отбора группы нейронов, который для отдельной отобранной нервной клетки выражается в специализации относительно данной системы. Следовательно, новая система не заменяет и не стирает ранее сформированные системы, а сосуществует с ними и проходит ряд согласованных изменений.

Идея активности и целенаправленного поведения организма предполагает, что фиксируются не совокупность внешних воздействий, а различные целостные взаимодействия индивида со средой. Память в рамках этих представлений становится одним из описаний индивидуального *опыта*, а именно того, как фиксируется организмом взаимодействие с окружающей средой (как писал В. Б. Швырков, память является проекцией опыта на структуры мозга (Швырков, 1995)). Новая система — это новый элемент опыта. Память — это процесс, связывающий обучение и воспоминание (см. Александров и др., 2015). Используя термин «память», мы имеем в виду закономерности формирования и поддержания существования ранее сформированных общеорганизменных клеточных организаций, соответствующих решению проблемы адаптации организма; говоря об «индивидуальном опыте», мы подчеркиваем, что формирование и поддержание этих организаций создает целостную индивидуально-специфичную структуру субъективных моделей взаимодействия индивида с миром.

Набор результатов — достигнутых соотношений индивида и среды (т. е. опыт взаимодействия) — и история его формирования, та-

ким образом, у каждого свои, но общие характеристики *структуры опыта* и закономерности её формирования могут быть сопоставлены при сравнении их системного описания между разными индивидами или группами индивидов. В системной психофизиологии в ее нынешнем виде научение рассматривается как согласованные процессы формирования нового и модификации ранее сформированного опыта. Действительно, поскольку, с нашей точки зрения, память, а также внимание, восприятие, мышление и т. д., не являются отдельными функциями (напомним: функцией является достижение результата), то все эти термины — способы описания формирования и реализации опыта взаимодействия организма и среды. Тем не менее, элемент опыта является и элементом памяти, поэтому феноменологически мы используем термин «элемент памяти» (в частности, даже в названии второй главы), когда речь идет о результатах исследований с участием людей, которых просят запомнить и затем вспомнить конкретные части экспериментального материала.

Формирование нового опыта происходит на основе ранее сформированного опыта, а последний, в свою очередь, при этом меняется — так формируется всегда целостная структура индивидуального опыта: элементы и их отношения, проявляющиеся в показателях поведения и активности мозга. Выполнение нового поведения осуществляется путем реализации как новых, так и ранее сформированных элементов индивидуального опыта. Поэтому одним из главных принципов построения исследований в рамках нашего подхода является изучение процессов приобретения нового опыта (исследование того, как он *формируется*) и его последующей реализации у индивидов с разной историей обучения.

Мы определяем научение как системогенез: процесс формирования новых функциональных систем за счет необратимой, пожизненной специализации нервных клеток. Эти клетки впоследствии обеспечивают стабильность, «постоянство» памяти. По-видимому, активность специализированных клеток позволяет использовать элементы опыта для переноса научения, а также лежит в основе феноменологии декларативных воспоминаний. В то же время появление систем влечет за собой перестройку структуры опыта индивида. Следовательно, в ходе индивидуального развития постоянно происходят изменения целостной структуры индивидуального опыта. Одним из проявлений этих изменений является забывание. Опыт постоянно меняется как за счет «добавки» новых систем, возника-

ющих при научении, так и за счет реконсолидационной модификации ранее сформированных.

Подробно этот подход, вытекающие из него следствия для формулировки целей психофизиологических исследований и результаты некоторых проведенных исследований изложены нами в первой главе. В частности, описаны результаты исследований структуры опыта на основе определения специализаций нейронов с помощью регистрации их импульсации во время выполнения животными нового поведения. Мы проводили регистрацию импульсной активности нейронов задней цингулярной коры мозга кроликов в ходе выполнения циклического инструментального пищедобывательного поведения двумя способами. Наличие чередования этих способов во время обучения оказалось связано с особенностями системной организации поведения: при наличии чередования в обучении две формы поведения лучше «различаются» по набору специализированных нейронов, чем при отсутствии чередования.

Как мы уже сказали, появление нового элемента в структуре опыта и актуализация ранее сформированных элементов влияют друг на друга. Во второй главе «Проявления взаимовлияния элементов памяти в поведении» мы рассматриваем результаты исследований таких проявлений — эффектов интерференции и переноса научения. В их названии отчасти отражены предполагавшиеся процессы памяти, но во второй половине XX в. произошел переход к более методическому использованию этих терминов: названия служат для описания их как феноменов поведения — как «эффекта интерференции» и «эффекта переноса».

С одной стороны, эффекты переноса и интерференции отражают структурированность опыта, их проявление связано с общностью содержания предполагаемых взаимодействующих структур памяти, с другой — оба они зависят от интервала времени между заданиями и используются как индикаторы консолидации памяти. Эти две стороны изучаются, соответственно, в психологии и нейробиологии и почти не пересекаются. Во второй главе проводится анализ литературы обоих направлений исследования, истории их разобщения, обосновывается необходимость и даются примеры объединения. Анализируется применимость эффектов интерференции и переноса научения для изучения структуры опыта. Для этого обсуждаются междисциплинарные работы, основанные на результатах нейробиологических и психологических исследований. Обосновывается,

что эффекты интерференции и переноса отражают характеристики формирования нового опыта индивида и реорганизации прошлого опыта (аккомодационной реконсолидации), а также свойства структуры опыта. Последующие две главы мы посвятим общему принципу формирования этой структуры – дифференциации/интеграции систем и забыванию как его неизбежному следствию.

Третья глава «Дифференциация/интеграция систем и их доменная “кластеризация”» посвящена описанию общей направленности изменений свойств разнородных систем, формирующихся в процессе развития. Различные характеристики структуры индивидуального опыта сопоставляются с принятыми в психологической литературе обозначениями аспектов описания опыта: сознанием и эмоциями. Дается характеристика системной структуры культуры в сопоставлении со структурой индивидуального опыта. Описание доменов индивидуального опыта проводится на основе направленности поведения: на достижение желаемого или избегания нежелательного. Мотивация достижения, «приближения», стремления к наличию желаемого, с одной стороны, и мотивация избегания, «удаления», стремления к отсутствию нежелательного – с другой являются базовыми характеристиками поведения, лежащими в основе описания его многообразия. Поэтому показатели поведения достижения и избегания различаются, даже если для его выполнения решается внешне одна и та же задача.

На основе предположения о большей дифференцированности, «когнитивной сложности», детализированности поведения избегания по сравнению с поведением достижения проведено сопоставление показателей выполнения простых заданий и переноса научения у школьников в ситуации получения очков за успешные действия или ситуации избегания потери очков при совершении ошибок. Выявлены различия показателей выполнения заданий и переноса научения между ситуациями достижения и избегания, характеризующиеся рядом культурных особенностей. Полученные результаты соответствуют предположению о большей дифференцированности «негативного» домена опыта избегательного поведения по сравнению с «позитивным» доменом опыта достижения.

Хотя эффект интерференции выражается в «забывании» того, что испытуемый «помнил», забыванию как необходимому проявлению формирования структуры опыта посвящена отдельная глава этой книги. В ней описываются результаты исследований забыва-

ния и представления о забывании как неотъемлемой части динамики памяти, как об обязательном следствии консолидации и реконсолидации памяти (а не сбое в ее работе). Основное наше внимание посвящено исследованиям, в которых на животных разных видов показана возможность предотвратить забывание путем блокады молекулярных процессов, не идентичных, но сходных с теми, которые необходимы для формирования нового поведения. Эти исследования показывают, что забывание не является пассивным процессом, обратным запоминанию, а происходит за счет специфических молекулярных каскадов и, следовательно, требует затрат энергии.

Наличие терминов «память», «внимание», «забывание» и т. п. не означает существования соответствующих психофизиологических процессов. Эти слова являются названиями социальных запросов («запомни», «обрати внимание», «не забудь» или «забуди»). Еще раз подчеркнем, что здоровое (непатологическое) забывание рассматривается нами как одно из проявлений того, как меняется индивидуальный опыт при научении — процессов формирования нового и модификации ранее сформированного опыта.

За счет описания единицы структуры опыта и характеристик таких единиц общеизвестные стадии (приобретение, хранение, воспроизведение, забывание) и процессы (консолидация, реконсолидация, угашение) памяти представляются как разные аспекты описания «динамики памяти», т. е. поддержания целостности организма как сложной биологической системы, целостности опыта в процессе развития. Рассматриваются современные данные и представления о формировании и модификации индивидуального опыта, за счет которых организм получает новые возможности адаптации к условиям среды, в том числе социальной. Исследования формирования, консолидации, реконсолидации и реактивации памяти показывают, что в основе этих феноменов лежат изменения мозгового обеспечения взаимодействия индивида со средой, которые, с одной стороны, позволяют воспроизводить сформированное ранее поведение и использовать его для переноса научения, а с другой — продолжают, даже когда выполняемое поведение не меняется с точки зрения внешнего наблюдателя. Результаты этих работ, а также собственные данные обобщаются на основе представлений о системных закономерностях, лежащих в основе изменения опыта.

В качестве нейронных процессов, лежащих в основе научения и консолидации памяти, рассматривается становление новых спе-

циализаций нейронов относительно систем формируемых поведенческих актов. Описываются особенности нейронного обеспечения поведения на последовательных стадиях научения, в том числе у индивидов, имеющих разную историю формирования внешне сходного поведения. На основе данных литературы и результатов собственных исследований рассматриваются феномены проактивной интерференции, переноса научения, исследуется их связь с эмоциями и мотивацией как характеристиками актуализации опыта, сформированного на ранних этапах развития. Обсуждается роль реконсолидационных модификаций ранее сформированной памяти, — в частности, в проявлении феномена забывания.

Таким образом, в работе предлагается описание многообразной феноменологии адаптации поведения (описываемой в литературе с помощью понятий: приобретение, консолидация, реконсолидация, реактивация памяти, забывание, интерференция, перенос) через процессы модификации индивидуального опыта, обусловленной формированием новых его элементов.

ГЛАВА 1

Формирование и «упрочение» памяти как системогенез: мозговые основы

В настоящей главе мы рассмотрим экспериментальные данные и концепции, описывающие мозговое обеспечение формирования памяти *de novo* (при научении) и процессы ее последующей реорганизации. Поскольку системно-эволюционные представления, которые служат методологической базой предлагаемого рассмотрения, существенно отличаются от хорошо известных традиционных, поговорим о первых подробнее.

1.1. Теория функциональных систем

Системно-эволюционные представления сформулированы в системной психофизиологии, которая является развитием теории функциональных систем (ТФС). В ТФС было разработано понятие о системообразующем факторе, который ограничивает степени свободы элементов системы, создавая упорядоченность их взаимодействия, и оказывается изоморфным для всех систем, позволяя использовать понятие системы для анализа самых разных объектов и ситуаций. Этим фактором является результат системы – полезный приспособительный эффект в соотношении организма и среды, достигаемый при реализации системы. Таким образом, в качестве детерминанты поведения с точки зрения ТФС рассматривается не прошлое по отношению к нему событие (стимул), а будущее – результат.

Каким образом результат, событие, которое наступит в будущем, может детерминировать текущую активность, быть ее причиной? П. К. Анохин решил этот «временной парадокс», используя понятие цели (которая и выступает в качестве такой детерминанты) и разработав представление об акцепторе результатов действия, формируемом до реального появления результата и содержащем его прогнозируемые параметры (Анохин, 1968). Таким образом, П. К. Анохин устранил противоречие между каузальным и телеологическим

описанием поведения, сделал последнее приемлемым, в том числе и для «каузалистов», т. е. тех исследователей, которые считают, что наука имеет дело только с причинностью и без нее невозможны никакое объяснение, никакой закон (Бунге, 1962).

В ТФС утверждается, что для понимания активности индивида следует изучать не «функции» отдельных органов или структур мозга в их традиционном понимании (как непосредственных отправлений того или иного субстрата, в том числе нервного: сенсорная функция, моторная, мотивационная, когнитивная и пр.), а организацию целостных соотношений индивида со средой для получения конкретного результата. В последнее время авторы, по всей видимости, не знакомые с ТФС, сформулированной в первой половине прошлого века (см., например: Anokhin, 1974), приходят к убеждению, что активность всех структур мозга обеспечивает процессы, лежащие в основе реализации поведения: актуализацию наборов систем, их селекцию (Cisek, Kalaska 2010).

Рассмотрев функцию как достижение этого результата, П. К. Анохин определил *функциональную* систему как комплекс избирательно вовлеченных компонентов, у которых взаимодействие и взаимоотношение приобретает характер *взаимосодействия*, направленного на получение полезного результата. Подобная «системная» функция не может быть локализована. Она соотносима только с организмом как целым, взаимодействующим со средой.

1.2. Системная психофизиология

Многолетние исследования, проводимые нашим коллективом, привели к формированию научной школы (см.: Александров, Шевченко, 2004), системно-эволюционного подхода (Швырков, 1988; Швырков, 2006; Александров, Крылов, 2005; Александров, 2009; Александров, 2020) и новой дисциплины: системной психофизиологии. Одним из наиболее важных этапных результатов на этом пути явилось системное решение психофизиологической проблемы. Его суть в том, что психические явления, характеризующие организм и поведенческий акт как целое, и нейрофизиологические явления, протекающие на уровне отдельных элементов, сопоставимы только через информационные системные процессы, т. е. процессы организации элементарных «механизмов» в функциональную систему. Иначе говоря, психические явления не могут быть напрямую сопоставлены с локализуемыми

элементарными физиологическими явлениями (как это часто делается), а только с процессами их организации. При этом психологическое и физиологическое описание поведения оказываются частными описаниями одних и тех же системных процессов. Данное решение может классифицироваться как нейтральный монизм или двухаспектная теория (о преимуществах данного типа решения по сравнению с другими см. подробно: Прист, 2000). Следует подчеркнуть, что приведенное системное решение психофизиологической проблемы является принципиально антиредукционистским (подробнее см.: Александров, 2004б, 2005, 2021; Швырков, 2006). Антиредукционистский характер приведенного системного решения психофизиологической проблемы можно оценить как очень важную особенность последнего. Эта важность может быть продемонстрирована, например, при обращении к одной из ключевых проблем психологии – проблеме сознания. Утверждается, что именно потому, что «современная наука есть редукционистское, аналитическое представление о сложных явлениях, а субъективная природа сознания не поддается упрощению... теория [сознания. – А. С., Ю. А.] находится для нас вне пределов досягаемости» (Кандель, 2012, с. 551). Иначе говоря, логика этого решения позволяет избежать «теоретический редукционизм» (интерпретация закономерностей одного уровня в терминах теорий другого уровня; классификацию типов редукционизма см.: Dudai, 2002), проще говоря, сведения психического к физиологическому.

Специфические задачи системной психофизиологии состоят в изучении закономерностей формирования и реализации систем, их таксономии, динамики межсистемных отношений в поведении.

Поскольку системная психофизиология отвергает парадигму реактивности, формулируя в рамках парадигмы активности положение о направленной в будущее активности не только индивида, но и отдельных нейронов (см. ниже п. 1.2.2), постольку она обеспечивает возможность избавиться также и от «активно-реактивной» эклектики, часто появляющейся при привлечении для объяснения организации целенаправленного поведения представлений о рефлекторных механизмах (см.: Александров и др., 1999).

1.2.1. Парадигма активности

Рассмотрение поведения как направленного в будущее включает понимание активности как принципиального свойства живой материи;

конкретная же форма проявления активности зависит от уровня организации этой материи (Анохин, 1978). Принцип активности утверждает, что действие индивида направлено в будущее, имеет свою цель (модель результата) и ею обусловлено. Детерминация действия имеет внутреннюю по отношению к индивиду природу.

Понятие активности и целенаправленности связано с понятием «опережающего отражения» (там же). Опережающее отражение появилось с зарождением на Земле жизни и является отличительным свойством последней. Тела мертвой природы отражают «запаздывающе», т. е. отвечают на стимулы – прошлые по отношению к реакции события. Живое же отражает мир «опережающе»: его активность в каждый данный момент – подготовка и обеспечение будущего.

Опережающее отражение неразрывно связано с субъективностью, поскольку появление целей обуславливает индивидуально специфичное деление ранее (до появления жизни) «нейтрального» мира на «хорошие» и «плохие» объекты и явления, способствующие и препятствующие достижению индивидуальных целей, а также потому, что планирование будущего (формирование целей) зависит от содержания индивидуально-специфичной памяти и от различных мотиваций.

В классическом варианте ТФС включает понятие «пускового стимула». При этом предполагается, что вся организация процессов в системе определяется тем, какой результат достигается данной системой. А стимул лишь «запускает» интеграцию элементов, является своеобразным триггером. И лишь к этому сводится его значение. Кажущаяся необходимость использования понятия «стимул» отпадает при рассмотрении поведенческого акта не изолированно, а как компонента поведенческого континуума: последовательности актов, совершаемых индивидом на протяжении его жизни. Следующий акт в континууме реализуется после достижения и оценки результата предыдущего акта. Эта оценка – необходимая часть процессов организации следующего акта (афферентный синтез и принятие решения), которые, таким образом, могут быть рассмотрены как процессы перехода от одного акта к другому. Места для стимула в таком континууме нет. С теми изменениями среды, которые традиционно рассматриваются как стимул для данного акта, в дефинитивном поведении связано предыдущее поведение, в рамках которого эти изменения ожидалось, предвиделись в составе модели будущего результата. Если же возникает неожиданное изменение среды, ко-

торое не предвиделось в рамках предшествующего ему поведения, данное изменение может обусловить разные варианты модификации континуума (Александров, 2004а), например, повтор прерванного акта или устранение возникшего рассогласования за счет системогенеза (подробнее об этом см. п. 1.3.7).

1.2.2. Активный нейрон

В парадигме активности кардинально меняется не только понимание функционирования целостного индивида, но и отдельной клетки многоклеточного организма. С позиции парадигмы реактивности в основе реакции лежит проведение возбуждения по рефлекторной дуге (или сети). Нейрон при этом оказывается элементом, входящим в рефлекторную дугу, а его функция – обеспечением проведения возбуждения. Тогда логично рассмотреть импульсацию нейрона так: ответ на стимул, подействовавший на некоторую часть поверхности нервной клетки, может распространяться дальше по клетке и действовать как стимул на другие нервные клетки.

Приведение представления о детерминации активности нейрона в соответствие с требованиями системной парадигмы было основано на дальнейшем развитии идей П. К. Анохина об «интегративной деятельности нейрона» (Анохин, 1975), достигнуто отказом от рассмотрения импульсации нейронов как реакции на синаптический приток и принятием положения о том, что нейрон, как и любая живая клетка, реализует генетическую программу, нуждаясь при этом в метаболитах, поступающих к нему от других клеток (Швырков, 2006). В связи с этим последовательность событий в функционировании нейрона становится аналогичной той, которая характеризует активный целенаправленный организм, а его импульсация – аналогичной действию индивида (Александров, 2008; Александров и др., 1999). Активность нейрона с этих позиций рассматривается как средство изменения соотношения со средой, направленное в будущее «действие», которое обуславливает устранение рассогласования между «потребностями» клетки и ее микросредой. Сам же нейрон предстает не как «проводник» или «сумматор», а как организм в организме, обеспечивающий свои «потребности» за счет метаболитов, поступающих от других элементов.

Нейрон обеспечивает «потребности» своего метаболизма, объединяясь с другими элементами организма в функциональную систе-

му. Формирование подобных объединений выступает как метаболическая кооперация нейронов. Рассмотрение нейрона как организма в организме соответствует эволюционным представлениям о значительном сходстве между закономерностями обеспечения жизнедеятельности нейрона и одноклеточного организма. Показано, что одноклеточные организмы в колониях, как и клетки многоклеточного организма, обеспечивают дыхание, питание и другие функции общества за счет кооперации; метаболизмы отдельных организмов синхронизируются (см., например: Weber et al., 2012). Удовлетворение всего спектра метаболических «потребностей» клеток многоклеточного организма обеспечивается разнообразием реализуемых актов. Имеются аргументы в пользу того, что нейрон активен не только в процессе поддержания жизнедеятельности, но и при «альтруистическом суициде» – апоптозе (см. п. 1.3.9).

Импульсация нейрона прекращается, или ее частота снижается при достижении организмом результата, который на уровне отдельного нейрона выступает как получение последним потребных метаболитов из его микросреды, «ожидаемых» при генерации его активности. Новый подход к пониманию функционирования нейрона требует и нового подхода к исследованию нейронных механизмов обучения и памяти (Александров, 2020; Швырков, 1987). В последнее время появились данные и других авторов, подтверждающие представления, обоснованные теоретически и эмпирически десятилетия назад и кратко изложенные выше, о детерминации и метаболической обусловленности активности нейрона (Luczak et al., 2022; Mann et al., 2021).

1.3. Формирование памяти при научении и системная структура поведения

Наряду с идеей системности, к основным идеям, лежащим в истоках ТФС, относится идея развития, воплощенная в концепции системогенеза, в соответствии с которой утверждается, что гетерохронии в закладках и темпах формирования отдельных морфологических компонентов организма на ранних этапах индивидуального развития связаны с необходимостью образования «общеорганизменных» целостных функциональных систем, которые требуют вовлечения множества разных элементов из самых разных органов и тканей (Анохин, 1975).

В рамках ТФС уже довольно давно было обосновано представление о том, что системогенез имеет место и у взрослых, так как формирование нового поведенческого акта есть формирование новой системы (Судаков, 1979; Швырков, 1978), а также о том, что принципиальным для понимания различий роли отдельных нейронов в обеспечении поведения является учет истории его формирования (Александров, 1989; Alexandrov, Alexandrov, 1982), т. е. истории последовательных системогенезов. Разработаны системно-эволюционная теория и системно-селекционная концепция научения (Швырков, 2006; Shvyrkov, 1986). Этой концепции созвучны «нейродарвинистские» идеи Дж. Эдельмана о том, что в основе формирования нейронных объединений лежит селекция (отбор из множества клеток мозга нейронов с определенными свойствами), а не инструкция (изменение свойств, «инструктирование» клеток соответствующими сигналами-стимулами) (Edelman, 1987). Тот же принцип селекции, но с другой временной шкалой, лежит в основе макроэволюционных и иммунных процессов.

По Эдельману, селекция имеет место уже при созревании мозга в раннем онтогенезе, в процессе которого множество нейронов гибнет. Отобранные при этом клетки составляют первичный ассортимент. Вторичный ассортимент формируется в результате второго этапа селекции, происходящей при научении в процессе поведенческого взаимодействия со средой.

Ж.-П. Шанже также выделяет два этапа селекции: «нейронный дарвинизм» на самых ранних стадиях онтогенеза, включая пренатальный период, когда, по его мнению, происходит отбор синапсов, обеспечивающих связи между клетками, и «ментальный дарвинизм» у взрослого, связанный с изменением эффективности синапсов. Согласно этому представлению, единицами отбора служат не связи, а совокупности нейронов, способных к совместной согласованной активности, отобранные из элементов, прошедших первый этап селекции (Шанже, Конн, 2004).

В основе селекции как в индивидуальном развитии, так и в эволюции лежит достижение положительного результата. Мозгу индивида, как отмечает Р. Райт, нужен успех (положительный, адаптивный результат), а не «истина» (Wright, 1995). Также и эволюционные силы «ценят» не истину, а выживание вида (Сасиорро, Gardner, 1996). В эволюции отбираются не признаки, а целостные организмы, фенотипы по критерию достижения/недостижения результатов, при-

сущих данной фенотипической вариации. Только эти результаты и «видит» естественный отбор (Швырков, 2006; Шмальгаузен, 1982; Fodor, 2007). Отбор, успешность которого определяет качество достигаемых результатов, осуществляется через индивидуальное развитие, включающее формирование «преспециализированных» (см. ниже п. 1.3.1) и «специализированных» нейронов.

С системных позиций индивидуальное развитие, как уже отмечалось, есть последовательность системогенезов, развертывание которых обеспечивает появление новых соотношений со средой. Формирование системы в процессе системогенеза рассматривается как формирование нового элемента индивидуального (субъективного) опыта при научении (ср. с понятием гностической единицы: Соколов, Черноризов, 2019). В основе формирования новых функциональных систем при научении лежит селекция нейронов из «резерва» (предположительно низкоактивных или «молчащих» клеток). Эти нейроны могут быть сопоставлены с первичным ассортиментом и обозначены как преспециализированные клетки. Из набора этих клеток в процессе научения отбираются те, которые специализируются относительно системы формируемого поведенческого акта. Селекция нейронов зависит от особенностей их метаболических «потребностей». Эти нейроны могут быть сопоставлены со вторичным ассортиментом, по Эдельману. Специализация нейронов относительно формируемых систем – системная специализация – постоянна. Таким образом, новая система оказывается «добавкой» к ранее сформированной, «наслаиваясь» на них.

То, что при научении происходит скорее вовлечение новых нейронов, чем «переобучение» ранее «обученных», согласуется с данными, полученными в работах ряда лабораторий, о наличии в мозге животных разных видов большого числа «молчащих» клеток, об увеличении количества активных клеток при обучении, а также о том, что вновь сформированные специализации нейронов остаются неизменными (в эксперименте – в течение всего периода хронической регистрации, т. е. недели и даже месяцы) (Горкин, Шевченко, 1990; Brecht et al., 2005; Chestek et al., 2007; Fraser, Schwartz, 2012; Greenberg Wilson, 2004; Jackson et al., 2007; Schmidt et al., 1976; Swadlow, Hicks, 1997; Thompson, Best, 1990; Williams et al., 1999; Wilson, McNaughton, 1993).

К настоящему времени накоплены убедительные доказательства наличия неонейрогенеза у взрослых птиц и млекопитающих (Carleton et al., 2003; Paton, Nottebohm, 1984), а также связи нейрогенеза с науче-

нием. Например, показано, что развертывание научения способствует не только выживанию вновь появившихся нейронов (принцип «используй, или потеряешь»; Kempermann et al., 1988), но и интенсификации пролиферации (Prickaerts et al., 2004), а искусственное угнетение нейрогенеза нарушает формирование памяти (Shors et al., 2001). Эти и другие (Frankland et al., 2013) сходные с ними данные позволяют нам предполагать, что неонейрогенез вносит вклад в процессы системогенеза (см. рисунок 1). Аналогичную точку зрения высказывал Е. Н. Соколов (Соколов, 2004). Итак, по-видимому, наряду с рекрутированием клеток «резерва», и вновь появившиеся во взрослом мозгу нейроны специализируются относительно формируемых при научении систем.

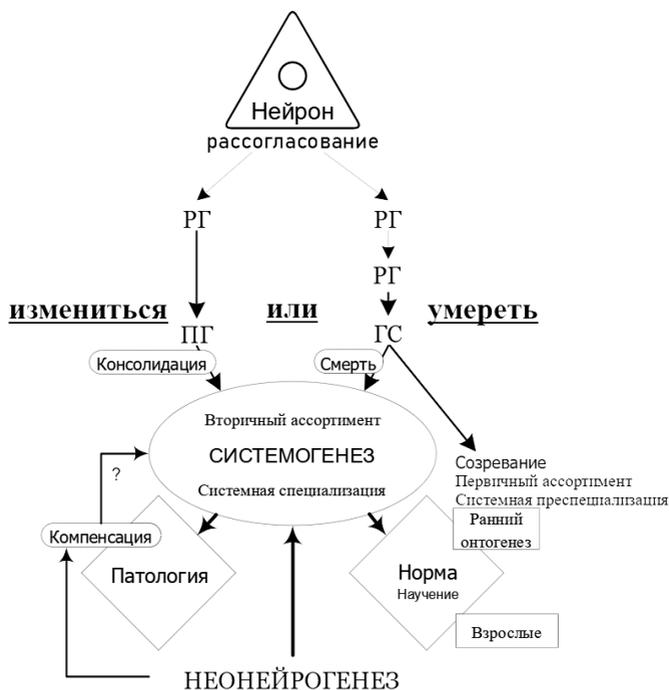


Рис. 1. Умереть или измениться? Теоретическая схема процессов, определяющих жизнь и смерть нейрона.

Обозначения: РГ – «ранние» гены, ПГ – «поздние» гены, ГС – гены «смерти». Пояснения см. в тексте

Неонейрогенез может иметь значение и для пополнения наборов нейронов первичного и/или вторичного ассортиментов в условиях патологии (Хуе, 1998) (см. рисунок 1). Пополнение, компенсирующее гибель нейронов, в том числе преспециализированных клеток, может происходить, возможно, и в норме. Гипотетичность этого предположения подчеркивается знаком вопроса на рисунке 1.

1.3.1. Формирование специализаций в индивидуальном развитии как продолжение филогенеза

Появление нервной системы – «революционный» момент в эволюционном развитии потому, что он связан с принципиальным возрастанием сложности и индивидуализированности поведения (Александров, 2017). При сопоставлении усложнения организмов в филогенезе и общей величины генома не выявляется очевидной, прямой связи (Gregoгу, 2001), во всяком случае, если не исключать из анализа ДНК «лишние», «мусорные» части (Марков и др., 2010). Филогенетическому усложнению организмов соответствует в большей степени нарастание у них числа типов клеток разной специализации (Bonner, 1988). При этом именно с появлением и развитием нервной системы, во-первых, принципиально возрастает число существенно различающихся клеточных специализаций. Разнообразие клеточных специализаций в развитой нервной системе трудноперечислимо и, видимо, огромно. Во-вторых, поскольку специализация нейронов устанавливается в отношении элементов индивидуального опыта – систем, формируемых в индивидуальном развитии, в том числе в отношении индивидуально-специфических систем¹, постольку число различающихся наборов клеточных специализаций становится равно числу индивидов. Иначе говоря, у каждого индивида – свой набор, «индивидуальный», хотя и культуроспецифичный (см.: Александров, Александрова, 2009, 2010). Спектр принципиально возможных типов специализации зависит от того, к какому виду принадлежит данный индивид, и задается преспециализацией нейронов (образование первичного ассортимента), формирующихся в процессе раннего онтогенеза. Как было уже отмечено, нейроны в составе пер-

1 Подчеркнем, что индивидуально-специфичными чертами обладает и свойственное всем особям данного вида поведение, формирующееся в конкретных условиях жизни данного индивида, – например, сосание (см.: Александров 1989).

вичного ассортимента делают индивида способным к реализации целых классов соотношений со средой («потенциальная психика», по А. Н. Северцову: Северцов, 1922). Эти классы представляют собой детерминированные особенностями первичного ассортимента диапазоны разных поведенческих возможностей, а не комплекты конкретных актов. Какой именно акт в границах возможностей данного класса будет сформирован в процессе системогенеза индивидом, определяется обстоятельствами его неповторимого индивидуально-го развития. Набор системных специализаций нейронов (вторичный ассортимент) у каждого индивида уникален.

В рамках рассмотрения индивидуального развития как формирования все новых системных специализаций онтогенез может быть оценен как продолжение в течение жизни индивида филогенетической линии развития, состоящей в нарастании числа типов клеточной специализации, т. е. как продолжение филогенеза (ср. с филэмбриогенезом: Северцов, 2012).

1.3.2. Паттерны специализаций нейронов у представителей разных видов, обученных внешне одинаковому поведению

В исследованиях, проводимых в нашей лаборатории, осуществляется регистрация спайков отдельных нейронов в ходе выполнения животными циклического поведения (см. рисунок 2, подробнее об этом в конце данной главы), сформированного в процессе научения. Специализация нейрона относительно системы определяется путем вычисления вероятности активации нейрона в одном или нескольких актах циклического поведения. Если эта вероятность для одного или нескольких актов оказывается равна единице, данный нейрон считается специализированным, а его активация – «специфической» (подробнее см., например: Alexandrov et al., 2013). Пример такой активации специализированного нейрона, появляющейся при повороте животного от педали в сторону кормушки, представлен на рисунке 3. Вероятность активации этого нейрона при повороте животного равна единице.

С одной стороны, как это было сказано выше, нейроны специализированы относительно систем, реализация которых направлена на достижение результатов. С другой – индивид отражает не физический мир как таковой, а свое с ним соотношение. Это отражение субъективно, оно зависит от целей индивида, особенностей его ин-

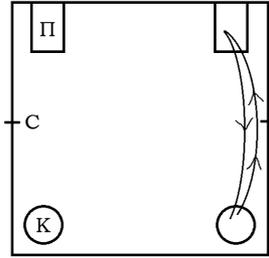


Рис. 2. Общая схема экспериментальной камеры, используемой в исследованиях с регистрацией активности нейронов мозга животных в нашей лаборатории.

Обозначения: буквами обозначены источники электрических отметок границ актов поведения. К – кормушка (отметки о погружении и вынимании головы), С – середина стенки клетки (отметка о пересечении), П – педаль (отметка о нажатии и отпускании; также в этом месте экспериментальной камеры вместо педали может быть кольцо для потягивания животным). Эффективные стороны камеры чередуются: эффективна либо левая сторона (нажатие левой педали приводит к подаче пищи в левой кормушке), либо правая. Поведение выполняется по семь или более циклов на каждой стороне камеры. Стрелками показаны перемещения головы животных при выполнении циклического инструментального пищедобывательного поведения (на примере правой стороны)

дивидуальной истории развития и может быть охарактеризовано через индивидуальную структуру памяти (см. п. 1.3.12). Любой индивид независимо от его видовой принадлежности является «сгустком» фило- и онтогенетической памяти. Отсюда логично предполагать, что структура памяти разных индивидов (манифестируемая паттерном специализации нейронов разных областей мозга), а тем более представителей разных видов, обучаемых в условиях одинаковой «результативной» среды (одно и то же инструментальное пищедобывательное поведение), окажется как сходной, так как будет связана с одинаковой результативной средой, так и различающейся – в связи с видовыми особенностями. Под паттерном системной специализации нейронов данной области мозга понимается конкретный состав систем, по отношению к которым специализированы нейроны данной структуры, выражающийся в количественном соотношении нейронов, принадлежащих к разным системам.

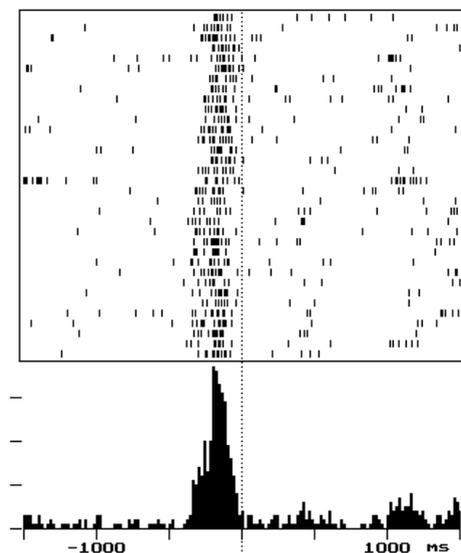


Рис. 3. Растры и гистограмма импульсной активности нейрона, демонстрирующие его последовательные активации при многократном выполнении акта поведения.

Обозначения: сверху — растры спайковой активности (вертикальная черточка — спайк; ряд спайков по горизонтали — спайковая активность в отдельной реализации) в последовательных циклах поведения, построенные относительно момента перемещения головы животного вдоль середины стенки камеры при движении к кормушке (обозначен вертикальной пунктирной линией); внизу: гистограмма активности нейрона; по оси ординат — число спайков в бине, ширина бина 20 миллисекунд, горизонтальные штрихи слева отмечают десятки спайков

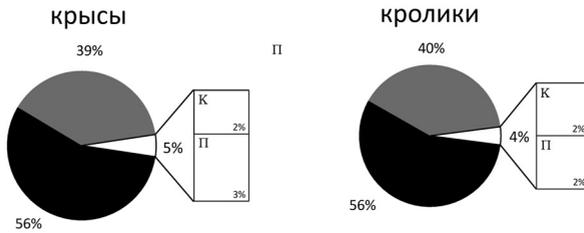
В экспериментах В. В. Гаврилова и др. (Gavrilov et al., 1998) в нашей лаборатории сопоставляли у крыс и кроликов паттерны поведенческой специализации нейронов цингулярной (кролики: заднее цингулярное поле, 29d; Vogt et al., 1986; крысы: ретроспленальная кора; Paxinos, Watson, 1997) и моторной областей коры. Сопоставление паттернов специализации нейронов в гомологичных (Vogt et al., 1986; Vogt, Paxinos, 2014) областях мозга животных разных видов может помочь в определении общих и различных характеристик структуры их памяти и тем самым послужить проверкой указанного выше предположения. Животные были обучены сходным

образом добывать пищу в одной и той же экспериментальной клетке, при этом в экспериментах с крысами, учитывая меньшие размеры крыс, клетка была уменьшена на треть за счет перемещения стенки и приближения педалей к кормушкам. Животных обучали нажимать на педали, расположенные в двух углах четырехугольной экспериментальной клетки. Поведение выглядело как циклическая многократно повторяющаяся последовательность актов. В каждом цикле нами выделялись акты захвата пищи в кормушке, подход к педали, нажатие на педаль и подход к кормушке. Выделение данных актов связано с процедурой обучения, поскольку именно в этой последовательности происходило обучение животных. В цингулярной области коры мозга как кроликов, так и крыс наибольшее число нейронов оказалось связано с реализацией систем «нового» поведения (сформированного при обучении добывать пищу нажатием на педали), в то время как в моторной области коры мозга преобладали нейроны «старых» систем (активирующиеся, например, в таких актах, как любой захват пищи и непищевых объектов или при движениях). Оказалось, что и у кроликов, и у крыс доля «новых» нейронов в цингулярной коре достоверно (примерно в 7 раз) превышает таковую в моторной коре (см. рисунок 4).

Сходство паттернов специализации соответствующих областей у кроликов и крыс заключается в том, что моторная и цингулярная области коры мозга у этих животных достоверно и однонаправленно различны по количеству нейронов, относящихся к «старым» и «новым» системам. На основании этого можно предположить, что у обоих видов вклад данных областей мозга в формирование новых актов поведения различается сходным образом. Отмеченное сходство является выражением гомологичности исследованных структур «в терминах» системной специализации нейронов, активация которых обеспечивает актуализацию памяти.

В то же время обнаружено, что в особенностях паттернов отражаются, по-видимому, и межвидовые различия. Различия в установленных нами паттернах поведенческой специализации нейронов цингулярной области коры мозга у крыс и у кроликов заключались в том, что у крыс в группе «новых» нейронов было сравнительно больше клеток, связанных с захватом пищи в кормушках. Если количество «кормушечных» (имеющих специфическую активацию в акте подхода к кормушке и/или захвате пищи из нее) и «педальных» (имеющих специфическую активацию при подходе и/или нажатии на пе-

Моторная область коры мозга



Цингулярная область коры мозга

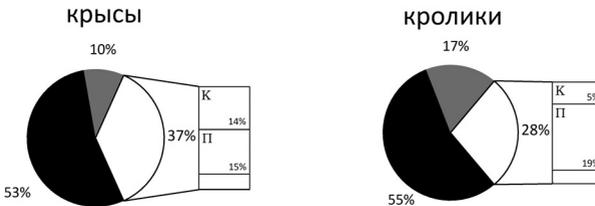


Рис. 4. Паттерны поведенческой специализации нейронов моторной и цингулярной областей коры мозга кроликов и крыс.

Обозначения: в круговых диаграммах доля нейронов с неустановленной специализацией (черный сектор); нейронов «старых» систем (серый); нейронов «новых» систем (белый); в столбцах — доли нейронов «новых» систем «кормушечных» (К); нейронов «новых» систем «педальных» (П); нейронов других «новых» систем (без подписи). Показаны различия паттернов специализации «новых» нейронов мозга крыс и кроликов (Gavrilov et al., 1998)

даль) нейронов у крыс было примерно одинаковым, то у кроликов «педальных» нейронов было в четыре раза (и достоверно) больше, чем «кормушечных». Учитывая, что и доля нейронов «новых» специализаций от числа зарегистрированных была выше у крыс, можно предположить, что наблюдаемые различия в наборах нейронов являются следствием различий используемых крысами и кроликами способов захвата пищи и манипуляторных движений, которые у крыс гораздо более дифференцированы (Whishaw et al., 1998). По-видимому, с большей дифференциацией соотношений крыс со средой вообще, с большей сложностью их поведения (Крушинский,

1986) связана и достоверно большая представленность у них в цингулярной коре «новых» нейронов.

Таким образом, полученные нами данные подтверждают предположение о том, что обеспечение поведения и памяти нейронами гомологичных структур мозга у представителей разных видов может иметь черты как сходства, выявляемого в аналогичной результативной среде, так и различия, обусловленного видовыми особенностями организации поведения.

1.3.3. Традиционное представление о консолидации памяти

Термин «consolidirun» (консолидация) впервые появился в работе Г. Мюллера и А. Пильцекера, предположивших, что формирование памяти не является мгновенным. Эта работа не переведена с немецкого языка, но подробно представлена в специальном обзоре (Lechner et al., 1999). В ней описывается 40 экспериментов, выполненных, на материале бессмысленных слогов, но с нововведениями, используемыми до сих пор. Во-первых, авторы оценивали латентный период от момента предъявления символов до ответа испытуемого, т. е. впервые использовали время ответа для оценки эффекта интерференции. Во-вторых, вместо количества проб до первого полного воспроизведения списка впервые подсчитан процент верных и ошибочных ответов. И в-третьих, слоги предъявлялись в виде связанных пар (так называемое «paired associate learning»: испытуемому предъявляют пары слов, а затем просят вспомнить второе слово из пары при предъявлении первого. Эту процедуру придумала М. Калкинс, а в лаборатории Г. Мюллера ввел А. Джост). В своих экспериментах они использовали списки бессмысленных слогов, основываясь на опыте Г. Эббингауза. Однако они предъявляли участникам не один, а два списка таких слогов, и второй список давали через разные интервалы времени после первого. Кроме того, слоги предъявляли парами, которые было необходимо запомнить («заучивание»). Затем предъявляли первый слог из каждой пары и просили вспомнить соответствующий второй слог («воспроизведение»). Через установленный период после заучивания участников просили воспроизвести весь список слогов. В более раннем исследовании Г. Мюллера и Ф. Шуманна в качестве дополнительного задания предъявляли второй список слогов (ibid.). Было показано, что участники, получившие дополнительное зада-

ние, хуже воспроизводят первый список слогов, чем «отдыхавшие» участники.

Г. Мюллер и А. Пильцекер выявили, что если второй список предъявляется через 6 минут (вместо 17 секунд) после первого, то эффект интерференции не выявляется. На основании этих и других экспериментов авторы сделали вывод, что при заучивании пар слогов формируются ассоциативные связи и запускается повторяющийся физиологический процесс («персеверативная тенденция»), который приводит к усилению связей — «консолидации». Процесс персеверации — это физиологическое описание повторения «в уме», спонтанного запоминания при повторении «про себя». Согласно выводам Г. Мюллера и А. Пильцекера, консолидация памяти занимает около 10 минут. Внутри этого интервала времени латентный период ответа был ниже, чем после него, а дополнительная «умственная деятельность» в этот период приводила к ретроактивному торможению (Lechner et al., 1999). Таким образом, было обосновано, что память формируется как во время, так и после обучения — для перехода в стабильное состояние она должна «обосноваться», «осесть» (McGeoch, McDonald, 1931, p. 579), консолидироваться (*букв.* «стать твердой», от *лат.* consolidare).

Представления о консолидации памяти не развивались в течение нескольких десятилетий вследствие распространения другой, конкурирующей теории интерференции (см. п. 2.1.2). Они получили дальнейшее развитие лишь после появления результатов двух направлений исследования, связанных с анализом последствий нарушения активности мозга для воспроизведения нового поведения. Во-первых, используя электроконвульсивный шок через различные интервалы времени после обучения крыс избеганию опасного места, К. Дункан показал, что воспроизведение поведения тем лучше, чем больше данный интервал (Duncan, 1949). Во-вторых, в работе У. Сковилла и Б. Милнер были обобщены результаты анализа наблюдений за пациентами, которые перенесли нейрохирургическую операцию по рассечению структур медиальной височной доли для лечения эпилепсии (Scoville, Milner, 1957). Самым известным среди этих пациентов является Анри Молайзон (H. M., имя стало известно после смерти). Медицинское вмешательство избавило его от сильных припадков и не спровоцировало личностных изменений. Однако оно привело как к ретроградной амнезии в отношении недавних воспоминаний, так и к антероградной амнезии — невозмож-

ности запоминания новых событий. Н. М. был вынужден пройти эту процедуру в возрасте 29 лет (у него были рассечены гиппокамп, миндалины и близлежащие корковые зоны билатерально). После операции он не помнил о смерти своего дяди, не узнавал персонал больницы, не помнил расположения помещений больницы, хотя события детства помнил в деталях. Что касается воспроизведения нового материала, то оно было возможно в течение короткого времени до тех пор, пока пациент не отвлекался на что-либо другое. Он каждый день с одинаковым интересом собирал один и тот же пазл и читал один и тот же журнал, не мог вспомнить, какую еду он ел полчаса назад (и самого факта приема пищи), в течение многих лет не мог запомнить свой новый адрес, хотя прекрасно помнил старый и т. д. Н. М. дожил до 82 лет. Последующие исследования с участием этого и других пациентов с подобными операциями показали, что рассечение этих структур мозга может привести к нарушению формирования новой памяти при сохранности памяти, сформированной до вмешательства (Corkin, 2002; Eichenbaum, 2013; Squire, Zola-Morgan, 1991). Эти работы, таким образом, демонстрировали, что формирование памяти проходит через стадию, занимающую определенное время и зависящую от мозговых процессов. Возможно, поэтому с тех пор исследования консолидации памяти оказались в центре внимания в большей степени нейробиологов, чем психологов (Dudai, Eisenberg, 2004).

Более ранняя «стандартная модель» консолидации была основана на предположении, что воспроизведение событий или фактов после завершения процесса консолидации не зависит от сохранности гиппокампа. Эта модель приписывала гиппокампу критическую роль на ранних этапах научения, состоящую в активации нейронов в различных зонах неокортекса при воспроизведении материала. Предполагалось, что процесс перестроек в нейронах, которые позволяют воспроизводить материал (процесс «клеточной консолидации»), в гиппокампе происходит быстрее, чем в коре. Согласно этому представлению, со временем активация со стороны гиппокампа приводит к клеточной консолидации за его пределами — главным образом, в неокортексе. Это позволяет тем же зонам неокортекса при воспроизведении активироваться без гиппокампа. Процесс, в ходе которого меняется необходимость интактности зон мозга, в том числе сохранность гиппокампа перестает быть необходимой для воспроизведения данного материала, был назван системной консолидацией (Dudai, 2004; Runyan et al., 2019).

В исследованиях, основанных на наблюдениях за пациентами с рассечением гиппокампа, была продемонстрирована возможность формировать долговременную память при выполнении заданий, не требующих осознанного «воссоздания» событий или вербального отчета (например, рисование через зеркало, тест «незаконченные фигуры» и т. д.) (Squire, 1994). Иными словами, было показано, что сохранность гиппокампа необходима для формирования долговременной памяти только одного вида — декларативной памяти. Поэтому конвенциональные теории консолидации памяти также включали представления о «системах памяти» (memory systems, см. также п. 2.1.2). По Л. Сквайру¹, декларативная память является отдельным видом памяти, а недеklarативная память представляется как термин, объединяющий несколько других видов памяти: от навыков (в том числе «когнитивных», см.: Rehder, 2001) до прайминга, сенситизации и привыкания (Squire, Wixted, 2011).

Согласно этим представлениям, формулируется несколько отличий декларативной и недеklarативной памяти. Во-первых, формирование недеklarативной (имплицитной, процедурной) памяти происходит постепенно, путем «накопления» опыта в ходе многократных повторений. Во-вторых, человек не может описать эпизод, который привел к научению, а также передать новое поведение словами (например, сложно объяснить, как держать равновесие при езде на велосипеде), материал памяти не удастся сравнить или поставить в соответствие другому воспоминанию, он выражается через выполнение поведения, нежели посредством «воссоздания»; в экспериментах на животных это выражается в независимости поведения от контекста. В-третьих, материал недеklarативной памяти невозможно проверить на предмет соответствия действительности: он проявляется в виде «склонности» к определенным действиям.

Декларативная (эксплицитная) память, в отличие от недеklarативной, формируется скачкообразно; испытуемый может «воссоздать» эпизод, который привел к научению, и передать содержание воспоминания словами. Согласно этим представлениям, каждый вид памяти связывается с сохранностью определенных областей мозга: формирование навыков — с сохранностью полосатого тела (стриатума), а формирование декларативной памяти — гиппокампа (Packard et al., 1989; Squire, 1992).

¹ В терминах Д. Шектера сходные категории обозначены как эксплицитная и имплицитная память (Schacter, 1998).

Предполагается, что закономерности формирования и взаимодействия элементов памяти в разных системах могут отличаться. Как уже было сказано, считается, что при формировании декларативной памяти формирование нового поведения происходит быстро за счет гиппокампа, поэтому на первых порах новое поведение без него не воспроизводится и не формируется. Показано, что со временем роль гиппокампа уменьшается (при его разрушении поведение воспроизводится), поскольку согласование корковых областей осуществляется теперь за счет связей, сформированных в самой коре, т. е. происходит «перемещение» следа декларативной памяти из гиппокампа в кору (Squire, 1992). Этот процесс, по данным разрушения и регистрации активности мозга, у людей может занимать до нескольких лет (Teng, Squire, 1999) и по меньшей мере месяц – у грызунов (Bontempi et al., 1999). Считается, что если бы это происходило быстрее, то новый опыт интерферировал бы с ранее сформированным, обеспечиваемым за счет активности корковых нейронов. Позже феномен консолидации памяти, не зависящей от сохранности медиальной височной доли, был показан в работе Т. Брашера-Круга и коллег (Brashers-Krug et al., 1996). По их данным, консолидация «моторной памяти» завершается в течение нескольких часов после научения. В совокупности с данными о реорганизации «моторной памяти» (Korman et al., 2003; Shadmehr, Holcomb, 1997) эти результаты позволили считать процесс консолидации общим для систем памяти, универсальной закономерностью формирования памяти (см. также: Анохин, 2010; Dudai, 1996).

Как уже было сказано выше, «стандартная» модель консолидации предполагала, что преимущество постепенного процесса консолидации состоит в избавлении от интерференции. Однако было известно, что эффект интерференции в экспериментах с использованием ассоциативных пар выявляется на протяжении нескольких минут, т. е. как раз тогда, когда гиппокамп играет ключевую роль в формировании памяти. Поэтому польза постепенной консолидации в отношении избавления от интерференции казалась сомнительной (Dash et al., 2004). В то же время высказывались сомнения в том, что память фиксируется в виде одного следа, который со временем «покидает» гиппокамп.

Второе по времени появления представление, «теория множественного следа», было основано на утверждении, что при воспроизведении эпизодической памяти гиппокамп активизируется всегда

(Moscovitch, Nadel, 1998). Консолидация памяти, согласно этой теории, состоит в формировании множества связей между гиппокампом и зонами коры по мере использования данной памяти. Воспроизведение данного эпизода происходит за счет реактивации этих связей и одновременно вызывает формирование новых связей (поскольку контекст поведения всегда отличается от предыдущих, см.: Nadel, Bohbot, 2001). Этим объясняется, что более давняя память в меньшей степени подвержена нарушению, чем недавняя: чем больше сформировано таких следов, тем память стабильнее и тем меньше со временем на нее влияют повреждения мозга.

Другие авторы отмечают, что если количество «следов», воплощающихся в связях гиппокампа с корой, увеличивается со временем, то роль гиппокампа должна не снижаться, а увеличиваться (Dash et al., 2004; Runyan et al., 2019). Они высказывают предположение, что клеточная и системная консолидация являются описаниями единого процесса консолидации памяти: формирование новых эксплицитных воспоминаний сопровождается быстрыми локальными (внутрикорковыми и внутригиппокампальными) изменениями (доставкой продуктов экспрессии генов к синапсам других клеток), связываемыми с клеточной консолидацией, поэтому на ранних этапах научения выполнение поведения требует гиппокампа для координации этой локальной мозговой активности. Однако со временем консолидационные изменения выражаются в формировании новых связей между все более удаленными друг от друга зонами мозга, и координация со стороны гиппокампа становится не нужной. Таким образом, различия между клеточной и системной консолидацией объясняются скоростью транспорта веществ, необходимых для консолидационных изменений в близлежащих и удаленных нейронах, соответственно (подробнее об этих и других представлениях о формировании памяти см.: Александров и др., 2015; Анохин, 2010; Dudai, 2004; Furman et al., 2012; Nadel, Hardt, 2011; Runyan et al., 2019; Squire, Wixted, 2011).

С момента появления первых представлений о немгновенном формировании памяти до настоящего времени память, как правило, рассматривается с позиций сохранения «следа», который оставляет в телесных структурах воздействие внешней среды, или является моделью внешней среды. Феноменология консолидации используется в исследованиях памяти на протяжении более ста лет, несмотря на смену представлений о структурных компонентах, которые ле-

жат в основе этой феноменологии: ассоциациях (см.: Lechner et al., 1999), следах памяти, «энграммах» (Tonegawa et al., 2018) и «схемах» (Tse et al., 2007). Хотя эти подходы различаются, их объединяет представление о том, что память фиксирует скорее внешнюю среду, чем взаимодействие с ней (см. также: Соколов, Черноризов, 2019). В этом смысле все перечисленные представления можно назвать традиционными.

Таким образом, хотя проблема формирования и консолидации памяти решается с применением самых современных методов и базируется на современных концептуальных схемах о формировании «следов» памяти на клеточном или мозговом уровнях, в основе большинства этих схем и исследований – идея Декарта, сформулированная им более трехсот лет назад: «следы» существуют потому, что поры в мозгу, через которые дух проходил раньше, становятся все более проходимыми, когда дух проходит через них снова. И дух легче проходит именно через эти поры. В соответствии с этой идеей важно выяснить, каковы механизмы увеличения проходимости пор, в каких мозговых структурах больше подобных пор, все ли поры обладают свойством изменчивости, сколь долго сохраняется повышенная проходимость пор и т. д. Если перевести эти вопросы с языка XVII в. на современный, заменив поры на синапсы, а духов на импульсацию нейронов, то содержание вопросов менять не потребуется. Они, как это ни печально, вполне современны: при всем разнообразии подходов к пониманию консолидации (обзор см.: Dudai, 2012) в качестве наиболее базовой ее закономерности, как правило, рассматривается долгосрочное усиление синаптического проведения в дуге (дугах) рефлекса, нейросетях и пр.: «Центральная догма теории синаптической консолидации включает представление о вызванном стимулом („учителем“) каскаде внутриклеточных процессов, обуславливающих... изменение синаптической эффективности» (ibid., p. 228).

1.3.4. Консолидация памяти с системной точки зрения

С системных позиций нейрон не рассматривается как проводник возбуждения. Поэтому проблема механизмов увеличения эффективности проведения не возникает и образование новой памяти рассматривается не как проторение путей и образование «следов», осуществляемое за счет увеличения эффективности синаптической

связи между вовлеченными нейронами. Это образование памяти представляет собой формирование новой системы совместно активирующихся клеток организма, в том числе и нейронов, расположенных в самых разных структурах мозга, не обязательно связанных прямыми влияниями. Указанная позиция задается теоретическими положениями системного подхода и данными, полученными в его рамках. Однако экспериментальный материал приводит к сходным заключениям и авторов, стоящих на других теоретических позициях. Г. Хорн отмечает, что полученные им результаты кросскорреляционного анализа нейронной активности области IMHV у цыплят не подтверждают представления о том, что при научении происходит усиление связей между нейронами, «отвечающими на импринт-объекты», как это должно было бы быть при образовании «хеббовских ансамблей». «Скорее, — заключает автор, — нейроны формируют набор параллельно организованных, в значительной степени прямо не связанных элементов, что обеспечивает большую эффективность в сохранении памяти, чем система непосредственно связанных элементов» (Horn, 2004, p. 121).

Системное описание консолидации, как мы считаем, должно включать две группы неразрывно связанных процессов.

Первая — процессы системной специализации: морфологическая и функциональная модификация нейронов, связанная с их вовлечением в обеспечение вновь формируемой системы.

Для того, чтобы ввести вторую группу процессов, необходимо принять во внимание, что сформированная память не является неизменной, она постоянно модифицируется. Имеется достаточно данных для того, чтобы вывести это утверждение о постоянных модификациях памяти в название обзорно-теоретической статьи о механизмах консолидации (Dudai, 2012). Уже в конце 1960-х годов появились данные о том, что память консолидируется не окончательно (она может модифицироваться и «ре-консолидироваться»). Обнаружены молекулярно-биологические закономерности реконсолидации памяти, лежащие в основе ее модификации после повторной актуализации (Sara, 2000). Активация памяти, как и ее формирование, требует синтеза белка для реконсолидационных процессов, которые сходны с консолидационными, хотя и не идентичны им (Anokhin, 2002). Таким образом, протеинзависимые консолидационные процессы связаны не с «новой», а шире — с актуализированной, «активной» памятью (Nader, 2003; подробнее см. п. 1.3.5).

Представления о реконсолидационных модификациях не вступают в противоречие с приведенным выше положением о постоянстве системной специализации нейронов. Реконсолидация не отменяет модификаций, обусловивших формирование долговременной памяти (Nader et al., 2000). Для нейрона она является еще одним, возможно, менее масштабным, чем его специализация при обучении, этапом дифференциации.

И. П. Павлов отмечал, что прибавление новых условных рефлексов при обучении сейчас же отзывается на состоянии прежних (Павлов, 1949). Мы рассматриваем научение как специализацию новой группы нейронов относительно формируемой системы и «добавление» последней к ранее сформированным системам. Логично было полагать (Александров, 2004б; Alexandrov et al., 2001), что это добавление требует взаимного согласования нового элемента с ранее сформированными и приводит к реконсолидационной модификации последних. В настоящее время результаты исследований реконсолидации памяти, проведенные с использованием широкого спектра задач, приводят авторов к предположению, что реконсолидация, действительно, является общим механизмом реорганизации ранее сформированной памяти при формировании новой (Hupbach et al., 2008).

Ранее нами были приведены данные, свидетельствующие в пользу того, что нейроны, принадлежащие данной системе и вовлекающиеся в обеспечение одного поведения, при включении этой системы в обеспечение другого поведения не меняют системной специализации, но перестраивают свою активность (Александров, 1989). Позже в экспериментах с острой (Alexandrov et al., 2001) и хронической регистрацией нейронной активности тетрадами (Горкин, 2011) были получены данные, свидетельствующие в пользу предположения о реорганизации ранее сформированной системы поведенческого акта после обучения следующему акту. Так, в экспериментах А. Г. Горкина с использованием хронической регистрации в сессиях обучения циклическому пищедобывательному поведению на второй (в последовательности обучения) стороне клетки была зарегистрирована активность нейронов, специфически активировавшихся в актах циклического пищедобывательного поведения (Горкин, 2021). Сессия обучения начиналась с серии пищедобывательных циклов на первой стороне клетки. Затем педаль на первой стороне отключали и делали эффективной педаль на второй, противоположной стороне. Животные быстро научались нажимать на педаль на второй сто-

роне и осуществлять на ней циклическое пищедобывательное поведение. После реализации нескольких десятков успешных циклов на второй стороне эффективной снова делали первую педаль, и т. д. Таким образом, в течение одной сессии обучения животные совершали несколько серий пищедобывательных циклов на обеих сторонах клетки. У трех нейронов, специфически активировавшихся в пищедобывательных актах на первой стороне клетки, после первой серии актов на второй стороне достоверно менялся паттерн активности на первой стороне (между первой и второй сериями циклов на первой стороне клетки была серия циклов на второй стороне). Подчеркнем, что эти изменения выявлялись как статистически значимые при анализе всех проанализированных активаций нейрона в последовательных реализациях данного акта после обучения другому акту. Пример активности такого нейрона дан на рисунке 5.

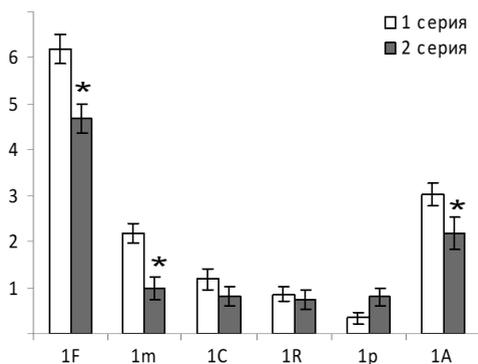


Рис. 5. Паттерн активности нейрона 261204–6, специализированного относительно добывания пищи из первой кормушки (акт 1F), в последовательных сериях поведения на первой стороне клетки до (1 серия) и после (2 серия) обучения на второй стороне.

Обозначения: по оси ординат — средняя частота импульсации в спайках в секунду (среднее и стандартная ошибка среднего); по оси абсцисс — акты в цикле на первой стороне: 1F — опускание головы в кормушку и захват пищи; 1m — подъем головы из кормушки и поворот в сторону педали; 1C — побежка в угол, где расположена педаль; 1R — нахождение в углу педали до ее нажатия; 1p — нажатие на педаль; 1A — побежка от педали к кормушке. Показано достоверное (*) изменение частоты импульсации после первой серии вновь сформированных актов на второй стороне в актах 1F (специфический акт), 1m и 1A (Горкин, 2021)

Это отличает их от обратимых изменений активаций, наблюдаемых при повторных сменах одного дефинитивного поведения на другое (или при возвращении к поведению после отдыха) лишь в активации, возникающей в первой, но не остальных реализациях данного акта после смены (Александров и др., 1999).

Реконсолидационная модификация, претерпеваемая ранее сформированной, «старой» системой при появлении связанной с ней новой системы, была названа нами «аккомодационной» (приспособительной) реконсолидацией (Александров, 2004б; Alexandrov et al., 2001). В экспериментах с картированием активности мозга путем анализа экспрессии «ранних» генов (гена *c-fos*) при обучении были получены данные, свидетельствующие в пользу предположения о реорганизации ранее сформированной системы поведенческого акта после обучения следующему акту (Сварник и др., 2013). Эксперименты были построены таким образом, что была создана контролируемая история последовательного обучения двум навыкам для выявления закономерностей активации нейронов первого навыка при формировании второго. О. Е. Сварник с соавт. обучали животных сначала инструментальному питьевому поведению. Этот навык требовал использования либо левой, либо правой вибриссной подушки – животное терлось вибриссной подушкой о рычаг («вибриссный» навык). Затем после «закрепления» первого навыка путем его тренировки в течение пяти дней животных обучали в другой клетке пищедобывательному навыку нажатия на педаль, не требующему использования вибрисс как условия формирования навыка. Было установлено, что обучение пищедобывательному навыку вызывает экспрессию *c-fos* в достоверно большем числе нейронов бочонкового поля у животных, обучавшихся предварительно инструментальному питьевому («вибриссному») навыку, чем в аналогичной области контрольных животных, обучавшихся предварительно неинструментальному питьевому навыку. Наши данные позволяют предположить, что активация экспрессии *c-fos* при втором обучении происходила и в тех нейронах, которые уже являлись специализированными относительно первого «вибриссного» навыка, что указывает на процессы аккомодационной реконсолидации.

Итак, вторая группа – процессы аккомодационной реконсолидации, обусловленные включением формируемой системы в существующую структуру индивидуального опыта: морфологическая и функциональная модификация нейронов, принадлежащих к ра-

нее сформированным системам. Эта модификация не меняет системную принадлежность нейронов.

В литературе содержится обоснованное положение, в соответствии с которым считается, что перестройка памяти может происходить как за счет ее «рутинной» реорганизации (перестройка отношений между компонентами имеющейся памяти), так и за счет «эвристического» акта, включающего формирование нового компонента и модификации уже имеющихся (Piaget, 1951). Упомянутые выше процессы системной специализации и аккомодационной реконсолидации описывают второй тип перестроек. Что касается первого, процессы морфологической и функциональной модификации нейронов, которые могут разворачиваться при научении без формирования новой системы, названы «реорганизационной» реконсолидацией (Александров, 2005). Вероятно, одним из показателей подобного научения может быть медленное нарастание эффективности поведения, а не резкий переход от периода проб к периоду эффективного поведения, имеющий место, например, при обучении инструментальным актам пищедобывательного поведения, когда, как мы знаем, формируются новые элементы опыта, связанные с обучением этим актам. Подобное медленное улучшение поведения выявляется нами как при математическом моделировании научения (Крылов, 2007), так и в поведенческих экспериментах на животных. Например, при обучении крыс в задаче Ю. Конорского на кратковременную память А. Г. Горкин предъявлял в случайном порядке два звуковых сигнала, отставленных друг от друга на одну секунду (Горкин, 2021). Задача животного была при совпадении звуков проверять для получения воды одну поилку, а при различии звуков — проверять другую поилку. Обучение проводилось течение двух недель. За этот срок животные повысили долю успешных попыток с 24% до 40%. Такая низкая вероятность успешных решений была связана с тем, что крысы часто проверяли одну из поилок до предъявления второго сигнала. В ходе обучения доля подобных фальстартов снизилась (с примерно 50% до 20% попыток), что и привело к повышению эффективности поведения. При этом, если не учитывать пробы с фальстартами, то доля правильных решений колебалась около случайной, лишь на отдельных отрезках достигая 60% правильных решений. Такая динамика научения является примером попытки решения поведенческой задачи за счет ранее сформированного опыта без формирования нового элемента.

Существенно подчеркнуть необходимость различения процессов системной специализации и реконсолидации, которые авторами в большинстве случаев не разделяются. Обнаруживаемые в нейрофизиологических, морфологических, молекулярно-биологических и других исследованиях модификации нейронов, сопутствующие научению, могут быть связаны как с первой, так и со второй группой процессов. Дифференцированный подход к модификациям первой и второй группы – необходимый, с нашей точки зрения, компонент исследовательской программы, направленной на выявление закономерностей формирования памяти.

Начиная с 2000-х годов, общепринятые представления о консолидации памяти претерпели значительные изменения. В случае некоторых авторов эти изменения повлияли на общее понимание активности мозга, которая приобретает ряд сходных черт с представлениями, развитыми в системной психофизиологии (Александров, 2005; Александров и др., 2014): разделение показателей активности, связанных с актуализацией прошлого опыта, и показателей, связанных с формированием нового (Grosmark, Buzsaki, 2016; McKenzie, Eichenbaum, 2011), связывание активности мозга не с отражением среды, а с решением конкретных поведенческих задач (Grosmark, Buzsaki, 2016; Weible et al., 2009), зависимость реорганизации памяти от прошлого опыта (Morris, 2006). Эти изменения были вызваны, с одной стороны, появлением данных о реконсолидации памяти (частично уже приведенных нами выше в этом разделе); а с другой – развитием представлений о самом процессе консолидации.

1.3.5. Исследования реконсолидации памяти

Согласно теории консолидации в ее классической формулировке, след памяти консолидируется однократно – память становится долговременной и нечувствительной к интерференции и другим амнестическим воздействиям (Squire, 1992). Однако в 1960-х годах было показано, что феномен временной уязвимости памяти возобновляется после «напоминания» – предъявления одного из компонентов ситуации обучения. Напоминание осуществляется за счет воссоздания части экспериментальной ситуации. Например, в случае процедуры обусловливания предъявляются сигнал без соответствующего подкрепления, подкрепления без сигнала или фрагменты контекста обучения (экспериментальная камера,

звук открывающейся заслонки и т. п.). Кроме этого, напоминание незадолго до воспроизведения поведения позволяет восстановить «забытое» поведение, которое без напоминания не воспроизводится (Sara, 2000).

Феномен возобновления чувствительности поведения к интерферирующим воздействиям был назван реконсолидацией («повторной консолидацией»), поскольку предполагалось, что при напоминании и воспроизведении поведения след памяти «реактивируется» (используется) и снова переходит в нестабильное состояние. Реконсолидация – это «временная подверженность реактивированной долговременной памяти действию блокаторов консолидации» (Dudai, Eisenberg, 2004, p. 97). Чтобы подчеркнуть отличие этого феноменологического определения реконсолидации от рассмотрения реконсолидации как процесса реорганизации памяти (Debiec et al., 2002; Nader, 2003) или индивидуального опыта (Александров и др., 2007; Alexandrov et al., 2001), представляется уместным использовать понятие «эффект реконсолидации» (Wichert et al., 2011). Методически эффект реконсолидации оценивается как нарушение поведения вследствие амнестического воздействия после реактивации памяти (Nader, 2003).

В 1968 г. на модели пассивного избегания у крыс было впервые показано, что градуальная ретроградная амнезия выявляется по отношению к консолидированной памяти, реактивированной перед амнестическим воздействием (электроконвульсивным шоком). Через несколько лет этот феномен был продемонстрирован в пищеводобывательном поведении, требующем ориентации в пространстве. В 1966 г. Джеймс Макгоф высказывал предположение, что каждое повторение поведения запускает процессы фиксации памяти, будь то в начале или в конце тренировки (McGaugh, 1966). Однако в его исследовании «обучение» и «повторение» проводились с интервалом в час, т. е. сформированную память нельзя считать консолидированной, а эффект – реконсолидационным. Кроме того, на тот момент автор полагал, что шок после повторения поведения может нарушить только кратковременную «систему хранения следов», а долговременная лишь укрепляется. Тем не менее, он и его коллеги показали, что электроконвульсивный шок после второй процедуры обучения снижает воспроизведение поведения до уровня, выявлявшегося после первой, и что этот эффект имеет место, только если шок предъявлен сразу после повторения.

В начале 1980-х годов было показано, что нарушение реактивированной памяти вызывают блокаторы синтеза белка (подробнее см.: Sara, 2000). Всплеск числа работ на эту тему произошел в 2000-е годы (Alberini, 2005; Dudai, 2015; Dudai, Eisenberg, 2004; Nader, 2015), после того как было выявлено, что молекулярные процессы, обеспечивающие консолидацию памяти, воспроизводятся после ее реактивации (Debiec et al., 2002; Nader, 2003), и сделан вывод, что процессы консолидации и реконсолидации «качественно сходны» (Nader, 2003). Однако, согласно логике одного из авторов, если происходит «перемещение следа памяти», реконсолидация также не может быть повторением консолидации, поскольку в этом случае они должны происходить в различных областях мозга (Alberini, 2005).

В настоящее время известно, что молекулярные процессы, необходимые для консолидации и реконсолидации памяти, совпадают между собой далеко не для всех поведенческих задач и структур мозга (Анохин, 2010; Alberini, 2005). Например, в ряде задач транскрипционный фактор¹ Zif не является необходимым для клеточной консолидации памяти, однако он нужен для реконсолидации; в то же время нейротрофический фактор мозга BDNF и транскрипционный фактор C/EBP β , наоборот, необходимы только для консолидации памяти, как и синтез белка в гиппокампе при формировании «пассивного избегания» (Dudai, Eisenberg, 2004). Кроме того, реконсолидация проходит быстрее и требует меньшей дозы блокатора синтеза белка, чем консолидация (Anokhin et al., 2002; Nader, 2003). В некоторых задачах реконсолидация зависит от «давности» памяти: чем раньше произошло формирование следа памяти по отношению к его реактивации, тем менее выражен эффект реконсолидации (например: Wichert et al., 2011; см. также: Alberini, 2005; Dudai, Eisenberg, 2004). Более того, эффект реконсолидации зависит от степени сформированности поведения и степени соответствия процедуры напоминания той ситуации, в которой проводили обучение (Alberini, 2005; Wichert et al., 2011). Таким образом, реконсолидация памяти после реактивации не является повторением процесса консолидации (см. также: Akirav, Maroun, 2012).

На основе этих и других результатов было высказано предположение, что консолидация памяти, однажды начавшись, практически никогда не заканчивается, и что этот процесс приводит к стабилиза-

¹ Транскрипционный фактор – это белок, от которого зависит синтез матричной РНК на основе матрицы ДНК (транскрипция).

ции памяти, независимости от контекста и устойчивости к амнести-ческим воздействиям (Dudai, 2015); однако в ситуации формирования и извлечения память переходит в активное состояние, в котором становится возможной ее реорганизация (Dudai, Eisenberg, 2004; Winocur et al., 2010). Кроме этого приводились аргументы в пользу предположения, что эффект реконсолидации обусловлен не потерей материала памяти, а невозможностью его извлечь (Anokhin et al., 2002; Dudai, Eisenberg, 2004). Данное утверждение также следует из представлений о постоянстве системной специализации нейронов, которое развивается в наших исследованиях (см. пп. 1.3.1, 4.4).

Сложность динамики мозговых процессов, связанных с реактивацией памяти, становится очевидной при рассмотрении результатов нейрохимических исследований. В одной (наиболее кропотливой) из таких работ авторы использовали оценку воспроизведения поведения, основанную на узнавании объектов, для исследования нейрохимических основ соответствующей памяти на разных стадиях ее формирования у мышей: сразу после научения, через два дня, девять дней или двадцать один день (Romero-Granados et al., 2010). Выбранные интервалы времени позволили авторам провести оценку молекулярных основ реконсолидации памяти на разных этапах ее формирования. В каждый из этих сроков у разных групп животных либо блокировали синтез белка, либо регистрировали мРНК¹ ранних генов *bdnf* и *erk-1*, которые были выбраны на основе результатов предыдущих исследований. Различия плотности следов мРНК между экспериментальной и контрольной группами оценивали через полчаса или через два часа после обучения или реактивации памяти. Было выявлено, что после обучения через полчаса регистрируется повышение плотности мРНК *bdnf* в гиппокампе, а через два часа — в энторинальной и соматосенсорной коре (повышения *erk-1* после обучения не выявлено). При тестировании эффекта реконсолидации через два дня *bdnf* и *erk-1* регистрируются в корковых зонах через два часа после напоминания, а в гиппокампе их активации не происходит. Если этот же эффект тестируют через девять дней, то активации *bdnf* не регистрируется, а *erk-1* регистрируется в соматосенсорной коре через полчаса, а в энторинальной коре — через два часа после напоминания. Через 21 день мРНК *bdnf* регистрируется через полчаса в периренальной коре, а через два часа — в соматосенсорной коре и гиппокампе. Таким образом, синтез белка необходим

1 мРНК — матричная РНК, результат транскрипции участка ДНК.

как для консолидации, так и для реконсолидации памяти. Однако важнее, что анализ транскрипции ранних генов показывает следующее: процесс реорганизации опыта, который обнаруживается через разные сроки после обучения, существенно меняется с течением времени (Romero-Granados et al., 2010).

Основной объем исследований реконсолидации посвящен изучению реорганизации памяти на животных (см. выше, а также: Jones et al., 2012). Однако эффект реконсолидации выявлен также и у людей. Показано, что при формировании процедурной памяти устойчивость консолидированного навыка к интерференции исчезает, если перед обучением новому (второму) навыку воспроизвести первый: первый навык в результате воспроизводится хуже (причем ухудшение больше, чем предшествующее ему улучшение без тренировки) (Walker et al., 2003). Также в серии исследований А. Хупбах и коллег выявлен эффект реконсолидации декларативной памяти у человека и показано, что наиболее действенным фактором напоминания для эффекта реконсолидации является пространственный контекст (Hupbach et al., 2007, 2008).

Исследования реконсолидации памяти человека имеют большое практическое значение. Возможность снизить проявление ранее сформированного опыта в поведении вызывает интерес к поиску методов лечения посттравматических расстройств и фобий (Lau-Zhu et al., 2019; Stehberg et al., 2009; Wichert et al., 2011). Кроме того, введение некоторых веществ как сразу после обучения, так и после реактивации позволяет улучшить показатели последующего воспроизведения (Sara, 2000), что позволяет предполагать наличие способов улучшения памяти (см. также: Spiers, Vendor, 2014).

Таким образом, в литературе под реконсолидацией памяти понимают сходный с консолидацией (но не идентичный ей) процесс модификации памяти после ее реактивации (Debiec et al., 2002; Dudai et al., 2015; Nader, 2003; Walker et al., 2003). Хотя эффект реконсолидации в эксперименте демонстрируется как нарушение воспроизведения из-за воздействия после напоминания, реконсолидация рассматривается как конструктивный процесс, позволяющий при необходимости реорганизовывать, «обновлять» ранее сформированную память (Hupbach et al., 2007, 2008; Jones et al., 2012). В связи с этим, как мы уже указывали, консолидационные процессы связывают не только с новой, но вообще с активной памятью (Nader, 2015; см. также: Александров, 2004а).

1.3.6. Развитие представлений о консолидации памяти

Данные о связи активации различных корковых зон с выполнением нового поведения на ранних этапах научения (см., например: Bontempi et al., 1999; Runyan et al., 2019; Tonegawa et al., 2018; Weible, 2013) потребовали изменения стандартной модели консолидации памяти, согласно которой такая связь должна появляться только на поздних этапах (см. п. 1.3.3). Эти и другие данные привели к появлению новых и изменению ранних представлений о консолидации памяти (Squire, Wixted, 2011). В частности, нарушение формирования новой декларативной памяти, подобное последствиям хирургической операции пациента Н. М., были выявлены и при разрушении ядер дорзального и переднего таламуса; а помимо нарушений формирования новой декларативной памяти иссечение структур медиальной височной доли вызывает нарушение зрительного восприятия, рабочей памяти и некоторых аспектов пространственной ориентации (Squire, Wixted, 2011; см. также: Buzsaki, Llinas, 2017; Gabriel et al., 1989). Поэтому результаты исследований с участием пациента Н. М. и других не являются основанием для выделения функции «память» в отдельную категорию и связывания ее проявлений лишь с гиппокампом и близлежащими структурами.

Теория «множественного следа» в современном виде — это представление о трансформации памяти, оно связано с объединением когнитивных представлений и данных нейронаук (Nadel, Hardt, 2011). Согласно этому представлению, восприятие и память не являются отдельными процессами, а опираются на единую репрезентацию, или «систему». Память, таким образом, является одновременно и содержанием, и процессом, а также формируется для будущего, а не просто фиксирует прошлое. Из этого следует, что та «сеть», которая обеспечивает поведение, зависит не столько от типа поведения, сколько от его «содержания». На этих основаниях авторы делают вывод, что методы, основанные на принципе локализации, непригодны для исследований консолидации памяти, так как перманентного хранения неизменной памяти не существует. Это утверждение предполагает, что консолидация памяти состоит в изменении содержания памяти: оно объединяет нейрофизиологические представления с выводами психологических исследований, в которых изменения памяти описываются как трансформация, символизация и т. д. (например: Блонский, 2001; Корж, 2009; Ляудис, 2011; Шпагонова, 2010;

Bartlett, 1995; см. также: Соколов, 1969; Furman et al., 2012; Grosmark, Buzsáki, 2016; Richards, Frankland, 2017; Wichert et al., 2011).

Как мы уже отмечали, в современных представлениях о структуре памяти содержится представление о том, что функциональные группы нейронов включают клетки разной локализации. Для изучения тех процессов, которые сопутствуют обучению новому поведению и позволяют в дальнейшем выполнять это поведение, в литературе используется уже упоминавшийся нами выше термин «энграмма» (Josselyn, Tonegawa, 2020). Согласно определению, которое предложил эволюционный зоолог Рихард Земон в 1904 г., энграмма – это совокупность долгосрочных изменений в возбудимой ткани, вызванных сигналом среды; это необходимое условие памяти, ее нейронный субстрат. Данное понятие в широком понимании, по-видимому, совпадает с понятием «след памяти» (см.: Роуз, 1995) и может использоваться взаимозаменяемо (см., например: Reijmers et al., 2007). Оно предполагает существование групп нейронов, которые становятся частью «энграммы» во время обучения, а затем активируются при реализации поведения.

Физические и химические изменения, сохраняющиеся после окончания научения, их вызвавшего, изучаются с помощью нескольких методических подходов, которые основаны на использовании молекулярно-биологических технологий, в том числе оптогенетических. Во-первых, двойное мечение нейронов (во время обучения животного и при последующем «воспроизведении» поведения) позволяет оценить количество нейронов, которые оказались активны в оба эти периода. Так, используя процедуру обусловливания страха (удар током в определенном контексте экспериментальной камеры или при предъявлении звука), Л. Реймерс и др. показали, что в миндалине мозга мышей, демонстрирующих повышенное время замирания при тестировании, больше нейронов, в которых активность ранних генов зафиксирована как при обучении, так и при тестировании, в отличие от животных групп контроля (Reijmers et al., 2007). Доля таких клеток от числа активировавшихся при обучении составила 12%, и авторы отмечают, что они могут быть частью энграммы, являющейся субстратом долговременной памяти.

Во-вторых, избирательная инактивация помеченных во время обучения активных нейронов приводит к тому, что время замирания у таких животных не отличается от времени замирания необученных. Например, мечение активных во время обучения нейронов

зубчатой фасции гиппокампа у мышей для дальнейшей их инактивации позволило показать, что инактивация нейронов, помеченных во время обучения, снижает время замирания (Lacagnina et al., 2019). Технология заключается в сочетании двух сложных процедур, позволяющих активировать или деактивировать нейроны, которые ранее были активны в определенный период времени. В них используются трансгенные мыши, у которых активация промотера раннего гена *c-fos* сопровождается построением белка tTA с тетрациклином. Этим мышам заражают адено-ассоциированным вирусом, который под контролем элемента TRE, реактивного к тетрациклину (tetracycline-responsive element), формирует каналы, чувствительные к свету (опсины). Их активируют или инактивируют светом определенной длины волны.

В-третьих, искусственная активация группы помеченных во время обучения активных нейронов химическими или оптогенетическими методами приводит к тому, что замирание демонстрируется животными в том контексте, в котором они не получали удара током. Например, такое замирание было продемонстрировано при мечении и последующей избирательной активации нейронов зубчатой фасции гиппокампа, в которых во время обучения экспрессировался ранний ген *c-fos* (Liu et al., 2012).

И, наконец, в-четвертых, результаты, соответствующие представлению об энграмме, получены в исследованиях с феноменом «микрии», в которых поведенческое проявление обучения демонстрируют животные, либо не проходившие процедуру обучения, либо проходившие ее частично (подробнее см.: Josselyn, Tonegawa, 2020).

Результаты оптогенетического активирования нейронов, в которых во время обучения экспрессировался ранний ген *c-fos*, соответствуют представлениям об изменении процессов нейронного обеспечения поведения в гиппокампе и коре. Как уже было сказано, мозговые процессы, от которых зависит поведение, меняются со временем: на ранних этапах консолидации для демонстрации условного страха необходима сохранность гиппокампа, а на поздних — корковых зон, в частности, передней цингулярной коры (далее ПЦК) и медиальной префронтальной коры (см., например: Bontempi et al., 1999; Tonegawa et al., 2018). Подавление активности помеченных при обучении нейронов в этих областях действительно вызывает нарушение поведения: на ранних этапах консолидации (до двух дней) — в гиппокампе (а также в ретроспленальной коре, см.: Cowansage et al.,

2014), а на поздних (обычно две недели или больше) – в корковых зонах. Что более важно, работы с активированием помеченных во время обучения нейронов показывают, что нейроны корковых областей образуют «молчащую энграмму» уже на ранних этапах консолидации, а в гиппокампе «энграмма» (тоже молчащая) сохраняется на поздних: у таких нейронов меньше шипиков, но искусственное активирование этих «энграмм» в те периоды, когда они молчат, вызывают воспроизведение поведения (Josselyn, Tonegawa, 2020).

Поскольку в большинстве исследований энграммы используется методика формирования условного страха или распознавания нового объекта (где индикатором является время обследования объекта), то фактически термин «энграмма» описывает группу нейронов, которая активируется в связи с несоответствием происходящего ожидаемому и активация которой впоследствии оказывается необходима и достаточна для обоснования этого несоответствия. В отличие от исследования энграмм, в том числе с использованием оптогенетических методик, в которых создана возможность мечения и искусственного активирования групп нейронов и даже создания «ложных воспоминаний», электрофизиологическая регистрация импульсной активности нейронов позволяет использовать многоэтапное обучение сложному поведению, определить конкретную специализацию нейронов относительно системы поведенческого акта и оценить наборы специализированных клеток у индивидов с разной историей обучения.

После появления единой теории консолидации (Dash et al., 2004; Runyan et al., 2019; см. начало этого подраздела) Р. Моррисом была сформулирована теория гиппокампально-корковых взаимодействий (Morris, 2006). Согласно этой теории, один из сходных вариантов которой уже упоминался выше, гиппокамп координирует корковую активность на ранних этапах научения, так как обеспечивает «индексацию» корковых локаций, задействованных при воспроизведении памяти, а также при реконсолидации. Со временем, если новое поведение остается актуальным, формируются внутрикорковые связи, которые позволяют выполнять это поведение без гиппокампа. Важно, что, с точки зрения Р. Морриса, этот процесс происходит не только на основе индексации, но и на основе сходного прошлого опыта: он предположил, что консолидация может значительно ускориться при наличии ранее сформированной «схемы», которой соответствует новое поведение. Действительно, было показана

но, что если новое поведение согласуется с ранее сформированным как часть одной ментальной схемы, то гиппокамп-зависимая консолидация может завершиться в течение сорока восьми часов вместо нескольких недель (Tse et al., 2007). Таким образом, скорость консолидации памяти зависит от особенностей индивидуального опыта. Эти результаты соответствуют данным о долговременной потенциации в коре головного мозга (см., например: Горкин и др., 2002) и уже отчасти описанной выше связи эффектов консолидации (Krakauer et al., 2005) и реконсолидации (Alberini, 2005) со степенью сформированности поведения (см. п. 1.3.5). Следовательно, один из ключевых аспектов процесса научения – это вовлечение «прошлого» опыта индивида (Арутюнова, Гаврилов, 2013; Гаврилов, 2007; Крылов, 2015; Крылов, Александров, 2007; Швырков, 2006; Alexandrov, 2008; Brod et al., 2013; Grosmark, Buzsáki, 2016; Immordino-Yang, 2007; Kuhl et al., 2012), приводящее к его модификации (Александров, 1989; Alexandrov et al., 2001; Dudai, 2015).

Консолидация и реконсолидация памяти являются предметом множества исследований настоящего времени. Воспроизведение памяти рассматривается как часть процесса ее формирования (Dudai, Eisenberg, 2004). Показано, что для модификации памяти (реконсолидации) необходимо рассогласование (Forcato et al., 2009). Согласно современным представлениям о динамике памяти, для интерпретации полученных результатов следует использовать понятия, связанные с соотношением новых и ранее сформированных актов поведения в терминах индивидуального опыта испытуемых (McKenzie, Eichenbaum, 2011). Одним из таких понятий может быть сходство заданий, поскольку оно операционализируемо, применимо ко всем приведенным исследованиям и отражает связь индивидуального опыта испытуемого с новой задачей.

Как правило, сходство стараются описать в терминах внешней среды, как в случае с динамической и кинематической моделями или пространственным и инерционным искажениями. С позиций системной психофизиологии сходство между заданиями следует описывать в терминах отношений текущего и прошлых результатов, достигнутых при взаимодействии организма со средой и зафиксированных в структуре индивидуального опыта (Александров, 1989, 2005; Швырков, 2006).

Таким образом, мы рассматриваем научение как единство двух процессов – формирования нового опыта и модификации ранее

сформированного опыта (Александров, 2001; 2005; Александров и др., 2014). С этой точки зрения мы рассматриваем все процессы, которые приписываются памяти и описывают ее динамику (приобретение, хранение, воспроизведение, забывание; консолидация, реконсолидация, реактивация).

1.3.7. В начале формирования памяти – рассогласование

Начальным звеном каскада молекулярно-биологических процессов, обуславливающих морфологические модификации нейронов, как в процессе морфогенеза (ранний онтогенез), так и при консолидации памяти у взрослых, является уже упомянутая выше экспрессия ранних генов – кратковременный процесс, сменяемый второй волной экспрессии – поздних генов, имеющих непосредственное отношение к морфологическим модификациям нейрона. В настоящее время связь экспрессии ранних генов с процессами научения, которая отмечалась уже довольно давно (Анохин, 1996), становится все более очевидной (Barry, Commins, 2011; Bulava, Alexandrov, 2021; Horn, 2004; Kubik et al., 2007).

С развиваемых здесь позиций логичным представляется предположение о том, что экспрессия ранних генов и формирование специализаций связаны между собой. Действительно, получены данные, свидетельствующие в пользу того, что экспрессия ранних генов лежит в основе формирования специализаций нейронов. В тех мозговых структурах, в которых после обучения обнаруживается достоверно больше вновь специализированных нейронов, достоверно более выражена и экспрессия (Сварник, 2003; Svarnik et al., 2005).

Активация ранних генов у взрослого имеет место не только при научении, но и при голоде, стрессе, интоксикации, поражениях нервной системы, ишемии мозга (см.: Сварник, 2003). Показано также, что искусственное изменение микросреды нейронов обуславливает появление активности у ранее молчавших клеток (Шерстнев, 1972) и экспрессию ранних генов (Stone et al., 1993). Поэтому, имея в виду сказанное выше о детерминации активности нейрона рассогласованием между его «потребностями» и притоком метаболитов, а также возможность рассмотреть экспрессию ранних генов как специфическое проявление активности клетки (Clayton, 2000), возникающей в ситуации новизны (Анохин, Судаков, 1993), логично предполагать, что общим для всех перечисленных выше ситуа-

ций, включая научение, является рассогласование. Оно возникает вследствие того, что ранее сформированные способы согласования метаболических «потребностей» нейронов в рамках существующей структуры памяти оказываются неэффективными в условиях стойкого изменения микросреды нейронов.

Нейрон, как отмечалось выше, может обеспечить «потребности» своего метаболизма, объединяясь с другими элементами организма в функциональную систему. Достижение результата системы устраняет рассогласование между «потребностями» и состоянием микросреды нейронов. Подобная динамика характеризует ситуацию сформированного дефинитивного поведения.

Ситуации а) научения в норме и б) восстановления при патологии (например, после инсультов, травматических поражений мозга) специфичны тем, что проблему согласования «потребностей» нельзя решить с использованием имеющихся у индивида способов согласования (т.е. в рамках имеющегося у него опыта). Рассогласование в данной ситуации отличается от того, которое имеет место в дефинитивном поведении: оно устраняется не извлечением из памяти имеющегося материала, а поиском и фиксацией в памяти новых вариантов объединения элементов, т.е. разворачиванием процессов системогенеза.

Поиск новых путей устранения рассогласования включает как модификации на уровне поведенческих адаптаций, так и молекулярно-генетические и морфологические перестройки. Подобные модификации имеют место как в норме, так и при патологии. В «обыденной науке» (folk science) норма и патология мыслятся как принципиально различные состояния, последняя — как дезадаптивный слом нормальных механизмов. В собственно же науке обосновано представление о том, что процессы, называемые патологическими, являются не дезорганизацией или хаосом, а своеобразным выработанным в ходе эволюции приспособлением к возникшим условиям существования. Нет ни одного патологического процесса, который не имел бы своего прототипа в норме. Верной оказывается не дихотомия «норма» — «патология», а представление о континууме состояний: от называемых «нормальными» к «патологическим» (Бернар, 1937; Давыдовский, 1969; Goldstein, 1933; McEachern, Shaw, 1996). Адаптационные изменения, возникающие в условиях патологии, могут быть, как и в норме, рассмотрены в качестве системного процесса, захватывающего весь организм (см., например: Березин и др.,

1993; Rotenberg, Schattenstein, 1990, 1994), направленного на достижение положительных результатов и включающего перестройки, имеющие место при формировании долговременной памяти в норме (Анохин, 1954; Alexandrov et al., 1990, 2001, 2013; Goldstein, 1933; Nestler, Aghajanian, 1997). В связи с только что отмеченным сходством, а также при учете сходства молекулярно-биологических механизмов, лежащих в основе созревания и научения, неудивительно, что реювенилизация (реактивация у взрослых механизмов, активированных в раннем онтогенезе) имеет место не только при научении в норме, но и при патологии (Cramer, Chopp, 2000). Для последующего обсуждения важно подчеркнуть, что к механизмам, реактивируемым в условиях патологии у взрослого, относят и апоптотическую гибель клеток (Yuan, Yankner, 2000).

1.3.8. От рассогласования через согласование к консолидации

В случае если процессы системогенеза протекают успешно, формируются новые системы, реализация которых обеспечивает достижение требуемого результата системы, а также согласование и удовлетворение метаболических «потребностей» нейронов. Однако новая интеграция не остается неизменной. Показано, что суммарная активность мозга человека изменяется не только в процессе обучения навыку, но и через часы (и дни) после того, как поведенческому критерию испытуемый уже обучился (см., например: Karni et al., 1995). В экспериментах на животных также показано, что как характеристики активаций нейронов, так и число активирующихся клеток меняются от первых результативных реализаций поведения в течение последующих часов и дней (Кузина и др., 2004; Erickson, Desimone, 1999; Horn, 2004; McKenzie, Eichenbaum, 2011; Smith et al., 2012).

Полученные нами данные показывают, что число клеток мозга, в которых наблюдается экспрессия «ранних» генов, во много раз превышает число нейронов данной области, у которых обнаруживается специализация относительно системы формируемого поведения (Александров, Сварник, 2009; Сварник, 2003). Мы предполагаем, что часть из множества генетически активированных клеток – это нейроны, специализированные относительно систем ранее сформированных актов, и экспрессия в них отражает начало процесса аккомодационной реконсолидации. Другие являются преспециа-

лизированными, и их генетическая активация — предпосылка перехода клеток в состояние готовности для селекции в процессе проб.

Именно в процессе проб из активированных (как генетически, так, вероятно, и импульсно) клеток отбираются те, которые перейдут далее в разряд специализированных относительно формируемой системы. Возможно, неотобранные клетки, возвращающиеся в «резерв», также претерпевают изменения, набор их степеней свободы модифицируется (скорее всего, ограничивается). Таким образом, резервные клетки постоянно дифференцируются при каждом их вовлечении в процесс селекции на протяжении индивидуального развития. Подобная модификация, с одной стороны, подготавливает клетки к следующему эпизоду селекции, — во всяком случае, к научению поведению, родственному ранее сформированному. Если это так, то она могла бы быть рассмотрена в качестве одного из факторов, обуславливающих феномен переноса (Созинов и др., 2013; подробнее см. главу 2). С другой — последовательные ограничения степеней свободы резервных клеток на протяжении развития, наряду с уменьшением числа резервных клеток, могли бы объяснить известные изменения в эффективности обучения, происходящие с возрастом.

Отражением протекания описанной селекции и изменений, происходящих в нейронном обеспечении нового поведения, является обнаруженное в нашей лаборатории (Кузина и др., 2004) увеличение относительного числа специализированных нейронов (т. е. нейронов, у которых активация появляется в ста процентах случаев — при каждой реализации специфического для данной клетки акта) по мере консолидации памяти. Е. А. Кузиной с соавт. проводилось сопоставление паттернов активности нейронов задней цингулярной коры (далее ЗЦК) крыс, выявленных в первые пять дней и с седьмого по пятнадцатый день после обучения циклическому поведению нажатия на педаль, что соответствует «ранним» и «более поздним» стадиям консолидации, применительно к формированию инструментальных навыков у крыс (Vuitrago et al., 2004). В первые дни после обучения было достоверно меньше специализированных относительно новых актов нейронов, которые демонстрировали стабильные активации во всех реализациях выученного поведения, по сравнению с неделями после обучения. С другой стороны, у животных в первые пять дней был обнаружен значимо больший, чем через неделю после обучения, процент клеток, активных в связи со вновь сформированными актами и имеющих в них не стопроцентные (85–90%

случаев) активации. Все клетки данной категории входили в группу нейронов, имевших активации в актах подхода и нажатия на педаль, которым животные обучались в последнюю очередь перед началом эксперимента (Кузина, 2013). По-видимому, уменьшение вариативности активности может быть связано с завершением селекции и стабилизацией состава нейронов, вовлекающихся во вновь сформированное поведение.

Возможно, что для подобной стабилизации необходимо не только время, но и определенное количество повторений актуализации формируемого опыта. Например, А. Уэйбл и коллеги проводили регистрацию активности отдельных нейронов ПЦК у трех групп мышей, имевших однократный или многократный доступ к тестовой ситуации (Weible, 2013; Weible et al., 2009). Первая группа животных за шесть часов до эксперимента кратковременно (в течение тридцати минут) обследовала арену с двумя разными предметами в центре; вторую группу помещали в ту же обстановку каждый день на протяжении девяти дней; мышей третьей группы после девяти дней ознакомления с ареной тестировали с перерывом в тридцать дней. Тестирование у всех трех групп заключалось в обследовании знакомой арены, где один из предметов убирала, второй оставался на прежнем месте. Оказалось, что животные всех групп примерно одинаковое время тратили на обследование всей арены, находящегося там объекта и места, где был удаленный предмет. Однако в группе с кратковременным первоначальным ознакомлением с ареной было достоверно меньше нейронов, активировавшихся в месте отсутствующего объекта (сохранение или возникновение активаций при нахождении в месте, где раньше был отсутствующий предмет), чем в двух других группах мышей. При этом у животных с длительным привыканием и регистрацией через шесть часов и через тридцать дней после «обучения» было одинаковое относительное число клеток этого типа. В более сложном поведении в коре и гиппокампе наблюдалась динамика в течение девяти дней ежедневно, и только 23% клеток, продолжали стабильно активироваться в специфических актах (McKenzie et al., 2013).

Показано также, что некоторые клетки активируются лишь на начальных стадиях обучения, а когда поведение стабилизируется, их активации прекращаются и больше не возникают (Shima et al., 1996; Wirth et al., 2003). Часть из этих клеток, вероятно, принадлежит к активированным в пробах преспециализированным нейронам. В слу-

чае если разворачивается последовательное обучение ряду сходных актов (нажатие на педали, находящиеся в разных углах экспериментальной камеры), активность подобных клеток в первом акте, предшествующем в последовательности обучения тому, в отношении системы которого нейрон специализируется (второму), может выглядеть как вариативная неспецифическая активность (Горкин, 2021; см. также рисунок 13 в кн.: Alexandrov, 2008).

Кроме того, как показывают данные экспериментов Е. А. Кузиной и др., изменение состава активирующихся клеток может происходить и за счет клеток, специализированных относительно ранее сформированного поведения, — например, какого-либо акта первого цикла, которые разряжаются в начале формирования второго, постепенно уменьшая активность и исключаясь затем из его обеспечения (сходные данные см.: Швыркова, 1986).

Активность последних двух групп клеток (а также упомянутую выше модификацию «резервных» клеток) можно рассмотреть в качестве нейронной основы феномена переноса навыка: ускорение обучения данному акту после предшествующего обучения сходному поведению (см. подробнее раздел 2.2).

Наконец, можно предположить, что первые пробные акты у организмов с высокоразвитой нервной системой осуществляются за счет коактивации не только переменных составов ранее специализированных и преспециализированных нейронов, но и так называемых нейронов «новизны» (возможно, специализированных относительно исследовательского поведения; подробнее см.: Александров, 2005; Ranganath, 2003). Коактивация обеспечивает как совершение проб, так и достижение при обучении первых положительных результатов. После стабилизации поведения нейроны «новизны», как и ряд других ранее специализированных клеток, прекращают активность. Это означает серьезную реорганизацию нейронного обеспечения актуализации материала памяти, которая имеет место, несмотря на то что активации нейронов, специализированных относительно системы нового акта, могут регистрироваться уже с первой реализации нового поведения.

В уже упомянутых выше экспериментах А. Г. Горкина с хроническим отведением тетрадами активности нейронов цингулярной коры у крыс была зарегистрирована импульсная активность в сессиях обучения циклическому пищедобывательному поведению на второй (в последовательности обучения) стороне клетки после форми-

рования аналогичных циклов на первой стороне. Активации этих нейронов, соответствующие критерию специфической активации (полуторакратно превышение частоты активности данной клетки в остальных актах поведения), были зарегистрированы уже с первых реализаций соответствующего вновь формируемого при обучении акта. Уже в первом пищедобывательном цикле (и всех последующих) на второй стороне активность данного нейрона соответствовала критерию специфической (Горкин, 2021).

В работе Д. Смита с соавт. также был обнаружен феномен возникновения предположительно специфической активности клеток в первых пробных реализациях нового поведения (Smith et al., 2012). Однако в данном исследовании животные не были предварительно обучены экспериментальной задаче (кроме привыкания к новой обстановке), как это было в наших экспериментах при обучении нажатия сначала на первую, а потом на вторую педаль. Возможно, это различие – одна из причин, по которой активации (в плейс-поле нейрона) появлялись с первых реализаций поведения в гиппокампе, но не в цингулярной (ретроспленальной) коре. Таким образом, на ранних этапах обучения процессы формирования специализаций могут разворачиваться несинхронно в разных мозговых структурах.

В исследованиях реорганизации мозгового обеспечения поведения в процессе научения неоднократно продемонстрировано изменение роли структур мозга на разных этапах тренировки (Роуз, 1995; Kelly, Garavan, 2005). Известно, что от сохранности областей цингулярной коры мозга человека зависят показатели научения, памяти и «когнитивного контроля» (Козловский и др., 2013; Hayden et al., 2010). При этом внешне одно и то же поведение по мере научения сопровождается активацией различных областей или слоев цингулярной коры мозга. С одной стороны, как методами функциональной анатомии на человеке (Tracy et al., 2003), так и при регистрации суммарной активности нейронов (multiunit activity) мозга животных (Freeman, Gabriel, 1999) показано, что в процессе научения активация ПЦК снижается, а ЗЦК – возрастает. С другой стороны, ЗЦК активируется при воспроизведении аверсивного поведения (и необходима для его выполнения) как на ранних, так и на поздних этапах научения (Gabriel et al., 1991; Katche et al., 2013). Также показано вовлечение в обеспечение контекстного замирания и необходимость сохранности ПЦК для выполнения этого поведения как на ранних,

так и на поздних этапах научения, а также для реконсолидации соответствующей памяти (Einarsson, Nader, 2012; Vetere et al., 2011).

Если специализация нейрона, как мы отмечали выше, постоянна (т. е. его дифференциация необратима) и может возникать уже с первых реализаций вновь формируемого акта, то можно предполагать, что наиболее существенный вклад в подобную реорганизацию вносит динамика активности не специализированных относительно формируемого акта клеток, а других («неидентифицированных») нейронов.

В нашем исследовании нейронного обеспечения поведения у кроликов на последовательных этапах научения активность нейронов передней и задней областей цингулярной коры мозга (Vogt et al., 1986), которым, как это только что отмечалось, на основании данных, полученных при их локальном повреждении, приписывается разная роль в обеспечении ранних и поздних этапов научения, регистрировали на первой и второй неделе после обучения животных нажатия на педали для получения пищи. Анализировали следующие показатели активности нейронов: доля нейронов различного типа (специализированных и неидентифицированных, т. е. тех, у которых не была установлена специализация в отношении актов анализируемого инструментального поведения), средняя частота спайков и число актов с «неспецифическими» активациями (акты, в которых по частотному критерию были выделены активации, но вероятность этих активаций не достигала 100%). При сравнении этих показателей между первой и второй неделями регистрации выявлено, что у специализированных нейронов они все статистически различимы (доли специализированных нейронов отражены на рисунке 6А). В то же время у неидентифицированных нейронов средняя частота (рисунок 6Б) и число актов, в которых возникали неспецифические активации (рисунок 6В) оказались различны.

Таким образом, выявлены различия показателей активности нейронов в ходе выполнения дефинитивного пищедобывательного поведения между первой и второй неделями тренировки. Эти различия в нашей экспериментальной ситуации относятся к показателям активности неидентифицированных нейронов и не выявляются у нейронов с установленной специализацией. Если на основе полученных результатов судить о динамике показателей активности нейронов в процессе научения, то у неидентифицированных нейронов в ПЦК от первой ко второй неделе снижается средняя частота спайков, а в ЗЦК увеличивается число активаций в актах нового

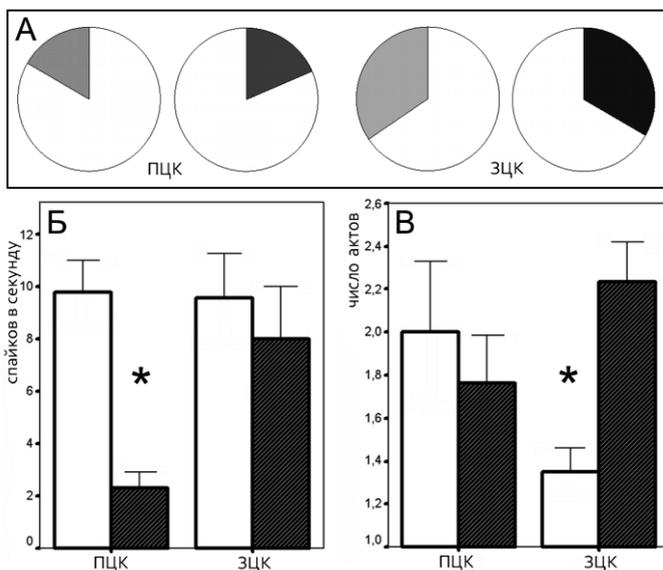


Рис. 6. Показатели активности нейронов ПЦК и ЗЦК мозга кролика на первой (белые поля) и второй (темные поля) неделе регистрации. А – доля специализированных нейронов из числа зарегистрированных. Б – среднее и стандартная ошибка для показателя средней частоты спайков неидентифицированных нейронов. В – среднее и стандартная ошибка для показателя числа актов с неспецифической активацией неидентифицированных нейронов. Параметры распределения показателя наложены на ось ординат с абсолютными (а не нормализованными) значениями

поведения. Иными словами, динамика мозгового обеспечения поведения по мере тренировки в меньшей степени касается показателей активности нейронов, которые специализированы относительно новых элементов опыта индивида, сформированных при обучении данному поведению, и в большей – тех нейронов, специализация которых не установлена. Как мы обосновывали ранее, неидентифицированные нейроны специализированы относительно систем других поведенческих актов, сформированных до обучения животного в эксперименте (Alexandrov et al., 1993). Поэтому выявленные различия показателей активности этих нейронов на последовательных этапах научения могут быть в большей степени связаны с процессами реорганизации опыта, который послужил основой для формирова-

ния нового опыта, чем с изменениями состава специализированных нейронов. Эти данные подтверждают высказанное выше соображение о том, что в исследованиях динамики памяти и научения необходимо дифференцировать показатели формирования нового и реорганизации прошлого опыта.

Таким образом, реорганизация прошлого опыта при научении, во всяком случае, в условиях наших экспериментов (сравнение долей нейронов на первой и второй неделях регистрации при ежедневной тренировке без изменения задачи), не связана с изменениями доли нейронов, специализированных относительно систем новых актов поведения. Однако, говоря о большей выраженности реконсолидационных изменений, следует учесть и возможность поддержания постоянства долей нейронов разной специализации при изменении составов нейронов, принадлежащих к каждой из групп специализаций. Ранее нами было показано, что при остром введении алкоголя соотношение нейронов разной специализации (моторной коры) не меняется (в сравнении с контролем), но набор вовлекающихся в обеспечение поведения нейронов изменяется за счет рекрутации в этот процесс клеток нижних слоев коры и исключения из него клеток верхних слоев (Alexandrov et al., 1991).

1.3.9. «Альтруистичный суицид»

Как уже говорилось, в случае отсутствия у организма опыта удовлетворения метаболических «потребностей» клеток в данной ситуации, когда повторные импульсации коактивированных нейронов не приводят к достижению результата, возникает экспрессия «ранних» генов. Эта экспрессия может быть рассмотрена не только как начало каскада процессов, ведущих к консолидации, но и как предпосылка для активации других транскрипционных компонентов — основы принимаемого клеткой «решения, жить или умирать» (Lee et al., 1998, p. 2736). Если рассогласование между «потребностями» нейронов и их микросредой затягивается, нейроны гиперактивны, одна волна экспрессии «ранних» генов сменяет другую. В этих случаях в нейронах могут экспрессироваться гены «смерти», активация которых ведет к гибели нервных клеток — апоптозу (см. рисунок 1). Следовательно, при невозможности устранить рассогласование между «потребностями» нейрона и его микросредой в рамках имеющегося опыта, как в норме (в раннем онтогенезе и у взрослого), так и при па-

тологии у клетки имеется следующая альтернатива: измениться, вовлекаясь в системогенез (формирование новой системы), или умереть (подробнее см.: Александров, 2004а). Вовлечение может носить характер системной специализации, аккомодационной или реорганизационной реконсолидации.

Гибель клеток часто наблюдается при созревании в раннем онтогенезе, а также в условиях патологии, когда непригоден имеющийся у индивида опыт согласования метаболизмов клеток организма. Но не только в этих случаях. Имеются данные, свидетельствующие в пользу наличия апоптоза в мозге здоровых взрослых индивидов. Предполагается, что апоптоз необходим для нормального функционирования организма животных (Leist, Jaattela, 2001) и растений (Самуилов, 2001). Эти данные при учете представления о том, что системогенетические закономерности являются общим принципом реализации процессов созревания, научения на любом этапе онтогенеза, адаптации и восстановления при патологии, позволили предположить, что альтернатива «измениться или умереть» существует и в норме (Александров, 2004а). Действительно, были получены данные в пользу того, что элиминация нейронов (как один из исходов нейроселекции в раннем онтогенезе, значение которой для формирования поведенческого репертуара на этом этапе не вызывает сомнений) вносит вклад и в системогенез у взрослого (см. рисунок 1; Шерстнев и др., 2005; Sherstnev et al., 2013).

Формулируемая позиция, таким образом, сводится не к альтернативе «системогенез или смерть», а к двум взаимосвязанным путям обеспечения системогенеза: модификация нейрона или его гибель. Можно предположить, что фатальный для отдельных клеток исход — гибель — это неизбежная «плата» за возможность осуществления успешного системогенеза на протяжении всего индивидуального развития в тех ситуациях, когда метаболические «потребности» каких-либо клеток вступают в неустранимое противоречие с новыми способами согласования «потребностей» других клеток индивида.

Принцип активности распространяется на весь период и на все аспекты существования нейрона, включая и процессы, связанные с реализацией альтернативы: измениться или умереть. Каждый из этапов элиминации клетки является активным (Raoul et al., 2000), и, таким образом, элиминация есть суицид (Leist, Jäättelä, 2001). Этот суицид альтруистичен в том смысле, что клетка включает програм-

му самоэлиминации для того, чтобы таким путем устранить метаболическое противоречие и обеспечить выживание других клеток, принадлежащих к тому же клону. Ранее другими авторами уже приводились аргументы в пользу существования «альтруистичного клеточного суицида» в нервной системе (Allsopp, Fazakerley, 2000) и у одноклеточных (Strassmann et al., 2000).

1.3.10. Связь истории формирования памяти и ее структуры

Нами показано, что осуществление дефинитивного поведения обеспечивается реализацией не только новых систем, сформированных при обучении актам, составляющим это поведение, но и одновременной реализацией множества более старых систем, сформированных на предыдущих этапах индивидуального развития (Александров, 1989; Швырков, 2006; Alexandrov et al., 2000). Следовательно, реализация поведения есть, так сказать, реализация истории формирования поведения — как фило-, так и онтогенетической, т. е. множества систем, каждая из которых фиксирует этап становления данного поведения.

Из данного утверждения следует предположение о том, что системная организация даже внешне одинаковых действий различается, если различна история их формирования. Действительно, было показано, что характеристики активности нейронов цингулярной коры кроликов (см. раздел 1.5), специализированных относительно актов сложного инструментального поведения, демонстрируют достоверные различия при сравнении групп животных (кроликов), выполняющих акты этого поведения в разном порядке (Горкин, Шевченко, 1995). В этих экспериментах порядок обучения различался, но число стадий обучения было одинаковым у сравниваемых групп. В других экспериментах проверяли гипотезу о связи между характеристиками активности нейронов, специализированных относительно систем вновь сформированного поведения, и числом этапов обучения этому поведению (Сварник и др., 2011). В основе выдвижения гипотезы была следующая логика. Нами показано, что в разных областях мозга имеются нейроны, неизменно активирующиеся при реализации дефинитивных актов циклического инструментального поведения, каждому из которых животное обучается последовательно по одному акту в день: подход к кормушке, поворот от кормушки в сторону педали, подход к педали, нажатие на педаль.

Поскольку все акты затем включены в последовательность выполнения дефинитивного поведения, оно осуществляется за счет актуализации систем этих актов и, следовательно, активации нейронов, специализированных относительно них. Происходящая таким образом трансформация этапов обучения в системы актов выученного поведения делает правомерным предположение о том, что организация активности нейронов, обеспечивающая реализацию данного внешне одинакового инструментального пищедобывательного поведения, обучение которому включает разное число этапов, окажется разной. Для проверки этого предположения Е. А. Кузина и Ю. И. Александров сопоставляли паттерны активности нейронов цингулярной коры у животных (крыс), обученных внешне одному и тому же поведению, но сформированному в обучении, включающем разное число этапов: одноэтапно (крыса путем проб и ошибок обучалась нажимать на педаль для получения пищи из кормушки, причем пища подавалась при обучении только после нажатия на педаль) или поэтапно (животных последовательно обучали подходить к кормушке, отходить от кормушки, подходить к педали и нажимать на нее, причем пищей подкреплялось достижение каждого из упомянутых результатов) (Kuzina, Aleksandrov, 2020). Было обнаружено, что эти группы животных не отличались по относительному числу «новых» нейронов, специализированных относительно актов выученного поведения. Однако при сравнении суммарных активаций у всех специализированных нейронов в разных актах циклического поведения оказалось, что у крыс, обученных поэтапно, было больше активаций в актах подхода и нажатия на педаль, чем у одноэтапно обученных животных, у которых таких активаций (и, следовательно, таких нейронов) не было обнаружено. Зато в последней группе крыс было значительно больше клеток, специфически активных при отходе от кормушки. Также у поэтапно обученных животных была более высокая частота активности специализированных нейронов во всех актах циклического поведения. Полученные данные свидетельствуют в пользу предположения о существовании связи между характеристиками активности нейронов, специализированных относительно систем вновь сформированного поведения, и числом этапов обучения этому поведению.

Таким образом, у животных разных видов обнаружена общая закономерность: организация нейронной активности в данном поведении зависит от истории формирования памяти при обучении

данному поведению (см. также: Гаврилов, 2017). В основе данной зависимости лежат и молекулярно-генетические процессы. Экспериментами О. Е. Сварник и др. было показано, что количество нейронов, меняющих экспрессию своих генов (детектируемое по экспрессии белка Fos) при обучении новому поведению зависит от числа этапов предварительного обучения (Сварник и др., 2011; Svarnik et al., 2013). В данных исследованиях мы также проверяли, различаются ли мозговые основы приобретения навыков одно- и многоэтапным способами. Для того, чтобы получить ответ на этот вопрос, мы обучали животных двух групп одному и тому же поведению разными способами: в один или несколько этапов, а затем доучивали животных обеих групп этому навыку на другой стороне клетки и оценивали число нейронов, подвергающихся изменению экспрессии генов. Анализ показал наличие связи между характеристиками реорганизации предыдущего опыта (оцененного по нейрогенетическим изменениям) при обучении навыку на новой стороне клетки и числом этапов предварительного обучения. Несмотря на то, что животные сравниваемых групп демонстрировали сходное поведение во время обучения на новой стороне клетки, число нейронов, вовлеченных в перестройки экспрессии генов, у них достоверно различалось. Можно предположить, что зависимость нейрогенетических изменений в мозге от истории предварительных переучиваний является выражением процессов аккомодационной реконсолидации, о которой писалось выше.

1.3.11. Долговременная потенция: традиционное и системное рассмотрение

Выше мы привели системное описание процессов формирования памяти. Если бы кто-то хотел привести экспериментальный аргумент именно в пользу альтернативных традиционных представлений о механизмах научения, он, вероятно, обратился бы к феномену долговременной потенциации (ДП, LTP – long-term potentiation), которая считается претендентом на роль физиологического механизма долговременной памяти и рассматривается в качестве экспериментальной модели пластичности, зависимой от активности. Исследования ДП оцениваются в течение ряда лет как наиболее важные и приоритетные в том числе и потому, что данный феномен хорошо укладывается в традиционную схему, опи-

сывающую формирование памяти как повышение синаптической эффективности, эффективности проведения возбуждения в нейросетях.

С системных позиций феномен ДП может быть рассмотрен как электрофизиологическое описание процесса рассогласования. Исходя из представления об активности нейрона как детерминированной рассогласованием, можно полагать, что искусственная электрическая (или химическая) стимуляция, которая обуславливает получение притока, не согласованного с предшествующей активностью нейронов и не обусловленного ею, служит мощным фактором рассогласования. И повышенная возбудимость клетки, сохраняющаяся при тестировании, является отражением данного рассогласования. В пользу связывания ДП с процессом рассогласования свидетельствуют кроме теоретических соображений и данные, указывающие на соответствие ДП тем процессам, которые имеют место в патологии при стойких нарушениях свойств метаболической среды (McEachern, Shaw, 1996; Vikman et al., 2003).

Итак, хотя экспериментаторы, применяя тетаническое раздражение для инициации ДП, не планируют вызвать рассогласование, именно его они вызывают; а рассогласование есть, как аргументировалось выше, начальный этап научения, формирования новой памяти. Тогда можно рассмотреть ДП как феномен, который, хотя и по причинам отличным от предполагаемых исследователями ДП, все же может быть и имеет отношение к механизмам научения и памяти, моделируя начальный этап научения, в основе которого — рассогласование. Однако неизвестно, обладает ли получаемое при экспериментальной индукции ДП рассогласование теми свойствами, которые присущи естественному рассогласованию при научении.

Заметим, что несоответствие между традиционным пониманием ДП и данными, накопившимися при изучении этого феномена, заставляет предлагать альтернативы этому пониманию даже тех авторов, которые не сомневаются в том, что усиление синаптических связей между нейронами — это основа формирования памяти. Дж. К. Макичерн и К. А. Шо считают, что за счет механизмов регуляции рецепторов нейроны пытаются предотвратить длительные изменения их синаптической возбудимости, которые вредны для нейрона (McEachern, Shaw, 1996). ДП (как и депрессия), действующие против этой регуляции, — не основа памяти, а явление, инициирую-

щее каскад процессов, ведущих к реорганизации активности групп нейронов, «стремящихся» поддержать гомеостаз. В последнее время В. А. Коршунов и Ш. С. Узаков в своей работе, посвященной экспериментальному изучению ДП при пространственном научении (Коршунов, Узаков, 2022), подчеркивают, что, несмотря на многолетнюю историю изучения ДП-пластичности ее значение как механизма научения остается дискуссионным, а также что их собственные данные не подтверждают связь ДП с формированием памяти при научении. Т. Дж. Шорс и Л. Д. Мэтцел также пришли к заключению о несоответствии свойств ДП, в частности, ее длительности, тем, которые должны были бы быть, если бы ДП обеспечивала многолетнее или даже пожизненное сохранение долговременной памяти (Shors, Matzel, 1997). Они считают, что ДП – механизм, имеющий отношение не к поддержанию долговременной памяти, но к начальному периоду ее формирования. В пользу этого заключения свидетельствуют и данные И. Н. Кудряшовой, которая показала, что «эффективность синаптической передачи» снижается при достижении критерия обучения по сравнению с таковой в начале обучения (Кудряшова, 2004). Как видно, последние заключения согласуются с представлением о рассогласовании как начальном этапе системогенеза и о ДП как электрофизиологическом описании процесса рассогласования.

Исходя из этого предположения о ДП, можно допустить, что хотя длительность ДП недостаточна для рассмотрения ДП в качестве основы долговременной памяти, она может все же оказываться достаточной для того, чтобы рассмотреть ее как электрофизиологическое проявление сильного и затянутого рассогласования. Известно, что подобное рассогласование ведет к гибели нейронов (см.: Александров, 2004а). Тогда логика предлагаемых здесь представлений предполагает возможность связи ДП с гибелью нейронов. Действительно, имеются данные, свидетельствующие в пользу существования такой связи (Ambroginia, 2004; Manahan-Vaughan et al., 1999; McEachern, Shaw, 1996).

Итак, с системной точки зрения, феномен долговременной потенциации (ДП, LTP) может рассматриваться как, возможно, имеющий некоторое отношение к механизмам научения и памяти, но не потому, что моделирует повышение эффективности проведения возбуждения в нейросетях, а потому, что моделирует рассогласование, свойственное начальным этапам научения.

1.3.12. Индивидуальное развитие как последовательность системогенезов и «актуализация» генома

В основе процесса специализации нейрона при научении находится экспрессия ранних и затем поздних генов, ведущая к изменению структуры нейрона и его метаболических «потребностей» (см. выше). Если принять, что при формировании новой (отличной от ранее сформированных) специализации нейронов в процессе научения используется очередной вариант реализации индивидуального генома, то с позиций высказанных соображений индивидуальное развитие может быть представлено как последовательность системогенезов и эпигенетически обусловленная, связанная с индивидуальными характеристиками системогенезов «актуализация» генома.

Становление системной специализации нейрона в процессе научения было сопоставлено с формированием вторичного ассортимента, а формирование первичного ассортимента рассмотрено как образование преспециализаций нейронов в процессе раннего онтогенеза. Тогда научение можно считать «расходом» сформированных потенциальных специализаций (преспециализаций) путем перевода их в актуальные, конкретные специализации относительно вновь формируемых систем. Возможно, это расходование — один из факторов, определяющих феномен понижения уровня экспрессии «ранних» генов с возрастом (Lee et al., 1998; Tulinova et al., 2008).

По-видимому, преспециализация нейронов, предназначенных для систем видоспецифических актов, сравнительно жестко (хотя и неоднозначно определяет, относительно системы какого акта они будут специализированы при научении (Hall, Bryan, 1980; Petitto, Marentette, 1991). Менее ясно, на каком «языке» «написана» преспециализация нейронов, предназначенных для формирования индивидуально-специфического поведения. Алфавит, используемый для «наименования» преспециализаций, конечно, задан (ограничен) филогенетическим опытом. Однако у человека, например, могут сформироваться специализации относительно систем таких актов, обучение которым стало возможным благодаря изменениям культурной среды, произошедшим во время взрослой жизни этого человека. Правда, изменения культурной среды не случайны, а связаны с геномом человека (как и преспециализации его нейронов) в рамках ген-культурной коэволюции (Александров, Александрова, 2007, 2009; Alexandrov, 2001; Day et al., 2003).

Итак, преспециализация нейронов не «написана» на языке конкретных актов. По-видимому, отдельные группы преспециализаций предназначаются для последовательных стадий индивидуально-го развития на протяжении всей жизни. И язык преспециализаций, предназначенных для индивидуально-специфических актов, есть язык стадий, отвлеченный от их конкретного индивидуально-специфического содержания. Это содержание может быть описано через уникальный набор актов, формируемых данным индивидом в специфических условиях его существования. Язык преспециализаций становится языком конкретного акта в результате обучения этому акту и формирования специализаций нейронов в отношении системы этого акта.

«Вписать» вновь формируемую систему в структуру, содержащую на данном этапе индивидуального развития n взаимосвязанных систем, и в более сложную структуру, содержащую на более позднем этапе $100n$ систем, — разные задачи. Скорее всего, для этого нужны нейроны с разными свойствами (разными преспециализациями). Эти различия свойств могут быть одним из ключевых факторов, обуславливающих различия мозгового обеспечения «одного и того же» поведения, формируемого на ранних и поздних стадиях индивидуального развития (Горкин и др., 2017; Della-Maggiorell et al., 2000; Tanila et al., 1997; и др.).

1.4. Стабильность памяти и неизменность специализаций

Суммируем проведенное выше обсуждение, выделив следующую последовательность процессов формирования и функционирования памяти. Научение начинается с рассогласования между потребностями индивида и теми возможностями их удовлетворения, которые предоставляет ему сформированная к данному моменту память. Это рассогласование проявляется на клеточном уровне в несоответствии метаболических «потребностей» клетки и метаболического притока, ею получаемого. В знакомой ситуации оно может быть устранено совершением дефинитивного поведения (см. рисунок 7А). Реактивация памяти может быть связана с модификацией структуры индивидуального опыта за счет реаквационной реконсолидации. Эту реконсолидацию можно представить и как продолжение формирования данной долговременной памяти; во многих экспериментальных моделях, где показывают феномен реконсолидации, за одно-

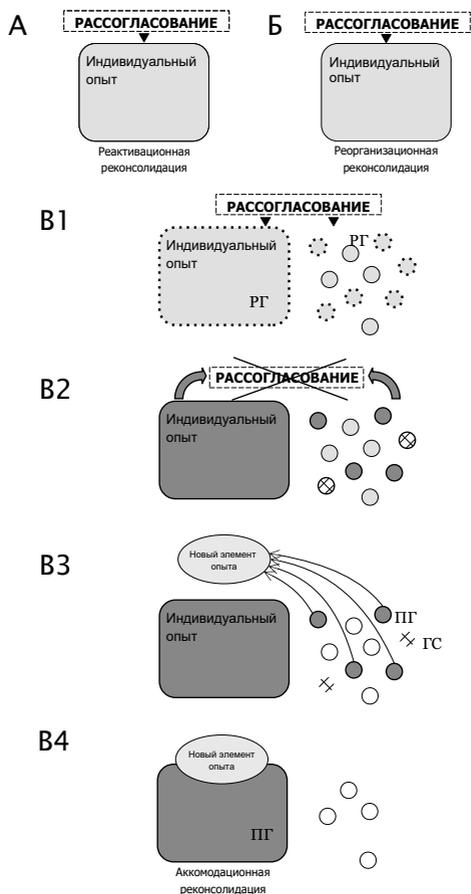


Рис. 7. Варианты (А, Б, В) и этапы (1–4) модификации структуры индивидуального опыта.

Обозначения: А – реактивация памяти в дефинитивном поведении; Б – модификация структуры индивидуального опыта за счет реорганизационной реконсолидации; В – рассогласование устраняется формированием новой системы. Подробности см. в тексте. Преспециализированные клетки на этом и других фрагментах В – кружки; набор систем имеющегося у индивида опыта обозначен прямоугольником; совокупность преспециализированных клеток, в том числе и появившихся вследствие неонейрогенеза, обозначена темными кружками; перечеркнутые кружки – гибель нейронов. Остальные обозначения как на рисунке 1

кратным предъявлением обучающей ситуации следуют с разными интервалами одно- или многократные «напоминания» — доучивания (например, см.: Davis et al., 2010).

В ряде случаев, когда имеющийся у индивида опыт совершения поведения в новой ситуации оказывается недостаточным, может происходить модификация структуры опыта соотношений индивида со средой, ограничивающаяся перестройкой межсистемных отношений — связей между ранее сформированными элементами опыта (системами) (см. рисунок 7Б). Формирование нового элемента опыта при этом не происходит. Данная модификация совершается за счет реорганизационной реконсолидации.

Рассогласование, которое не может быть устранено посредством актуализации имеющейся памяти (рисунок 7А) или реорганизации межсистемных отношений (рисунок 7Б), обуславливает формирование нового элемента опыта (рисунок 7В, п. 1–4). Как показано на рисунке 7В, п. 1, экспрессия «ранних» генов на первых этапах формирования новой системы затрагивает, возможно, как преспециализированные клетки, так и клетки, принадлежащие к системам имеющегося у индивида опыта. Формирование новой интеграции, которой предшествует «внутреннее» тестирование и отбор гипотез (Александров, 2004б), выражается в пробах. На клеточном уровне эти пробы означают пробные объединения активизирующихся клеток; успешное объединение обеспечивает достижение результата и устраняет рассогласование (рисунок 7В, п. 2). В процессе проб осуществляется селекция: из множества активировавшихся преспециализированных клеток, в том числе и появившихся вследствие неонеирогенеза, отбирается соответствующая совокупность. При разворачивании селекции нейрон оказывается перед выбором: измениться, вовлекаясь в формирование новой системы, затем консолидируемой (экспрессия «поздних» генов), или умереть (экспрессия «генов смерти»). Успешность пробного объединения клеток достигается модификацией одних клеток и элиминацией других (рисунок 7В, п. 3). После достижения первых результатов клетки, предположительно специализированные относительно исследовательского поведения, и некоторые нейроны других актов ранее сформированного поведения постепенно уменьшают и прекращают активность. Это, возможно, проявляется как во временном изменении внешнего поведения, казалось бы, уже сформированного, так и в новом изменении состава активизирующихся клеток. Постепенная стабилизация состава акти-

вирующихся нейронов выражается в более стабильном соотношении активаций нейронов и поведения. Экспрессия «поздних» генов обеспечивает реорганизацию отобранных клеток, превращение их в постоянно специализированные относительно вновь сформированной системы. Она же в процессе аккомодационной реконсолидации модифицирует ранее специализированные клетки (рисунок 7В, п. 4; подробнее об этих процессах см.: Александров, 2005). Таким образом, мы приходим к следующему утверждению: постоянство специализаций нейронов обуславливает стабильность памяти в том смысле, что сформированные элементы опыта не исчезают. В то же время постоянство специализации не означает, что сформированная память абсолютно неизменна по своим свойствам и проявлениям, а также по месту в структуре опыта.

1.5. Цингулярная кора и поведение млекопитающих

Данные, полученные при регистрации активности отдельных нейронов в ходе выполнения животными инструментального поведения, приведенные нами выше в настоящей главе, использованы для анализа процессов мозгового обеспечения поведения, в том числе динамики обеспечения по мере повторения этого поведения или после перерыва. Как мы показали в п 1.3.3, процессы формирования памяти *de novo*, а также реактивация и реорганизация памяти вызывают повышенный интерес не только в когнитивной нейронауке (Morgado-Bernal, 2011; Moscovitch et al., 2016), но изучаются и в междисциплинарных психологических исследованиях (например: Wichert et al., 2011). Исследования с избирательной инактивацией зон мозга и регистрацией суммарных показателей активности нейронов показывают, что мозговое обеспечение поведения меняется как с течением времени (см., например: Alberini, 2005; Romero-Granados et al., 2010), так и по мере повторных реализаций, при том что показатели его эффективности уже стабилизировались (например: Роуз, 1995; Kelly, Garavan, 2005). В то же время показано, что связь активности нейронов с выполнением поведения сохраняется в течение длительных периодов регистрации (Горкин, Шевченко, 1990; Clopath et al., 2017; Greenberg, Wilson, 2004; McMahon et al., 2014; Thompson, Best, 1990; и др.). Более того, показано, что если подавить активность нейронов, которые при формировании нового поведения были активны (по экспрессии гена *c-fos*), то нарушается не только воспроизведе-

дение этого поведения, но и возможность его заново сформировать (Matsuo, 2015). По-видимому, результаты функционально-анатомических исследований и данные нейронной активности отражают разные аспекты динамики мозговой активности, связанной с обучением. Поскольку регистрация нейронной активности позволяет идентифицировать специализацию нейронов (в том числе ее отношение к ранее сформированному или новому опыту), эта методика является главным инструментом наших исследований.

Большая часть нейронов, активность которых регистрируется в ходе наших экспериментов, — это нейроны лимбической, или цингулярной, коры мозга млекопитающих. Далее мы рассмотрим основания, по которым в качестве основной для регистрации активности нейронов нами выбрана именно эта область коры головного мозга.

Цингулярная кора мозга человека (лимбическая область коры) располагается на медиальной поверхности полушарий (включает поясную извилину, «опоясывающую» мозолистое тело головного мозга) и в глубине поясной (мозолисто-краевой) борозды. Первоначально цингулярная кора рассматривалась как единое целое. История представлений о единстве цингулярной коры связана с анатомическими исследованиями П. Брока («большая лимбическая доля»), Дж. Пэйпеца (J. Papez, «круг Пэйпеца»), а также П. Маклина (о связи цингулярной коры с обеспечением социального поведения см.: Devinski et al., 1995). Анатомически единство цингулярной коры определяется выраженным нижним слоем больших пирамидных нейронов, а также связью с антеро-медиальным ядром таламуса, префронтальной и парагиппокампальной корой и обширнейшими связями внутри цингулярной коры, в том числе между выделенными впоследствии «передней» и «задней» ее частями (Musil, Olson, 1993; Vogt et al., 1992).

На основе установленных связей цингулярной коры как с неокортикальными областями, так и с зонами лимбической системы предполагалось, что она обеспечивает объединение сенсомоторной информации, поставляемой неокортексом, с висцеральной информацией (Musil, Olson, 1993). Также ранние теории лимбических функций связывали всю цингулярную кору с эмоциями (Devinski et al., 1995). Впоследствии на основе экспериментальных данных, интерпретируемых авторами как доказательства анатомической и функциональной специфики отдельных зон, были выделены передняя и задняя части цингулярной коры, связываемые с обеспечением различных аспектов поведения человека и других животных (Vogt et al., 1992).

Передняя и задняя цингулярная кора — это крупные области коры головного мозга всех млекопитающих, включающие, соответственно, зоны 24, 25, 32 и 33 (ПЦК), 23, 26 и 31 (ЗЦК) и 29, 30 (ретроспленальная¹), по Бродманну. Выделение двух основных частей цингулярной коры, передней и задней, стали проводить на основе анализа citoархитектуры, связей с различными ядрами таламуса, а также последствий разрушения, стимуляции и регистрации активности этих зон (*ibid.*). В ПЦК особенно выражен пятый слой пирамид, простирающихся в моторные области. В то же время она «агранулярна», т. е. в ней наименее выражены зернистые слои коры (II и IV). Такого количества афферентов из таламуса, как в ПЦК, нет больше нигде в мозге, поэтому она наиболее «информирована» в отношении входных сигналов из таламуса в кору (Devinski et al., 1995). Наиболее существенной анатомической особенностью ПЦК является связь с миндалиной: такой связи у ЗЦК нет (Vogt et al., 1992).

Большая часть ЗЦК, в отличие от передней, характеризуется гранулярным IV слоем. В то же время в ретроспленальной коре выделяют «дисгранулярную», т. е. с менее выраженными зернистыми слоями (поле 30 (по Бродманну), относящееся к неокортексу), и гранулярную (поле 29, относящееся к периархикортексу) зоны ЗЦК (Aggleton, 2010). Неокортекс (изокортекс), архикортекс и периархикортекс, палеокортекс и перипалеокортекс — типы организации коры головного мозга, соответствующие этапам ее эволюционного развития (неокортекс — наиболее новая кора с выраженными шестью слоями, а периаллокортекс — кора со слабо дифференцированными слоями). Гетерогенная поверхность коры, за исключением неокортекса, объединяется термином «аллокортекс».

Также ЗЦК отличается от ПЦК набором связанных с ней таламических ядер. Еще одним принципиальным отличием ЗЦК является связь с гиппокампальной формацией (*ibid.*).

В результате установления связей ЗЦК с гиппокампом, зрительной и префронтальной корой, а передней — с хвостатым ядром, миндалиной, префронтальной и моторной корой (хотя ПЦК также име-

1 Цигнулум — «кольцо» вокруг мозолистого тела. Сплениум — валик мозолистого тела (утолщение в его задней части). Ретроспленальной называется часть задней цингулярной коры позади сплениума. У грызунов и кроликов вся задняя цингулярная кора является ретроспленальной (у кролика выделяется только зона 29, по Бродманну (Vogt et al., 1986), а у крыс — зоны 29 и 30 (Aggleton, 2010)). Поле 29 располагается вентрально по отношению к полю 30.

ет реципрокные связи со зрительной корой и активируется в связи с движениями глаз, подробнее см.: Weible, 2013), сформировалось предположение о том, что ПЦК обеспечивает «запуск» и подготовку поведения, связанного с когнитивными процессами (поскольку имеются проекции из префронтальной коры) на основе оценки его значимости для организма, а ЗЦК — зрительно-пространственные функции и память (Devinski et al., 1995). Это предположение основано также на том, что ПЦК активируется при боли, в связи с материнским поведением, вокализацией, вниманием к действиям, висцеромоторным и скелетомоторным «контролем» и т. д. (Vogt et al., 1992). В то же время активность ЗЦК оказалась не связанной с висцеральными изменениями, происходящими при подаче или удержании пищи (по активности отдельных нейронов бодрствующей кошки, см.: Musil, Olson, 1993). Также ЗЦК оказывает лишь незначительное влияние на «контроль движений» (Devinski et al., 1995). В то же время она активируется в связи с движениями глаз и предъявлением сенсорных сигналов (в особенности у доприматов, см.: Souza et al., 2002), а ее разрушение приводит к недостатку пространственной ориентации и памяти (Vogt et al., 1992). Таким образом, ПЦК и ЗЦК являются анатомически и функционально связанными, но отдельными областями коры мозга млекопитающих, играющими принципиальную роль в организации сложных форм поведения.

1.5.1. Передняя цингулярная кора

Отдельные зоны ПЦК анатомически связаны с разными зонами мозга и в литературе характеризуются различными свойствами. На основе многочисленных данных их разрушения и регистрации активности выделяют «аффективную» роstralную и «когнитивную» каудальную части ПЦК, а также «моторную» цингулярную зону, которая располагается в глубине поясной борозды (Devinski et al., 1995). Речь идет о так называемой зоне 24с, которая выделяется у приматов и человека; ее анатомия очень сходна с премоторными зонами, а пирамидные клетки проецируются в спинной мозг. У грызунов и кроликов эту зону не выделяют, однако имеются анатомические и функциональные данные, сходные с результатами изучения зоны 24с у приматов и человека (Weible, 2013).

Роstralные зоны ПЦК человека располагаются кпереди от мозолистого тела (зоны 32, 25 и роstralная часть зоны 24, по Брод-

манну). Эти зоны имеют обширные анатомические связи с миндалиной и им приписывается регуляция автономных и эндокринных процессов при формировании нового поведения методом условного рефлекса, в том числе с использованием эмоциональных сигналов; также активация этих зон влияет на вокализацию для передачи внутренних состояний, оценку мотивационной значимости событий, приписывание эмоциональной значимости внешним и внутренним событиям, на детско-родительские взаимодействия и т. д. (Devinski et al., 1995; Vogt et al., 1992).

Каудальные зоны ПЦК (каудальные части зон 24 и 32, а также «моторные» зоны цингулярной коры) имеют связи со всеми основными ядрами полосатого тела. Их активность не связана с регуляцией висцеральных процессов, но они связываются с двигательными аспектами поведения, с подготовкой и планированием движений (Shima et al., 1991), со сложными формами когнитивных процессов, характеризующихся наличием двигательной активности, а также с выбором поведения при наличии нескольких возможных вариантов (Raichle et al., 1994) и с оценкой сигналов о собственной и чужой боли (Singer et al., 2004).

Обобщая данные множества источников, Б. Фогт и его соавторы делают вывод, что ПЦК обеспечивает инициацию, мотивацию, подготовку поведения, в том числе эмоционального (Devinski et al., 1995; Vogt et al., 1992). На основе психопатологических последствий разрушения ПЦК мозга человека, а также в результате функционально-анатомических и нейрофизиологических исследований активацию этой области связывают с управлением когнитивными ресурсами при выполнении разного рода задач: «вниманием» (Лурия, 1973; Ng et al., 2007), отслеживанием ошибок, противоречий (например, основным источником «негативности при ошибке» считается ПЦК, см.: Nieuwenhuis et al., 2004), «когнитивным контролем» различных аспектов социального поведения (например, выражения эмоций, сексуального поведения, детско-материнских отношений и т. д.), саморегуляцией и т. п. (Devinski et al., 1995). Негативность при ошибке (error-related negativity, ERN) регистрируется как появление негативной фазы потенциала в усредненной электроэнцефалограмме после совершения ошибочного действия в ситуации выбора ответа (после верных ответов негативность отсутствует). Наряду с ней регистрируют «волну ожидания», «негативность рассогласования», «потенциал готовности» и т. д. Негативность, связанная с ошибкой, появля-

ется либо после ошибочного ответа испытуемого (с задержкой около 80–150 миллисекунд), либо после получения информации об ошибке (с задержкой 230–270 миллисекунд).

Разрушение ПЦК мозга животных приводит к появлению ошибок, замедлению научения аверсивным формам поведения (Gabriel et al., 1991), а у человека – к неспособности контролировать свое поведение при полной интеллектуальной сохранности (т. е. знании о нормах поведения) (Devinski et al., 1995). Гиперфункция ПЦК (например, при эпилепсии) связана с психиатрическими симптомами, в том числе маниакально-депрессивными, агрессивными и т. д. (Vogt et al., 1992). Активность ПЦК повышена на начальных этапах обучения, а также необходима для успешного выполнения новых форм поведения как на начальных, так и на последующих стадиях его формирования, чему будет посвящен отдельный фрагмент (см. ниже п. 1.5.2).

Таким образом, диапазон функциональных проявлений активности ПЦК крайне широк. Данные по этой зоне согласуются с высказанным выше системным пониманием функции и невозможности локализовать «функцию» в ее традиционном понимании (Devinski et al., 1995). С одной стороны, в ПЦК человека выделяются небольшие зоны, активация которых связывается с разными видами сознательного контроля поведения (Kelly et al., 2009): контроль движений (зона «S1», каудальная ПЦК), внимание / когнитивный контроль (S3, дорзальная ПЦК), отслеживание противоречий (S5, ростральная ПЦК над коленом мозолистого тела), социальные когнитивные функции / самоотражение (S7, передняя ПЦК перед коленом), регуляция эмоций (I9, под коленом). С другой стороны, разрушение ПЦК зачастую не приводит к предполагаемым изменениям поведения: например, хотя ПЦК активируется в заданиях на внимание, при ее разрушении у человека не наблюдается специфических нарушений внимания (Ng et al., 2007). Сами нарушения поведения зависят от того, вместе с какой другой зоной мозга повреждена ПЦК: если с дорзо-латеральной префронтальной корой, то появляются бесконтрольные движения, если с орбито-фронтальной корой – несдержанность в поведении, и т. д. (Devinski et al., 1995); также недостаточная связанность активности моторной ПЦК с дополнительной моторной областью повышает так называемую «поведенческую апатию» (Bonelle et al., 2016).

В настоящее время можно проследить несколько линий исследования активности ПЦК: 1) при конфликтах разного рода (см. Ма-

чинская, 2015), в том числе ошибках и принятии решений на основе ценности альтернатив (Anokhin, 2016; Straight et al., 2015); 2) при эмпатии, прежде всего болевой (Singer et al., 2004), и социальных взаимодействиях (Lavin et al., 2013); 3) при необходимости контроля действий (Bonelle et al., 2016; Carter et al., 1998), в том числе при смене значения событий, например, при чередовании внешне сходных заданий (Calcott, Berkman, 2015); 4) при воспроизведении нового поведения (Frankland et al., 2006; Weible, 2013). Чаще всего эти линии исследования не пересекаются. Согласно полученным нами результатам, динамика активности нейронов после смены формы поведения в ходе чередования заданий различается между ПЦК и ЗЦК. Этот результат находится в соответствии с данными литературы, в том числе результатами функционально-анатомических исследований. В то же время динамика активности нейронов после смены связана с их вовлечением в обеспечение поведения. Следовательно, особенности активации ПЦК и ЗЦК после смены обусловлены процессами системной организации поведения. В то же время попытки объединить результаты различных исследований для формулировки единого принципа вовлечения ПЦК в обеспечение поведения представляют определенный интерес. Например, обосновывается, что формирование активности, связанной с совершением ошибочных действий (Brown, Braver, 2005), а также с принятием решения (Ключарев и др., 2011), происходит в соответствии с закономерностями «обучения с подкреплением». На основе данных о связи активности ПЦК в игре «Ультиматум» не с выигрышем, а с его справедливостью (сигнал об «ошибке» может появиться при выигрыше), другие авторы приписывают ПЦК функцию реконструкции социального положения другого человека, которое предполагает не только эмпатию, оценку ошибок, социальное взаимодействие, но и выстраивание определенного экономического поведения с ним (Lavin et al., 2013).

Обобщая приведенные результаты исследований, можно предположить, что ПЦК входит в состав структур (по-видимому, в основном лобной доли мозга), активность которых особенно важна для познания условий реализации уже сформированного поведения (т. е. того, в каком случае можно или нельзя действовать определенным образом). Поэтому интактность ПЦК важна как для смены значения событий (например, при чередовании внешне сходных заданий), так и для обеспечения социально «приемлемого» поведения челове-

ка. Такие формы поведения являются сложными, поздно формирующимися в онтогенезе, осознанными у человека, а в когнитивных терминах – требующими внимания, отслеживания ошибок, контроля поведения в связи с внешними событиями и т. д.

1.5.2. Задняя цингулярная кора

В силу связи со зрительной корой и гиппокампом ЗЦК приписывалась роль в обеспечении зрительно-пространственной памяти и пространственной ориентации. В то же время снижение толщины ЗЦК связано с низкими результатами тестов на «исполнительные функции», в особенности – тестов научения и памяти в заданиях на воспроизведение неструктурированной информации (Chang et al., 2010). В то же время при снижении толщины ЗЦК не снижаются показатели воспроизведения структурированных текстов, в том числе отсроченного. Авторы связывают этот результат с опорой на контекст в случае структурированного текста (ibid.).

Один из аспектов этого нарушения – трудность преодоления интерференции, что также показано другими авторами (например: Козловский и др., 2012). Сохранность ЗЦК оказывается необходимой для выполнения задач на внимание (Ng et al., 2007) и память (Horstmann et al., 2010), а ее активация связана с регуляцией поведения при чередовании различных условий задания (Ghahremani et al., 2010) и эмоциями (Kim et al., 2015; Maddock, 1999). Таким образом, даже придерживающимся традиционных представлений о структурно-функциональных отношениях приписать ЗЦК какую-либо конкретную единую функцию оказывается не менее сложно, чем это сделать для ПЦК, и интерпретация результатов изучения функциональных свойств ЗЦК проводится с точки зрения ее связи с многообразными когнитивными функциями и регуляцией поведения.

В результате появления гипотез о связи активности цингулярной коры со множеством когнитивных функций объектом нейрофизиологических исследований ЗЦК стали приматы, способные эффективно выполнять «когнитивные» задания и обучаться им. В то же время реципрокные связи ЗЦК с областями, активность которых связана со зрением и движениями глаз (зрительная кора, префронтальная кора, задняя ассоциативная теменная область, дополнительное глазодвигательное поле и т. д.), считались основанием для установления соответствия между активностью нейронов ЗЦК и характе-

ристиками движений глаз при выполнении когнитивных заданий. В частности, проводили запись активности нейронов при выполнении бодрствующими макаками задачи, требующей определенных движений глаз и детекции зрительных событий (Olson et al., 1993). Характер активаций свидетельствовал о том, что активность этих нейронов не связана ни с параметрами движения глаза, ни с предъявлением зрительного стимула в отдельности. Активность большинства нейронов была связана как с углом поворота глаза, так и с направлением саккады, что, по мнению авторов, отражает вовлечение ЗЦК в обеспечение сложных, «комплексных» аспектов поведения (Olson et al., 1993). В соответствии с этим предположением, активность нейронов ЗЦК связывают с оценкой результата саккадических движений глаз (McCoу et al., 2003). Авторы основывают свое предположение на том, что эта область имеет двусторонние анатомические связи как с окуломоторными зонами, так и с областями, связанными с получением «награды», — орбитофронтальной корой и ПЦК. Они подавали обезьянам разное количество жидкости после совершения саккады в нужном направлении и обнаружили клетки, активность которых связана с амплитудой или скоростью движений, предшествующих активации нейрона. Варьирование объема жидкости при сохранении направления саккады позволило показать, что активность около трети клеток связана с размером «награды». В то же время часть нейронов активировалась при отмене подачи жидкости. В работе Э. Табучи и др. показана связь активности нейронов ЗЦК крыс со «слизывающими» движениями языка для получения сладкой жидкости или интракраниальной самостимуляции (Tabuchi et al., 2005). Активность большинства клеток этой группы были селективны по отношению к типу «награды», но многие из них активировались в соответствии с особенностями движения. Авторы приписывают этой группе клеток роль связующего звена между действием и результатом.

ЗЦК входит в состав «сети покоя» (default-mode network) и связывается с «внутренними» явлениями, требующими отвлечения от событий внешнего мира, такими как мысли о себе (Leech, Sharp, 2014) и консолидация памяти (Hayden et al., 2010). В частности, в исследовании с регистрацией активности нейронов мозга животных (Hayden et al., 2010) и сигнала фМРТ человека (Dreher et al., 2002) показано, что подавление активности ЗЦК способствует успешной смене задачи, требующей внимания к внешним событиям.

Задняя цингулярная кора и пространственные аспекты поведения

Иное описание роли ЗЦК формируется при изучении связи активности нейронов с пространственными характеристиками поведения. Разрушение этой области приводит к нарушению «пространственного поведения» у крыс; также нейронная активность в ЗЦК повышена как в процессе научения, так и в процессе воспроизведения (недавней или отсроченной памяти) при выполнении пространственной задачи (Sutherland, Hoising, 1993). Хотя в раннем исследовании последствий нарушения сохранности ретроспленальной коры мозга человека пространственное мышление и ориентация пациента были сохранены (Valenstein et al., 1987), в современных исследованиях повреждение ЗЦК человека связывается с потерей пространственной ориентации (Aggleton, 2010).

Один из основных аргументов в пользу связи активности ЗЦК с пространственными характеристиками поведения основывается на результатах исследований на животных. В ЗЦК мозга крыс зарегистрированы «клетки направления головы», которые активируются, когда голова животного ориентирована в определенном направлении при нахождении в любом месте экспериментальной камеры (Минеева и др., 2019; Cho, Sharp, 2001). Связь активности этих клеток с репрезентацией пространства определяется тем, что характеристики их активности не зависят от наличия простых сигналов, конкретных движений животного и сохраняются при отсутствии внешних ключей-ориентиров, а также в темноте.

В одном из ранних исследований авторы основывались на предположении о «чувстве направления», обеспечиваемого интеграцией сигналов о внешней среде и собственных движениях, создающих «репрезентацию направления головы» (Chen et al., 1994). Поэтому они ожидали, что некоторые нейроны будут активироваться при определенном направлении головы независимо от других (в данном случае «дополнительных») параметров поведения (угловой скорости, линейной скорости, внешних ориентиров и т. п.). В качестве экспериментальной камеры использовали восьмирукавный лабиринт. Это конструкция из восьми желобов («рукавов») одинаковой длины, которые сходятся в центральной точке лабиринта, как радиусы окружности (под углом 45 градусов). Лабиринт окружен плотной темной шторой для того, чтобы контролировать возможности ориентировки животного и освещенность. В данном исследовании в конце каждого рукава помещали корм. В начале каждой пробы животному открывали четыре

случайно выбранных рукава лабиринта. После того как животное съело корм в четырех открытых рукавах, открывали остальные рукава. Успешной пробой считали посещение животным только тех четырех рукавов, в которых был корм. Обнаружено, что в задних теменных зонах связь активности клеток направления головы с дополнительными параметрами поведения есть, в неокортикальной дисгранулярной ретроспленальной коре эта связь меньше, а в периахтальной кортикальной гранулярной ретроспленальной коре эта связь не выявлена. Иными словами, согласно выводам авторов, в каскаде этих структур наиболее абстрактная («чистая») репрезентация направления движения головы обеспечивается гранулярной ретроспленальной корой, которая особенно тесно связана с гиппокампом (*ibid.*).

В более позднем исследовании в качестве экспериментальной камеры использовали «открытое поле» (Cho, Sharp, 2001). Открытым полем называется большая (как правило, круглая) арена, ничем не закрытая сверху. В данном исследовании кусочки пищи по одному случайным образом разбрасывались по арене, поэтому животное перемещалось в разных направлениях и из разных мест. Кроме клеток направления головы, в ретроспленальной коре мозга крыс в этом исследовании обнаружены «клетки места, связанные с направлением», также активирующиеся в связи с направлением, но еще более выражено активирующиеся в определенных местах камеры (например, клетка, активирующаяся при движении животного в центр арены или при движении вдоль края арены по или против часовой стрелки). «Клетками места» называют нейроны, частота или паттерн активности которых изменяется при нахождении животного в определенном месте экспериментальной камеры независимо от того, с какой стороны животное подходит к этому месту и что при этом делает. Впервые нейроны места были зарегистрированы в гиппокампе крыс и описывались в рамках представления о «когнитивной карте» местности (O'Keefe, Dostrovski, 1971). Позже свойства «нейронов места» были обнаружены в других структурах мозга (Moser et al., 2008), в том числе в цингулярной и сенсомоторной коре кроликов (Александров, 1989; Шевченко, 1984). Выявлено, что свойства «нейронов места» гиппокампа остаются стабильными в течение длительных периодов регистрации активности (Thompson, Best, 1990).

Поскольку для выполнения задачи сбора пищи на открытом поле не требовалась аллоцентрическая ориентация в пространстве (т. е. связанная с репрезентацией пространства независимо от положе-

ния животного и внешних сигналов), можно предположить, что животные «картируют» любое место и свое положение в нем. Согласно мнению авторов исследований нейронов направления головы (Chen et al., 1994; Cho, Sharp, 2001), эти клетки обеспечивают перевод эгоцентрических сигналов в аллоцентрические для построения когнитивной карты пространства.

Согласно нашим представлениям о специализации нейронов, ее не существует в отношении к репрезентации пространства как такового. Нейроны специализированы относительно систем, обеспечивающих достижение конкретных результатов (Швырков, 1995). Образно выражаясь, активность нейронов всегда связана с «пространством задачи» (Weible et al., 2009), с «моделью когнитивного пространства» (Соколов, Черноризов, 2019) или, по Дж. Гибсону, с пространством предоставляемых средой «возможностей действовать» (Гибсон, 1988). Активность нейронов направления головы, по-видимому, отражает использование прошлого опыта при формировании нового, но поскольку новые способы достижения результатов часто сходны с ранее использованными именно в отношении ориентации в пространстве, то в результате аккомодационной реконсолидации (Александров, 1986; Alexandrov et al., 2001) активность нейронов становится все более обобщенно связанной именно с пространством помещения.

Пространство — это (лишь) аспект описания взаимодействия индивида и среды, но именно он лежит в основе использования прошлого опыта при научении, поэтому естественным образом определяет реорганизацию памяти. В частности, показано, что перенос научения зависит от того, в каком помещении (новом или прежнем) проводится тестирование (Tse et al., 2007). В этом исследовании на крысах тестировали использование сформированного опыта при предъявлении новых проб в задаче установления соответствия между запахом и расположением тайника, где спрятан корм. Успешное установление соответствия происходило только в том случае, когда новый запах и тайник предъявлялись в той же экспериментальной камере, что и исходные соответствия. Более того, использование одного и того же помещения оказывалось принципиальным фактором реактивации памяти после процедуры напоминания в исследованиях реконсолидации памяти человека (Hupbach et al., 2008): напоминание приводило к эффекту реконсолидации при смене экспериментатора, а также в случае, если испытуемого не просили вспомнить ситуацию обучения первому заданию, однако если напоминание прово-

дили в другом помещении, то эффект реконсолидации не выявлялся (даже при наличии обоих описанных выше условий).

Ориентацию в новом помещении можно описать не только как реализацию онтогенетического опыта, но и как использование «врожденного», «инстинктивного» поведения при научении (Резникова, 2015). Однако связь активности нейрона с пространством внешняя, а с точки зрения структуры индивидуального опыта — это связь со множеством конкретных реализаций прошлого опыта, приведших к достижению искомого результата. Как соответствует последнее утверждение результатам исследований с регистрацией клеток направления головы?

При анализе данных Л. Чен и др. исключают формы поведения животных, не связанные с задачей поиска пищи в восьмирукавном лабиринте (например, груминг), и не описывают связь выявленного направления с задачей животного (Chen et al., 1994). Например, можно предположить, что направление, связанное с наибольшей активностью клетки, соответствовало первому открытому рукаву. Более того, поскольку задача животного состояла в запоминании направлений, то пространство лабиринта неотлично от «пространства задачи». Поэтому неудивительно, что активность ни одного нейрона не оказалась специфически связана с дополнительными параметрами поведения. Анализируя связь активности нейронов с поведением, Дж. Чо и П. Шарп также использовали множество показателей, связанных с движениями животного (местоположение, скорость и т. д.). Интересно, что из 120 зарегистрированных нейронов регрессия оказалась незначима ни по одному фактору только у одной клетки. Количество клеток направления головы и клеток места, связанных с направлением, составляло, соответственно, 12 и 23 (Cho, Sharp, 2001). Иными словами, активность почти всех клеток была тем или иным образом связана с параметрами поведения, т. е. не выявлено «чистых» клеток направления головы (*ibid.*). Кроме того, выявлено, что клетки направления головы работают на опережение: они активируются в среднем за 25 миллисекунд до того, как голова животного примет искомое положение. Авторы подчеркивают, что в ЗЦК, по сравнению с другими зонами, это время антиципации больше, а дирекциональная настройка клеток более узкая (*ibid.*).

Таким образом, активность нейронов ЗЦК связана с параметрами поведения животных, считающихся принципиальными для ориентации в пространстве. Поскольку пространственное описание воз-

можно для любого поведения и активность почти каждого нейрона связана с какими-либо характеристиками поведения, то интерпретация активности нейронов с точки зрения положения тела в пространстве позволяет обнаружить соответствующие корреляты. Однако роль активности «клеток места», «клеток направления головы» и т. п. в организации поведения нельзя считать до конца изученной. Проверка животным гипотез о том, где в следующий раз появится пища, или о том, нет ли в удаленных частях помещения опасности, или о том, где спрятаться, — все эти формы поведения могут быть с одинаковым успехом описаны как навигация в пространстве.

Поскольку решение многих непредсказуемых проблемных ситуаций зависит от поиска кратчайшего пути, запоминания тайников и других пространственных способностей, то нельзя отрицать существования у млекопитающих особой формы поведения (или атрибута исследовательского поведения), обеспечивающей создание «образа местности», подобных «образу тела» или образу любого другого узнаваемого объекта: как узнавание объектов (Romero-Granados et al., 2010), так и навигация (Moser et al., 2008) являются гиппокамп-зависимыми формами поведения. Возможно, подобное поведение является, в частности, созданием «каталога» экологически валидных возможностей (см. выше в этом подразделе об исследованиях Дж. Гибсона), предоставляемых данной местностью индивиду. В то же время эта форма поведения должна иметь предшественников, характеризующихся самостоятельной адаптивностью, как в фило-, так и в онтогенезе. Хотя анализ связи активности нейронов с пространственными характеристиками поведения не входит в состав задач настоящей книги, на основе высказанных соображений можно предположить, что поведение, выглядящее как картирование геометрического пространства и ориентация в нем, обеспечивается за счет организации активности нейронов, специализированных относительно конкретных ранее сформированных форм поведения, а также относительно упомянутого выше исследовательского поведения. Поэтому изучение нейронного обеспечения «пространственного» поведения невозможно без изучения истории его формирования и требует более точной характеристики специализации нейронов.

Задняя цингулярная кора и память

В 1987 г. было опубликовано сообщение о случае с пациентом Т. R., имеющим повреждения мозга, вызванные кровоизлиянием (Valenstein

et al., 1987). В наибольшей степени у пациента пострадала ретроспленальная кора, а также (частично) связанное с ней белое вещество и соседние структуры, но гиппокамп, таламус и базальная часть переднего мозга были полностью сохранены. Набор симптомов этого повреждения оказался очень сходен с симптомами пациентов с нарушением целостности гиппокампа (например, известного пациента Н. М., подробнее о нем см. п. 1.3.3). Так, Т. Р. страдал ретроградной и антероградной амнезией: он хорошо помнил только очень давние события, а новые события не запоминал совсем. Например, днем он не помнил утренних событий; каждый день после кровоизлияния воспринимал как первый; заученный рассказ и ассоциативные пары, а также сам факт их заучивания забывал в течение 30 минут. Период, охваченный ретроградной амнезией, постепенно увеличивался после кровоизлияния от 9 месяцев до 4 лет, а через 6 месяцев после операции сократился до одного года. Антероградная амнезия была очень сильно выраженной. Формирование невербальной памяти (например, запоминание лиц) было возможно, но затруднено. Забывание невербального материала соответствовало норме. Также пациент демонстрировал частичное игнорирование левого зрительного поля, но пространственное мышление и ориентация были сохранены. Интеллект, результаты речевых тестов, как и большая часть других нейропсихологических тестов, соответствовали норме (Valenstein et al., 1987).

Известен также случай поражения левой ретроспленальной области коры у мужчины 47 лет. У него было выявлено нарушение научения, которое связано с невозможностью избежать эффекта проактивной интерференции, и снижение способности категоризовать слова (McDonald et al., 2001). Поскольку в клинической практике избирательное нарушение ЗЦК — довольно редкий случай (в связи с особенностями кровоснабжения и расположения этой области), эти исследования остаются одними из немногих примеров симптоматики нарушения ЗЦК человека (Aggleton, 2010). Однако они значительно повышают интерес к исследованию ЗЦК в качестве области, связанной с обеспечением научения и памяти, как на животных (Buckley, Mitchell, 2016), так с участием людей. Например, применение методов функциональной нейроанатомии позволило продемонстрировать увеличение уровня локального кровотока в ЗЦК мозга человека при выполнении задач на автобиографическую память (Maddock et al., 2001).

Особенность изучения роли ЗЦК и, в частности, ретроспленциальной коры на животных состоит в том, что у приматов они почти недоступны (располагаются ниже валика мозолистого тела), а у грызунов и зайцеобразных ретроспленциальная кора, наоборот, выходит на дорзальную поверхность и является одной из крупных корковых зон (в их случае вся ЗЦК – это ретроспленциальная кора). Поэтому крысы, мыши и кролики являются удобным объектом исследований активности ЗЦК. В то же время методики оценки памяти человека отличаются от методик, используемых на животных. Например, тест «эпизодической» памяти грызунов основан на узнавании, а у людей эпизодическая память может нарушаться при сохранном узнавании; понятие «рабочая память» также по-разному реализуется в экспериментах с людьми и животными: человека обычно просят вспомнить что-то, что сопутствует воспроизведению на протяжении нескольких проб или целой серии, а животное воспроизводит нечто актуальное только в данной пробе (Aggleton, 2010). Эпизодическая память – форма долговременной декларативной памяти, выделенная (наряду с семантической) Э. Тульвингом в 1972 г. Термин охватывает память о событиях жизни индивида (о том, что, где, когда и в каком контексте случилось) и связывается со способностью сознательно оперировать воспоминаниями («путешествовать во времени») и давать о них вербальный отчет. Понятие «эпизодическая память» было введено для разделения «памяти» человека (о том, что случилось с ним) и «знаний» (семантическая память). Таким образом, существующие варианты моделирования различных форм памяти на животных позволили выявить ряд интересных фактов, в частности, дополняющих результаты исследований эпизодической памяти человека.

Помимо пространственной навигации (см. п. 1.5.2), эпизодическую память животных тестируют с помощью методики идентификации нового объекта, основанной на повышении времени его обследования (Aggleton, 2010; Weible et al., 2009). Разрушение ЗЦК крыс не сказывается на выполнении животными задач с запоминанием объектов, в которых новый объект появляется на старом месте; однако такое разрушение влияет на выполнение задач, в которых старый объект появляется в новом месте: животные, в отличие от нормы, не обследуют объекты в новом месте (Aggleton, 2010).

Таким образом, как ПЦК, так и ЗЦК являются структурами, вызывающими значительный интерес в различных областях когнитивной нейронауки. В исследованиях, включающих регистрацию актив-

ности в передней или задней цингулярной коре, приведенных нами выше, представлены данные, позволяющие утверждать, что регистрация активности нейронов в этих структурах и установление их вовлечения в обеспечение поведения является задачей, актуальной не только в рамках исследования научения и памяти. В то же время в этих работах связь активности нейронов при выполнении поведения с историей его формирования не устанавливалась. Кроме того, ПЦК и ЗЦК являются структурами, большая часть связей которых направлена друг на друга, поэтому интерес представляют исследования, в которых это учитывается. Далее мы рассмотрим работы, в которых учтен хотя бы один из перечисленных факторов: история обучения или связь между зонами цингулярной коры.

Взаимодействие передней и задней зон цингулярной коры в ходе обеспечения поведения

Несмотря на проведение различных функциональных характеристик передней и задней областей цингулярной коры, мозговое обеспечение новых и сложных форм поведения зависит от их тесного взаимодействия. Так, Келли с соавт. изучали развитие пяти функционально разнородных зон ПЦК с позднего детства (8–12 лет) через подростковый возраст (13–17 лет) и до ранней взрослости (19–24 года) (Kelly et al., 2009). Полученные данные соответствуют представлениям о снижении плотности синапсов с возрастом, миелинизации, латерализации, а также о переходе от диффузной активации к более фокальной при выполнении задач и показывают, что наибольшие различия между группами выбранных возрастов происходят в тех зонах, которые образуют связи с ЗЦК и объем которых коррелирует с результатами в заданиях на рабочую память. На основе корреляций между площадью различных зон передней и задней цингулярной областей коры мозга человека (выявленной методом магнитно-резонансной морфометрии) и результатами выполнения нейропсихологических тестов С. А. Козловский предложил гипотезу о существовании двух базовых подсистем цингулярной коры – передней и задней дорзальной, реципрочно влияющих на выполнение нейропсихологических тестов на память (Козловский, 2012).

В силу значительных анатомических и функциональных различий О. Девински и коллеги выделяют две – «ростральную» (переднюю, «аффективную») и «каудальную» (заднюю, «когнитивную») – лимбические системы млекопитающих (Devinski et al., 1995). Ростраль-

ная лимбическая система включает миндалину, перегородку, орбитофронтальную, переднюю инсулярную (островковую) и переднюю цингулярную кору, а также вентральную часть полосатого тела (прилежащее ядро и несколько моторных ядер). Каудальная лимбическая система включает гиппокамп, заднюю цингулярную кору и дорзальную часть полосатого тела. Переходной структурой, связывающей эти две системы, авторы считают каудальную часть зоны 24 (по Бродманну), называемую «местом встречи аффекта и интеллекта». Таким образом, по мнению авторов, функциональной единицей следует считать не одну зону, а целую систему зон, хотя они работают неодинаково (Devinski et al., 1995).

В ряде работ передней и задней цингулярной коре приписываются разные, но связанные между собой функциональные свойства. В исследованиях намеренного забывания (подробнее см. п. 4.3.1) выявлено, что ЗЦК активизируется в связи с верным воспроизведением слов (которые было необходимо запомнить), а ПЦК – в связи с неверным воспроизведением слов (которые было необходимо «забыть») (Bastin et al., 2012). Авторы объясняют активацию ЗЦК связью с контекстом и личным опытом, а передней – дополнительными усилиями для воспоминания, необходимыми вследствие «поверхностного кодирования» слов, которые не следовало запоминать.

Таким образом, активность нейронов ПЦК и ЗЦК следует рассматривать как согласованную, а активации в этих структурах – как взаимосвязанные, что и легло в основу постановки задач наших исследований мозгового обеспечения поведения на последовательных этапах его формирования. Рассмотрим более подробно особенности их вовлечения в процессы реализации и, что более важно в рамках настоящего исследования, формирования поведения.

Передняя и задняя зоны цингулярной коры и память

Поражение ПЦК и ЗЦК довольно часто происходит при общей ишемии мозга в результате сердечного приступа. Оценка поражения структур мозга у таких пациентов путем вычисления объема серого вещества методом структурной МРТ позволила выявить связь атрофии роstralной ПЦК и ретроspлениальной ЗЦК со сниженными результатами нейропсихологических тестов памяти (Horstmann et al., 2010). С. А. Козловский и соавторы показали, что площадь передней и в особенности задней дорзальной зон цингулярной коры отрицательно связана с подверженностью интерференционным воздействи-

ям и с количеством других ошибок памяти (Козловский и др., 2012). В то же время за счет торможения активности нейронов ЗЦК на периоды до десяти секунд после научения при предъявлении тактильных стимулов удастся избежать интерференции со стороны новых форм стимуляции (Стафехина и др., 1971). Таким образом, исследования активности ПЦК и ЗЦК человека и животных показывают, что сохранность этих областей необходима для нормальной реализации недавно сформированного опыта.

Действительно, активность ПЦК и ЗЦК, а также различные формы их взаимосвязи проявляются в ситуациях формирования нового и использования ранее сформированного опыта. Так, обе эти области активируются в ситуации научения на основе ранее сформированного опыта (Tse et al., 2011). Д. Цэ и др. обучали крыс искать еду в определенном месте большой арены, засыпанной песком, но снабженной различными ориентирами. Место, в котором находилась еда, зависело от того, какой запах предъявляли животному в начале пробы. Иными словами, животных обучали соответствию между запахом и расположением тайника с пищей. Например, если предъявлялся запах банана, то пищу следовало откапывать возле середины «восточной» стенки; если запах ванили, то в «северо-западном» углу, и т. п. Сначала таких пар «запах – место» было шесть, и успешный поиск еды продолжался полтора месяца. Затем животных разделили на три группы (четвертая группа – «пассивный контроль»): одни продолжили повторять ранее сформированное поведение, другие обучились двум новым парам вместо двух старых (условие, при котором новый опыт соответствует ранее сформированному), а третьи были обучены шести новым парам. В качестве меры активации использовали уровень экспрессии ранних генов *zif268* и *arc* в разных областях мозга. Выявлено, что при обучении новому поведению, соответствующему прошлому опыту, наибольшей активацией характеризуются три области мозга: прелимбическая кора, ПЦК и ЗЦК (ibid.).

Передняя и задняя области цингулярной коры по-разному активируются в задачах с чередованием условий и необходимостью «переключения» (изменения значения событий в зависимости от контекста). Функционально-анатомическое сравнение активности мозга при обучении и переучивании (Ghahremani et al., 2010) показывает, что ЗЦК характеризуется активацией при сравнении уровня потребления кислорода в мозге в первой верной пробе после смены усло-

вий задания, требующей переучивания, со второй пробой до смены (при обучении), а также при сравнении ошибочных проб: первой после смены и первой до смены (отличия между этими пробами – в наличии прошлого опыта). В то же время активация дорзальной ПЦК коррелирует с вероятностью верного ответа при переучивании. Авторы делают вывод, что ЗЦК активируется при использовании сходного прошлого опыта в ходе переучивания, а ПЦК – при необходимости формирования нового поведения в условиях торможения «старого».

В серии работ с разрушением и регистрацией суммарной активности нейронов цингулярной коры и различных ядер таламуса мозга кролика М. Гэбриэл и коллеги раскрывают вовлечение этих мозговых структур в обеспечение формирования нового поведения избегания удара электрическим током или питьевого поведения по методу условного рефлекса (обзор см.: Smith et al., 2002). Поскольку эта серия напрямую связана с динамикой мозгового обеспечения поведения в цингулярной коре кроликов, остановимся подробнее на ее результатах и предпосылках.

У кролика в ПЦК выделяется только зоны 24 и 25, по Бродману, а в задней – только зона 29 (Vogt et al., 1986). В основе этой серии лежало предположение о том, что избегательное инструментальное поведение (побежка кролика в колесе после предъявления звука для предотвращения удара током) обеспечивается активностью нейронов таламуса (Gabriel, Sparenborg, 1987). Однако животному в случайном порядке предъявляли один из двух звуков, различающихся тоном: предшествующий удару током («подкрепляемый»; предполагается побежка в колесе для предотвращения тока) и нейтральный («неподкрепляемый»; предполагается неподвижность). Поскольку все животные быстро обучаются побежке для избегания тока, то в основном научение состояло в том, чтобы «ничего не делать» после нейтрального звука. Согласно предположению авторов, тон звука становится условием поведения, т. е. создает разные контексты, обучение различению которых обеспечивается гиппокампом. В случае, когда контекст не подходит для осуществления поведения, гиппокамп активирует ЗЦК, которая в свою очередь тормозит таламус, и поведение не реализуется (ibid.). Таким образом, М. Гэбриэл и его коллеги исходили из предположения, что нейроны ЗЦК по мере формирования поведения начинают «останавливать» лишние побежки.

Регистрацию активности нейронов проводили хронически вживленными металлическими электродами, объединяя в один поток ак-

тивность трех—четырёх нейронов с наибольшей амплитудой спайка посредством подбора соответствующего порога. Свидетельством вовлечения нейронов данной зоны регистрации в обеспечение нового поведения служила «дискриминативная активность», определяемая как различие частоты спайков между пробами с предъявлением разных звуков. Эти частоты были нормированы по частоте спайков до предъявления звука. Наличие дискриминативной активности оценивали на последовательных стадиях научения: до сочетания звука и удара током, первая сессия с их сочетанием, сессия с первой дискриминацией звуков (т. е. с первым эпизодом неподвижности после нейтрального звука), сессия с достижением критерия обучения (разница долей «верных» и «неверных» побегов превышает 0,6), дальнейшее повторение (см., например: Smith et al., 2002).

В серии экспериментов с разрушением ПЦК и ЗЦК, в которых использовалась эта методика, заслуживает внимание то, что выводы о функциональных свойствах отдельных зон цингулярной коры авторы делают не столько на основании анализа изменений поведения животных, сколько на основе результатов регистрации активности других (неразрушенных) зон цингулярной коры и таламуса. Так, разрушение и передней, и задней цингулярной коры приводит к существенному нарушению научения, хотя животные и формируют дискриминативное поведение (Gabriel et al., 1991). При этом происходит повышение частоты спайков нейронов таламических ядер, связанных с ПЦК и ЗЦК, что соответствует предположению авторов, что кора оказывает тормозное влияние на ядра таламуса при выполнении дискриминативного поведения. При этом активность антеро-вентрального ядра таламуса при разрушении ЗЦК повышена на поздних стадиях научения (после достижения критерия обучения), а медио-дорзального ядра при разрушении ПЦК — на ранних стадиях (в первой сессии значимой дискриминации). В совокупности с другими данными авторы делают вывод, что на разных стадиях научения в коре доминируют сигналы из разных ядер таламуса за счет торможения со стороны гиппокампа и самой коры (*ibid.*). Иными словами, ПЦК и ЗЦК «выбирают» сигналы из разных наборов ядер таламуса на разных стадиях научения.

В исследовании с повреждением ЗЦК до начала обучения и регистрацией активности нейронов ПЦК выявлено, что средняя частота спайков в ПЦК снижена в группе с поврежденной ЗЦК по сравнению с контролем с самого начала эксперимента, даже до обучения

(Gabriel, Sparenborg, 1987). Авторы связывают этот результат с тем, что активность ЗЦК опосредует «передачу данных» из гиппокампа через субикулум (перегородку) в ПЦК. Фактически в этом поведении разрушение ЗЦК означает и нарушение активности ПЦК. Именно с нарушением активности ПЦК авторы связывают то, что формирование поведения было затруднено в экспериментальной группе (с разрушенной ЗЦК) на *ранних* стадиях научения, что выражалось в невозможности «остановить» лишний ответ. При этом в ПЦК все же наблюдалась дискриминативная активность, свойственная и контролю. Интересно, что повреждение ЗЦК не повлияло на показатели поведения при угашении, повторном обучении и переучивании, для которых, по-видимому, критически необходима сохранность хотя бы одной области: либо ПЦК, либо ЗЦК (Gabriel et al., 1991; Ng et al., 2007).

Активность ЗЦК при разрушении ПЦК, в свою очередь, также оказалась дискриминативной, но сниженной на ранних этапах формирования поведения, по сравнению с контролем, а на поздних — более выраженной. Авторы полагают, что так как при разрушении передней коры задняя теряет раннюю дискриминативную активность, то источником последней является именно передняя кора (Gabriel et al., 1991).

Регистрация суммарной нейронной активности (а также в ряде случаев активности отдельных клеток) в ПЦК и ЗЦК мозга кроликов без разрушения структур мозга показывает, что частота спайков около 30% нейронов увеличивается после включения звукового сигнала, за которым последует удар током, и достигает максимума перед началом движения, позволяющего избежать этого удара. Количество таких клеток намного больше в дефинитивном поведении (когда достигнут асимптотический уровень успешности), чем на ранних этапах его формирования (*ibid.*). Авторы делают вывод, что активность цингулярной коры связана не с отдельными аспектами среды или движений, а с самим процессом формирования нового избегательного поведения.

Хотя активность более выражена на ранних этапах в ПЦК, а на поздних — в задней, разрушение этих областей не вызывает соответствующих нарушений обучения (Gabriel et al., 1991). Результаты разрушения показывают, что ПЦК и медио-дорзальное ядро таламуса способствуют формированию или выполнению избегательного поведения, но не являются необходимыми для него. ЗЦК и связан-

ные с ней ядра таламуса обеспечивают выполнение избегательного поведения уже после его формирования. Кроме того, разрушение этих зон по отдельности не вызывает такого серьезного дефицита обучаемости, как разрушение обеих зон.

На основе этих и других данных М. Гэбриэл и коллеги выделяют «переднюю цингулярную систему» (ПЦК и соответствующие зоны медио-дорзального таламуса) и «заднюю цингулярную систему» (ЗЦК и передние ядра таламуса), поскольку их активность различна на разных стадиях научения, но сходна внутри каждой системы (Gabriel, 1993). Согласно их выводам, активность нейронов ПЦК связана с недавним поведением (событиями в пределах одной серии обучения), а в ЗЦК — с более продолжительной историей формирования поведения (событиями нескольких серий). Опираясь на представление о функциональных особенностях передней и задней систем, авторы предполагают, что ПЦК и ЗЦК по отдельности имеют возможность обеспечения, формирования и последующего выполнения нового поведения (Gabriel et al., 1991). Но в норме передняя цингулярная система обеспечивает «кратковременное хранение детальных данных» текущей ситуации и задачи (которые посылает в заднюю), а задняя — более длительное «хранение повторяющихся данных» (которые посылает в переднюю в случае повторения). Ряд дальнейших исследований этого коллектива был направлен на верификацию этих представлений о динамике активности в цингулярной коре, которой посвящен следующий раздел.

Таким образом, передняя и задняя области цингулярной коры являются очень сильно анатомически и функционально связанными структурами, необходимыми для нормального развития процессов научения, памяти и других аспектов сложного поведения человека и животных. Эти области коры — эволюционно «молодые» структуры, формирующиеся на относительно поздних этапах филогенетического и онтогенетического развития человека и животных. Далее мы рассмотрим данные о том, как меняется активность в этих зонах в ходе формирования нового поведения.

Изменения в цингулярной коре характеристик активности, связанной с новым поведением

В основе исследований динамики активности ПЦК традиционно лежит представление о том, что медиальные зоны лобной доли коры обеспечивают «контроль извлечения» новой информации (Smith,

Jonides, 1999), а передней цингулярной области, в частности, приписывается обеспечение поведения в условиях высокой вероятности ошибки (см., например: Carter et al., 1998) и контроль нового поведения с повышенным вниманием (Ng et al., 2007; Tracy et al., 2003). Таким образом, традиционное представление о когнитивных исполнительных процессах предполагает, что ПЦК обеспечивает контроль поведения на ранних этапах его формирования, однако не участвует в самом формировании и обеспечении поведения (также см.: Rémy et al., 2010). В настоящем разделе мы постараемся продемонстрировать ограниченность этого представления. В частности, сами авторы, предполагающие, что активность ПЦК связана с оценкой вероятностью ошибки, показывают, что эта область «обучается» такой активности на основе опыта в контексте конкретной задачи (Brown, Braver, 2005).

Что касается ЗЦК, то связь с обеспечением эпизодической памяти (Aggleton, 2010; McDonald et al., 2001; Valenstein, 1987), в том числе автобиографической и эмоциональной (Maddock, 1999; Maddock et al., 2003), приводит к анализу ее активности с точки зрения актуализации или формирования опыта индивида в ситуации научения и переноса навыка. Так, сравнение активаций областей мозга музыкантов и людей, не занимающихся музыкой, при прослушивании предложений с различными эмоциями (страх, грусть и радость) показывает, что грустные предложения связаны с повышенной активацией как передней, так и задней цингулярной коры у музыкантов (Park et al., 2014). Авторы делают вывод, что это различие отражает перенос научения музыке на распознавание эмоций в речи. Как указывают авторы, распознавание такой социально значимой эмоции, как грусть (по другим эмоциям различий не выявлено), обеспечивается структурами, активность которых связывается с обеспечением «режима покоя» (default mode network), характеризующегося мыслями о себе, независимыми от внешних событий (ibid.).

Связь активности ЗЦК с использованием прошлого опыта в новых условиях выявлена также в работе Е. Хиндли с соавт. (Hindley et al., 2014). Исследователи использовали предпочтение нового объекта в качестве меры межмодального переноса: крысы обследовали одни и те же объекты с помощью зрения (через прозрачную перегородку), а затем тактильно (в полной темноте), или наоборот: сначала тактильно, а затем зрительно. Отсутствие предпочтения объекта означает, что животное узнало объект. Показано, что разрушение

дисгранулярной зоны ретроспленальной коры мозга крыс (зона 30, по Бродманну) приводит к снижению узнавания объекта при смене используемой модальности в том случае, если необходим межмодальный перенос; в то же время перенос без смены модальности не нарушен. Разрушение обеих зон коры, дисгранулярной и гранулярной (29 и 30, по Бродманну), также приводило к нарушению узнавания объектов при любом виде переноса, причем последствия были менее специфическими. Авторы делают вывод, что ретроспленальная кора обеспечивает межмодальный перенос («переключение между модальностями»), и уточняют, что межмодальный перенос обеспечивается ретроспленальной корой совместно с ПЦК (Hindley et al., 2014).

В основе исследований группы М. Гэбриэла лежало представление о согласованном, но различном вовлечении ПЦК и ЗЦК в обеспечение формирования и выполнения нового поведения: о передней цингулярной системе, быстро и детально «кодирующей» новое поведение, и задней цингулярной системе, медленно «кодирующей» повторяющиеся события. При инактивации миндалина на разных стадиях научения было обнаружено, что эффект разрушения зависит от того, через какое время после научения сделано это разрушение. Так, дискриминативная активность блокировалась в ЗЦК, только если инактивацию миндалина проводили на поздних стадиях научения (Talk et al., 2004). В эксперименте, направленном на изучение роли структур передней и задней систем в консолидации памяти, обучение проводили в течение двух тренировочных сессий (Freeman, Gabriel, 1999). Для одной группы животных перерыв между сессиями составил сорок восемь часов, а для другой – менее одного часа. Выявили, что при переходе от первой сессии ко второй активность нейронов увеличивается в группе с перерывом сорок восемь часов только в структурах задней системы (которые активируются на поздних стадиях научения), а в группе с перерывом менее часа – только в структурах передней (которые активируются на ранних стадиях научения).

Эти данные, по мнению авторов, означают вовлечение цингулярной коры в процессы формирования нового опыта (а не связь с конкретными формами поведения или движениями). Однако приведенные здесь результаты были получены при регистрации мозговой активности у животных, выполнявших только избегательное («аверсивное») поведение. Поэтому в других работах суммарную активность нейронов регистрировали в пищедобывательном («аппетентном»)

поведении. Так, при регистрации активности нейронов таламуса и цингулярной коры в ходе научения новому питьевому поведению (животное обучают тянуться к питьевой трубке после предъявления только одного из двух звуков) была выявлена дискриминативная активность в передней и задней цингулярных системах (Freeman et al., 1996; Smith et al., 2002). Активность в передней системе выявлялась на ранних этапах научения, а активность в задней — на поздних, сходно с результатами, полученными на материале избегательного поведения. В то же время при чередовании сессий с поведением достижения и избегания дискриминативная активность в ПЦК была ниже, чем в исходных экспериментах (Freeman et al., 1996), а при формировании только пищедобывательного поведения и вовсе отсутствовала как у группы здоровых животных, так и в группе с повреждением ядер таламуса (Smith et al., 2002).

На основе анализа данных, полученных в многочисленных исследованиях, Д. Смит и др. сделали вывод о том, что в результате формирования appetentного инструментального поведения нейроны ЗЦК активируются при предъявлении подкрепляемого звука, а небольшое число нейронов ПЦК (около 10%) — при предъявлении неподкрепляемого звука. В то же время в ПЦК не выявлено дискриминативной активности в appetentном поведении, в отличие от избегательного (Smith et al., 2002). Авторы связывают полученные результаты с тем, что избегательное обучение (для которого необходима только сохранность миндалины) происходит экстренно, а для «быстрого» научения необходима ПЦК.

Согласно представлениям авторов, ПЦК и ЗЦК входят в состав цепей быстрого и медленного «кодирования», которые позволяют «фильтровать» опыт текущего поведения (Smith et al., 2002). Так, ПЦК наряду с миндалиной, зонами префронтальной коры и медио-дорзальным ядром таламуса входит в состав передней системы быстрого недолгосрочного «кодирования» множества деталей нового и значимого аверсивного опыта. В этой системе новый опыт замещает ранее сформированный, а повторение не «укрепляет» сформированную память. Такая система нужна для избавления от ненужных деталей, являющегося важной частью «фильтрации опыта». ЗЦК наряду с передними ядрами таламуса входит в состав медленной задней системы, в которой сохранение значимых данных зависит от повторения. Такая согласованная работа ПЦК и ЗЦК позволяет не сохранять данные о незначимых или неповторяющихся событиях.

Динамика активности цингулярной коры неоднократно показана в рамках исследований консолидации памяти. Напомним, что, согласно классической модели консолидации, на ранних этапах формирования памяти для успешного выполнения нового поведения требуется сохранность гиппокампа, который обеспечивает запоминание эпизодов жизни организма. Затем в процессе консолидации новое поведение все меньше становится зависимым от гиппокампа и обеспечивается за счет «горизонтальных» связей в коре головного мозга (Squire, 1994). В то же время формирование нового индивидуального опыта и нормальное течение процесса консолидации памяти у млекопитающих основано на активности не только гиппокампа, но и цингулярной коры. Н. Инсел и К. Такехара-Нишиучи предлагают выделять не два, а три этапа консолидации памяти (Insel, Takehara-Nishiuchi, 2013). В качестве промежуточного этапа консолидации (перехода от эпизодической памяти в семантическую) авторы предлагают период освобождения воспоминания от деталей и контекста, для которого необходимы цингулярная и энторинальная области коры, а также связи между этими областями. Утверждается, что в цингулярной коре сразу после обучения происходят изменения, которые впоследствии позволяют ей обеспечивать долговременную память при поддержке энторинальной коры. Таким образом, авторы включают в модель консолидации цингулярную кору, причем без спецификации роли ее областей (ibid.).

Показано, что инактивация ПЦК сразу после формирования «условного моргания» вызывает нарушение поведения, а через неделю после формирования уже не приводит к его нарушению (Oswald et al., 2010). Авторы делают вывод, что ПЦК обеспечивает формирование и/или консолидацию классического условного моргания. Этот эффект имеет место только в ситуации с меньшим эмоциональным возбуждением (при использовании потока воздуха в глаз, но не перiorбитальной электростимуляции). Поэтому авторы уточняют, что ПЦК обеспечивает «обработку новой информации» при обучении в случае невысокого эмоционального напряжения (ibid.). Интересно, что во всех случаях животные были способны доучиться этому поведению через неделю после первых четырех сессий. Иными словами, интактность ПЦК является критической для обеспечения поведения лишь на ранних стадиях его реализации.

Однако данные о необходимости интактности ПЦК для формирования нового опыта на ранних стадиях научения не столь одно-

значны. Так, в исследовании Т. Басси и коллег крыс обучали условной зрительной дискриминации: для получения раствора сахарозы животные нажимали на одну педаль после частого моргания света и на другую педаль — после редкого моргания (Bussey et al., 1996). Показано, что после разрушения ПЦК животные быстрее обучаются условной зрительной дискриминации на ранних этапах научения (первые дни), но асимптотического уровня эффективности достигают одновременно с контрольной группой. После разрушения ЗЦК животные медленнее обучаются дискриминации на поздних этапах; эти данные также подтверждены в отдельном эксперименте, в котором разрушение проводили не перед обучением, а после достижения критерия ранних стадий.

Авторы сопоставляют полученные данные с результатами М. Гэбриела с соавт., в работах которых показано, что разрушение ПЦК нарушает научение на ранних этапах (Gabriel et al., 1991). В то же время основной их результат состоит в том, что, хотя активность нейронов более выражена на ранних этапах в ПЦК, а на поздних — в ЗЦК (*ibid.*), разрушение этих областей не показывает строгой локализации «функций» и этапов: разрушение какой-либо одной из этих зон не вызывает такого серьезного дефицита обучаемости, как разрушение обеих.

Показано, что разрушение и передней, и задней зон цингулярной коры приводит к существенному нарушению обучения, хотя животные и формируют дискриминативное поведение. В то же время при разрушении только ПЦК обучение оказалось лишь немного задержанным. Активность ЗЦК при разрушении ПЦК оказалась дискриминативной (различной при предъявлении «подкрепляемого» и «неподкрепляемого» звуков), но сниженной на ранних этапах формирования поведения, по сравнению с контролем, а также повышенной на поздних этапах, после достижения критерия обучения (*ibid.*).

Противоречие в результатах они объясняют тем, что ПЦК «обучается» ассоциации стимула с подкреплением. Поэтому ее разрушение в задаче на избегание приводит к нарушению поведения, а в задаче условной зрительной дискриминации в связи стимула с подкреплением нет необходимости (в то же время нужна связь стимулов с ответами, которые обеспечиваются ЗЦК), поэтому разрушение ПЦК освобождает систему от конкурирующего процесса. Также в исследовании Т. Басси и др. показано, что группа с разрушенной ПЦК не обучается угашению, что также, по их мнению, показывает, что новое соответствие стимула и подкрепления не усваивается. Таким обра-

зом, авторы утверждают, что роль ПЦК и ЗЦК в обеспечении формирования нового поведения различна: они образуют согласованные, но «конкурирующие» части одной системы научения и памяти; ПЦК обеспечивает связь стимула с подкреплением на ранних этапах научения, а задняя — на поздних. В то же время авторы предполагают, что поскольку в конечном счете животные с разрушенными областями цингулярной коры выполняли задания на уровне контроля, то финальное «вместилище» памяти находится за пределами цингулярной коры (предполагается, что это полосатое тело¹) (Bussey et al., 1996). Однако для настоящей работы важно подчеркнуть, что ПЦК и ЗЦК ими приписываются разные роли, но относящиеся к обеспечению формирования любого нового поведения.

Действительно, вопрос о том, как согласуются различные данные, касающиеся роли ПЦК, остается острым до настоящего времени. Поиск «функции» привел к тому, что ПЦК приписываются обработка моторной, сенсорной, болевой информации, память, внимание, детекция новизны, сопоставление желаемого с действительным, использование социальной информации и т. д. (см. п. 1.5.1). Как мы уже указывали, на наш взгляд, вопрос о роли зоны мозга нельзя считать правомерным (см., например: Александров, 1989; Сварник, 2016), и говорить о «вовлечении зоны» или ее активности мы можем, лишь излагая позицию других авторов. В то же время и для других авторов ответ на данный вопрос лежит не в области поиска значимых аспектов описания экспериментальной ситуации, а в описании различных адаптаций, универсальных по отношению к любой поведенческой задаче. Например, согласно представлениям А. Уэйбла и коллег (Weible et al., 2009), ПЦК обеспечивает репрезентацию «пространства задачи» (task space), т. е. важных аспектов поведенческой задачи: какая бы ни была задача, эта область будет иметь связанную с поведением активность. С этим можно согласиться в том смысле, что поведение организма направлено на достижение результата, т. е. на решение определенной поведенческой задачи.

В качестве методики, в наименьшей степени связанной с конкретными параметрами внешних событий («подкреплением», сиг-

1 Полосатое тело (или стриатум) — одна из структур базальных ганглиев (см. обзор исследований: Delgado, 2007). Наибольшую известность она имеет в связи с болезнью Паркинсона, развивающейся при ее дисфункции. Анатомические связи полосатого тела позволяют предположить, что оно обеспечивает выполнение целенаправленного поведения и его модификацию на основе обратной связи.

налами и т. д.), авторы выбрали «предпочтение нового объекта». Активность одиночных нейронов каудальной ПЦК мышей записывали в ходе обследования животным «открытого поля» при обследовании двух новых объектов в течение шести дней, а также при повторном исследовании объектов, один из которых был заменен на новый (новый объект на старом месте) или перемещен (старый объект на новом месте). Эта методика позволяет выявить, какие аспекты данного поведения связаны с изменением активности нейронов.

При появлении объектов возникала стабильная связь одного или обоих объектов с активностью многих нейронов. У тех животных, которые продемонстрировали предпочтение нового объекта, активность нейронов повышалась как при его исследовании, так и при исследовании старого объекта в новом месте. Связь активности с объектом могла «переместиться» на новый объект или его новое расположение, остаться на месте, где был объект, или появиться в обоих местах: если предпочтения нового не было в поведении, то и в активности нейронов она проявлялась в меньшей степени. Авторы подчеркивают, что активность нейронов связана не с отдельными «функциями», так или иначе задействованными для выполнения поведения, а с выполнением новой задачи (Weible et al., 2009).

Целый ряд исследований показывает вовлечение ПЦК в обеспечение реализации поведения на поздних стадиях его формирования. Так, данные по экспрессии генов, инактивации областей, поведению мутантных по САМКII мышей показывают, что ПЦК необходима для воспроизведения контекстного замирания на поздних этапах формирования этого поведения (на ранних этапах необходим гиппокамп) (Frankland et al., 2004). Однако позже, оценивая эффект реконсолидации и варьируя «давность» памяти, т. е. интервал времени между научением и напоминанием, эта же группа показала, что блокада синтеза белка в ПЦК не нарушает ни недавнюю, ни давнюю память (Frankland et al., 2006). При системной блокаде синтеза белка после отсроченного напоминания (36 дней) память нарушалась только при самом длительном напоминании (15 мин). Согласно выводам авторов, после научения происходит реорганизация памяти, которая повышает ее надежность за счет распределения следа памяти по структурам мозга: ПЦК не хранит память, а регулирует процессы ее воспроизведения (на основе материала памяти ЗЦК).

В то же время применение методики контекстного обусловливания замирания в сочетании с блокадой NMDA-рецепторов ПЦК

на разных стадиях формирования и реализации поведения позволило показать отсутствие временного градиента в проявлении ретроградной амнезии (Einarsson, Nader, 2012): ПЦК вовлекается в обеспечение контекстного замирания не только на поздних этапах научения (через 1 день, 4 дня и 31 день), но и при обучении. Используя локальное применение веществ через канюлю в данную область и варьируя интервал времени между введением веществ и обучением, авторы оценивали вовлечение ПЦК в обеспечение поведения при обучении, консолидации и реконсолидации контекстного замирания. С помощью введения блокатора рецепторов глутамата NMDA-NR2B авторы показали необходимость ПЦК для обучения замиранию в контексте. Блокада синтеза белков с помощью анизомицина сразу после обучения вызывала снижение воспроизведения поведения при воспроизведении через сутки после обучения, но не через четыре часа. Авторы делают вывод об участии ПЦК в консолидации этого вида памяти. Также анизомицин вводили сразу после напоминания животным аверсивного контекста через три дня или тридцать дней после обучения. И снова эффект блокады проявлялся через сутки, но не проявлялся через четыре часа после напоминания. Таким образом, для ПЦК, ранее считавшейся активной при консолидации контекстного замирания на поздних этапах его реализации, показано вовлечение в обеспечение этого поведения и на ранних этапах формирования, и при реконсолидации. Делается вывод, что ПЦК нужна для выполнения этого поведения на любом этапе научения, однако авторы связывают эти результаты с тем, что ПЦК не обеспечивает собственно память, а обеспечивает выполнение этого поведения, например, за счет «контроля» его выполнения.

Более прямые данные, характеризующие обеспечение выполнения поведения на разных стадиях его формирования, представляет регистрация активности одиночных нейронов в ходе выполнения нового поведения. С. Хаттори и др. регистрировали активность нейронов прелимбической коры и ПЦК с помощью тетродов во время обучения и выполнения поведения условного моргания (Hattori et al., 2014). Авторы анализировали частоту спайков в периоды предъявления условного стимула (касание вибрисс) и во время «следового интервала» (500 мс от «условного» сигнала до «безусловного»). Показано, что в каудальной части ПЦК с координатами А 2–5 мм, соответствующими области регистрации в наших экспериментах (см. ниже), активность нейронов, частота спайков которых повышалась

в анализируемые периоды, возрастает в период следового интервала в первый день обучения, а затем постепенно снижается, сохраняясь высокой в течение трех дней после достижения критерия обучения. Подобная динамика выявлена и у нейронов, снижающих частоту спайков в анализируемые периоды: снижение во время следового периода уменьшается в течение нескольких дней. Важно, что нейроны этой зоны раньше повышают частоту спайков на ранних стадиях формирования нового поведения, чем нейроны двух других зон регистрации (в ростральной части ПЦК (А 6–8 мм) частота снижается внутри каждой сессии, но между сессиями динамики активности не выявлено, а в прелимбической коре происходит повышение активности только при отсроченном тестировании – через месяц без тренировки). Согласно выводам авторов, каудальная ПЦК и прелимбическая кора составляют функциональное единство, обеспечивающее, соответственно, формирование и консолидацию новой памяти. Таким образом, суммарная активность нейронов ПЦК оказывается максимальной на ранних стадиях формирования поведения (хотя при отсроченном воспроизведении в этой зоне вновь происходит повышение частоты активности нейронов). Хотя они не рассматривают наборы нейронов в разных сессиях как одни и те же наборы, но также делают вывод и о том, что научение происходит за счет динамики вовлечения нейронов, изначально активировавшихся в новом поведении (Hattori et al., 2014).

В рамках исследования Е. А. Кузиной с соавт. в нашей лаборатории проводилась регистрация нейронной активности в ретроспленальной коре крыс, обученных нажатию на педаль для получения пищи на двух сторонах экспериментальной камеры аналогично нашему эксперименту (см. п. 1.5.3) (Кузина и др., 2015). Как мы уже писали выше про это исследование, в отдельную группу авторы выделили нейроны новых специализаций, вероятность активации которых была высокой, но не стопроцентной (с вероятностью активации 0,75–0,9). В качестве объяснения большей доли нестопроцентных нейронов на первой неделе регистрации при сходстве их количества в верхних и нижних слоях коры и их частотных характеристик авторы предполагают, что на первых этапах консолидации навыка его реализация обеспечивается переменным составом клеток ретроспленальной коры, специализированных относительно систем новых поведенческих актов. В такой форме могут проявляться либо реорганизация опыта предшествовавшего акта (подхода к педали) на ранних

этапах формирования нового акта нажатия на педаль, либо особенности формирования нового опыта (там же).

Таким образом, активность нейронов цингулярной коры мозга млекопитающих включается в обеспечение процессов формирования нового поведения и ее интактность необходима для их нормального протекания. Как уже отмечалось, согласно представлениям одних авторов, ПЦК и ЗЦК входят в состав цепей быстрого и медленного «кодирования», которые позволяют «фильтровать» опыт текущего поведения (Smith et al., 2002); согласованная работа ПЦК и ЗЦК позволяет не сохранять данные о незначимых или неповторяющихся событиях. В то же время при использовании других задач степень вовлечения ПЦК оказывается ниже на ранних этапах формирования поведения, а ЗЦК – на поздних (Bontempi et al., 1999; Wartman et al., 2014, см. также: Tonegawa et al., 2018). Иными словами, регистрируемая динамика показателей активности передней и задней цингулярной коры зависит от конкретных условий экспериментальной задачи. Следовательно, активность нейронов цингулярной коры отражает «содержательные» изменения поведения – трансформацию, символизацию и т. д., связываемые с процессом консолидации памяти (Блонский, 2001; Корж, 2009; Шпагонова, 2010; Furman et al., 2012; Grosmark, Buzsáki, 2016; Wichert et al., 2011).

1.5.3. Исследование динамики системной организации поведения с регистрацией активности нейронов цингулярной коры

Активность нейронов цингулярной коры связана с выполнением нового инструментального поведения животных, и именно в ней обнаруживается большое число Н-нейронов, т. е. нейронов, специализированных относительно «новых» систем, которые сформированы при обучении животного поведению в экспериментальной клетке. Как уже было отмечено, при постоянстве доли специализированных нейронов их состав изменяется (Кузина и др., 2015; Созинов и др., 2015). Можно предположить, что эти изменения связаны с тем, что в процессе аккомодационной реконсолидации у части специализированных нейронов снижается вероятность активации и в основе обеспечения поведения лежит активность групп клеток с меняющейся, но высокой вероятностью активации в определенных актах поведения (как «сто процентных», так и «нестопроцентных»). В этом случае при включении в анализ нейронов с вероятнос-

тью активации 0,75 и выше (помимо специализированных нейронов с вероятностью активации, равной единице) набор актов поведения, в которых активируются эти нейроны, не будет различаться между ранним и поздним этапами научения. С другой стороны, в процессе научения изменение набора специализированных нейронов может в большей степени происходить за счет продолжения процесса специализации – соответственно, указанные наборы специализированных нейронов будут различны. Поэтому для изучения мозгового обеспечения поведения в ходе его формирования и последующей реализации нами была проанализирована активность нейронов, зарегистрированных в течение первой и второй недель выполнения животными нового инструментального поведения и сопоставлены наборы специализированных нейронов, а также нейронов, активность которых не соответствовала критерию стопроцентности, но с высокой вероятностью активации (НВ, нейроны «новых» специализаций с *высокой* вероятностью) (см. также: Созинов и др., 2015, 2017).

В качестве экспериментальной модели для решения сформулированных задач использовали уже описанное выше циклическое инструментальное пищедобывательное поведение (см. подробно: Александров, 1989; Швырков, 1995), реализуемое обученными кроликами в экспериментальной камере (см. рисунок 2), по боковым сторонам которой в смежных углах располагаются пары: кормушка и педаль. Нажатие педали на левой или правой стороне клетки приводит к автоматической подаче, соответственно, левой или правой кормушки.

Обучение животных проводили поэтапно (захват пищи из кормушки, поворот от кормушки в сторону педали, подход к педали, нажатие на педаль и отход от педали, подход к кормушке) – по 5 этапов на каждой стороне экспериментальной камеры. Таким образом, обучение животных проводили в 10 этапов, которые служили основой для выделения актов поведения при последующем анализе нейронной активности. Каждый день в ходе обучения вводили один новый этап. На следующий день после обучения животного подходу к педалям начинали обучение нажатию на педаль, причем проводили его на обеих сторонах клетки в один и тот же день. После обучения животные выполняли циклическое поведение (от кормушки к педали и обратно) на каждой стороне клетки, в котором циклы состояли из 5 актов на каждой стороне клетки.

Регистрацию активности нейронов проводили последовательно в передней и задней областях цингулярной коры. Запись актив-

ности нейронов одной области начинали в день обучения нажатие на обе педали или на следующий день и продолжали четыре-пять дней. Затем с этим же животным эксперимент продолжали, и активность нейронов регистрировали в другой области цингулярной коры. У одной группы животных сразу после обучения нажатие на педали осуществляли запись активности нейронов ПЦК (координаты: AP 3–4 мм, ML +1–2 мм, что соответствует координатам области 24b, использованным другими авторами: Freeman, Gabriel, 1999; Talk et al., 2004). Затем в дефинитивном поведении проводили запись активности нейронов ЗЦК (координаты: AP +9–10 мм, ML +1–2 мм (Vogt, 1986), соответствующих координатам области 29c/d и 29b, использованным нами и другими авторами (Александров и др., 2007; Alexandrov et al., 1990; Gabriel et al., 1991). У второй группы животных последовательность была обратной: регистрация в ЗЦК сразу после обучения, в ПЦК – в дефинитивном поведении. В ходе записи активности каждого нейрона животное совершало 10–15 циклов поведения на каждой стороне камеры (подробнее см.: Созинов и др., 2015). Анализ нейронной активности был направлен на классификацию нейрона как неидентифицированного или специализированного, на выявление типа специализации каждого из специализированных нейронов (относительно систем разного «возраста»). Процедура установления специализации нейронов, а также способы регистрации активности и поведенческих отметок были описаны ранее (Горкин, Шевченко, 1990; Alexandrov et al., 1990, 2000; Svarnik et al., 2005). Для каждого нейрона подсчитывали среднюю частоту спайков за все время его регистрации. За активацию в данном акте снова принимали превышение частоты спайков в этом акте по отношению к средней за все время регистрации не менее, чем в полтора раза. За специализированный относительно системы определенного акта принимали нейрон, вероятность активации которого в данном акте равна единице. Такие акты называли «специфическими», и такую активность, наряду с активностью в дополнительных тестах (анализ активности нейрона при ориентировочно-исследовательском, поисковом, «ошибочном», пассивно-оборонительном и других видах поведения), считали показателем специализации нейрона. Акты с вероятностью активации не менее 0,4 и менее 1 называли «неспецифическими» и рассматривали как показатель взаимоотношений данного нейрона с нейронами других специализаций (межнейронные отношения, отражающие отношения между

системами, к которым эти нейроны принадлежат) (подробнее см.: Александров и др., 1999; Горкин, Шевченко, 1993; Alexandrov, 2008; Alexandrov et al., 1990, 2000, 2013).

В анализ наборов специализированных нейронов, зарегистрированных на разных этапах формирования животными инструментального пищедобывательного поведения, включены 125 нейронов. Из них 92 нейрона были отнесены к числу неидентифицированных, 30 классифицированы как Н-нейроны и 3 – как С-нейроны, специализировавшиеся до научения в эксперименте, т. е. относительно «старых» систем (см. пример ниже в этой главе).

Доля Н-нейронов от количества зарегистрированных оказалась сходной на первой и второй неделях эксперимента как в ПЦК, так и в ЗЦК. В то же время доли Н-нейронов, специализированных относительно одного из двух актов с движением в сторону педали или одного из двух актов с движением к кормушке, оказались различными (см. рисунок 8, левая панель). Так, нейронов, специализированных относительно актов «к кормушке», было значимо больше на первой неделе регистрации, чем на второй, а нейронов, специализирован-

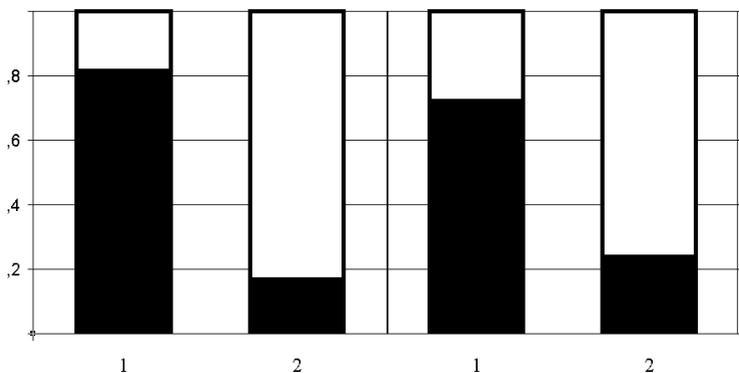


Рис. 8. Паттерны специализации нейронов цингулярной коры мозга кроликов на первой и второй неделях реализации дефинитивного поведения. Доли нейронов представлены суммарно для ПЦК и ЗЦК от общего количества активировавшихся нейронов.

Обозначения: белые столбцы показывают долю нейронов, активировавшихся «к кормушке», черные – «к педали»; 1 и 2 – первая и вторая недели обучения. Левая панель: доля Н-нейронов. Правая панель: доля нейронов НВ («новых» специализаций с высокой вероятностью)

ных относительно актов «к педали», наоборот, было больше на второй неделе, причем доли этих нейронов в передней и задней зонах цингулярной коры оказались сходными (Созинов и др., 2015).

При включении в анализ нейронов НВ доли таких нейронов от количества зарегистрированных также не различались между первой и второй неделями эксперимента ни в ПЦК, ни в ЗЦК. Как мы уже указывали выше, нейронов, активировавшихся «к кормушке», также оказалось больше на первой неделе регистрации, чем на второй, а нейронов, активировавшихся «к педали», больше на второй неделе (см. рисунок 8, правая панель), причем доли этих нейронов в передней и задней зонах цингулярной коры оказались сходными.

Итак, в исследовании, направленном на изучение мозгового обеспечения сложных форм поведения на последовательных стадиях его формирования и выявление стабильных и изменяющихся показателей нейронной активности, было проведено сопоставление наборов специализированных нейронов и нейронов с высокой вероятностью активации, зарегистрированных в передней и задней зонах цингулярной коры мозга кроликов в ходе выполнения пищедобывательного поведения, между первой и второй неделями эксперимента. Ранее мы отмечали, что формирование нового и модификация прошлого опыта выражаются в динамике различных показателей активности нейронов. В частности, сопоставление показателей активности нейронов ПЦК показало, что средняя частота спайков нейронов этой зоны мозга выше на первой неделе регистрации, по сравнению со второй, а количество актов с неспецифической активацией у неидентифицированных нейронов ЗЦК – выше на второй неделе эксперимента, чем на первой (там же). Кроме того, использованные нами показатели распределения межспайковых интервалов, не зависящие от средней частоты – асимметрия и эксцесс, – не различались между специализированными и неидентифицированными нейронами и при этом в ПЦК снижались от первой ко второй неделе регистрации, а в ЗЦК – увеличивались (Созинов и др., 2016). Эти результаты соответствуют данным литературы о динамике активности передней и задней цингулярной коры (см., например: Smith et al., 2002) и дополняют их. В то же время они характеризуют активность всех зарегистрированных нейронов и не описывают, в чем состоит процесс изменения индивидуального опыта, как по мере тренировки меняется «содержание» выполняемого поведения. Анализ набора специализированных нейронов позволяет оценить «содержательные» из-

менения поведения – изменения «состояния субъекта поведения», которые описываются через набор систем, одновременно актуализируемых в поведении (Швырков, 2006).

Ранее мы выявили, что доля Н-нейронов от количества зарегистрированных сходна на первой и второй неделях эксперимента как в передней, так и в задней зонах цингулярной коры. При этом в обеих зонах доля нейронов, специализированных относительно системы акта с движением к кормушке, больше на первой неделе регистрации, чем на второй, а нейронов, специализированных относительно системы актов с движением в сторону педали – наоборот (Созинов и др., 2015). Этот результат имеет два не взаимоисключающих объяснения. Во-первых, «повторение» внешне сходного поведения не означает повторения мозговых процессов, его обеспечивающих, т. е. по мере тренировки происходит научение, проявляющееся в специализации и модификации нейронов. Во-вторых, в течение двухнедельного периода регистрации нейронной активности в нашем исследовании у животных увеличивается точность смены форм поведения – чередования периодов нажатия на педаль на левой и правой сторонах экспериментальной камеры. Поэтому возможно, что различия наборов специализаций нейронов между двумя неделями связаны с формированием целостного поведения чередования на основе ранее сформированных циклов на левой и правой сторонах.

В дополнительном анализе, проведенном при включении в анализ нейронов НВ, был получен такой же результат: активировавшихся «к кормушке» также оказалось больше на первой неделе регистрации, чем на второй, а активировавшихся «к педали» – больше на второй неделе. Согласно нашей гипотезе, это означает, что при повторении эффективного поведения может происходить изменение состава активирующихся нейронов. Естественно, что анализ данных нейронной активности, зарегистрированной острым, а не хроническим методом, позволяет лишь косвенно судить об этих процессах. В то же время возможные причины изменения состава активирующихся нейронов были сформулированы ранее (Александров, 1989, 2005; Кузина и др., 2015).

В рамках исследования Е. Кузиной с соавт. проводилась регистрация нейронной активности в ретроспленальной коре головного мозга крыс, обученных нажатием на педали для получения пищи на двух сторонах экспериментальной камеры аналогично только что описанному эксперименту (Кузина и др., 2015). В отдельную группу авторы

выделили неидентифицированные нейроны с высокой вероятностью активации (0,75–0,9). В одной группе животных (группа 1) регистрацию активности нейронов начинали сразу после обучения, а в другой – через одну–две недели после пребывания в домашней клетке (группа 2). Сопоставление составов и характеристик активности нейронов, зарегистрированной у животных этих двух групп, позволило выявить динамику мозгового обеспечения поведения, которая имеет место без его повторения. Во-первых, выявлено, что в группе 1 доля Н-нейронов выше, чем в группе 2. Во-вторых, все нейроны НВ активировались при подходе и/или нажатии на педаль («педальные»), а все нейроны, специализированные относительно подхода к кормушке («кормушечные»), имели стопроцентную вероятность активации. При этом в группе 1 «педальных» нейронов оказалось значительно больше, чем «кормушечных», а в группе 2 – поровну.

В качестве объяснения большей доли нейронов НВ на первой неделе регистрации при сходном их количестве в верхних и нижних слоях коры и при сходных частотных характеристиках авторы предполагают, что на первых этапах консолидации навыка его реализация обеспечивается переменным составом клеток ретросплендальной коры, специализированных относительно систем новых поведенческих актов. Наши результаты не полностью сопоставимы с этими данными, так как в нашем случае животные повторяли новое поведение каждый день на протяжении всего эксперимента (Созинов и др., 2015). Также группы нейронов, активирующихся в актах, предшествующих захвату пищи из кормушки или нажатию на педаль в нашем исследовании, не совпадают с группами «кормушечных» и «педальных» нейронов в исследовании Е. А. Кузиной и соавторов. Тем не менее, факт, что на второй неделе регистрации в нашем эксперименте среди НВ преобладали нейроны, связанные с более поздно формируемым актом нажатия на педаль, в большей степени соответствует предположению, что после того, как эффективное поведение уже реализуется, продолжается дополнительное вовлечение нейронов в процесс специализации на фоне развертывающейся консолидации памяти (см.: Александров, 2005).

Перед тем как резюмировать сказанное выше, напомним, что с позиций системной психофизиологии научение рассматривается как системогенез, т. е. формирование совокупности элементов мозга и тела,

взаимодействие которых приводит к достижению результата — адаптивного соотношения организма и среды. В процессе научения возможно формирование нескольких таких совокупностей, но системой мы называем ту, активация которой (вместе с ранее сформированными системами) привела к устранению рассогласования между текущими и «ожидаемыми» характеристиками метаболического притока к клеткам организма и позволяет идентифицировать соотношения организма и среды, при которых она устранил его снова. Формирование и последующая активация этой совокупности (актуализация системы) обеспечивается единством двух процессов — специализации ранее не специализировавшихся нейронов относительно новой системы (т. е. формирования нового опыта) и модификации других нейронов без изменения их специализации (т. е. реорганизации ранее сформированного опыта).

Передняя и задняя зоны цингулярной коры характеризуются очень тесными взаимосвязями, и в наибольшей мере их единство выявляется в исследованиях научения и памяти. Активность нейронов цингулярной коры связана с выполнением нового инструментального поведения животных, и именно в ней обнаруживается большое число Н-нейронов, т. е. нейронов, специализированных относительно «новых» систем, формируемых при научении анализируемому в эксперименте поведению. В нашем исследовании было выявлено, что доля специализированных нейронов остается постоянной на протяжении двух недель ежедневного повторения циклического пищедобывательного поведения животных. Однако набор специализаций в течение этого срока меняется: на второй неделе преобладают нейроны, специализированные относительно более поздно формируемых актов нажатия на педаль. Таким образом, «повторение» внешне сходного поведения демонстрирует поддержание памяти, лежащей в основе этого поведения, но не означает повторения мозговых процессов, его обеспечивающих. При «повторении» имеет место «динамика памяти», т. е. стабильность памяти, оцениваемая по эффекту, обеспечивается за счет модификации ее механизмов. Также возможно, что различия наборов специализаций нейронов между двумя неделями связаны с формированием целостного поведения чередования на основе ранее сформированного опыта. Кроме того, если анализ наборов специализированных нейронов дополняется нейронами с высокой вероятностью активации, то результат сравнения не меняется — состав активирующихся кле-

ток так же различается между первой и второй неделями повторения нового поведения, как и состав специализированных. Этот результат соответствует предположению о том, что в ходе реализации эффективного поведения продолжается дополнительное вовлечение нейронов в процесс специализации на фоне развертывающейся консолидации памяти.

ГЛАВА 2

Проявления взаимовлияния элементов памяти в поведении

Эффекты интерференции и переноса научения являются проявлениями влияния прошлого опыта индивида на опыт текущего поведения, а также модификации ранее сформированного опыта при формировании нового. Результаты анализа этих эффектов остаются актуальными на протяжении более ста лет, несмотря на изменения представлений о памяти. Они эффективно используются в настоящее время при изучении общности разных форм поведения (т. е. содержания доменов опыта, соответствующего этим формам), координации поведения в условиях многозадачности, а также для оценки процессов консолидации и реконсолидации памяти. В то же время изучение формирования структуры опыта неизбежно становится междисциплинарным. В психологических исследованиях необходимо учитывать консолидационные процессы, а в нейробиологических – то, что при научении актуализируется прошлый опыт индивида, имеющий определенную структуру. В этой главе мы проследим путь развития данных представлений и рассмотрим эффекты интерференции и переноса с точки зрения системной психофизиологии.

2.1. Эффект интерференции

Эффект интерференции – это феномен снижения показателей эффективности нового поведения после выполнения дополнительной задачи. Он служит предметом и инструментом исследования на протяжении более ста лет, но спектр его применений и интерпретаций продолжает расширяться. Исследование процесса научения является необходимым как для теории психологии, так и для практической работы. Зависимость эффекта интерференции от сходства задач, их трудности, интервала времени между ними, степени научения первой задаче на момент введения второй, возраста, типа выполняемых задач, режима их чередования и от многих других факторов (Смир-

нов, 1966; Созинов, 2008; Тимофеева и др., 1995; Brashers-Krug et al., 1996; Smith et al., 2003; Wixted, 2004) делает его удобным инструментом экспериментальной работы. С другой стороны, связь с проблемой научения и практическая значимость эффекта интерференции вызывают интерес к поиску процессов, лежащих в его основе.

Несмотря на продуктивное исследование молекулярных (Амельченко, 2009; Ивашкина, 2009; Сварник и др., 2011; Anokhin et al., 2002; Berman, Dudai, 2001; Reijmers et al., 2007; Silva et al., 2009) и мозговых (см. обзоры: Александров, 2005; Morgado-Bernal, 2011; Squire, Wixted, 2011; Winocur et al., 2010) основ формирования и модификации нового опыта, процессы, лежащие в основе эффекта интерференции, изучены недостаточно (Dudai, 1996; Wixted, 2004). Неизвестно, существует ли *процесс*, лежащий в основе эффекта интерференции, является ли он единственным и в чем он заключается.

Эффект интерференции, с одной стороны, является средством исследования, а с другой — претендует на роль феномена, отражающего специфические процессы, лежащие в основе поведения в условиях многозадачности, чередования нескольких форм поведения или необходимости выполнения сходных, но взаимоисключающих заданий. С содержательной стороны эффект интерференции отражает структурированность памяти и проявляется при сходстве интерферирующих форм поведения, поэтому используется как признак субъективного сходства заданий (Cocchini et al., 2002; Smyth, Scholey, 1994; Tong et al., 2002). С формальной стороны, поскольку он зависит от времени, связывается с прерыванием молекулярных процессов фиксации памяти. Эти две стороны эффекта изучаются, соответственно, в психологии и нейробиологии и почти не пересекаются (Wixted, 2004). Поэтому интерференция чаще выступает как методика, чем как предмет исследования. В этом случае вопрос о процессах, лежащих в основе собственно эффекта интерференции, не ставится. Тем не менее, остается неясным: почему формирование нового опыта, сходного с предшествующим, может осложнять проявление первого? почему нельзя не применять ранее сформированный опыт, когда он мешает обучению? почему обучение новому вызывает забывание, которое по внешним проявлениям сопоставимо с последствиями введения блокаторов синтеза белка и электроконвульсивного шока?

В настоящем разделе мы напомним историю расхождения психологической и нейрофизиологической линий исследования эффекта интерференции, а также опишем его применение в психологии.

2.1.1. Интерференция как средство изучения памяти

Эффект интерференции, по-видимому, был впервые описан в работе Г. Мюллера и Ф. Шуманна, опубликованной в 1894 г. (цит. по: Stroop, 1935). В ней было показано, что показатели воспроизведения снижаются, если в перерыве между запоминанием и воспроизведением ввести дополнительное задание. Этот феномен был назван ретроактивным торможением (торможение, действующее в отношении прошлого, т. е. снижение ассоциативной силы ответов, сформированных ранее). Ч. Осгуд предпочитал использовать термин «интерференция» для обозначения феномена поведения (эффекта), а торможением называть лежащий в его основе процесс (Osgood, 1946, с. 277). Такое же значение придается понятию интерференции в настоящем обзоре – «эффект интерференции», оцениваемый по показателям поведения.

Процедура оценки эффекта интерференции предполагает сравнение показателей воспроизведения поведения между двумя группами испытуемых. В перерыве между заучиванием и воспроизведением участники одной группы получают либо контрольное задание, либо возможность «отдыха» (в кавычках, потому что они не могут отдыхать по своему усмотрению). Обычно в качестве отдыха предлагается простое занятие, не связанное с первым, основным заданием: легкое чтение, решение простых загадок, ребусов и т. п. В другой группе в этот период испытуемым предъявляется дополнительное («промежуточное») задание. Эффект ретроактивной интерференции оценивается как различие показателей воспроизведения слов первого задания между этими двумя группами и связывается с выполнением промежуточного задания (Postman, 1966). Следует отметить, что эффект интерференции традиционно определялся именно по «воспроизведению» задания, когда характеристики поведения уже стабилизировались; показатели динамики обучения выполнению задания, строго говоря, считаются индикаторами отрицательного (или положительного) переноса (Reid, 1981).

Итак, слово «интерференция», которое буквально означает (взаимо) подавление оппонентных процессов и сохраняет исходное значение «неправомерного вмешательства» (этимологический словарь английского языка, Online Etymology Dictionary¹), а в физике описывает взаимодействие волновых процессов, появилось в психологии

1 URL: <http://www.etymonline.com>.

как понятие, обозначающее такое взаимодействие элементов памяти или ассоциативных связей, при котором снижается эффективность воспроизведения ранее заученного материала.

Интересно, что интерференция рассматривалась лишь как один из вариантов влияния обучения на воспроизведение. Так, выяснилось, что отрицательное влияние обучения дополнительному заданию на воспроизведение основного (ретроактивная интерференция) по мере увеличения степени обученности основному заданию снижается, исчезает, а затем становится положительным (фасилитация). При оценке проактивного эффекта (влияние на воспроизведение дополнительного задания) степень обученности основному заданию также связана с выраженностью интерференции, но до определенного невысокого предела и лишь в первых попытках воспроизведения. Однако в целом выполнение основного задания, как правило, оказывает фасилитирующее влияние (Atwater, 1953; Postman, 1966). Следовательно, инструментарий для изучения структуры и динамики памяти не ограничивается эффектом интерференции, однако именно он используется наиболее часто, так как выступает в трех различных качествах: как гипотеза забывания, как индикатор консолидации и как мера содержательного (субъективного) сходства заданий. Поэтому на каждом этапе развития психологического знания применение эффекта интерференции позволяет получать принципиально важные результаты, сопутствующие развитию и смене методологических подходов. Действительно, ретроактивную интерференцию называют одним из самых непоколебимых феноменов в истории изучения памяти (Blank, 2002).

2.1.2. Эффект интерференции как гипотеза забывания

Интерференция с точки зрения психологии и нейробиологии

Хотя эффект интерференции был описан до 1900 г., серия исследований Г. Мюллера и его ученика А. Пильцекера, начатая в 1892 г. и опубликованная в 1900-м, имеет более широкую известность в настоящее время, поскольку именно в этой работе было введено понятие консолидации памяти (Lechner et al., 1999). Г. Мюллер и А. Пильцекер считали, что эффект интерференции (или, как они его называли, «ретроактивное торможение») выявляется при нарушении «персеверации», обеспечивающей консолидацию памяти (подробнее см.

п. 1.3.3). Следовательно, эффект интерференции должен зависеть от интервала времени между заучиванием и началом промежуточного задания, от трудности промежуточного задания и не должен зависеть от степени сходства между основным и промежуточным заданиями. Такая динамика эффекта интерференции была продемонстрирована в их экспериментах: ухудшение воспроизведения имело место не только после заучивания дополнительного списка слогов, но и в том случае, если сразу после заучивания слогов в качестве промежуточного предъявляли задание по описанию картин, т. е. не сходное с основным (Lechner et al., 1999).

Альтернативой «персеверативной» теории интерференции стала теория конкуренции ответов Дж. Макгеоча и коллег (response competition theory), согласно которой, если с одним сигналом связаны два несовместимых поведения, то последние «борются» между собой за проявление в поведении и побеждает поведение, имеющее с сигналом более сильную ассоциативную связь (McGeoch, McDonald, 1931; см. также: Anderson, 2003; Melton, Irwin, 1940; Postman, Underwood, 1973). В терминах авторов, при выполнении промежуточного задания формируется и усиливается связь нового, несовместимого ответа с тем же стимулом. Таким образом, с этой точки зрения, ретроактивное торможение не зависит от времени, но обусловлено сходством заданий (тем, что один и тот же стимул связывается с несколькими ответами).

Несмотря на противоречия, существовавшие относительно характера связи эффекта интерференции и степени сходства заданий, это направление интенсивно развивалось, и не оставалось сомнений, что такая связь есть. В то же время зависимость эффекта интерференции от интервала времени этим авторам воспроизвести не удалось. В дальнейшем теория конкуренции ответов Дж. Макгеоча получила большую поддержку, ее положения легли в основу практических рекомендаций в сфере образовательных технологий, обучения языкам, подготовки военного персонала и т. п. Изучение причин интерференции привело к тому, что она стала общепринятой теорией забывания, надолго замедлив развитие теории забывания как распада памяти (подробнее см. раздел 4.2). В то же время теория персеверации осталась в стороне от основной линии исследований памяти в психологии. Она нашла свое продолжение позже, более чем через 40 лет, в теории Д. Хэбба и была развита в нейробиологии при изучении консолидации памяти (см. п. 1.3.3). В качестве теории забыва-

ния представления об интерференции были сформулированы в ассоциативной психологии. Как мы уже указывали, первоначально был выявлен эффект ретроактивной («действующей вспять») интерференции – снижение показателей эффективности одной формы поведения вследствие обучения другой. Позже основной причиной забывания стали считать эффект проактивной – «действующей вперед» – интерференции (Underwood, 1957), т. е. снижения показателей эффективности выполнения нового поведения под влиянием прошлого опыта (Coon, 2001; Reid, 1981).

Ассоциативная интерференция

Исследования и доводы Дж. Макгеоча, сформулировавшего теорию конкуренции ответов, привели к тому, что интерференция стала считаться основной причиной забывания, а ее главным условием было провозглашено сходство между заданиями. Теория конкуренции ответов была обоснована тем, что в промежуточном задании ошибочно воспроизводятся ответы из основного задания, а при последующем воспроизведении основного задания – ответы из предшествующего промежуточного. Эта теория стала определяющей в «классической эре интерференции» (1900–1970 гг.) (Anderson, Neely, 1996), которая охватывает период изучения эффекта интерференции на основе принципов ассоциации.

«Однофакторная» теория конкуренции ответов была дополнена «двухфакторной» теорией интерференции А. Мелтона и Дж. Ирвина (Melton, Irwin, 1940). Последняя предполагает существование двух факторов интерференции: конкуренции ответов (Дж. Макгеоч) и «неупражнения» (unlearning, термин Э. Торндайка, означающий процесс, обратный научению). А. Мелтон и Дж. Ирвин показали, что с увеличением степени обученности выполнению промежуточного задания уменьшается доля эффекта интерференции, объясняемая конкуренцией ответов, в общем эффекте интерференции (т. е. доля ошибочных ответов из другого списка в общем числе ошибок). Таким образом, было показано, что помимо интерференции при воспроизведении основного задания существует интерференция при выполнении промежуточного задания: кроме усиления связей ответов промежуточного задания происходит ослабление связей ответов основного задания. Следовательно, хотя в теории конкуренции ответов эффект интерференции называли ретроактивным торможением, процесс торможения вследствие образования новой связи

не рассматривался. Интерференция объяснялась только усилением второй связи. Первыми объяснениями интерференции через торможение были двухфакторная теория, а также гипотеза реципрокного торможения Ч. Осгуда, (reciprocal inhibition hypothesis, Osgood, 1946), согласно которой усиление связи между стимулом и ответом усиливает тормозную связь семантически противоположного ответа (см. также: Kireev et al., 2021). Ч. Осгуд впервые экспериментально показал такую связь, но допускал, что процесс торможения может не быть причиной наблюдаемого феномена (Osgood, 1946, 1948).

Согласно теории конкуренции ответов, научение проходит независимо от предшествующего опыта или, в терминах ассоциативной теории, формирование новой связи стимула с ответом не зависит от существования других ответов на этот стимул. Двухфакторная теория интерференции также не предполагает прямой связи между формированием новой ассоциации и наличием других, ранее сформированных. Б. Андервуд ввел в сферу психологических исследований эффект интерференции требование «наивности» испытуемых (хотя «наивные» испытуемые использовались и ранее, например, в исследованиях Э. Гибсон), и некоторое время на место основной причины забывания претендовала не ретроактивная, а проактивная интерференция. Представления Б. Андервуда не соответствуют постулату независимости, поскольку предполагают влияние прошлого опыта на формирование нового.

Интерференция в нейробиологии рассматривается только как динамический эффект, «зависящий от времени» (time-dependent: McGaugh, 1966). Степень сходства задач – фактор интерференции, детально изученный в психологических исследованиях – в нейробиологии специально не анализируется. Эффект интерференции рассматривается как неспецифический (Wixted, 2004): неважно, какое именно дополнительное задание его вызывает; степень сходства заданий не является переменной. Возможно, именно поэтому эффекты интерференции, вызванные разными причинами (дополнительным обучением, ударом током или введением фармакологических средств), рассматриваются как аналогичные. Эффект интерференции используется как синоним амнестического агента и лишен содержательной связи с тем индивидуальным опытом, реорганизацию которого он вызывает. Поэтому перспективными с точки зрения исследования структуры опыта являются современные направления когнитивной науки и психофизиологии (см. п. 2.1.4).

Развитие когнитивной психологии сопровождалось смещением акцентов в исследованиях интерференции: они сконцентрировались на выявлении причин забывания, имеющем большую практическую значимость. Оценка взаимовлияния элементов памяти с помощью эффекта интерференции проводилась для изучения предполагаемых структур, которые формируются или модифицируются при научении. Например, Л. Постмэн и коллеги сформулировали предположение о том, что торможение действует не на отдельные элементы памяти, а на их совокупности, соответствующие спискам заучиваемого материала (Postman et al., 1968). «Селекторный механизм», обеспечивающий выбор нужной совокупности, характеризуется некоторой инерцией, приводящей к интерференции (в соответствии с полученными данными, эта инерция нивелируется в течение получаса). Авторы опирались на представление о «генерализованной конкуренции ответов» (generalized response competition), согласно которому в борьбе за выражение в поведении при интерференции участвуют связи не отдельного стимула и ответов, а целого набора стимулов (response set). Принадлежность «ответов» к такому набору определяется степенью сходства материалов, их отнесенностью к одной категории (см. также Blank, 2002) и временем обучения. Как утверждали Л. Постмэн и коллеги, в эксперименте целостность набора ответов проявляется при чередовании заданий и состоит в том, что испытуемые часто дают ответы на основе их принадлежности одному набору. Таким образом было сформулировано объяснение того, что воспроизводиться могут и «слабые» ответы, т. е. характеризующиеся малой ассоциативной силой. Исследования такого рода, по словам М. Андерсона, в 1970-е годы завершили «классическую эру интерференции в исследованиях памяти» (Anderson, 2003, p. 415).

Итак, ассоциативная интерференция не позволяла объяснить, как при необходимости из памяти извлекаются элементы или связи, имеющие минимальную ассоциативную силу (Tallet et al., 2010; см. обзор: Anderson, 2003). Было сделано предположение, что преодолеть торможение, связанное с ассоциативной интерференцией, позволяют процессы исполнительного контроля (см. п. 2.1.3). Вследствие этого изменилась и интерференционная гипотеза забывания (оказалось, что забывание не является простым следствием научения). Дальнейшая судьба этой гипотезы и современные исследования забывания представлены нами в отдельной главе, а здесь мы проследим применение эффекта интерференции в исследованиях «систем памяти» и в когнитивной психологии.

Интерференция и системы памяти

В первой главе мы уже демонстрировали, что эффект интерференции используется как индикатор консолидации памяти разных видов. В некоторых исследованиях эффект интерференции даже служит основой для определения консолидации памяти — через устойчивость к ретроактивной интерференции (Kraauer et al., 2005). В то же время представления о «системах памяти» связываются с феноменами интерференции и за пределами исследования консолидации. Например, в качестве различий между видами памяти указывается, что декларативное знание в целом более «гибко», чем процедурное (Squire, 1992): оно с большей легкостью используется в новом контексте, в то время как процедурное знание «загерметизировано в условиях научения» (Foerde et al., 2006, p. 11782). Кроме того, поскольку считается, что формирование декларативной памяти в большей степени зависит от «рабочей памяти», чем формирование навыков, то декларативная память более чувствительна к отвлечению на выполнение дополнительных заданий. Другими словами, декларативная память больше подвержена интерференции.

Еще одно направление исследований памяти разных видов, не связанное с консолидацией, основано на следующем рассуждении: если при введении дополнительного задания наблюдается эффект интерференции, то обе формы поведения — используемые в основном и в дополнительном задании — относят к одному виду памяти; если он не выявляется, то их относят к разным видам. В ряде работ формулировались ограничения на использование этой логики (Bock et al., 2001; Zach et al., 2005). Тем не менее, она применяется в исследованиях памяти (Lau-Zhu et al., 2019; Squire, 1992), в том числе в процессе обучения категоризации (Waldron, Ashby, 2001) и в работах, направленных на изучение внутренних моделей движения (Kraauer et al., 1999; Tong et al., 2002).

В когнитивной психологии представления о декларативной и процедурной памяти были операционализированы как «память о фактах» и «память о правилах», соответственно. В результате при изучении интерференции в разных системах памяти была предложена одна интересная гипотеза. Дж. Андерсон в 1997 г. предположил, что если используется декларативная память, то воспроизведение «симметрично». Это значит, что после заучивания ассоциативных пар показатели поведения будут сходными независимо от того, что необ-

ходимо сделать: вспомнить второе слово из пары при предъявлении первого или наоборот. В том случае если испытуемый использует недекларативную память, воспроизведение несимметрично. Хотя валидность таких критериев для определения системы памяти не доказана (Rehder, 2001), важно отметить, что представление о системах памяти развивается в рамках исследований когнитивных процессов.

Некоторую противоречивость представлениям о видах памяти придают допущения о возможном участии обеих — декларативной и процедурной — систем в формировании нового поведения (Foerde et al., 2006; Ofen-Noy et al., 2003). Так, К. Форде и др. проводили картирование мозговой активности человека с помощью магнитно-резонансной томографии при выполнении задания на вероятностную классификацию. В качестве показателя вовлечения структуры мозга в поведение они использовали корреляцию степени ее активации с точностью выполнения этого задания. Оказалось, что такая корреляция наблюдается при анализе активности медиальной височной доли (считающейся основой декларативной памяти). При введении дополнительного задания, выполнявшегося одновременно с основным, эта корреляция «переходила» в стриатум (связываемый с формированием двигательных навыков, т. е. с процедурной памятью). При этом эффекта интерференции по поведенческим показателям выявлено не было. Мозговое обеспечение поведения при дальнейшем выполнении основного задания (без дополнительного) зависело от того, было ли дополнительное задание при обучении. Авторы сделали вывод, что некоторые формы поведения могут обеспечиваться любой системой памяти; это зависит от ситуации обучения (Foerde et al., 2006): у человека преобладает декларативная система памяти, но она чувствительна к отвлечению на дополнительное задание. Поэтому если одновременно выполняется два задания, то повышается роль процедурной памяти. Кроме того, эти же авторы считают, что при воспроизведении поведения системы памяти борются за свое участие в обеспечении этого поведения. Следовательно, вовлечение системы памяти в обеспечение поведения зависит от предшествующего опыта — от того, в какой системе памяти он был зафиксирован. На наш взгляд, в этих утверждениях имеется несоответствие между предполагаемым формированием избыточной памяти в обеих системах при обучении, с одной стороны, и их конкуренцией при выполнении дефинитивного поведения, с другой. Размытость критериев систем памяти усиливается ввиду того, что вовлечение гиппокампа

или стриатума в научение зависит от условий задачи, фармакологических веществ (Foerde et al., 2006), индивидуальных качеств испытуемого, ситуации или конкретного случая (Rehder, 2001).

С нашей точки зрения, несоответствие между идентификацией систем памяти и нечетким разграничением между ними объясняется тем, что поведение осуществляется при одновременной актуализации систем, сформированных на разных этапах индивидуального развития (подробнее см. главу 1). По-видимому, формирование недекларативной памяти сопровождается перестройкой более раннего опыта, чем формирование декларативной памяти, сопровождающееся перестройкой более нового опыта. Изучение своеобразия форм памяти, характеризующихся разными закономерностями, актуально, так как разные формы памяти предполагают деятельность, направленную на достижение разных целей и задач разной сложности (см., например: Блонский, 2001).

2.1.3. Эффект интерференции с позиций когнитивной психологии

Как мы уже отмечали, окончание «классической эры интерференции в исследованиях памяти» было обусловлено неспособностью объяснить воспроизведение «слабых» элементов памяти через ассоциативную интерференцию (Anderson, 2003, p. 415). В рамках когнитивного подхода было сделано предположение о том, что преодолеть торможение, связанное с ассоциативной интерференцией, позволяют процессы исполнительного контроля (см., например: Baddeley, 1992; Smith, Jonides, 1999; о моделях памяти в когнитивной психологии см.: Ребеко, 1999, с. 171–200). Интерференция рассматривается в литературе как эффект взаимодействия элементов «низкого уровня», который может быть преодолен за счет когнитивных процессов, например, за счет формирования «ментальной схемы» (Tse et al., 2007), осуществляющей контроль организма над собственным поведением (Anderson, 2003; Cohen, Robertson, 2011; Kuhl et al., 2012).

С точки зрения модели рабочей памяти Бэддэли, процессы исполнительного контроля обеспечивают соответствие поведения его целям, управление поведением (например, остановка поведения при смене задач), торможение нерелевантных ответов и т. д. (Baddeley, 1992). Поэтому появилась возможность с помощью эффекта интерференции изучать процессы когнитивного контроля, в частности, при преодолении интерференции в рабочей памяти в условиях че-

редования заданий, их одновременного выполнения или при неоднозначности стимулов.

При изучении процессов контроля поведения эффект интерференции рассматривается как снижение показателей точности и/или скорости выполнения заданий при необходимости (или появлении возможности) осуществить несколько форм поведения. Спектр этих исследований включает чередование заданий, в том числе заданий разной трудности, а также одновременное выполнение заданий: тогда проводят сравнение показателей одновременного выполнения двух заданий с показателями их выполнения по отдельности, — в частности, чередование «бивалентных стимулов», предполагающих два возможных ответа (как в задаче Р. Струпа), и «унивалентных (однозначных) стимулов» (см., например: Lien et al., 2006). Показатели ответов на бивалентные и унивалентные стимулы сравниваются между собой для оценки характеристик контроля поведения, а также могут быть сопоставлены с данными функциональной нейронами (D'Esposito et al., 1999).

Классический эффект интерференции, как ретроактивной, так и проактивной, также можно рассматривать как частный случай одновременного выполнения двух задач: текущей задачи и «задачи на игнорирование» (Аллахвердов, 1993, 2006). Действительно, в ситуации интерференции при обучении выполнению второй формы поведения испытуемый вынужден выполнять новое задание так, как будто он забыл предшествующее (по-видимому, для такого забывания у организма есть специальные средства — см. главу 4 и п. 4.3.2). Иными словами, вступают в конфликт два несовместимых требования (Vock et al., 2001): научиться выполнению нового задания, что происходит с использованием имеющегося опыта, и научиться «неиспользованию» части этого опыта (подробнее см. ниже). В то же время показано, что в условиях проактивной интерференции опыт выполнения первого задания, уже неактуальный, используется при выполнении второго, сходного с первым, задания (Kuhl et al., 2012). В этом исследовании оценку степени активации зон мозга проводили как при первоначальном заучивании соответствий между словами и изображениями, так и при последующем заучивании новых соответствий. С помощью классификатора, обученного на материале первого сканирования, авторы идентифицировали паттерны фМРТ-активаций, специфичных для первого и второго заучиваний. Более выраженная активация зон, связанных с воспроизведением

старого материала, сопровождалась снижением эффективности воспроизведения нового (и повышением активности передней цингулярной коры). Большая степень активации зон верхней лобной доли во время запоминания была связана с меньшей интерференцией при последующем воспроизведении.

Именно такие процессы, интерпретируемые как контроль (торможение) произвольных действий, находятся в фокусе внимания когнитивной психологии. Например, при заучивании и воспроизведении пар слов в условиях интерференции выявлены дополнительные активации правой дорзолатеральной префронтальной коры (при повреждении этой зоны среди прочего нарушается память на последовательность событий), по сравнению с выполнением того же задания без интерференции (Henson et al., 2002).

Таким образом, с одной стороны, эффект интерференции можно рассматривать как следствие выполнения двойного задания независимо от того, какие промежутки времени разделяют обучение одной и второй форм поведения. С другой стороны, выполнение двойной задачи может рассматриваться как чередование, поскольку не исключено, что «одновременное» выполнение достигается индивидом за счет частого чередования двух форм поведения. Таким образом, процессы, лежащие в основе эффектов интерференции при чередовании, выполнении двойной задачи или обучении двум сходным формам поведения, могут быть принципиально близкими.

Интерференция при чередовании заданий

В исследованиях с чередованием заданий в качестве меры интерференции используются показатели перехода от одной формы поведения к другой. В основе этих работ лежит предположение, что при научении каждому заданию формируется отдельный набор ассоциативных связей, а затем при смене задания происходит «переключение» между этими наборами за счет действия «контрольного» процесса: селективного механизма (Postman et al., 1968; Postman, Underwood, 1973), установки на задачу (Rogers, Monsell, 1995), обратного торможения (Maug, Keele, 2000) и т. п. Считается, что переключение, обеспечиваемое этим когнитивным процессом, требует времени. Поэтому, оценивая затраты времени на переход от одного задания к другому, можно выявить степень вовлечения процессов когнитивного контроля (отсюда термин «цена переключения»). Термин «switch cost» («цена переключения») ввел Артур Джерсилд в 1927 г. Он обучал испытуе-

мых выполнению двух заданий, предъявлял им по несколько проб подряд и оценивал время перехода к каждой новой пробе. Джерсилл выявил, что время перехода к следующей пробе больше, если происходит смена задания (Jersild, 1927; см. также: Блинникова и др., 2007).

Для оценки цены переключения Р. Роджерс и С. Монселл использовали методику альтернативных серий (alternative runs paradigm): каждый испытуемый выполняет два задания (А и В), чередующихся по две пробы (ААВВАА...), или четыре пробы подряд (Rogers, Monsell, 1995). «Ценой переключения» называют разность времени перехода к новой пробе (например, пробе задания А) после смены (ВА) и после сохранения задания (АА). В последующих исследованиях было обосновано как то, что более трудное бивалентное задание связано с большей «ценой переключения» и имеет эффект проактивной интерференции по отношению к менее трудному унивалентному заданию, следующему за ним (Karayanidis et al., 2003; Rogers, Monsell, 1995), так и влияние предшествующего задания (Блинникова и др., 2006; Lien et al., 2006). При этом эффект интерференции, оцениваемый как «цена переключения», не ограничивается двумя пробами: если число проб каждого задания увеличить (например, АААВВВВВ...), то эффект проактивной интерференции выявляется и дальше по мере их выполнения (Rogers, Monsell, 1995). Также показано, что эффект интерференции связан с режимом чередования проб (Морошкина, 2006). Таким образом, чередование форм поведения не является простым переходом (собственно, не является «переключением») между окончательно сформированными совокупностями элементов опыта.

Возможность чередования, по-видимому, требует формирования нового элемента индивидуального опыта. Так, эффективное чередование обеспечивается не применением готового «надассоциативного» механизма, а связано с обучением переключению при выполнении конкретных заданий. Интерес к регистрации показателей чередования нескольких форм поведения («переключения») возник при изучении формирования нового опыта по методике условного рефлекса. Было известно, что за предъявлением идентичных сигналов может следовать разное поведение в зависимости от различных условий или их сочетания (времени суток, наличия дополнительного сигнала и т.д.; см.: Асратян, 1958). Один из вариантов методики «условнорефлекторного переключения» предполагает формирование двух вариантов двигательного поведения при предъявлении

одного и того же сигнала. То, какое из движений следует использовать, зависит от дополнительного условия. Показано, что «переключение» не является простой сменой одного движения на другое: переключение формируется в результате обучения (Тимофеева, 2002; см. также: Созинов и др., 2017).

Действительно, с использованием различия трудности бивалентных проб в задаче Р. Струпа (сложнее назвать цвет слова, чем прочитать название цвета), т. е. асимметрии между переходами от одного задания к другому и обратно, было показано: 1) характеристики «цены переключения» связаны не с текущим заданием, а с предшествующим; 2) «цена переключения» выявляется и при сохранении задания (АА), а не только после смены задания на другое (ВА); 3) имеет место долговременный негативный прайминг, т. е. «накопление» проактивной интерференции в течение всего эксперимента (Wylie, Allport, 2000). По мнению авторов, эти данные не объясняются простым переключением между двумя окончательно сформированными наборами «ответов», так как сформированный опыт модифицируется в каждой пробе.

Таким образом, эффект интерференции при чередовании форм поведения, по-видимому, является проявлением процесса формирования нового опыта смены заданий или процесса реализации этого опыта (см. главу 1). Поэтому для интерпретации результатов исследований такого рода необходимо отдельно рассматривать эксперименты, в которых индивиды с самого начала обучаются чередованию (или одновременному выполнению заданий), и эксперименты, в которых сначала предъявляются отдельные задания и только после их освоения появляется необходимость их чередования (или одновременного выполнения). В последнем случае чередующиеся формы поведения и их чередование могут быть рассмотрены как последовательные стадии научения. А чередование нескольких форм поведения в процессе обучения, как в первом случае, сильно усложняет задачу. Например, известно, что обучение вождению автомобиля проводят на тренажерах и специальных площадках до тех пор, пока ученик не «освоит» управление. Затем возможен выезд в город, где, управляя автомобилем, необходимо учитывать требования знаков, наличие других автомобилей, пешеходов и т. д. При этом инструктор подсказывает ученику направление движения. Естественно, что если ученику придется сразу учиться управлению автомобилем в городе и с необходимостью выбирать маршрут, то задача обучения сильно

усложнится: потребуется формирование нового опыта переключения между всеми этими заданиями. Можно предполагать, что и последующее вождение станет не таким успешным, как при последовательной тренировке. Однако это предположение преждевременно и восходит к временам, когда характеристики научения оценивались по показателям обучающих серий. Как известно из исследований контекстной интерференции, обучение с чередованием взаимоисключающих заданий может быть эффективней, чем последовательное.

При обучении с чередованием смена заданий происходит часто (например, в каждой пробе) и они обычно предъявляются в случайном порядке. При последовательном («блочном») обучении очередное задание предъявляется только после полного освоения предшествующего. Несмотря на большую трудность по отчетам участников и более медленную динамику по сравнению с блочным обучением, обучение с чередованием может приводить к более эффективному выполнению заданий при воспроизведении (например: Smith et al., 2003) и переносе научения (Albaret, Thon, 1998). Этот эффект получил название контекстной интерференции (contextual interference, см. Lee, Simon, 2002). Хотя выполнение дополнительного задания в новом пространственном контексте обычно снижает эффект интерференции (Peters et al., 2013; Rodriguez et al., 1993), термин «контекстная интерференция» появился на основе предположения, что источником интерференции при обучении с чередованием заданий в случайном порядке является контекст других заданий. Эффект контекстной интерференции в фундаментальных исследованиях многократно (и в основном) продемонстрирован для двигательных навыков, а также для сложных когнитивных задач (см., например: Cross et al., 2007). В то же время в прикладных работах он чаще воспроизводится с использованием сложных когнитивных заданий (Vareiros et al., 2007).

Отличие опыта смены заданий при обучении с частым чередованием от опыта, формирующегося при последовательном обучении, выражается в степени вовлечения в обеспечение поведения разных зон мозга человека: в группе с чередованием (по отношению к группе с последовательным обучением) по мере тренировки увеличивается степень активации сенсомоторной коры и латеральной части затылочной доли; обратное сравнение показывает динамику в мозжечке и парагиппокампальной извилине (Cross et al., 2007). С точки зрения анализа когнитивных процессов, эти результаты означают, по мнению авторов работы, что обучение с чередованием вынужда-

ет участников к более раннему планированию предстоящих действий (в том числе при последующем воспроизведении поведения).

В другом исследовании активности мозга животных при обучении с чередованием заданий в случайном порядке крысы искали еду по запаху (Peters et al., 2013). Животному предъявляли пару чашечек, в одной из которых лежала еда. Увидеть еду животное не могло, так как чашки были заполнены специальным песком. Песок каждой чашки был пропитан одорантом. Пары запахов оставались постоянными (например, запах ванили всегда был в паре с запахом банана), и в каждой паре только один запах указывал на наличие пищи в чашке (например, еда всегда там, где банан). Как и в исследованиях с запоминанием пар слов, животных обучали целому «списку» таких пар (в данном случае 8 пар). Одной группе животных при обучении пары предъявлялись в квазислучайном порядке (8 сессий по 8 разных пар), а другой группе одну и ту же пару предъявляли до достижения критериального уровня точности поведения и только после этого переходили к другой паре. Иными словами, вторую группу обучали «последовательно», а не «смешанно». Половине животных каждой группы проводили инактивацию медиальной префронтальной коры (мПФК, медиальные зоны ПФК крыс считаются гомологичными дорзо-латеральной ПФК приматов) с помощью инъекций мусцимола через катетер над прелимбической/инфралимбической корой (другой половине группы вводили физраствор). Выявили, что инактивация мПФК при обучении приводит к снижению точности поведения по сравнению с контролем. Это снижение одинаково характеризовало любую из восьми сессий «смешанного» обучения. Что касается последующего теста, он значительно хуже выполнялся животными с инактивированной мПФК. При «последовательном» предъявлении запахов в ходе обучения более низкая точность у животных с инактивацией проявлялась неравномерно: этот эффект не наблюдался для первой пары запахов, затем нарастал в течение двух-пяти пар, а начиная с шестой снова исчезал. Авторы предполагают, что наличие при последовательном обучении сессий без эффекта инактивации связано с режимом предъявления пар: «смешанное» предъявление в большей степени требует преодоления эффекта интерференции, для которого необходима мПФК (Peters et al., 2013).

Существуют, однако, и представления о том, что чередование не требует активации дополнительных областей мозга, обеспечивающих контроль поведения. Так, в исследовании активности мозга

людей, уже освоивших несколько задач, проводили фМРТ-сканирование в различных условиях: либо предсказуемого, либо непредсказуемого времени появления событий (постоянный или псевдослучайный интервал), предсказуемой или непредсказуемой смены задания (каждые две пробы или псевдослучайно), а также в ситуации одновременного выполнения двух заданий (Dreher et al., 2002). Участников просили определять характеристики букв, которые могли быть гласными или согласными, строчными или заглавными, зелеными или красными (цвет означал, какое задание выполнять). Задания состояли в том, чтобы нажимать на клавишу при предъявлении гласной буквы или при предъявлении заглавной. Одновременное выполнение заданий требовало действий по обоим правилам. По показателям активности мозга авторы не выявили зон мозга, активирующихся в связи со сменой заданий, но не активирующихся в одиночных заданиях. Тем не менее, этот результат был получен путем сравнения активаций в двойном задании и активаций, связанных со сменой задания (в свою очередь вычисленных по отношению к усредненному сигналу двух одиночных заданий). Авторы констатируют, что выполнение заданий, требующее «исполнительного контроля», связано с активацией «фронтально-теменной сети» медиальных структур, но зон, специфически связанных со сменой заданий, не было выявлено (Dreher et al., 2002). Однако в этом же исследовании показано, что степень активации дорзо-латеральной ПФК коррелирует со скоростью поведения при смене заданий. Таким образом, при обучении чередованию происходит не формирование «переключателя» между двумя наборами элементов опыта, неизменно обеспечивающими выполнение заданий, а научение, предполагающее как реорганизацию имеющегося опыта, так и формирование новых элементов.

Несмотря на то, что данные функциональной нейрoанатoмии демонстрируют перестройку активности мозга при обучении чередованию, для более содержательного описания реорганизации опыта необходимы результаты регистрации активности отдельных нейронов. Они тем более необходимы, что статистические процедуры обработки сигнала фМРТ допускают высокую вероятность ошибки первого рода (Eklund et al., 2016). В то же время данные регистрации активности отдельных нейронов позволяют создать описание мозгового обеспечения поведения и реконструировать структуру индивидуального опыта. Результаты нашего исследования мозгового обеспечения чередования заданий показывают, что при выполнении

заданий после «смешанного» обучения выявляется меньше нейронов, активирующихся при выполнении обоих заданий, чем после последовательного обучения (см., например: Созинов, 2008; более подробно результаты этого исследования представлены в п. 2.1.4).

На основе приведенных данных, полученных как во время обучения выполнению чередующихся заданий, так и после полного освоения чередования, можно сделать вывод, что формирование «переключения» есть не столько усовершенствование универсальных процессов управления существующим опытом, сколько формирование нового опыта чередования конкретных заданий. Поэтому ситуация чередования дает возможность исследования формирования новых элементов опыта и взаимодействия элементов, сформированных на разных этапах научения. В наименьшей степени взаимодействие элементов опыта проявляется в ситуации одновременного выполнения двух заданий, которая в литературе также рассматривается с точки зрения интерференции.

Интерференция при одновременном выполнении двух заданий

Результаты исследований эффекта интерференции при одновременном выполнении двух заданий, как уже было сказано, представляют особый интерес с точки зрения когнитивной психологии, так как эффект интерференции после обучения дополнительному заданию и при чередовании можно рассмотреть как следствие одновременного выполнения двух задач: текущей экспериментальной задачи и задачи на «игнорирование» собственного прошлого опыта (Аллахвердов, 1993; Аллахвердов, Аллахвердов, 2014; Henson et al., 2002; Jimura et al., 2009). По-видимому, наиболее известное проявление эффекта интерференции — во время выполнения известного теста Струпа (Stroop, 1935) — также является примером задачи на «игнорирование». Поэтому неудивительно, что именно в конфликтных пробах скоростные показатели выполнения задания в наибольшей степени зависят от режима предъявления проб разного типа в ходе научения (Уточкин, Большакова, 2010). Также с этой точки зрения интересно, что при инактивации некоторых зон мозга эффект интерференции может уменьшиться. Так, удаление гиппокампа может вызывать не только нарушение обучения и памяти, обусловленное интерференцией (например: Mahut et al., 1982), но и временное улучшение обучения (Han et al., 1998), в том числе чередованию (Пигарева, 1980), в виде снижения эффекта проактивной интерференции.

Ю.-С. Хан и соавторы показали, что повреждение гиппокампа может сопровождаться снижением эффекта проактивной интерференции (Han et al., 1998). В исследовании, проведенном на крысах, и здоровые животные, и животные с поврежденным гиппокампом одинаково успешно осваивали новое поведение различения двух сочетаний сигналов, если интервал между пробами составлял восемь минут. Однако другим животным интервал между пробами сокращали до одной минуты, и все они в этом случае демонстрировали снижение скорости обучения, но скорость обучения здоровых животных уменьшалась сильнее, чем животных с повреждением гиппокампа. В то же время авторы варьировали и межпробный интервал в период тестирования нового поведения и показали, что полученные результаты связаны с эффектом проактивной интерференции: при повреждении гиппокампа животные в меньшей степени используют результат предыдущей пробы для предсказания последующей.

Если эффект интерференции обусловлен использованием прошлого опыта (см. п. 1.3.10; также: Сварник, 2016), такое улучшение может быть следствием недоступности последнего из-за нарушения необходимой для этого улучшения согласованной активности нейронов. Тогда снижение проактивной интерференции при нарушении нормальной активности нейронов данной зоны должно зависеть от того, какое поведение было сформировано первым, и от того, в какой степени оно усвоено. Действительно, в томографическом исследовании активности мозга, которое мы обсуждали в параграфе «», выявлено, что после автоматизации основного задания дополнительное уже не вызывает ни эффекта интерференции, ни соответствующего снижения активации в перекрывающихся областях мозга (Rémy et al., 2010). Что касается последовательности заданий, Д. Коэн и Э. Робертсон предъявляли участникам два задания — на запоминание слов и на формирование навыка, которые характеризуются эффектом интерференции, если их предъявлять без перерыва (Cohen, Robertson, 2011). Используя транскраниальную магнитную стимуляцию (ТМС) после научения выполнению второго задания, они продемонстрировали возможность предотвратить эффект интерференции. Важно, что для этого оказалось необходимым проводить ТМС разных зон мозга в зависимости от последовательности заданий: если первым предъявляли вербальное задание, то при тестировании через 12 часов устранение интерференции происходило при ТМС вентролатеральной ПФК, а если первым предъявляли за-

дание с формированием двигательного навыка, то устранение происходило при ТМС первичной моторной коры.

В современной литературе на тему одновременного выполнения заданий доминируют исследования того, какие модификации процессов, лежащих в основе реализации двух форм поведения по отдельности, позволяют выполнять их одновременно (т. е. выполнять «двойное» задание). С одной стороны, как по характеристикам поведения (например: Котов, Котова, 2018), так и по показателям активности мозга выполнение двух заданий отличается от «суммы» их выполнения по одному: оно характеризуется меньшей точностью и скоростью поведения и сопровождается активацией зон мозга, не активирующихся ни в одном из заданий в отдельности (Foerde et al., 2006). Иными словами, двойное задание выполняется при активации «третьего» набора структур, не являющегося сочетанием наборов, выявленных при выполнении первого и второго заданий. Например, в исследовании мозгового обеспечения чередования, рассмотренного нами в предыдущем разделе (Dreher et al., 2002), было показано, что в условии двойного задания по сравнению с усредненным сигналом от каждого из заданий активировались средняя и верхняя лобные извилины, теменная борозда, правая верхняя височная извилина и мозжечок.

С другой стороны, существуют данные, не соответствующие предположению о «загрузке рабочей памяти» в условиях интерференции. В частности, в исследовании Ф. Реми с коллегами не выявлено отдельной области, которая включалась бы при одновременном выполнении заданий (Rémy et al., 2010). Авторы придерживаются гипотезы о том, что интерференция обусловлена перекрывающейся активацией зон мозга, которые обеспечивают выполнение каждого задания. Для проверки этого предположения они выбрали два задания на зрительный поиск, выполнение которых, согласно данным литературы, связано с активацией одних и тех же префронтальных и теменных зон мозга человека, и проводили фМРТ-сканирование мозга участников во время их выполнения. На основе полученных результатов они делают вывод, что интерференция возникает в том случае, когда выполнение заданий требует вовлечения перекрывающихся областей мозга. Поэтому данные задания претендуют на вовлечение одних и тех же ресурсов нервной системы, «борются за области мозга» (ibid., p. 2526). В условии двойного задания активировались левая средняя лобная извилина, первичные сенсомоторные зоны, пре-

моторная, дополнительная моторная зоны и передняя цингулярная кора. Авторы указывают, что все структуры, активные в двойном задании, были активны хотя бы в одном из одиночных. Выявлено, что на поздней стадии научения, по сравнению с ранней, активации «расходятся», их перекрытие уменьшается, что связано с повышением показателей выполнения двойного задания по мере тренировки.

Означают ли приведенные данные, что выполнение двойного задания может сопровождаться «суммарной» активацией зон, вовлекающихся при выполнении одиночных заданий? В обсуждаемом нами исследовании показано, что хотя префронтальные и теменные структуры активируются как при выполнении двойного задания, так и одиночных, в первом случае их активация может быть меньше, чем можно ожидать, исходя из суммы двух активностей (*ibid.*). На основе этого результата авторы делают вывод, что активность при выполнении двух заданий — это не сумма активностей для выполнения каждого из них. Также показано, что на ранних этапах научения ЗЦК активна при одиночном выполнении каждого задания, а при выполнении двойного задания активна ПЦК, а с помощью МРТ установлено, что активации в различных областях мозга различаются при выполнении одного задания и при одновременном выполнении двух заданий, хотя в поведении эффект интерференции не выявляется (Foerde et al., 2006; подробнее об этой работе см. п. 2.1.2). В их число входят ЗЦК и области медиальной височной доли (характеристики активации зон цингулярной коры важны также применительно к методике наших исследований, см. п. 1.5.3). Эти результаты соответствуют данным об изменении степени активации ЗЦК при увеличении трудности текущего поведения (Karayanidis et al., 2003), однако в большей степени они свидетельствуют о качественных различиях мозгового обеспечения «одновременного» выполнения двух заданий по сравнению с выполнением каждого из них по отдельности.

Таким образом, мозговое обеспечение поведения при выполнении двойного задания отлично от сочетания активности, лежащей в основе выполнения одиночных заданий. Одновременное выполнение первого и второго заданий — это третье задание. Авторы, развивающие когнитивные представления, как правило, постулируют, что специфика двойной задачи обусловлена процессами, которые управляют использованием опыта выполнения одиночных заданий. Например, данные об активации «третьего» набора структур обсуждаются с точки зрения представления о «большей загруз-

ке рабочей памяти» при выполнении двойной задачи (Coccini et al., 2002). То же справедливо для описания активности мозга при чередовании заданий и в других условиях с интерференцией (Carter et al., 1998; D'Esposito et al., 1999). С нашей точки зрения, изменение поведения осуществляется за счет формирования и/или модификации опыта, т.е. является результатом научения. Поэтому мы считаем, что активация «третьего» набора зон мозга отражает именно процесс формирования структуры опыта, позволяющей выполнять эту «третью» задачу.

Гипотезы устранения интерференции

Процессы «контроля поведения», как правило, связываются с активностью лобных долей головного мозга человека. Так, показано, что воспроизведение слов в условиях проактивной интерференции сопровождается активацией зон ПФК. Выявлено, что ПФК активируется в связи с «торможением» нерелевантных ответов, а отдельные области ПФК — в связи с «управлением» поведением при переключении (Smith, Jonides, 1999). Однако эффект интерференции можно установить по активности мозга, даже если он не проявляется в ошибках или увеличении времени ответа: активация вентролатеральной ПФК в бивалентных пробах по сравнению с унивалентными выявляется и при отсутствии эффекта интерференции в показателях поведения (Jimura et al., 2009). Авторы делают вывод, что активация этой зоны связана не с торможением неподходящего поведения, а с устранением проактивной интерференции как таковой.

С нашей точки зрения, специфика мозгового обеспечения выполнения двойной задачи заключается в формировании опыта выполнения данной двойной задачи, т.е. такой новой системной организации активности нейронов, которая обеспечивает это поведение. В соответствии с нашими представлениями, при этом задействуется и модифицируется прошлый опыт, изменяются отношения между его элементами.

В большинстве исследований, призванных описать характеристики когнитивных процессов, устраняющих интерференцию, анализируются процессы, «сдерживающие» поведение: под контролем понимается наличие возможности остановить то или иное действие или воспоминание (см., например: Anderson et al., 2016). В случае двойного задания этот процесс изучается через «торможение нерелевантного ответа», в случае чередования — через прерывание теку-

щего набора действий, в случае дополнительного задания — через «подавление» ранее сформированного поведения, в случае стресса — через «регрессию», т. е. снижение вклада высококодифференцированных систем (подавление нового опыта) и т. д. (Kireev et al., 2021). Однако новый опыт выполнения двойного задания как зафиксированный в согласовании активности нейронов разных специализаций обеспечивает возможность выполнять поведение. Иными словами, «контроль поведения» — это реализация опыта; его формирование требует научения, следовательно — согласования элементов опыта. По-видимому, специфика организации такого поведения состоит в возможности не использовать опыт без необходимости забывания (см. также: Нуркова, Гофман, 2016б).

В начале этой главы мы обсуждали работу Г. Петерса и др., в которой показано, что при инактивации префронтальной коры крысы успешно обучаются выполнению одной задачи, однако не справляются с одновременным выполнением нескольких (Peters et al., 2013). Новизна этого исследования состоит в том, что нарушение поведения при инактивации мПФК проявляется не только при необходимости торможения памяти, но и при необходимости воспроизведения. Авторы делают вывод, что мПФК обеспечивает не столько приписываемые ей когнитивные функции (выбор стратегии, управление вниманием, торможение ранее заготовленного поведения и т. д., так как здесь показано нарушение поведения и без необходимости использовать эти «функции»), сколько преодоление интерференции вообще (противоречий разного рода, в том числе интерференции между стратегиями и формами поведения). С нашей точки зрения, многообразие форм интерференции, устранение которых связывается с мПФК, объясняется тем, что в ходе выполнения поведения используется не «функция» данной зоны мозга, а индивидуальный опыт решения конкретной задачи. По-видимому, для формирования нового индивидуального опыта выполнения двойной задачи необходимо вовлечение нейронов мПФК, в результате чего инактивация этой области мозга сказывается на одновременном выполнении двух форм поведения.

В исследовании Д. Коэна и Э. Робертсона эффект ретроактивной интерференции был выявлен при предъявлении заданий в любой последовательности (Cohen, Robertson, 2011). При этом ТМС проводили не во время выполнения заданий, а после завершения обучения. Это было связано с гипотезой авторов о том, что эффект интер-

ференции является результатом активного согласования процессов памяти разного типа, а не конкуренции ответов (в случае последней эффект интерференции устранялся бы при ТМС любой из двух зон). Таким образом, гипотеза «конкуренции ответов» не соответствует не только результатам исследований «контроля поведения» (в которых показана возможность проявления в поведении «более слабого ответа», см. ниже в этом разделе), но и другим результатам исследований мозговой активности в ходе выполнения заданий. С нашей точки зрения, ТМС в данном исследовании привела к изменению согласованной активности нейронов, необходимой для модификации опыта выполнения первого задания, послужившего основой для формирования нового опыта выполнения второго задания.

Для постановки задачи нашего исследования системных процессов, обуславливающих эффект интерференции, результаты которого будут изложены ниже, важны данные анализа вовлечения нейронов цингулярной коры в процессы устранения интерференции. Для изучения процессов формирования нового и модификации ранее сформированного опыта именно в ней мы проводили регистрацию активности нейронов (см. п. 1.5.3). Показано, что площадь поверхности передней и в особенности задней дорзальной зон цингулярной коры отрицательно связана с интерференцией (Козловский и др., 2012). Б. Б. Величковский с соавт. обосновывают, что устранение интерференции может происходить за счет «оперативного» использования долговременной памяти, и связывают это использование с активностью цингулярной коры (Величковский, Никонова, Румянцев, 2015). В то же время активации нейронов цингулярной коры отражают как процессы формирования нового, так и использования ранее (до обучения в эксперименте) сформированного опыта (Горкин, Шевченко, 1995; Кузина и др., 2015; Полякова, Сварник, 2015; Сварник и др., 2011; Созинов и др., 2012, 2015; Торопова и др., 2018; Alexandrov et al., 2001; Freeman, Gabriel, 1999; Insel, Takehara-Nishiuchi, 2013; Smith et al., 2018; Weible, 2013). Можно предположить, что формирование нового опыта выполнения заданий или опыта их чередования происходит во многом за счет специализации нейронов цингулярной коры, а также за счет использования прошлого опыта, реализация которого обеспечивается уже специализированными нейронами ПЦК и ЗЦК. Исследования с регистрацией различных показателей активности этих зон, в том числе выполненные в нашей лаборатории, обсуждаются в разделе 1.5. Развиваемые нами

представления о процессах, лежащих в основе обсуждаемых здесь эффектов, были подробно изложены выше, в главе второй. Кратко можно охарактеризовать интерференцию как следствие изменения индивидуального опыта при научении – формирования структуры опыта за счет «добавки» (системы), образованной при научении и реконсолидационных изменений ранее сформированных систем. Условием такого изменения является использование соответствующего опыта (актуализация имеющихся систем). Именно поэтому условием выявления эффекта интерференции, как правило, называют сходство между заданиями. Так, Б. Андервуд указывает, что среди всех изучавшихся факторов интерференции не вызывает сомнения только сходство материалов (Underwood, 1957). А. Р. Лурия показал, что наибольший эффект интерференции у пациентов с различными поражениями мозга наблюдается при «гомогенной мнестической деятельности» (Лурия, 1971а; см. также: Фам, Акбарова, 1971). М. Андерсон и Дж. Нили используют понятие сходства в определении интерференции (Anderson, Neely, 1996), а многие модели автоматизации поведения включают фактор сходства заданий (Rehder, 2001). С нашей точки зрения, в случае последовательного предъявления двух заданий проактивная интерференция может быть связана с использованием прошлого опыта, а ретроактивная – с текущей его реорганизацией (Созинов и др., 2013).

Итак, эффект интерференции в рамках представлений о когнитивных процессах связывается с выбором ответа из набора известных альтернатив. Однако, в отличие от ассоциативной интерференции, выбор ответа, с этой точки зрения, осуществляется не на основе силы ассоциативных связей (конкуренции), а под влиянием специальных механизмов контроля поведения, которые делают возможным воспроизведение «слабого» ответа, исходя из целей и условий поведения. Соответственно, обосновывается фундаментальное различие между процессами «хранения информации» и «управления поведением» с помощью этой информации (Smith, Jonides, 1999). Далее на основе данных функциональной анатомии делается вывод о том, какой аспект когнитивного контроля выполняет та или иная зона мозга. Соответственно, когда по мере тренировки поведения степень активации этих зон снижается, говорят о снижении необходимости «контроля» (Tracy et al., 2003).

Несмотря на использование методов современной нейронауки, в когнитивных исследованиях эффекта интерференции редко учи-

тываются представления о консолидации памяти и ее реорганизации при воспроизведении. Как утверждает Дж. Уикстед, идея консолидации, являющаяся базовым подходом в нейронауке, в психологических теориях памяти и забывания едва упоминается (Wixted, 2004) (примеры использования представлений о консолидации см. в работах: Корж, 2009; Nadel, Hardt, 2011). Хотя эффект интерференции оценивается как динамический, акцент делается на таких его характеристиках, которые выявляются при постоянном интервале времени между заданиями.

В отечественной психологии описание закономерностей работы памяти в большей степени основано на учете принципов организации целенаправленного действия (см., например: Анохин, 1973; Ляудис, 2011; Нуркова, Гофман, 2016а). Эти принципы постулируются и в когнитивной психологии (Найссер, 1983; и др.), но, на наш взгляд, экспериментальное воплощение они в большей степени получили в рамках исследований Н. А. Бернштейна: например, в его теории сенсорных коррекций рассматриваются эффекты переноса и интерференции двигательных навыков (Бернштейн, 1997). Автор объясняет, почему перенос иногда не выявляется между внешне сходными движениями и, наоборот, выявляется между несходными: он основан на использовании ранее сформированных автоматизмов, но «автоматизмы – это не движения, а коррекции» (там же, с. 247). «Сукцессивные интерференции», по Н. А. Бернштейну, – это, по существу, отрицательный перенос навыка: движения одного уровня организации вступают в противоречие, не связанное с конкретными исполнительными органами. В то же время «симультанные интерференции» связаны с противоречием между движениями на разных уровнях организации с помощью одного исполнительного органа. Таким образом, Н. А. Бернштейн раскрывает содержательную сторону взаимодействия структур (коррекций) разных уровней: интерферировать могут как движения одной руки, так и, например, режимы телесного равновесия. Действительно, для оценки субъективного, содержательного сходства между формами поведения необходимо представление о «содержании» организации поведения, связанной с активностью субъекта (Александров, Крылов, 2005; Анохин, 1968; Бернштейн, 1997; Брушлинский, Сергиенко, 1998; Крылов, Александров, 2009; Леонтьев, 1975; Пономарев, 1976; Смирнов, 1966; и др.).

Помимо психологии научения и памяти эффект интерференции используется и в других психологических исследованиях (Аллахвер-

дов, 2006; Батова, Хомская, 1984; Киреева, 2006; Колышкин, 2002), в том числе нейропсихологических (Козловский, 2012; Лурия, 19716; Chang et al., 2010; и др.). В частности, эффект Р. Струпа, не связанный с забыванием и выявляющийся без процедуры обучения (Stroop, 1935), успешно используется в современных работах (см., например: Уточкин, Большакова, 2010).

2.1.4. Эффект интерференции с точки зрения системной психофизиологии

В системной психофизиологии поведение понимается как реализация систем (элементов опыта), сформированных на разных этапах индивидуального развития и собирающихся в определенную структуру – структуру индивидуального опыта. По-видимому, эффект интерференции является проявлением такого частного случая изменения этой структуры, при котором новый опыт формируется на основе ранее сформированного, но последний не должен меняться (специализация без аккомодационной реконсолидации; см. раздел 1.3). С нашей точки зрения, это невозможно, поэтому устранение эффекта интерференции предполагает, что новый опыт выполнения второго задания становится надстройкой не столько над опытом первого задания, сколько над более ранним опытом – отчасти и тем, который стал основой для первого (см. рисунок 9). Можно предположить, что формирование такой структуры опыта (более «разветвленной», предполагающей наличие альтернатив – слева на рисунке 9) требует больше времени, чем формирование согласованной «однонаправленной» структуры, в которой новый опыт формируется на основе ранее сформированного, изменяет и дополняет его (справа). Как показано слева на рисунке 9, формирование новой системы (Н2) происходит на поздних этапах научения выполнению предшествующего задания, когда система Н1 служит основой для формирования Н2. Относительно большое число общих для Н2 и Н1 нейронов обозначено перекрытием соответствующих групп нейронов (овалов). Эффект интерференции в этом случае выражен незначительно. Как показано справа на рисунке 9, новая система Н2 формируется на ранних этапах научения выполнению предшествующего задания, когда процесс консолидации не закончен, и нейроны обеспечивающей его системы Н1 не могут в такой же степени вовлекаться в обеспечение обеих форм поведения (перекрытие овалов меньше). По-видимому, эффект

интерференции имеет место, так как новая система Н2 формируется так, как будто Н1 еще нет, т. е. на основе более «старого» опыта (С).

В последнем случае более «независимое» воспроизведение сходных заданий предполагает возможность использования сигнала (химической «метки» или «знака»), указывающего на то, какое из заданий следует выполнять и какое ранее выполнялось. Можно предположить, что использование таких сигналов определяет специфику декларативной памяти (по отношению к недекларативной), дает возможность «оперирования» единицами опыта, — в частности, смены и чередования нескольких форм поведения. Кроме того, забывание «по пути сбоя доступа» (в том числе т. н. «когнитивное торможение») относится ко всем видам памяти, в том числе индивидуальным и коллективным амнезогенным практикам (Нуркова, Гофман, 2022). кроме недекларативной (Нуркова, Гофман, 2016б). С точки зрения структуры опыта, формирование декларативной памяти, понятий, научение чередованию и исполнительному контролю имеют в своей основе сходные системные процессы (о подобии неосознаваемых процессов памяти и тормозных процессов см.: Kireev et al., 2021).

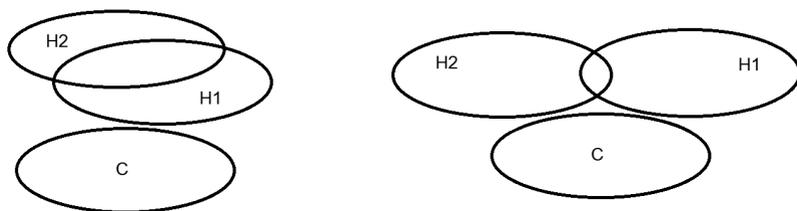


Рис. 9. Структура опыта в ситуации интерференции (пояснения см. в тексте)

Действительно, то, что два процесса формирования нового опыта могут интерферировать, показано с помощью оценки времени хода при формировании компетенции в стратегической игре (Александров, 2006). Если два процесса формирования нового опыта не могут сосуществовать без интерференции, то наличие эффекта интерференции показывает, что еще не закончены изменения структуры опыта, которые требуются в данных условиях. Эффект консолидации (изменение первого поведения при научении второму на ранних этапах формирования первого, но не на поздних, п. 1.3.3) также показывает, что в случае «разветвленной» структуры формирова-

ние альтернативных единиц опыта требует времени. Возможно, когда «разветвленная» структура опыта сформирована, она дает некоторые преимущества в отношении показателей выполнения заданий, по сравнению с более «однонаправленной» структурой. Следовательно, можно предположить, что при смешанном обучении формируется структура опыта, которая обеспечивает более выраженную дифференциацию двух форм поведения, в том числе при последующей их реализации, чем при последовательном обучении. Известно, что распределенное обучение оказывается более эффективным, чем «массированное» (например: Sisti et al., 2007). Однако речь идет не о распределении времени, а о «смешанном» предъявлении нескольких заданий сразу вместо последовательного предъявления. По-видимому, опыт, формируемый при «смешанном» обучении, обеспечивает также более «детальное» взаимодействие со средой в рамках каждого задания, что соответствует одному из объяснений контекстной интерференции (см.: Lee, Simon, 2002).

Следует учитывать, что в исследованиях интерференции испытуемые часто не знают, какое из двух сходных заданий им предстоит выполнять, а какое больше никогда не встретится. Поэтому формируемая структура опыта должна обеспечивать возможность выполнения каждого задания в отдельности. Именно по этой причине на ранних этапах формирования такой структуры опыта ошибки при выполнении заданий интерпретируются как проявление конкуренции «ответов» и управления этой конкуренцией со стороны исполнительных процессов (см. п. 2.1.3). С нашей точки зрения, альтернативность двух единиц опыта и процесс торможения в данном случае являются не механизмом работы памяти, а частным случаем структуры опыта, адекватной задаче.

Другим вариантом, более характерным для исследований эффекта проактивной интерференции, является осведомленность о том, что ранее сформированный опыт больше не понадобится. При наличии такой «инструкции на забывание» первого поведения при формировании второго формирование нового опыта выполнения второго задания не исключает модификации ранее сформированного опыта выполнения первого. В то же время эта модификация должна привести к тому, чтобы ранее сформированный опыт не использовался: новое поведение нужно выполнять так, как будто оно может быть сформировано независимо от прошлого опыта. Инструкцией на забывание также можно назвать методику «угашения» ранее

сформированного поведения. Этот вариант формирования структуры опыта более подробно рассмотрен в разделе 4.3.2. Здесь мы лишь скажем, что эффект интерференции показывает: «забывание» поведения — это проявление не избавления от соответствующих систем, а определенного их «размещения» в новой структуре опыта.

Почему эффект интерференции зависит от интервала времени между заданиями? Варьирование интервала времени между заданиями — это варьирование структуры индивидуального опыта, который используется при введении нового задания. Вероятно, в ходе тренировки, а также просто с течением времени происходит согласование нового и предшествовавшего опыта, и при введении промежуточной задачи через длительное время после основной актуализируется индивидуальный опыт, имеющий более согласованную структуру. Другими авторами процесс изменения структуры опыта описывается как формирование когнитивной схемы, освобождение следа памяти от информации о контексте обучения, консолидация памяти (в значении ее «упрочения»), трансформация, символизация и т. п. (Бартлетт, 1959; Корж, 2009; Кроткова, 2012; Пиаже, 1994; Dudai et al., 2015; McKenzie, Eichenbaum, 2011; Nadel, Hardt, 2011; Tonegawa et al., 2018; Winocur et al., 2010), и даже (на основании данных активности нейронов моторной коры) как снижение генерализованности и повышение специфичности (Paz et al., 2005). В частности, Н. Н. Корж высказывала предположение, что феноменология консолидации памяти связана не с тем, что консолидируется новая память, а с тем, что новая память «вводится» в прошлый опыт (фиксация новой памяти, как она считает, практически мгновенна) (Корж, 1984). Как мы неоднократно отмечали, проверка гипотез такого рода требует идентификации показателей активности нейронов, изменения которых связаны с формированием новых систем, и показателей, отражающих модификацию систем, сформированных до обучения данному новому поведению (Александров, 1989, 2005; Alexandrov et al., 2001; см. также п. 1.3.4).

Активность мозга, сопровождающая выполнение поведения, меняется как по мере тренировки (Paz et al., 2005; Thorn et al., 2010), так и без тренировки с течением времени (например: Dudai et al., 2015; Furman et al., 2012; Tonegawa et al., 2018), в том числе по показателям вовлечения ЗЦК (Bontempi et al., 1999) и активности нейронов в этой зоне (Кузина и др., 2015; Созинов и др., 2015; Freeman, Gabriel, 1999; Gabriel, 1993; Weible et al., 2012). Об изменениях структуры опыта мож-

но судить и по тому, что «пластичность поведения» (скорость модификации при изменении условий) меняется с изменением интервала между экспериментами с обучением животных (Бережной, Никольская, 2012), и по характеристикам ЭЭГ (Гаврилов, 1987). Последний феномен хорошо известен в педагогике и психологии как эффект распределения обучения (spacing effect) (Sisti et al., 2007).

Предположение о различиях системной организации внешне сходного поведения между группами испытуемых с разным «расписанием» обучения основано на наших представлениях о формировании опыта (см. главу 1) и неоднократно проверялось в исследованиях нашей лаборатории (см. обзоры: Александров и др., 2015; Alexandrov, 2008). В нашем исследовании состав наборов специализаций нейронов сравнивали между группами животных, по-разному обученных пищедобывательному поведению, выполняемому двумя способами (с помощью потягивания за кольца или нажатия на педали, расположенные на двух симметричных сторонах экспериментальной камеры) (Созинов, 2008; краткое изложение см.: Созинов, 2012, Эксперимент 1). Животных первой группы обучали «последовательно» – потягиванию за кольцо на одной стороне камеры с трехдневным повторением этого поведения после достижения критерия обученности, затем так же на второй стороне, после чего обучали нажатию на педаль с повторениями. Животных второй группы обучали «смешанно» и с меньшими интервалами: нажатию на педаль сразу после обучения потягиванию на одной стороне (затем животные чередовали эти две формы поведения), после чего ту же процедуру использовали для обучения потягиванию и нажатию на второй стороне. Таким образом, обучение пищедобывательному поведению вторым способом происходило на фоне прошлого опыта (получения пищи вторым способом) разной степени сформированности. В первой группе животных второй способ вводили не менее чем через трое суток после обучения первому способу; во второй – в течение трех часов после обучения.

Анализ показателей поведения животных не выявил эффекта интерференции и позволил доказать, что последовательность обучения, различная для животных групп с коротким и длинным интервалом, не сказывается на эффекте переноса, который имеет место в отношении потягивания за кольцо на первой и второй сторонах камеры. Кроме того, время научения переходу сходно между группами, несмотря на то что животных группы с коротким интервалом

обучали смене способов поведения, а животных группы с длинным — смене стороны экспериментальной камеры. По доле эффективных циклов в дефинитивном поведении группы также оказались сходны. В то же время были получены различия по показателям чередования форм дефинитивного поведения: животные группы с коротким интервалом «переходили» к выполнению поведения первым способом с большим числом ошибочных проб, чем животные группы с длинным. Известно, что увеличение времени перехода к определенному поведению называется эффектом интерференции и также связывается с процессами контроля поведения (см., например: Monsell, 2003). Следовательно, по показателям дефинитивного поведения животных был выявлен эффект ретроактивной интерференции в группе с коротким интервалом.

Активность нейронов регистрировали при выполнении животными поведения двумя способами после завершения процедур обучения, когда поведение животных разных групп выполняется сходно (между группами различались только показатели смены способов поведения, подробнее см.: Созинов, 2008) и в одной и той же последовательности циклов. Были проанализированы данные активности 250 нейронов ЗЦК мозга кроликов (AP +9–10 мм, ML 1–2 мм). Регистрацию активности нейронов проводили стеклянными микроэлектродами (КС1, 2,5 М; 2–6 МОм на частоте 1 кГц). Каждый нейрон классифицировали в соответствии с набором актов, в которых у данного нейрона наблюдали активации при каждом выполнении этого акта, т. е. классифицировали в соответствии со специализацией относительно соответствующих систем. Критерии для установления специализации нейронов, способы регистрации их активности и поведенческих отметок были описаны ранее (см., например: Alexandrov et al., 2001). В рамках этой классификации специализированные нейроны делятся на две группы: Н-нейроны, предположительно специализированные при научении в экспериментальной камере (относительно «новых» систем, см. также главу 1); и С-нейроны, по-видимому, специализировавшиеся до научения в эксперименте (относительно «старых» систем, см. рисунок 10: активации этого нейрона наблюдаются при любом повороте животного, т. е. и к кольцу/педали, и к кормушке как с левой, так и с правой стороны экспериментальной камеры).

Н-нейроны были разделены на два типа: 1) нейроны, у которых специфическая активность сходна как при использовании кольца, так и педали (см. рисунок 11); 2) нейроны, у которых специфичес-

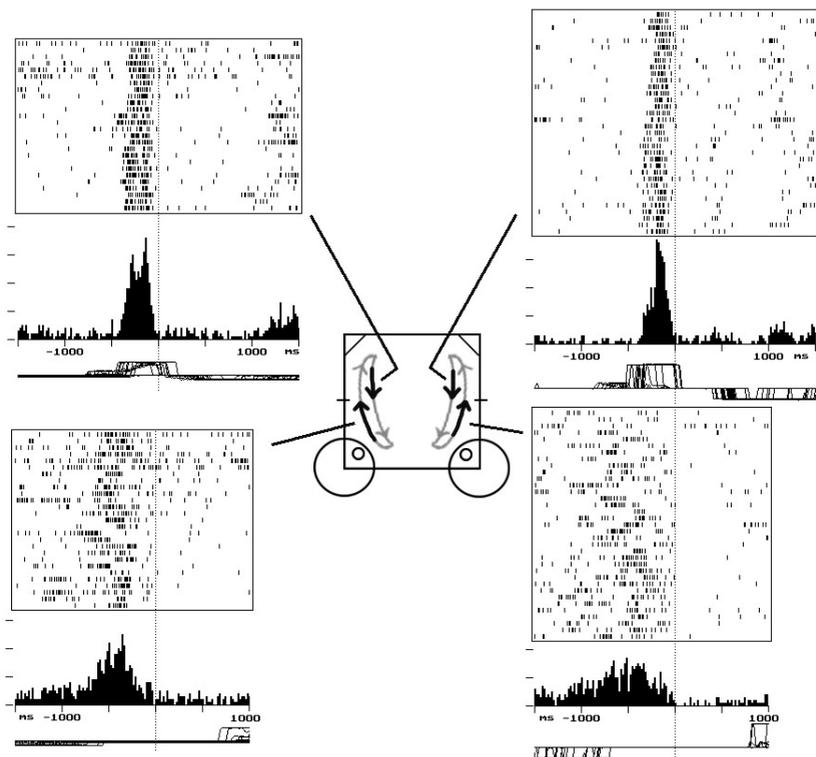


Рис. 10. Графики активности С-нейрона 4с20, предположительно специализировавшегося до научения в эксперименте.

Обозначения: серыми стрелками показаны перемещения животного по экспериментальной камере, как на рисунке 2, в при выполнении циклического поведения на двух сторонах камеры, черными стрелками – периоды активации нейрона. ms – миллисекунды, вертикальная черта – момент перемещения головы животного вдоль середины боковой стенки клетки при движении от кормушки (нижние графики) и от кольца/педали (верхние графики) на левой (слева) и правой (справа) сторонах камеры. Остальные обозначения как на рисунке 3

кая активность отличается при выполнении поведения двумя способами (см. рисунок 12: активации на при нажатии на педаль более вариативны по отношению к реперной точке, чем при потягивании за кольцо, поскольку более вариативно само движение, но все активации находятся в пределах акта отхода от кормушки).

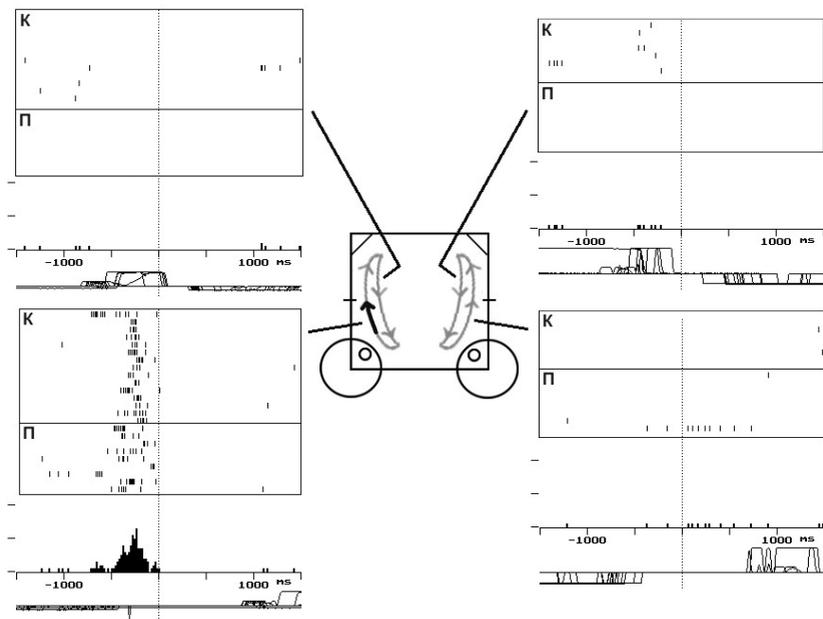


Рис. 11. Графики активности Н-нейрона 4b24, специализированного относительно поворота в сторону левой педали или левого кольца (нижний левый график) и сходным образом активирующегося при выполнении поведения способом потягивания за кольцо (К) и нажатия на педаль (П).
Обозначения: как на рисунке 10

Соотношение числа Н-нейронов первого и второго типов оказалось связано с тем, на каком этапе научения вводили новое поведение при том, что доля Н- и С-нейронов в двух группах животных была сходной (см. рисунок 13). Кроме того, было подсчитано число нейронов, специализированных относительно актов потягивания за кольцо и нажатия на педаль на одной стороне экспериментальной камеры (Н-нейроны первого типа). Часть этих нейронов активировалась только на первой по порядку обучения стороне камеры, оставшаяся часть – на второй стороне. Соотношение этих частей в группе животных, обученных с коротким интервалом, оказалось равным (по три нейрона). В группе обученных с длинным интервалом большая часть таких нейронов активировалась на первой стороне: их обнаружено значительно больше, чем у другой группы животных (по показателям поведения на второй стороне, по сравнению

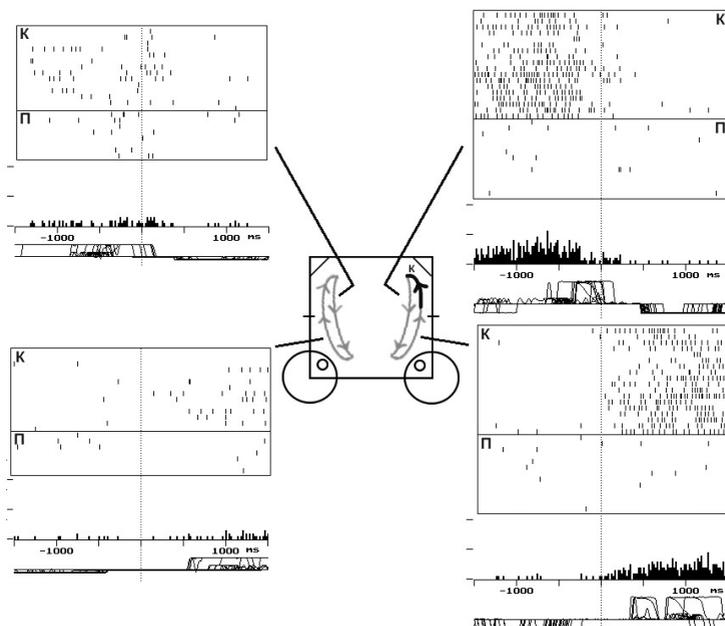


Рис. 12. Графики активности Н-нейрона 5с17, специализированного относительно подхода и потягивания правого кольца (верхняя часть двух графиков справа) и по-разному активирующегося при выполнении поведения способом потягивания за кольцо и нажатия на педаль.

Обозначения: как на рисунке 10

с первой, различий между группами животных не выявлено). Следовательно, нейроны одинаковой специализации – относительно актов потягивания и нажатия – в разной степени послужили основой для формирования нового поведения на второй стороне. Мы предполагаем, что это связано с тем, на каком этапе научения потягиванию за кольцо вводится новое поведение – нажатие на педаль.

Таким образом, набор специализированных нейронов, обеспечивающих выполнение нового поведения, связан с тем, на каком этапе обучения одному новому поведению было введено второе. На основе результатов нашего исследования можно полагать, что обучение с коротким интервалом приводит к большей дифференцированности двух способов поведения (или «большей проработанности», что на практике выявляется не при любых условиях, – см.: Varгейс et al., 2007) и к меньшему вовлечению прошлого опыта в обеспече-

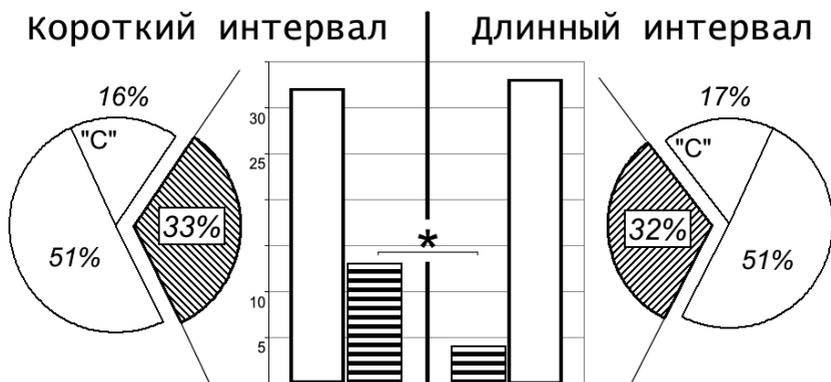


Рис. 13. Доли Н-нейронов в общем числе зарегистрированных клеток в группе с коротким и длинным интервалом между обучением потягиванию за кольцо и нажатию на педаль.

Обозначения: круговые диаграммы показывают доли специализированных нейронов (белый сектор – неидентифицированные нейроны, сектор «С» – С-нейроны, заштрихованный сектор – Н-нейроны). На гистограмме: число Н-нейронов, сходно (белый) и различно активирующихся (штриховка); * – наличие достоверного различия

ние нового поведения, чем обучение с длинным интервалом. Вероятно, это связано с тем, что несформированная (несогласованная) структура прошлого опыта может в меньшей мере служить основой для формирования нового, чем это возможно после завершения ключевых фаз консолидационного процесса. Возможно, именно поэтому при длинном интервале более выражено вовлечение прошлого опыта в обеспечение нового поведения (Созинов, 2008; Созинов и др., 2009). В то же время результаты оценки показателей эффективности поведения в подобных исследованиях нельзя назвать однозначными. Обычно «распределенное» обучение оказывается более эффективным по показателям формирования, повторения и переноса научения, чем «смешанное» (Sisti et al., 2007), однако в других исследованиях различий не обнаруживается (Studer et al., 2010), а нередко они оказываются обратными (Simon et al., 2008) или зависящими от задания (Smith et al., 2003). Согласно нашим представлениям, характеристики поведения являются не следствием сочетания факторов и применения процедур, а проявлением структуры опыта. Поэтому эффективность того или другого способа распределения процедур

обучения должна оцениваться применительно к конкретному материалу и его дальнейшему использованию. Полученные нами результаты показывают, что при распределенном обучении структура опыта может быть более «смешанной», а при смешанном обучении – более «дифференцированной».

Итак, на основе анализа результатов исследований эффекта интерференции можно сделать вывод, что он оценивается как снижение показателей эффективности нового поведения после выполнения дополнительной задачи. Его связывают с взаимодействием компонентов памяти, обусловленным общностью их содержания. Во второй половине XX в. произошел переход от изучения содержания и причин эффекта интерференции к использованию его как методики. С содержательной стороны, он отражает структурированность психического и проявляется при сходстве «интерферирующих» форм поведения. С методической стороны, он зависит от времени и используется как индикатор консолидации памяти. Эти две стороны эффекта интерференции считались ключевыми, соответственно, в психологии и нейробиологии, и два эти подхода начали «соприкасаться» лишь в 2000-е годы. Эффект интерференции применим для изучения памяти, поскольку выявляет взаимодействие элементов опыта индивида. Для реализации этой возможности необходимы междисциплинарные проекты, основанные на результатах нейробиологических и психологических исследований.

Наше понимание эффекта интерференции основано на предположении, что он отражает как характеристики формирования нового опыта индивида, так и реорганизацию прошлого опыта (аккомодационную реконсолидацию) и служит проявлением процесса формирования структуры индивидуального опыта, т. е. частью динамики памяти, а не конкуренции «готовых» ответов при воспроизведении поведения. Эффект ретроактивной интерференции можно лишь с большими ограничениями использовать как критерий «консолидации нового следа памяти», так как для этого необходимо разграничение процессов формирования нового опыта и процессов реорганизации прошлого опыта (Александров, 2005; McKenzie, Eichenbaum, 2011). По-видимому, согласование уже сформированных и новых элементов опыта (т. е. изменение *структуры* опыта, определяющейся, как было отмечено, не только набором элементов, но и отношениями между ними) необходимо для сохранения свойства целостности субъекта. В настоящее время различие между процессами

формирования нового опыта и реорганизации прошлого можно провести с помощью анализа активности отдельных нейронов, а также без регистрации нейронов в работах, в которых методами психофизиологии и экспериментальной психологии изучается структура индивидуального опыта участников эксперимента (Александров, 2006; Апанович и др., 2021; Sozinov et al., 2020).

2.2. Перенос научения

Эффект переноса научения заключается в изменении показателей скорости и точности формирования нового поведения в связи с наличием ранее сформированного опыта. Представления о переносе сформировались в педагогике задолго до психологии. Основой педагогической практики была доктрина формальной дисциплины. Согласно этой доктрине, при обучении в школе формируются не только специфические навыки и знания по отдельным предметам. Смысл этих знаний переносится (обобщается) на формирование мышления в целом, на развитие общих способностей (Олсон, Хегенхан, 2004, с. 419). Поэтому психологи начали изучать эффект переноса, и первый же из них, Э. Торндайк, выступил с критикой формальной дисциплины, сформулировав теорию идентичных элементов (там же). Эту критику разделял Л. С. Выготский, а в 1928 г. Ч. Брэй писал, что объяснение переноса развитием способности более неприемлемо в психологии, поскольку это «чисто вербальное объяснение» (Выготский, 2005, с. 233; Bray, 1928, p. 446).

Отказ от представлений о развитии способности требовал ответа на вопрос, что переносится (по-видимому, так же, как и на вопрос, что запоминается). Классические представления о переносе предполагали следующее. Буквально «перенос» означал, что, сформировав некоторую память при научении, мы можем в готовом виде использовать ее в новых условиях. Однако, как уже отчасти было сказано про интерференцию и будет обосновано ниже, в настоящее время трудно утверждать наличие специфического «процесса переноса».

Термин «перенос» утратил и свое буквальное значение перенесения тождественных компонентов движения в новые условия (Общая психология, 2006; Bray, 1928). В настоящее время переносом научения называют широкий спектр феноменов (см.: Александров, 2006, с. 127–132; Dudai, 2004, p. 247–248) от «ближнего» (Perkins, Salomon, 1992) или «специфического» (Royer et al., 2006) переноса конкретных

навыков (например, «интермануальный» перенос, при котором выполнение движений одной рукой ускоряет обучение этому движению другой рукой (Bray, 1928)) до переноса принципа (Краткий..., 1985, с. 239), обучения научению (Harlow, 1949) или обучения самому «навыку переноса» (McKeachie, 1987).

2.2.1. Перенос существует?

Формальный критерий для разделения эффекта проактивной интерференции и отрицательного переноса предлагает Э. Рэйд: когда речь идет об отрицательном переносе, акцент следует делать на влиянии предшествующего опыта на процесс научения новому поведению (Reid, 1981). Отрицательный перенос оценивают с помощью показателей *научения* (в значении «приобретения») новому поведению, сопоставляя группы испытуемых, получивших дополнительное задание или отдых. А проактивная интерференция — это влияние прошлого опыта на *воспроизведение* ранее приобретенного нового поведения. Ее оценка предполагает, что такие же две группы испытуемых имеют сходную динамику научения. Однако при последующем воспроизведении результаты группы, получившей дополнительное задание, оказываются сниженными. Причины неразберихи в терминологии Э. Рэйда видят в том, что представления разных авторов о «приобретении» и «воспроизведении» памяти различны.

В экспериментальной технике несложно придумать критерии или процедуры, разделяющие этап научения и этап воспроизведения. Но на этом основании не следует утверждать, что в их основе лежат разные процессы. Разделение процессов, лежащих в основе научения и воспроизведения, предполагает, что в какой-то момент происходит стабилизация мозгового обеспечения поведения и показателей точности и скорости поведения и ранее сформированный опыт начинает использоваться полностью и в неизменном виде — поведение «повторяется» (Postman, 1966; Robinson, 1927). Однако, если меняется контекст поведения, то применение имеющегося опыта уже называют не научением, а переносом. Более того, если поведение «воспроизводится» после значительного перерыва, то ранее сформированный опыт также используется, но, видимо, как-то иначе, поскольку его характеристики и показатели реализации меняются (см., например: Bartlett, 1995; Dudai, 2004). Представления об изменениях памяти в ходе консолидации после научения новому (фено-

мен ретроактивной интерференции) и/или при забывании показывают, что мы не можем использовать опыт полностью в том же виде (подробнее см. предыдущий раздел и главу 4). Более того, высказываются сомнения, что процесс модификации памяти о конкретном эпизоде вообще когда-либо заканчивается (Dudai, 2012).

В ряде современных исследований показано, какие мозговые структуры активируются при «приобретении» и «воспроизведении» поведения. Показаны как различия наборов этих структур (Cisek, Kalaska, 2010; Tracy et al., 2003), так и сходства (Nyberg, 2002). Например, степень активации ЗЦК сходна в первом и втором процессах (воспроизведении недавней, равно как и отставленной памяти) при выполнении пространственной задачи (Sutherland, Hoising, 1993). Также вовлечение ЗЦК выявляется при воспроизведении аверсивного поведения (и необходимо для его выполнения) как на ранних, так и на поздних этапах научения (Gabriel, 1991; Katche et al., 2013). Однако функционально-анатомические исследования не позволяют ни подтвердить, ни опровергнуть различие процессов, лежащих в основе «приобретения» и «воспроизведения», так как не позволяют разделить показатели активности мозга, связанные с формированием нового и модификацией ранее сформированного опыта (Александров, 2005).

С одной стороны, при «приобретении» нового поведения используется прошлый опыт, а не только формируется новый, т. е. научение включает «воспроизведение». С другой, не происходит буквального «воспроизведения», так как ранее сформированный опыт меняется с течением времени (см. раздел 1.3), а условия воспроизведения никогда не совпадают полностью (McKeachie, 1987). Поэтому и «приобретение», и «воспроизведение» характеризуются как использованием прошлого опыта, так и новизной (о различных вариантах изменения структуры опыта см.: Александров, 2005). Кроме того, соотношение относительно «нового» и «старого» опыта может быть разным в зависимости от возраста испытуемых (Горкин и др., 2017) и протокола предъявления компонентов задания (их последовательности и времени предъявления) (Александров и др., 1999; Горкин, Шевченко, 1995; Кузина и др., 2015; Созинов, 2008).

В исследованиях с длительной регистрацией активности отдельных нейронов неоднократно продемонстрировано, что связь выполнения поведения с активацией нейрона (Clopath et al., 2017; Matsuo, 2015; McMahon et al., 2014; Reijmers et al., 2007; Thompson, Best, 1990)

и его специализацией (Горкин, Шевченко, 1990) сохраняется на протяжении всего периода регистрации, который в отдельных случаях достигает нескольких лет (см. также раздел 1.4). В то же время мозговое обеспечение поведения, оцениваемое по составу наборов специализированных нейронов, меняется с течением времени (Кузина и др., 2015), по мере тренировки (Созинов и др., 2015) и в связи с необходимостью изменения поведения (Clopath et al., 2017). Следовательно, как мы уже отмечали, «повторение» поведения не является повторением: на последовательных стадиях формирования поведение имеет различное мозговое обеспечение (подробнее см. раздел 1.5).

«Повторения» не происходит и в пределах одной экспериментальной процедуры: внешне «одно и то же» поведение реализуется субъектом как «повторение без повторения» (Бернштейн, 1996), что проявляется и в результатах исследований с регистрацией активности мозга (Александров и др., 1999; Созинов и др., 2017; Alexandrov, 2008; Malagon-Vina et al., 2018). Таким образом, «воспроизведение» чего-либо субъектом (в значении повторного прокручивания «записи») по показателям мозговой активности не регистрируется. Даже «повторное проигрывание» последовательностей активаций нейронов, несмотря на свое название, не является повторением: оно включает генерирование новых последовательностей в соответствии с решением поведенческой задачи (Gupta et al., 2010). «Повторное проигрывание» (replay) (Skaggs, McNaughton, 1996) регистрируется при анализе последовательности активаций нейронов (как правило, пирамидных клеток гиппокампа) и заключается в сходстве между последовательностями, которые отсутствовали до и появились во время обучения индивида новому поведению, и последовательностями, которые регистрируются во время высокочастотных всплесков синхронизированной активности (sharp-wave ripples, SPW-R) при бодрствовании и во время сна. В работе под руководством Ю. Бужаки показано, что во время SPW-R, которые часто следуют за получением поощрения, в активности нейронов прослеживается «проигрывание» эпизодов прохождения лабиринта (Yang et al., 2024). При этом на основе импульсной активности больших наборов нейронов оказалось возможным декодировать местоположение животного и номер блока пробежек по лабиринту (блок состоял из пяти прохождений лабиринта). Если по активности нейронов можно отличить выполнение первой пятёрки прохождений лабиринта от второй, третьей и т. д., то пол-

ного повторения активности нейронов, лежащей в основе реализации поведения, при повторении поведения не происходит. Авторы также предполагают, что во время «проигрывания» в период SPW-R при бодрствовании происходит селекция (мечение) тех наборов нейронов, активность которых ранее привела к получению поощрения, а позже, во время сна, такие же высокочастотные события позволяют консолидировать память об отдельных эпизодах. Поэтому можно полагать, что повторением называется лишь выполнение поведения, которое воспринимается как «одно и то же» экспериментатором и (если исследование проводится на человеке) участником эксперимента (см. также: Alexandrov, 2008).

В таком широком понимании значение понятия «перенос» может совпадать по смыслу с научением и даже выполнением любого поведения, так как все они могут включать как использование опыта, так и новизну. Перенос и научение оказываются неразличимы в рамках идентификации процессов «приобретения» и «воспроизведения». Поэтому существование переноса научения (как процесса, по определению отличного от научения) может быть поставлено под сомнение. Это сомнение имеет глубокие корни в педагогической литературе (Marton, 2006; Packer, 2001). Исторически отождествление научения и переноса связано с отрицанием «формальной дисциплины», основанной на представлении о возможности специальной тренировки мышления – мышления вообще, мышления как способности, отдельной от памяти, восприятия и обыденных представлений (Выготский, 2005; Dewey, 1910).

Сходство научения и переноса заключается в идентификации имеющегося опыта, который «подходит» для реализации поведения в текущей ситуации. П. Я. Гальперин, например, описывал «ориентировочную основу выполнения действия» (Гальперин, 1985). С позиций теории функциональных систем П. К. Анохина акцептор результата действия позволяет сформировать афферентную модель будущего результата, и внешние сигналы сличаются с прогнозируемыми, а не с хранящимися в памяти: В. Б. Швырков называл это сличение «узнаванием» и считал, что оно лежит в основе реализации любого поведенческого акта (Анохин, 1973; Швырков, 1973). В то же время и модель результата, и достижение результата основаны на имеющемся опыте.

Р. Рескорла обосновывал, что выявление сходства и различия не требует научения (Rescorla, 1976). Однако научение, по-видимо-

му, требует выявления сходства и различия – того, что есть в опыте («одно и то же»), и того, что является новым. Как указывает Ф. Мартон, выделение свойства объекта зависит от признака, по которому он отличается от других объектов, поэтому последующие объекты влияют на образ, сформированный ранее («ретроспективный перенос») (Marton, 2006). Согласно сферической модели различения зрительных сигналов Ч. А. Измайлова и А. М. Черноризова и их представлению о языке зрительного восприятия, принципы работы которого авторы уподобляют принципам работы памяти, сравнение (для узнавания объектов) подчиняется правилам языка и основано на сосуществовании информационных единиц в пространстве различения (Измайлов, Черноризов, 2019). В то же время, когда мы встречаемся с новым объектом, то *создаем* признак, по которому он отличается от других знакомых объектов. Поэтому идентификация опыта, который используется субъектом как «одно и то же», может быть ключевым пунктом на пути описания специфики переноса (Alexandrov, 2008). Кроме того, выделение единиц опыта или знания принципиально для его передачи (Носуленко, Терехин, 2017).

Процессы, лежащие в основе «повторения» и научения, с позиций системной психофизиологии различаются не только формированием нового элемента опыта (так как возможен вариант научения без формирования нового элемента), но и характером реорганизации ранее сформированного опыта (реактивационная, аккомодационная и реорганизационная реконсолидация) (Александров, 2005). Подобным образом перенос и научение могут различаться тем, как меняется структура индивидуального опыта. По-видимому, научение и перенос состоят в идентификации «одного и того же», но если при научении ранее сформированный опыт служит основой для формирования нового и становится частью нового поведения, то перенос научения требует выделения (формирования) тех компонентов ранее сформированного опыта, которые применимы в новых условиях. Следовательно, хотя и научение, и перенос сопровождаются модификацией ранее сформированного опыта, перенос научения предполагает более значительную его перестройку. Показано, что перенос принципа выполнения первого задания на выполнение второго более выражен на ранних этапах научения первому заданию, когда соответствующая память считается «нестабильной», чем на поздних (Mosha, Robertson, 2016). Авторы оценивали эффект переноса принципа и эффект ретроактивной интерференции (повторно предъявляя

первое задание) и выявили связь переноса научения с интерференцией: снижение показателей выполнения первого задания (интерференция) оказалось тем больше, чем быстрее выполнялось второе (перенос). Они связывают возможность переноса принципа с нестабильностью памяти и предполагают, что нестабильность позволяет лабильно использовать память без привязки к конкретному заданию (запомнить абстрактные связи между элементами, а не сами элементы). Возможно, что этот эффект имеет место не только при формировании нового опыта, но и при его реактивации: именно поэтому обобщение материала нескольких занятий требует напоминания пройденного перед предъявлением нового (Marton, 2006), а у специалистов часто возникает «барьер прошлого опыта», мешающий увидеть простое решение задачи (Савенков, 2009).

2.2.2. Определения переноса

Как мы уже продемонстрировали в предыдущем разделе, в широком смысле перенос научения является необходимой частью любого научения. В чем необходимость этого понятия? Перенос научения следует рассматривать как с теоретической стороны (каким образом задействуется сформированный ранее опыт), так и с практической (как организовать образование, чтобы новые знания подходили к жизни вне школы). Поскольку различие научения и переноса, как минимум, необходимо для прикладных исследований, вопрос определения переноса имеет решение в практическом поле. Этому предположению соответствует и инструментальное, методическое определение эффекта переноса как «изменение выполнения или процесса приобретения навыка, умения или знания под влиянием ранее приобретенных навыков, умений или знаний» (Александров, 2006, с. 127). В исследовательских работах это «изменение» оценивается как различие между наборами данных (как правило, групп испытуемых) по определенному показателю и всегда является относительным: перенос как таковой не существует у одного индивида в одном задании (Marton, 2006). Вразрез с этими соображениями в образовании перенос (который считается одной из главных целей образования: Савенков, 2009; Marton, 2006) понимается скорее индивидуально: либо как способность быстро определять применимость имеющихся знаний к поиску решения самых разных задач, либо как умение учиться (Perkins, Salomon, 1994).

Приведенное нами определение переноса научения как изменения выполнения или процесса приобретения навыка, умения или знания обобщает различные проявления взаимодействия элементов памяти, включая перенос навыка и интерференцию. Действительно, характер влияния сформированных навыков на формирование новых может быть разным. Если опыт способствует (ускоряет, приводит к снижению числа ошибок) выполнению нового поведения, перенос называют положительным, если замедляет или ухудшает его – отрицательным. Как мы стремились показать в п. 2.1, выполнение сходных заданий с использованием вербального материала зачастую приводит к интерференции. При формировании «моторных» (Harlow, 1949) и «когнитивных» (Rehder, 2001) навыков сходство заданий чаще всего, наоборот, связано с положительным переносом.

Обращение к феномену проактивной интерференции, и особенно в работе Б. Андервуда, обнаруживает значительное его сходство с феноменом отрицательного переноса навыка (Ausubel, 1963; Underwood, 1957). Обосновано представление о том, что эффекты переноса и интерференции являются проявлениями взаимодействия элементов индивидуального опыта, что позволяет использовать понятия проактивной интерференции и отрицательного переноса как взаимозаменяемые (Александров, 2006). Подобным образом соотносятся понятия фасилитации и положительного переноса. С одной стороны, согласно определению, фасилитация – это улучшение воспроизведения вследствие предшествующего научения, облегчения или положительного переноса (Психологический..., 1996, с. 258), т.е. поведенческий феномен, причиной которого может быть положительный перенос. С другой стороны, классическое представление об интерференции и фасилитации не содержало понятия «переноса»: наоборот, интерференция, в отличие от переноса, связывалась с забыванием (см., например: Общая психология, 2006; Vock et al., 2001).

Поскольку определение переноса довольно широкое, выделяют типы переноса. Исчерпывающий обзор типов переноса приведен в специальной статье (Royer et al., 2006). Мы же будем упоминать и пояснять лишь некоторые из них по мере необходимости для целей настоящей работы. Термины «перенос навыка» и «перенос» будут использованы как синонимы (определение переноса см.: Краткий..., 1985, с. 239), хотя термин «перенос» распространяется на более сложные процессы, такие как обобщение, формирование понятий

и гипотез. Перенос по аналогии (перенос принципа) — это использование известного решения задачи для решения новой задачи сходного типа. В том случае, когда для решения предоставлены наводящие вопросы или подсказки, перенос называют информированным. В противном случае это «спонтанный перенос» (там же). Феномен переноса по аналогии используется в психологии, — в частности, для изучения творческого мышления (Пономарев, 1999).

В настоящем разделе мы проиллюстрируем сходство динамических свойств переноса научения и памяти млекопитающих, показывающее, что перенос не является отдельным процессом, действующим на память, — он ее неотъемлемое свойство и следствие существования структуры опыта.

2.2.3. Ключевые исследования

Представления о переносе навыка в психологии формировались в конце XIX — начале XX в., в том числе на основе обоснования целей образования, а первые исследования касались эффекта генерализации и латерального переноса (т. е. оценки показателей научения навыку совершения действий одной рукой или ногой после научения действовать другой рукой или ногой). Исследования латерального переноса проводились в рамках двух альтернативных взглядов (см.: Хегенхан, Олсон, 2004; Bray, 1928). С одной стороны, существовали теория идентичных элементов Э. Торндайка (и Р. Вудворта) и теория генерализации, поддерживаемая Э. Свифтом. Обе можно назвать «теориями общих элементов», а отличаются они тем, что вторая в большей степени делает акцент на анализе «осознанных» аспектов переноса. В их рамках перенос имеет место в той степени, в которой ситуация научения и новая ситуация обладают сходными элементами. Т. е. перенос навыка происходит при научении в новой ситуации, и при выполнении задания одной рукой мы одновременно обучаемся той «части» этого навыка, которую можем выполнить любой рукой или ногой. Эта точка зрения являлась следствием доктрины об «изолированности» рефлексов, согласно которой поведение строго приурочено к определенным нервным участкам мозга (критику этого подхода см.: Лешли, 1933, с. 197). С другой стороны, У. Дэвис предполагал, что перенос происходит при первоначальном научении: несмотря на то, что вторая рука не движется, нервные импульсы распространяются в ее моторные центры и/или мышцы (Bray,

1928; см. также: Руденко, 1980, с. 685); т.е. вторая конечность буквально тренируется вместе с первой в отсутствие видимого движения. Эта дискуссия не осталась полностью закрытой и в начале XX века, и в более поздних работах о латеральном переносе при научении выполнению второго задания (Parlow, Dewey, 1991).

В отечественной психологии эффект переноса между конечностями начал изучать В. М. Бехтерев в 1920-е годы (подробнее см.: Руденко, 1980). Эффект переноса интегрирован в теорию сенсорных коррекций Н. А. Бернштейна (Бернштейн, 1997, с. 272). Согласно этому представлению, «перенос по органу» осуществляется за счет интеграции «сенсорного поля» движения в целостное пространственное поле, не связанное с конкретной конечностью. Такое объяснение предполагает применение уровневого подхода (см. также: Tong, Flanagan, 2003).

Для того чтобы ответить на вопрос, что и как переносится, использовалось множество заданий и групп участников, обучающихся в разных условиях, что позволило выделить различные аспекты переноса. Так, Ч. Брэй варьировал инструкции к заданию и показал, что переносится метод, принцип выполнения и устранения ошибок, как это предполагает теория генерализации, но не только (Bray, 1928). Если метод выполнения задания описать в инструкции, не все испытуемые могут его использовать. Кроме того, эффект знания метода становится меньше собственно эффекта переноса с течением времени. Поэтому автор сделал вывод, что переносится не только «правило», но и навык или то, что мы сейчас бы назвали имплицитным научением. Также, по заключению автора, переносится чувство уверенности и отсутствие дискомфорта, связанного с экспериментальной ситуацией.

Первым исследователем мозговых основ эффекта переноса был К. Лешли. Из его представлений о распространении возбуждения в коре головного мозга следовало, что активизация навыка включает частичную активизацию всех тесно связанных систем навыков (Лешли, 1933). Отказ от принципа локализационизма привел его к выводу: «невозможно на основе нынешних наших знаний о нервной системе установить какой-либо предел разнообразия или степени возможного перенесения усвоенной деятельности» (Лешли, 1933, с. 197). Таким образом, результаты изучения мозгового обеспечения поведения поставили под сомнение буквальность понятия «перенос».

Для того чтобы оценить характер взаимодействия между элементами памяти, определить место переноса в общем устройстве памяти, М. Банч и М. Роджерс варьировали интервал времени между заданиями, которым обучались испытуемые (Bunch, Rogers, 1936). Это исследование было проведено на крысах, и в качестве заданий использовались два водных лабиринта. Показано, что эффект переноса навыка при поиске выхода из нового лабиринта максимален через один день, немного ниже через семь дней и едва выявляется через четырнадцать дней. По заключению авторов, динамика эффекта переноса сходна с динамикой самой памяти (тестируемой при прохождении старого лабиринта): наблюдается резкое улучшение в течение дня, которое в целом сохраняется в течение недели, а затем происходит снижение. Таким образом, интервал между заданиями связан с эффектом положительного переноса и динамика этого эффекта подобна динамике самой памяти (точнее, забывания).

Эффект переноса лег в основу известных исследований Г. Харлоу, которые позволили сформулировать представления о научении обучению (Harlow, 1949). Он показал, что животные могут постепенно (путем проб и ошибок) обучиться принципу решения задач, а затем демонстрировать почти мгновенное научение по типу инсайта в новых задачах, с которыми они раньше не сталкивались. По заключению Г. Харлоу, для решения сотни однотипных задач не нужно формировать сто элементов памяти, как следует из представлений Э. Торндайка. Вместо этого формируется универсальный «контур», соответствующий всему множеству задач, построенных по одному принципу («learning set»). Выяснилось, что таких «контуров» может быть несколько и возможна быстрая смена принципов решения целых групп задач. По мнению автора, это свидетельствует о том, что возможны научение обучению, развитие способности адаптироваться к постоянным изменениям среды, превращающее организм «из условно-рефлекторного робота в здравомыслящее существо» (ibid., p. 52).

Ранее к похожему выводу на материале прохождения животными лабиринта пришел и К. Лешли (Лешли, 1933). Он полагал, что отказ от доктрины формальной дисциплины связан с представлениями о строгой локализации функций. Из этих представлений следует, что «применение прошлых навыков к новым ситуациям ограничивается наличием в прошлом таких ситуаций, в которых могли иметь место тождественные с настоящей ситуацией элементы; всякое же

иное поведение в процессе приспособления приходится объяснять процессом отбора на основе беспорядочной деятельности» (там же, с. 197). Таким образом, изучение эффекта переноса навыка вновь повлияло на общие представления о научении и памяти, обусловив частичный возврат к представлению о научении как развитии способностей.

О сходстве динамических свойств научения и памяти с эффектом переноса навыка свидетельствует также работа Д. Льюиса и А. Шепарда (Lewis, Shephard, 1951). Это исследование первоначально было направлено на выявление индивидуальных особенностей преодоления отрицательного переноса навыка. Однако, как сообщают авторы, более или менее случайно они обнаружили, что форма кривой научения сложной двигательной задаче зависит от опыта, сформированного до эксперимента. Исследование было выполнено совместно с исследовательским центром военно-морского флота США (поэтому все участники мужчины). В качестве устройства для формирования навыка использовали механический манипулятор, схожий с механизмом управления стационарным орудием. Участник мог вращать манипулятор двумя руками и управлять движением тонкого луча света, который необходимо было направить в цель. В ходе эксперимента цель непредсказуемо двигалась. По желанию экспериментатора соответствие между движением луча и вращением манипулятора менялось на противоположное: при повороте направо луч шел налево, при движении вверх луч шел вниз и т. д. Все участники работали три дня в стандартных, затем три дня в «противоположных», а затем один день снова в стандартных условиях. Значительное различие динамики научения между стандартными и «противоположными» условиями привело авторов к новому исследованию, в котором участники в начале и в конце эксперимента работали в «противоположных» условиях, а стандартные условия служили промежуточной задачей. Сопоставление кривых научения в стандартных условиях первого и второго исследований показало, что предварительная тренировка в «противоположных» условиях оказывает значительное влияние на форму кривой научения в стандартных условиях. Однако сопоставление кривых научения в «противоположных» условиях не позволило выявить различий. На основании этих результатов авторы делают вывод, что «противоположные» условия оказываются намного более трудными, чем стандартные, и эти различия в трудности не связаны с физической нагрузкой или сложностью самого

задания. Разница между заданиями объясняется предшествующим опытом участников, опытом, полученным во множестве ситуаций обывденной жизни (при управлении велосипедом, машиной), т. е. задолго до эксперимента.

Перенос навыка впервые оценили по форме кривой научения именно в этой работе. Авторы сделали вывод о том, что не существует «истинной» кривой научения: каждая кривая, полученная в эксперименте, отражает ход обучения, определяемый многими факторами. До этой работы Дж. Макгеоч называл перенос предшествующего научения одним из этих факторов, однако он признавал, что конкретных данных в пользу этого утверждения не получено (см.: Lewis, Shephard, 1951). Было выявлено, что перенос происходит, даже когда предшествующее научение имеет место в ходе казалось бы незначительных и не связанных с заданием ежедневных действий, происходящих за пределами лаборатории.

Влияние мотивации и культуры, широко известное в отношении памяти, также продемонстрировано по отношению к переносу научения (Александров, Александрова, 2007; Блонский, 1933; Ляудис, 2011; Bartlett, 1995; Forbes, Grafman, 2013; Gray, 1975; Joy, Kolb, 2009). В частности, указывается, что перенос происходит не только за счет «когнитивного» содержания, но и стремления к достижению, локуса контроля, самооценки и т. д. (McKeachie, 1987). Кроме того, считается, что поскольку эти свойства (хотя и довольно устойчивые) можно сформировать в результате обучения, то переносится и сама мотивация, а также цели и ценности (Marx, Tombaugh, 1967; McKeachie, 1987). Поэтому, согласно представлениям данных авторов, работу с мотивацией можно использовать для улучшения переноса научения: сделать так, чтобы восприятие ситуации в образовательном учреждении совпадало с восприятием ситуации в окружающем мире.

Эта теоретическая позиция восходит к работе Гарольда Хоффдинга, оппонента Эдварда Торндайка, считавшего, что перенос зависит не от количества общих элементов, а от воспринимаемого сходства: он считал, что нет объективных свойств, есть категории, формулируемые для определенной цели (см.: Royer et al., 2006). В соответствии с этим (и в полемике с теорией Э. Торндайка), Р. Пи указывает, что сходство между ситуацией обучения и воспроизведения обусловлено не природой вещей, оно не объективно, а «создается» в соответствии с интерпретацией индивида (Pea, 1987). По словам того же автора, перенос избирателен, он определяется социокультурно (целями

и задачами, а также представлением о том, где вообще перенос имеет смысл), а «доступ» к элементам памяти зависит от характеристик социокультурной ориентации, таких как самоэффективность, страх неудачи, тревожность, нетерпимость к ошибкам и т. д. (McKeachie, 1987). Переносятся и общие когнитивные навыки (McKeachie, 1987; Salomon, Perkins, 1988), поэтому «переносимость» относится не к элементам памяти, а к целостным структурам опыта.

Эффекты интерференции и переноса научения являются поведенческими проявлениями взаимовлияния прошлого и нового опыта в ходе формирования нового поведения и его последующей реализации. Эти эффекты широко изучаются и используются в психологических и психофизиологических экспериментах, однако не позволяют разделить показатели, связанные с формированием нового опыта, и показатели модификации ранее сформированного опыта. Для этой цели необходимо использовать методики регистрации активности отдельных нейронов, позволяющие раздельно анализировать актуализацию систем разного возраста в одном и том же поведении и учитывать результаты исследований консолидации и реконсолидации памяти.

Согласно нашим представлениям, эффект переноса научения не связан с каким-либо специфическим процессом «переноса» ранее сформированного опыта в новые условия. Применение прошлого опыта и его реорганизация происходят как при «воспроизведении» поведения в условиях, точно совпадающих с условиями запоминания, так и при попадании в максимально незнакомую ситуацию. Эффект положительного переноса отражает такое научение, в ходе которого сходство и различие между возможностями опыта и текущей ситуацией позволяют, соответственно, актуализировать элементы ранее сформированного опыта и сформировать только тот новый опыт, который устраняет указанное различие (рассогласование).

Эффекты ретроактивной и проактивной интерференции сопровождают ситуации, в которых ранее сформированный опыт также нужно «обособить» в отдельную совокупность, а при необходимости и приостановить их актуализацию. По-видимому, это позволяет не использовать, не модифицировать ее при формировании нового опыта, а также чередовать соответствующее поведение с другими без существенных «затрат на смену». По-видимому, сходный процесс

в литературе описывается как формирование декларативной памяти, предполагающей возможность обособления определенной части опыта и оперирования ею во внутреннем плане. Однако наличие этих эффектов не свидетельствует ни о каких конкретных характеристиках структуры опыта или их изменении. И эффект интерференции, и перенос научения могут иметь место без формирования нового опыта, оба эффекта могут сопровождать реализацию опыта одной структуры, но каждый из эффектов может быть проявлением использования актуализированных элементов опыта, объединенных в разные структуры. Поэтому в своем исследовании динамики формирования опыта разной степени дифференцированности, описываемом в следующей главе, мы сравниваем эффекты переноса в двух мотивационных контекстах между собой.

ГЛАВА 3

Дифференциация/интеграция систем и их доменная организация

В настоящей главе будет описано, какова общая направленность изменения свойств разнородных систем, формирующихся в процессе индивидуального (и коллективного) развития, и какие домены памяти в структуре индивидуальной (и коллективной) памяти формируются.

3.1. Принцип дифференциации

К наиболее общим законам развития может быть отнесен принцип дифференциации (Камшилов, 1978). Его применение позволяет а) описать формальные свойства организации и тем самым дать описание разнообразным процессам в общих терминах, б) охарактеризовать динамику процессов, в) связать настоящее и прошлое в поведении индивидов и групп (Werner, 1962, p. vi).

При обсуждении развития рядом авторов, находящихся на разных позициях, были приведены аргументы в пользу того, что оно может быть рассмотрено как нарастающая дифференциация и сложность в соотношении индивида со средой (Александров, 1986; Сергиенко, 2006; Чуприкова, 1997; Шмальгаузен, 1982; Alexandrov, 1999a, b; Tononi, Edelman, 1998; Werner, 1962; Werner, Kaplan, 1956).

Формирование «удачных актов» в процессе индивидуального развития приводит ко все более подробному дифференцированному соотношению организма со средой, причем системы, формирующиеся на последовательных этапах дифференциации, соотносятся со средой все большей «дробности» (Швырков, 1983; Швыркова, 1984). Рассмотрим кратко поведение индивидов на раннем этапе их развития как изменение в аспекте нарастания дифференциации. Критическим моментом развития поведения в раннем постнатальном онтогенезе является момент раскрывания глаз. С развитием глаза в эволюции, по словам А. Н. Северцова, связан огромный прогресс

в смысле индивидуальной приспособляемости (Северцов, 2012). Естественно, что и до раскрытия глаз животные совершают целенаправленные поведенческие акты, связанные с функциями питания, защиты, терморегуляции, но после раскрытия происходит совершенствование, усложнение поведения, возрастают возможности учета конкретных условий его реализации (Хаютин, Дмитриева, 1991). Если говорить о пищедобывательном поведении, то птенцы после раскрытия глаз уже не просто поднимают головы вверх, ожидая, что пища будет вложена в их раскрытый клюв матерью, а ориентируются в направлении головы взрослой птицы, «нападая» на ее клюв (там же). Таким образом, после раскрытия глаз имеет место образование новых систем, соотносящихся со средой на более высоком уровне «дробности» – более «дифференцированных» систем, реализация которых служит все той же, как и до открывания глаз, конечной цели поведения – получению пищи. При феноменологическом анализе этих изменений, являющихся следствием дифференциации поведения, они выглядят как увеличение количества возможных способов достижения результатов. Существенно подчеркнуть, что раскрытие глаз приводит к усложнению не только классифицируемых как «зрительно направляемое», но и других форм поведения у разных видов животных (там же).

3.2. Дифференциация систем и их нейронное обеспечение

Вновь сформированные в процессе индивидуального развития, все более дифференцированные системы не заменяют ранее сформированные, а «наслаиваются» на них. Таким образом, субъективный опыт индивида представляет собой структуру, образованную системами разного «возраста» и разной степени дифференцированности.

Осуществление поведения обеспечивается не только посредством реализации новых систем, сформированных при обучении актам, которые составляют это поведение, но и посредством одновременной актуализации множества более старых, менее дифференцированных систем, сформированных на предыдущих этапах индивидуального развития. При этом оказывается, что одна и та же низкодифференцированная система может согласовываться в разных поведенческих актах с разными наборами более дифференцированных систем. На нейронном уровне данная закономерность выражается в следующем феномене. Внешне сходные поведенческие акты (реализующи-

еся в среде, одинаковой по физическим свойствам, и характеризующиеся одинаковыми движениями), но направленные на достижение разных результатов, обеспечиваются активацией сходных наборов нейронов, специализированных относительно низкокодифференцированных систем, и существенно разных наборов нейронов, специализированных относительно систем высококодифференцированных. В то же время, поскольку нейроны первой группы согласуются в этих разных актах с разными наборами клеток второй, постольку характеристики их активаций в сравниваемых актах различаются (подробнее см.: Александров, 1989; Alexandrov, 2008).

3.3. Внутрисистемная и межсистемная интеграция

Интеграция является другой стороной того процесса, который лежит в основе системной дифференциации, — процесса системогенеза. Новая система формируется за счет формирования новой интеграции нейронов в функциональную систему (Анохин, 1978). Данная интеграция на молекулярном уровне, как уже было отмечено, запускается экспрессией ранних генов (Svarnik et al., 2005), а ее формирование на данном уровне анализа предстает как согласование «метаболических потребностей» клеток (Александров, 2004а). Подобные механизмы организации клеток, видимо, не «изобретены» сложными организмами заново, но имеют начало в давнем эволюционном прошлом, разворачиваясь при объединении одноклеточных для достижения совместных результатов питания, защиты и т. п. (Греченко и др., 2013; Ven-Jacob et al., 2004).

При этом само вовлечение нейрона в систему — его специализация относительно формируемой системы — есть новый шаг дифференциации клетки. Этот шаг продолжает тот процесс дифференциации нейронов, имевший место в раннем онтогенезе, результатом которого явилось формирование наборов преспециализированных клеток (Александров, 2004а; ср. с «первичным ассортиментом»: Edelman, 1987). Назовем подобную интеграцию внутрисистемной.

Может быть выделена также и межсистемная интеграция. Она связана с необходимостью изменения ранее сформированных систем при встраивании вновь формируемой системы в уже существующую целостную структуру памяти. Логично полагать, что это добавление требует взаимного согласования нового элемента с ранее сформированными. Действительно, как было отмечено выше, по-

добное «интеграционное» согласование имеет место и выступает как реконсолидационная модификация ранее сформированных систем при появлении новой системы — аккомодационная реконсолидация (подробнее об этом см. п. 1.3.4).

3.4. Системная структура культуры

С позиций представления о развитии как дифференциации можно рассмотреть не только формирование структуры индивидуальной, но и коллективной памяти. Развитие культуры, как и индивидуально-го опыта, осуществляется переходом от менее дифференцированных к более дифференцированным формам (см. рисунок 14). На рисунке 14 большие овалы внизу — системы индивидуальной и коллективной памяти наименьшей дифференциации; стрелка «уровни дифференциации» показывает возрастание уровня дифференциации сравниваемых структур по мере их развития. В структуре культу-

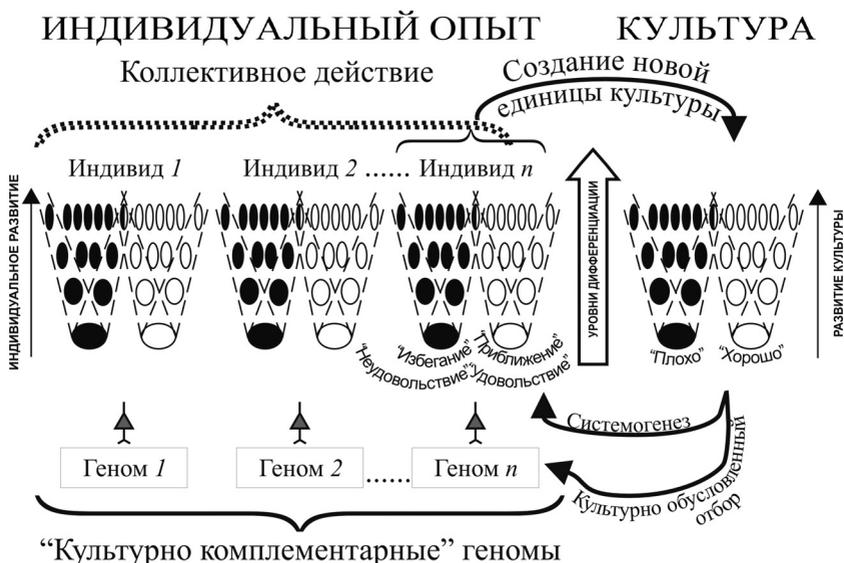


Рис. 14. Структуры субъективного опыта и культуры.

Обозначения: большие овалы внизу — системы индивидуальной и коллективной памяти наименьшей дифференциации; стрелка «уровни дифференциации» показывает возрастание уровня дифференциации сравниваемых структур по мере их развития

ры белые и черные овалы символизируют элементы культуры, задающие формирование в процессе системогенеза 1) разрешенного, поощряемого и 2) запретного, неодобряемого поведений соответственно; в структуре опыта индивида «белые системы» обеспечивают реализацию поведенческих актов приближения (положительные эмоции), «черные» – избегания (отрицательные эмоции). Пунктирные линии на фрагментах слева отграничивают наборы систем разного возраста и дифференциации, одновременная актуализация которых обеспечивает достижение результатов поведенческих актов, соответствующих тому или иному набору; справа – наборы систем – элементов культуры разного возраста и степени дифференциации, входящих в единицу культуры. Пересечение черных и белых овалов обозначает: слева – внешне одинаковые акты поведения, направленные на достижение разных целей (достижения или избегания), справа – возможность использования в разных ситуациях разных единиц культуры, принадлежащих к поощряемому или запретному поведению для формирования внешне одинаковых групп действий. Стрелки «культурно обусловленный отбор» иллюстрируют идею генкультурной коэволюции (см., например: Александров, Александрова, 2009), а «системогенез» – идею о том, что формирование элементов памяти происходит в культуре. Между прямоугольником «геном» и овалами, символизирующими элементы (системы), расположено схематическое изображение нейрона, указывающее на то, что реализация генома в данной культурной среде, выражающаяся в формировании систем индивидуальной памяти в процессе индивидуального развития, опосредствована селекцией и специализацией нейронов в отношении этих вновь формирующихся систем. «Культурная специализация» индивидов может быть рассмотрена как формирование такой структуры индивидуальной памяти в данной культуре, которая комплементарна структурам других индивидов. В данном контексте «культурная комплементарность» означает, что генетические predispositions и связанные с ними «культурные специализации» индивидов согласованы и взаимодополнительны внутри данного сообщества.

Итак, по мере развития число систем и уровень их дифференциации увеличиваются. В случае культуры дифференциация проявляется в переходе от слитности и необособленности к стадии расчленения и дифференциации общественной жизни, в возрастающей сложности общественных связей и норм их регулирования (Богданов, 1917; Ве-

бер, 1990; Дюркгейм, 1991; Сеченов, 1943; подробнее см.: Александров, Александрова, 2009), в увеличении числа различных «культурных специализаций» и уменьшении «доли культуры», осваиваемой индивидом. Специализация индивидов в обществе является проявлением системной дифференциации и, как представляется, нарастает по мере дифференциации в структуре культуры (Богданов, 1917).

3.5. Сознание и эмоции как характеристики разных уровней системной дифференциации

Системы, формирующиеся на самых ранних стадиях онтогенеза, обеспечивают минимальный уровень дифференциации: хорошо/плохо; approach/withdrawal (поведение приближения – поведение избегания, далее – ПП/ПИ). Это разделение применимо ко всем живым существам (Schneirla, 1939, 1959) и понимается как стремление к удовольствию, к достижению желаемого и избегание неудовольствия, соответственно.

В единой концепции сознания и эмоций (Александров, 1995, 2006б; Alexandrov, 1999a, b; Alexandrov, Sams, 2005) эмоция связывается именно с упомянутыми наиболее древними и низкокодифицированными уровнями организации поведения (см. сопоставимые в этом аспекте взгляды: Анохин, 1978; Ушакова, 2004; Швырков, 1984; Berntson et al., 1993; Cacioppo, Gardner, 1999; Davidson et al., 1990; Panksepp, 2000; Schneirla, 1939, 1959; Zajonc, 1980). Все эти рано формирующиеся системы, вовлекаются ли они в обеспечение ПП или ПИ, направлены на достижение положительных адаптивных результатов.

Основное положение единой концепции сознания и эмоций состоит в том, что сознание и эмоции являются характеристиками разных, одновременно актуализируемых уровней системной организации поведения, представляющих собой трансформированные этапы развития (ср. с ЭУС: Пономарев, 1999) и соответствующих различным уровням системной дифференциации (см. рисунок 15).

В процессе развития дифференциация нарастает и поведенческие акты начинают обеспечиваться актуализацией все большего числа систем. На рисунке 15 большее число черных овалов иллюстрирует эмпирически подкрепленную идею о большей дифференциации домена избегания по сравнению с доменом приближения, а перекрытие черного и белого овалов – идею о том, что внешне одинаковые акты,

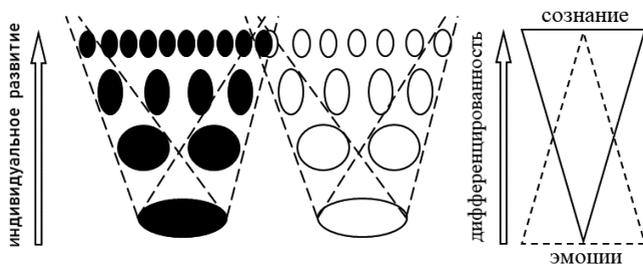


Рис. 15. Сознание и эмоции на последовательных стадиях дифференциации поведения

Обозначения: большие овалы внизу обозначают системы наименьшей дифференциации, обеспечивающие реализацию поведенческих актов приближения («approach», положительные эмоции, белые овалы) и избегания («withdrawal», отрицательные эмоции, черные овалы) на самом раннем этапе онтогенеза. Пунктирные линии отграничивают наборы систем разного возраста и дифференциации, одновременная актуализация которых обеспечивает достижение результатов поведенческих актов, соответствующих тому или иному набору. См. пояснения в тексте

направленные на достижение разных целей (приближения или избегания), обеспечиваются активностью хотя и частично перекрывающихся, но существенно различных наборов нейронов (Alexandrov et al., 2007; Alexandrov, Sams, 2005). Треугольники иллюстрируют идею о том, что сознание (треугольник обращен вершиной вниз, сплошная линия) и эмоция (треугольник обращен вершиной вверх, пунктирная линия) являются разными характеристиками одной и той же многоуровневой системной организации, уровни которой представляют собой трансформированные в процессе научения (системогенеза) этапы индивидуального развития. При этом выраженность одной характеристики (сознание) нарастает, а второй (эмоция) падает при возрастании степени дифференцированности систем.

Поскольку высокодифференцированные системы не заменяют низкодифференцированные, а «прибавляются» к ним, постольку поведение любого индивида обладает обеими этими характеристиками, выраженность которых зависит от ряда факторов. Чем выше пропорция активных в реализующемся поведении элементов, принадлежащих низкодифференцированным системам, тем выше интенсивность эмоций (Бодунов и др., 1997; Alexandrov et al., 1990, 1993, 1997; Bakhchina et al., 2018; Kolbeneva, Alexandrov, 2016).

3.6. «Дедифференциация»: регрессия и архаизация

В свете проводимой здесь логики не вызывает удивления связь известного в психологии феномена регрессии с эмоциональностью. Он описывается как «примитивизация», возврат к ранее сформированным формам поведения, переход к более низким уровням психического развития. Появляется в ситуациях высокой эмоциональности, стресса, новизны, сложности, причем чем сильнее эмоции, тем глубже регрессия (см.: Фресс, Пиаже, 1975). С позиций излагаемых здесь представлений регрессия и повышенная эмоциональность – два разных описания сдвига системной организации поведения в сторону более рано сформированных низкодифференцированных систем, увеличение «веса» этих систем в общем наборе актуализированных элементов памяти. Появление и сохранение регрессии в эволюции связано с ее значением для обеспечения эффективной адаптации к новым условиям среды за счет ускоренного формирования новых элементов опыта (подробнее см.: Александров, 2016; Александров и др., 2017; Alexandrov et al., 2020a, b).

Сходство системных структур индивидуальной и коллективной памяти (Александров, Александрова, 2007, 2009) позволяет предполагать, что и последняя также может в определенных «стрессорных» условиях временно «дедифференцироваться», сдвигаться в сторону ранее сформированных форм. Действительно, регрессия в общественной жизни – архаизация – известный феномен; ее значение в некоторых аспектах может быть сходно с только что упомянутым при рассмотрении индивидуального опыта значением регрессии (Александров и др., 2017; Ахиезер, 2001; Бочаров, 2000; Пржиленская, 2005; Самойлов, 2007).

3.7. Увеличение дифференциации в процессе индивидуального развития

Если принять, что соотношение старых и новых систем – важный фактор, обуславливающий интенсивность эмоций, то можно ожидать, что на раннем этапе развития индивид менее дифференцированно соотносится со средой и более эмоционален, чем впоследствии, поскольку число все более дифференцированных систем в структуре субъективного опыта с возрастом увеличивается. Экспериментальные данные оправдывают это ожидание (Gross et al., 1997; Motivation, emotion..., 1963; Panksepp, 1994).

В постнатальном периоде последовательно формируется поведение, основанное на обонятельном, тактильном, слуховом и зрительном «контактах» со средой (Gottlieb, 1971). Из единой концепции сознания и эмоций вытекает предположение о том, что поведение, основанное на модальностях, появившихся раньше (например, на обонянии), более эмоционально, чем основанное на модальностях, появившихся позднее (например, на зрении). Данное предположение согласуется с тем, что в разных языках (от английского до японского и зулу) большинство слов (примерно $\frac{3}{4}$), описывающих сенсорные впечатления, относится к слуху и зрению и лишь оставшаяся меньшая часть слов распределена среди других чувств (Wilson, 1998). Сходное соотношение было обнаружено нами и для русского языка (Колбенева, Александров, 2010). Сформулированное предположение подтверждается результатами экспериментов, в которых мы сравнивали оценки эмоциональности, данные испытуемыми прилагательным русского языка, относящимся к разным модальностям (Колбенева, Александров, 2010; Kolbeneva, Alexandrov, 2016). Эмоциональность была тем выше, чем раньше в процессе индивидуального развития формировалось поведение, основанное на данной модальности, и чем раньше в онтогенезе индивид усваивал данное прилагательное. Интересно, что уже более 130 лет назад И. М. Сеченов, обсуждая дифференцированность поведения, связанного с разными органами чувств, отмечал, что «организация обонятельных и вкусовых снарядов у человека, сравнительно с зрением... очень низка, и соответственно этому вкусовые и обонятельные ощущения расчленимы в чрезвычайно слабой степени» (Сеченов, 1947, с. 473).

3.8. Сходство динамик дифференциации в процессах филогенеза, онтогенеза, научения и реализации дефинитивного поведения

Та же закономерность повышения дифференцированности, что обнаруживается в ходе онтогенеза, наблюдается при разворачивании процесса научения. Формирование нового удачного акта в процессе научения может быть рассмотрено как увеличение подробности, степени дифференцированности соотношения индивида со средой (Тихомиров, 1975; Швырков, 2006; Vechara et al., 1997).

Научение, особенно в случаях выраженной новизны ситуации, по-видимому, начинается с упоминавшейся выше регрессии, связанной с повышением интенсивности эмоций, что в системных тер-

минах может быть описано как увеличение «веса» низкодифференцированных систем по отношению к высокодифференцированным (Ю. И. Александров, 2006). Подобное соотношение отражает отсутствие в памяти индивида подходящего для новой ситуации способа поведения. Интересно заметить в связи с этим, что К. Г. Юнг рассматривал «возврат к инфантильному уровню» как возможность сформировать «новый жизненный план». «Регрессия, по существу, — писал он, — есть также основное условие творческого акта» (Юнг, 2000, с. 119; ср. с описанной нами выше, при анализе системогенеза, реювенилизацией (см. п. 1.3.7), а также с позицией об эволюционном значении регрессии, также упомянутой выше).

Движение в сторону повышения дифференциации осуществляется не только при научении, но и в микроинтервалах времени: в процессе развертывания отдельного поведенческого акта (Александров, 1989; Flavell, Draguns, 1957; McCauley et al., 1980; Navon, 1977). Наконец, филогенетическое развитие, как и онтогенетическое, может рассматриваться в аспекте увеличения максимальной дифференцированности и числа систем у данного вида (Александров, 1989; Анохин, 1949; Волохов, 1968; Карамян, 1970; Когхилл, 1934; Шмальгаузен, 1982; von Uexkull, 1957; Werner, Kaplan, 1956).

Итак, во всех только что рассмотренных вариантах развития наблюдается общая закономерность: от старых низкодифференцированных систем к более новым, более дифференцированным системам. В этом смысле можно сказать, что онтогенез повторяет филогенез, научение повторяет онтогенез, а развертывание поведенческого акта повторяет научение. Конечно, масштабы времени перехода от сравнительно более низкой к высокой дифференциации в процессах фило-, онтогенеза, научения и реализации дефинитивного поведения различны: от столетий и годов до часов, секунд и миллисекунд.

3.9. Сходство эмоций и морали как характеристик системных структур субъективного опыта и культуры

Если процесс системой дифференциации субъективного опыта может быть рассмотрен как «движение от эмоций к сознанию», то соответствующее развитие культуры предстает как «движение от морали к закону». Мораль может быть сопоставлена с характеристиками наиболее древних и минимально дифференцированных базовых элементов культуры. Эти элементы, находящиеся в осно-

вании доменов «хорошего» («правильного») поведения и «плохого» («неправильного»), явились основой для дальнейшей эволюции и дифференциации культуры (Александров, Александрова, 2007). Закон же связан с более дифференцированными системами. Э. Дюркгейм отмечал, что психические состояния, связанные с моральными санкциями, диффузны, а сами моральные правила настолько расплывчаты, что их трудно даже сформулировать, а юридические правила отличаются ясностью и точностью (Дюркгейм, 1991, с. 79–80).

Любая единица культуры включает как рано сформированные элементы («племенного», родового происхождения), так и новые, дифференцированные элементы, часть из которых может быть сопоставлена с «законом». Согласие данного действия с юридическим законом есть его «законность», а с моральными нормами – его же «моральность» (Kant, 1887).

Итак, в структурном плане может быть отмечено сходство эмоций и морали как характеристик системных организаций субъективного опыта и культуры. И эмоция, и мораль являются характеристиками древних, наименее дифференцированных элементов этих структур. Эмоция в структурном плане «указывает» на принадлежность единиц субъективного опыта к «положительному» или «отрицательному» домену опыта (см. рисунок 15). Мораль также «указывает», к какому домену культуры, «положительному» или «отрицательному», принадлежат данные единицы (см. рисунок 14; подробнее см.: Александров, Александрова, 2007, 2009).

3.10. «Горизонтальный» анализ системной дифференциации: сопоставление разных доменов памяти

Если анализ дифференциации в развитии, основанный на сопоставлении систем разного «возраста» или организмов на последовательных стадиях онто- и филогенеза, назвать «вертикальным» (см. направление стрелок, обозначающих развитие и рост дифференцированности на рисунках 14–15), то сравнительный анализ разных доменов памяти (см. домены ПП и ПИ на тех же рисунках), одновременно существующих у индивида, можно условно обозначить как «горизонтальный».

Различные эмоции характеризуют разные группы поведенческих актов (Alexandrov, Sams, 2005; Davidson et al., 1990; Frijda, Swagerman,

1987). Так, с положительными эмоциями связывается ПП, а с отрицательными – ПИ. Это означает, что положительные и отрицательные эмоции характеризуют актуализацию систем, принадлежащих к разным доменам памяти. Необходимо сделать оговорку, несколько усложняющую эту сравнительно простую картину. Получены экспериментальные аргументы в пользу того, что поведение, характеризваемое эмоцией гнева, никак не относящейся к положительной валентности, принадлежит тем не менее к ПП, в том числе и по критерию организации мозговой активности (Carver, Harmon-Jones, 2009; Harmon-Jones et al., 2010). К выводу о принадлежности поведения, характеризваемого гневом, к ПП-группе приходят и авторы работы, в которой сравнивались карты телесных ощущений при разных эмоциях (Nummenmaa et al., 2014).

Выше мы уже говорили о соответствующем минимальному уровню дифференциации делении памяти на домены, актуализация материала которых обуславливает реализацию ПП (approach) и ПИ (withdrawal). Используя здесь концепт «домен», мы не можем полагаться лишь на самое общее и принятое его понимание, связываемое с «классом феноменов, имеющих некое общее свойство» (Hirschfeld, Gelman, 1994, p. 21), поскольку все же более специфицированное понимание различается у разных авторов и при использовании в разных проблемных полях (Butterfill, 2007; Hirschfeld, Gelman, 1994). Поэтому подчеркнем, что здесь, говоря об этих доменах, мы понимаем под ними наборы систем, объединенных общностью результатов, – соответственно, достижения желательных и избегания нежелательных взаимодействий.

Имеются экспериментальные аргументы, в том числе полученные при регистрации нейронной активности, в пользу того, что организация этих доменов асимметрична (Александров, 1989; Koyama et al., 2001; Nishijo et al., 1997). ПИ для своего обеспечения требует более детального анализа среды, чем ПП (Alexandrov, Alexandrov, 1993; Kensinger, 2009; Khayutin et al., 1997; Schrauf, Sanchez, 2004). Были приведены аргументы в пользу того, что негативно-эмоциональные состояния более разнообразны, чем позитивно-эмоциональные (Clayes, Timmers, 1993; Damasio, 1994; Schrauf, Sanchez, 2004; Wundt, 1897). Действия в отрицательном эмоциональном состоянии характеризуются большей скрупулезностью, тщательностью и сосредоточенностью, чем в положительном (см., например: Erk et al., 2005; Peeters, Czapinski, 1990; Schwarz 1990).

Ранее было высказано предположение, что домен избегания более дифференцирован и к нему принадлежит больше систем, чем к домену приближения (Alexandrov, Sams, 2005). Исходя из приведенных соображений, проверяли, проявляются ли упомянутые различия между доменами в закономерностях актуализации систем, принадлежащих к этим доменам, и в закономерностях научения, ведущего к формированию нового опыта в рамках одного или другого домена. В частности, выясняли (Alexandrov et al., 2007), различается ли активация слуховой коры человека при выполнении внешне одинакового поведения: дискриминации слуховых сигналов, различающихся по частоте (стандартный и отклоняющийся), в зависимости от валентности эмоций, характеризующей ПИ (избегание уменьшения денежного вознаграждения вследствие ошибки) и ПП (получение дополнительного вознаграждения при правильной детекции сигнала). Участники эксперимента давали субъективную оценку первой ситуации как эмоционально отрицательной, а второй – как эмоционально положительной. В каждой реализации ПИ и ПП оценивали амплитуду компонентов N100 связанных с событиями суммарных потенциалов мозга. Эта амплитуда была достоверно большей в реализациях ПИ, чем ПП. Возможно, большая амплитуда N100 связана с актуализацией большего числа систем и, следовательно, с активацией большего числа нейронов в реализациях ПИ. Это предположение соответствует данным, полученным ранее при регистрации активности отдельных нейронов (зрительной коры), вовлекающихся при предъявлении неизменной по физическим свойствам вспышки света в обеспечение разных видов поведения: ПИ (избегание боли) и ПП (получение пищи) (Shvyrkova, Shvyrkov, 1975).

По-видимому, большая системная дифференциация актуализированного в отрицательном эмоциональном состоянии домена избегания связана с необходимостью быть более внимательным, тщательным при решении задач, тратить на них больше времени, использовать специфические «когнитивные стили» (ориентированные на детали) постольку, поскольку выбор систем, требуемых для обеспечения подлежащего реализации поведения, производится из большего набора, чем в положительном эмоциональном состоянии. Возможно, что не в последнюю очередь поэтому положительно эмоциональные слова легче категоризовать, чем отрицательно эмоциональные (см. ниже).

Что касается научения слуховой дискриминации в негативном и позитивном эмоциональном контекстах, мы обнаружили, что эффект научения, состоящий в уменьшении амплитуды N100 и ускорении времени выбора, был более выражен в ситуации ПИ, чем ПП (Alexandrov et al., 2007). Эти данные свидетельствуют в пользу предположения: особенности протекания процессов научения связаны с тем, какой из доменов «целевой» для этого научения. Для более подробной разработки данной проблемы в специальных экспериментах мы сопоставляли связь эффектов переноса при научении с валентностью эмоциональной ситуации, в которой перенос осуществляется (Александров и др., 2007; Laukka et al., 2004; Sozinov et al., 2009, 2012, 2020).

3.10.1. Достижение-избегание и перенос научения

Цель серии исследований с оценкой переноса научения при выполнении ПП и ПИ состояла в выявлении особенностей системной организации индивидуального опыта, сформированного для достижения поощрения или избегания потери. Данная цель достигалась путем сравнения показателей выполнения одинаковых заданий в ситуации максимизации прибавки очков или минимизации их потери.

То, что мотивация определяет извлечение памяти и поведение, является одним из основных положений в рамках многих концепций (Анохин, 1968; Симонов, 1987; Судаков, 2004; Швырков, 2006; Brooks, Shell, 2006). Действительно, доминирование мотивации достижения успеха или избегания неудачи связано с запоминанием различного содержания текстов (Панибратенко, 2011) и эффективностью его воспроизведения (Murty et al., 2011). Кроме того, эффективность выполнения простых заданий в ситуации достижения и избегания различна (Морошкина и др., 2012). В работе, приведенной нами выше (Alexandrov et al., 2007), также показаны различия динамики научения между ситуацией достижения поощрения и избегания потери: например, снижение времени ответа от первой ко второй серии эксперимента больше в ситуации избегания, чем в ситуации достижения.

Мы предположили, что если при решении задач в ПИ основой для формирования нового поведения является более дифференцированный опыт, чем в ПП, то в краткосрочной перспективе это формирование будет более медленным, чем формирование поведения на базе менее дифференцированного опыта, за счет его боль-

шей сложности (необходимости согласования новой и ранее сформированных систем). Если домен опыта ПИ содержит больше систем, чем домен опыта ПП, то даже при выполнении простых заданий с высокой эффективностью (небольшим количеством ошибок) время ответа в ситуации избегания окажется больше, чем в ситуации достижения. Кроме того, ситуация избегания будет способствовать более выраженному переносу научения при длительном перерыве между заданиями (за счет большей дифференцированности — возможности использования ранее сформированного опыта сходного поведения).

Предположения о связи переноса научения с эмоциями (Immordino-Yang, Damasio, 2007) и мотивацией (Dweck, 1986; Pintrich et al., 1993) также высказывались ранее. Тем не менее, в экспериментальных исследованиях использовали либо обучение сложным социальным навыкам, либо формирование знания по учебным предметам (обзор см.: Helfenstein, 2005). Кроме того, показано, что эффект переноса в ситуациях достижения и избегания сходен (Prather et al., 1972), однако в этой работе мотивационные ситуации первого и второго заданий были различны. Высказанные нами предположения проверялись при предъявлении простых заданий, так как, во-первых, мы считаем описанные здесь закономерности формирования нового опыта базовыми и, во-вторых, результативность решения простых заданий в меньшей степени зависит от индивидуальных особенностей образования, полученного участниками, и в большей степени позволяет сравнивать показатели поведения участников разных групп. Действительно, в наших исследованиях было показано, что при коротком интервале между заданиями (до 10 мин.) перенос научения при выполнении простых заданий более выражен в ситуации избегания, по сравнению с ситуацией достижения (Александров и др., 2007; Sozinov et al., 2012). Кроме того, мы проводили сопоставление показателей научения между группами с разной историей формирования ПП и ПИ: между финскими и российскими школьниками.

Межкультурные исследования показывают, что психические процессы, ранее считавшиеся универсальными для всех людей, характеризуются спецификой, связанной с принадлежностью индивида к той или иной культуре (Александров, Александрова, 2009; Лебедева, Татарко, 2009). Представители разных культур имеют различные стили, стратегии научения и мотивацию к обучению (Joy, Colb, 2009; Niles, 1995; Ramburuth, McCormick, 2001; You, Jia, 2008). Действительно, особенности этносреды играют существенную роль в фор-

мировании мотивации учения (Сухарев, Неверова, 2011). В частности, представители «незападных» культур в большей степени зависят от социального одобрения, а представители «западных» более мотивированы личными достижениями и соревнованием со сверстниками. В исследовании особенностей целеполагания (Elliot et al., 2001) и предпочтения разных типов информации (Namamura et al., 2009) показано, что представителям «незападных» культур (с большей выраженностью коллективизма) в большей степени свойственны мотивация избегания и страх потери лица, чем представителям «западных» (с большей выраженностью индивидуализма, см.: Апанович и др., 2016; Wang et al., 2017).

Поскольку формирование ПП и ПИ человека происходит в конкретной культуре, мы предположили, что имеется культурная специфика формирования структуры индивидуального опыта достижения и избегания. В частности, в более «западной» (индивидуалистской, «аналитичной», с более выраженным поведением достижения успеха) культуре (см., например: Апанович и др., 2016) асимметрия доменов опыта меньше, чем в более «восточной» (коллективистской, «холистичной», с более выраженным поведением избегания неудачи). Следовательно, можно ожидать культурную специфику формирования структуры индивидуального опыта достижения и избегания, и по показателям динамики научения в ситуации достижения и избегания могут быть выявлены межкультурные отличия. Также в этом исследовании участвовали две возрастные группы (подробнее см.: Созинов и др., 2015), однако в настоящем тексте мы изложим основные результаты проведенной работы без учета этой переменной.

Каждый участник выполнял два задания по различению параметров слов. Слова (существительные или прилагательные), состоящие либо из четырех, либо из пяти букв, белые на черном фоне, на короткое время предъявлялись на экране монитора. В задании «Количество букв» (КБ) нажатием одной из двух клавиш стандартной клавиатуры («п» или «р») было необходимо ответить, сколько букв в предъявляемом слове – четыре или пять. Размер шрифта всех слов был одинаков и составлял 30 единиц (кегель 30). В задании «Размер шрифта» (РШ) предъявлялись другие слова с использованием либо более крупного (кегель 34), либо более мелкого (кегель 26) шрифта (см. рисунок 16). Нажатием одной из тех же двух клавиш требовалось ответить, каков размер шрифта предъявляемого слова – «большой» или «маленький». Перенос научения оценивали по показателю вре-

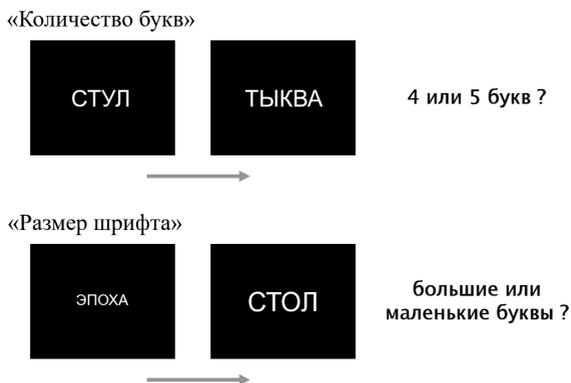


Рис. 16. Предъявление слов (на финском или русском языке) в заданиях

мени ответа путем сравнения результатов двух групп участников: выполнявших данное задание первым и вторым (применение такого дизайна эксперимента см.: Tallet et al., 2010).

При переходе от более легкого задания к более трудному (от КБ к РШ) эффект переноса оказался положительным (выполнение задания КБ способствует выполнению задания РШ). Это имело место как при использовании короткого интервала между заданиями, так и длинного, и эффект положительного переноса был более выражен, чем при обратной последовательности заданий, при которой выявлялся эффект отрицательного переноса (для оценки эффекта переноса при коротком интервале подсчитывали коэффициент переноса, см. рисунок 17) (подробнее см.: Sozinov et al., 2012).

Мы предполагали, что «сложность» поведения избегания, обусловленная большей дифференцированностью «негативного» домена опыта, чем «позитивного», которая проявляется при формировании нового поведения, впоследствии «окупается» большей эффективностью использования этого поведения. В ходе оценки эффекта переноса при выполнении ПП и ПИ финскими и российскими участниками исследования преимущество более дифференцированного «негативного» домена в отношении переноса научения при переходе к трудному заданию проявилось как у финских, так и у российских участников (подробнее см.: Созинов и др., 2015).

Таким образом, степень дифференцированности домена опыта, который служит основой для формирования нового поведения,

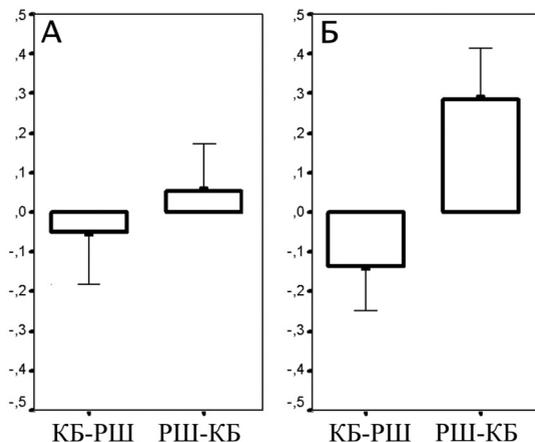


Рис. 17. Показатели переноса научения по доле ошибочных ответов (А) и времени ответа (Б) при предъявлении заданий в разной последовательности
Обозначения: КБ – задание «Количество букв», РШ – задание «Размер шрифта»; столбики – среднее значение, тонкие Т-образные элементы – стандартная ошибка среднего

связана с возможностью его использования: актуализация систем «негативного» домена опыта обеспечивает более выраженный перенос научения (на примере положительного переноса), а «позитивного» – менее выраженный перенос (на примере отрицательного переноса). В то же время мы использовали легкие задания, требующие длительного внимания к деталям. Действительно, согласно данным литературы, мотивация избегания предполагает более систематическую «обработку информации» и более локальное внимание, по сравнению с мотивацией достижения, однако ограничивает возможности решения творческих задач; также в силу своей «когнитивной сложности» мотивация избегания более «энергетически затратна», но позволяет лучше решать ряд задач, предполагающих внимание к деталям (обзор на эту тему см.: Roskes et al., 2013). Поэтому нельзя исключать, что, используя другой тип задачи, например, холистический (см.: Апанович и др., 2020), мы бы получили более выраженный перенос научения при выполнении ПП.

Интересно, что некоторые выявленные нами феномены по-разному выражены у финских и российских участников. Мы предполагали, что у них по-разному проявятся эффекты, связанные

с различиями ситуации достижения и избегания. Действительно, преимущество ситуации достижения в отношении отрицательного переноса (менее выраженный отрицательный перенос в ПП) более выражено в российской выборке (рисунок 18, КБ: коэффициент переноса показывает, насколько предъявление задания РШ меняет долю ошибок в задании КБ). Преимущество ситуации избегания в отношении положительного переноса научения оказалось сходным в финской и российской выборках (рисунок 18, РШ, подробнее см.: Sozinov et al., 2020).

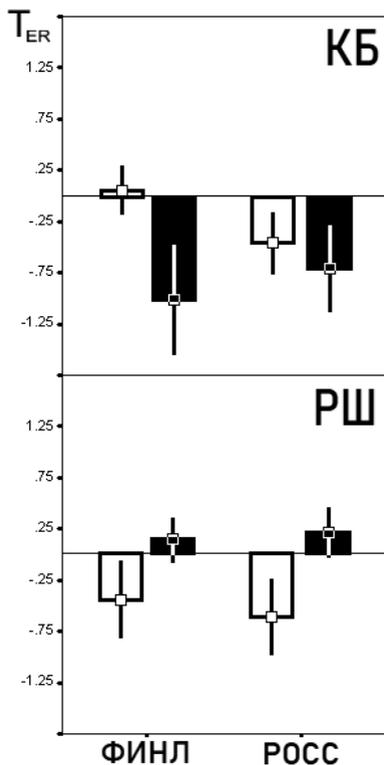


Рис. 18. Нормализованные значения коэффициента переноса по показателю доли ошибок у финских (ФИНЛ) и российских (РОСС) участников при поведении приближения и избегания.

Обозначения: белые столбцы – поведение приближения, черные – поведение избегания; КБ – задание «Количество букв» (отрицательный перенос); РШ – задание «Размер шрифта» (положительный перенос)

Мы связываем перечисленные особенности с тем, что меньшая дифференцированность домена опыта ПП россиян проявляется как сниженный эффект переноса на обучения и с тем, что асимметрия «позитивного» и «негативного» доменов опыта у россиян более выражена.

В отношении различий ПП и ПИ, а также межкультурных различий интересен также анализ замедления после ошибки, которое выражается в том, что время верной пробы после совершения ошибки, как правило, больше, чем время верной пробы после верной пробы. Показатель замедления после ошибки оценивается как различие между этими двумя временами. В нашей работе показано, что при выполнении ПП замедление после ошибки у финских и российских участников сходно, а при выполнении ПИ замедление выше у финских участников (Sozinov et al., 2020). Мы связываем эти различия с более выраженным рассогласованием и реорганизацией опыта при совершении ошибки у финских школьников, так как опыт ПИ у них менее дифференцирован в соотношении с опытом ПП, чем у российских школьников: в российской культуре, по сравнению с финской, обучение в большей степени связано с контролем, навязыванием поведения (Рятю и др., 2013), а потому более мотивировано избеганием поражения или неудачи в глазах окружающих, чем достижением успеха.

Для сопоставления характеристик ДИ и ДП мы также использовали созданную нами методику оценки показателей формирования нового опыта в ситуации приобретения очков или избегания их потери при неполной инструкции с применением компьютерной программы A-Ware (Созинов и др., 2018). С одной стороны, эта программа позволяет ставить участников исследования в проблемную ситуацию и оценивать показатели процесса обучения. С другой стороны, в ней обеспечена возможность сравнения показателей выполнения заданий между двумя режимами обратной связи: представления очков либо в виде их приобретения, либо в виде их потери. Программа A-Ware позволяет предъявлять участникам два задания (см. рисунок 19), варьируя трудность заданий как за счет параметров, определяющих верное решение, так и за счет степени осведомленности участника о содержании задания. В задании «Обхват» с начала игры на белом поле располагается невидимый объект (белый на белом фоне), сохраняющий свое положение от пробы к пробе. Участнику предстоит обнаружить, что выделение прямоугольного участка экрана с помощью нажатия и удержания левой клавиши мыши при-

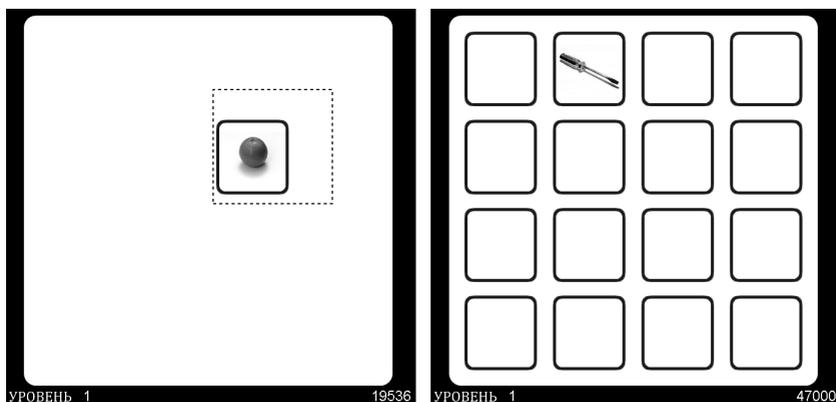


Рис. 19. Игровые поля задания «Обхват» (слева) и «Категория» (справа) в методике A-Ware

водит к демонстрации результата и началу следующего хода. В случае попадания объекта в выделенный участок объект становится видимым (появляется квадратная картинка в рамке) и количество баллов возрастает, причем чем меньше площадь выделенного участка с объектом (чем плотнее «обхват»), тем больше баллов начисляется в конце данного хода. В игре «Категория» перед участником появляется белое квадратное поле на черном фоне с шестнадцатью закрытыми объектами (в виде пустых рамок). Нажатие левой клавиши мыши внутри рамки приводит к открытию объекта – появлению изображения внутри рамки. Изображения принадлежат к разным категориям, создаваемым экспериментатором за счет размещения нужного количества файлов в соответствующие папки. Ход заканчивается, если открыты все объекты целевой категории, которая также определяется экспериментатором. Изображения каждой данной категории появляются в одних и тех же местах. Задача участника состоит в том, чтобы запомнить локации объектов целевой категории и открыть только эти объекты. Чем больше «лишних» объектов (т.е. объектов других категорий) открыл участник, тем меньше баллов начисляется в конце данного хода (подробнее см.: Созинов и др., 2018). Методика позволяет оценивать эффект переноса научения на основе сравнения временных показателей выполнения заданий, а также сравнивать характеристики формирования опыта между ситуациями достижения поощрения и избегания его потери, которые созда-

ются за счет соответствующих способов предъявления обратной связи (Созинов и др., 2018).

В исследовании, проведенном нами с применением этой методики (Sozinov et al., 2019), с помощью дисперсионного анализа выявлено значимое взаимодействие факторов мотивационного контекста (ПП или ПИ) и последовательности предъявления заданий по показателю количества проб, необходимых участникам для получения максимально возможного количества баллов за пробу (см. рисунок 20). В данном исследовании принимали участие российские и китайские студенты, и указанный результат относится к обеим выборкам участников. Это снова означает, что изменение скорости выполнения одного задания в связи с выполнением другого (эффект переноса) связано с тем, в каком режиме начисления очков участник выполняет задание: прибавления (ПП) или вычитания (ПИ).

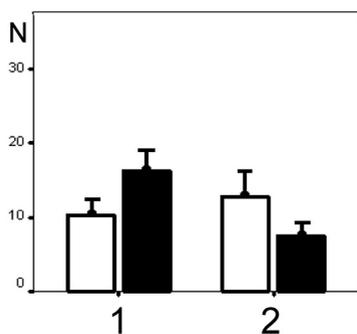


Рис. 20. Результативность выполнения задания «Обхват» по методике оценки показателей формирования нового опыта в ситуации приобретения очков и избегания их потери.

Обозначения: по оси ординат указано количество ходов участников до первого максимального результата хода в ситуации достижения (белые столбцы) и избегания (черные) в задании при его предъявлении первым (1) или вторым (2)

Таким образом, с применением различных методик при выполнении заданий разного типа и разной сложности показано, что мотивационный контекст заданий, связываемый нами со степенью дифференцированности доменов опыта, определяет выраженность эффектов, свидетельствующих о динамике памяти, или модификации струк-

туры опыта индивидов, — в частности, выраженность эффекта переноса научения. Следовательно, выполнение одних и тех же заданий в ситуации достижения и избегания происходит за счет формирования и реализации систем, включенных в домены опыта разной степени дифференцированности.

3.10.2. Эмоции и дифференцированность опыта

В уже упоминавшихся экспериментах, в которых исследовалась эмоциональность оценки испытуемыми прилагательных русского языка (Колбенева, Александров, 2010; Kolbeneva, Alexandrov, 2016), также были получены данные, свидетельствующие в пользу большей дифференцированности ДИ домена. Имеется много экспериментальных и теоретических оснований считать, что при предъявлении слов, в том числе эмоциональных, актуализируются системы поведенческих актов, с которыми данные слова ассоциированы (см., например: Alexopoulos, Ric, 2007; Bargh, 1997; Bargh, Ferguson, 2000; Galese, Lakoff, 2005; Hauk et al., 2004). Исходя из этого, в качестве данных, которые свидетельствуют в пользу большей дифференцированности ДИ, обуславливающей необходимость иметь дело с большим набором систем, мы рассматриваем следующие: время, затрачиваемое на оценку прилагательных, ассоциированных с ДИ, достоверно превышает таковое, затрачиваемое на оценку слов, ассоциированных с ДП (Kolbeneva, 2008).

В нашей лаборатории сопоставляли ДИ и ДП также в специальных экспериментах с семантическим праймингом. Целевое слово (положительной или отрицательной валентности) следовало с задержкой в пятьсот миллисекунд за праймом («приятный», «неприятный»). Было выявлено, что отношения компонентов памяти внутри домена и отношения компонентов, принадлежащих разным доменам, существенно различаются (Марченко, Безденежных, 2008).

Различие функциональной связи данного компонента с компонентами «своего» и «чужого» доменов выявляется и при анализе активности нейронов, специализированных относительно систем ДИ и ДП. Отношения между доменами памяти определялись на основании статистического анализа активности нейрона при актуализации систем разнообразных актов «своего» домена, т. е. домена относительно одной из систем которого он был специализирован, и систем «чужого» домена (Горкин и др., 2014).

Как и в цитировавшихся выше исследованиях с использованием прилагательных, в экспериментах О. П. Марченко время отчетного действия для неприятных слов было больше, чем для приятных (в случаях, когда прайм и целевое слово относились к той же валентности эмоций). В пользу различия сравниваемых доменов говорят и следующие данные, полученные в экспериментах с использованием прайминга: их участникам было легче категоризовать прилагательные, связанные с приятными эмоциями. Результаты этих экспериментов имеют отношение и к тому компоненту нашего предположения, в соответствии с которым в более дифференцированном домене избегания больше элементов опыта (больше систем). Как и для домена избегания, большее время отчетного действия, меньший эффект преднастройки и большая субъективная сложность категоризации были обнаружены автором для слов домена неживых объектов (мебель, одежда и пр.), чем для слов домена живых существ. Известно, что число объектов в первом домене выше, число же слов во втором — меньше, причем уменьшается прогрессивно в исторической перспективе, что отражает в том числе и уменьшение объема обыденного биологического знания в современных городских технологически ориентированных культурах (Wolff et al., 1999).

Анализ литературы, а также данные, полученные при «горизонтальном» подходе к рассмотрению дифференциации с помощью сравнения показателей поведения, направленного на достижение поощрения и избегание потери, согласуются с предположением о том, что динамика памяти (особенности как формирования элементов опыта, так и модификации опыта в процессе научения) различается для разных доменов опыта. В частности, с точки зрения «горизонтального» анализа дифференциации, наши данные указывают на то, что домен опыта избегания более дифференцирован, чем домен достижения. В то же время это различие неразрывно связано с «вертикальной» дифференциацией — историей формирования указанных доменов в процессе индивидуального развития и динамикой научения, основой для которого они являются. Это еще раз показывает, что закономерности динамики памяти являются производными от структуры индивидуального опыта и что рассмотрение формирования элементов опыта в отрыве от того, какая структура опыта при этом модифицируется (так как лежит в его основе), является ме-

нее эффективным. То, что структура опыта относится к принципиальным факторам, определяющим характеристики динамики памяти, принципиально и для основной гипотезы следующей главы: структура опыта определяет не только скорость формирования, выраженность интерференции, возможность переноса и модификации памяти, но и характер *забывания* материала.

ГЛАВА 4

Забывание как проявление памяти

В первой главе мы проиллюстрировали: изучение памяти как динамического процесса позволило выявить, что изменение нейрофизиологического обеспечения поведения происходит, даже если это поведение не повторяется. Однако динамику памяти можно оценить тогда, когда сохранность памяти проявляется в поведении: даже если группы помеченных клеток активируются искусственно, оценка состояния памяти проводится по поведенческим показателям. Когда проявление в поведении исчезает или существенно снижается, обычно говорят о забывании. Если, как мы утверждаем, при научении происходят *необратимые* изменения согласования метаболизма между нейронами в целостном организме, связанные со становлением их специализации, то что можно назвать забыванием? Означает ли забывание, что память исчезла? Существует ли специальный *процесс забывания*, или забывание — это только память со знаком «минус»? Если системная специализация нейрона постоянна, то как можно вообще что-то забыть? В настоящей главе рассматриваются данные современной литературы, помогающие ответить на эти вопросы.

4.1. Определения забывания

Первым исследователем забывания в научной психологии считается Г. Эббингауз, который решил заняться экспериментальным изучением памяти и забывания после приобретения книги Г. Фехнера «Основы психофизики». Общеизвестно, что Г. Эббингауз построил таблицу с данными воспроизведения списков бессмысленных слов через разные сроки после заучивания, графическое изображение которой получило позже название «кривая забывания» Эббингауза. Строго говоря, «кривая забывания» должна показывать рост доли ошибок. «Кривая забывания» Эббингауза является кривой воспро-

изведения, так как показывает снижение количества воспроизведенных слогов с увеличением интервала времени между заучиванием и воспроизведением. Уже в этом, самом первом, исследовании проявляется одна из принципиальных проблем в изучении забывания: что считать забыванием?

В 2010 г. появилась коллективная монография под редакцией С. Делла Сала «Забывание» («Forgetting»), в которой проблеме определения забывания посвящена отдельная глава (Roediger et al., 2010). Как доказать, что память бесследно исчезла? Если она исчезла не бесследно, то произошло ли забывание? Если нельзя четко установить наличие забывания, как дать ему определение?

В качестве базового феноменологического определения забывания используем общепринятую формулировку Э. Тулвинга: забывание как невозможность вспомнить в данный момент то, что было известно раньше. Нужно часто забывается, а забытое часто вспоминается не вовремя, но это ничего не говорит нам о причинах забывания и о процессах, которые лежат в его основе.

Известны так называемые «сильное» и «слабое» определения забывания. В «сильном» определении забывание представляется как полная потеря («стирание») следа памяти, воспроизвести который невозможно независимо от применяемых средств (*ibid.*). Можно добавить, что при этом предполагается возвращение организма к состоянию в прошлом. Данных о полном забывании не получено даже на моллюсках, почти каждый нейрон нервной системы которых идентифицирован. Более того, это принципиально недостижимо, так как теоретически всегда существуют средства проверки сохранности памяти, которые экспериментатор еще не использовал.

В «слабом» варианте забывание определяется как невозможность «извлечения памяти». Это означает, что материальные основы памяти сохраняются, но поведение не выполняется. Отметим, что «сильное» и «слабое» определения относятся только к случаям здорового забывания, при котором у испытуемых нет патологических нарушений. Известно, что даже если усвоенное поведение не воспроизводится, то, как правило, выявляется влияние «забытого» на последующее обучение и развитие; кроме того, вспомнить забытое зачастую помогает напоминание (Li et al., 2014). В исследовании А. Гускйонена и коллег (Guskjonen et al., 2018) было показано, что контекстный страх у мышей, сформированный в их младенческом возрасте и не воспроизводимый ими в соответствующих тестах через длительное время

(до трех месяцев), т. е. «забытый», восстанавливается при оптогенетической активации нейронов зубчатой фасции, которые были помечены в ходе формирования этого поведения.

Получается, что мысленный эксперимент с обоими определениями забывания позволяет подчеркнуть: никакое обучение не проходит бесследно для организма, даже если искомое поведение не воспроизводится. Подчеркнем, что и с нашей точки зрения изменения индивидуального опыта при формировании нового элемента опыта необратимы, так как являются перестройкой целостного организма. Интересно, что это обосновано и экспериментальными данными: забывание является не возвратом к прошлому состоянию, но новым состоянием, содержащим возможность реактивации памяти (Liu et al., 2022). В частности, в этом исследовании на круглом черве *C. elegans* показано, что состояние «наивного испытуемого» отличается от состояния после забывания уровнем экспрессии 440 различных генов, хотя поведение червей в этом состоянии неразлично (активность 178 из этих генов отличается еще и от состояния после обучения).

Использование «слабого» определения забывания (невозможность извлечения) также (как и «сильного») осложняется тем, что теоретически всегда остается возможность выявить способ активирования забытой памяти. Кроме того, «слабое» определение не различает обратимую и необратимую потерю возможности реализации поведения. В исследованиях с оптогенетическим воздействием на помеченные при обучении группы клеток, которые мы приводили в первой главе (см. обзор: Josselyn, Tonegawa, 2020), было обосновано, что существует состояние группы клеток, связанных с формированием нового опыта при обучении, которое может быть описано как «молчащая энграмма». В таком состоянии «энграмма» не активируется естественными способами, и можно сказать, что произошло забывание. В то же время активирование этой группы клеток оптогенетическими методами приводит к восстановлению поведения. Например, при блокаде синтеза белка сразу после обучения поведение условного замирования не воспроизводится, но после оптогенетической активации восстанавливается, даже если после обучения прошло восемь дней. Авторы утверждают, что по результатам исследований забывание, в частности, при болезни Альцгеймера, обусловлено скорее молчанием «энграмм», чем их потерей. В рамках принятых в нейробиологии понятий это означает, что «сохранение» памяти не определяет возможность ее «извлечения» (ibid.). Таким образом, современные

методы регистрации и изменения активности мозга позволяют различить «молчащую» и «недоступную» энграммы, хотя в поведении оба эти состояния проявляются как забывание.

Отдельной группой можно выделить определение забывания как постепенной потери информации. Это определение также можно назвать феноменологическим: в рамках такого подхода выявлено, что независимо от шкалы времени «кривая забывания» приближается к логарифмической: быстрое падение вначале, затем более плавное и асимптотическое в конце. В настоящее время эта закономерность считается далеко не универсальной (Radvansky et al., 2022). В то же время «кривая забывания» описывается логарифмическим законом для ситуации быстрого предъявления изображений и звуков (секунды), для заданий на запоминание слов и других учебных материалов (минуты, часы или дни) и даже для воспроизведения испанских слов при обучении в колледже (годы) (Roediger, 2010). Немасштабируемость процесса забывания (сходство закономерностей на разных временных шкалах) объединяет описание динамики забывания и описание процесса консолидации памяти: эффект интерференции показан для воспроизведения списков слов, выполнения моторных заданий (секунды, минуты) (Brashers-Krug et al., 1996; Lechner et al., 1999), воспроизведения материала школьных уроков при некоторых вариантах их построения (часы и дни) (Кочнев, 1999), использования родного и иностранного языков (годы) (Фрумкина, 2001). Однако описание забывания как потери информации не предполагает, что забывание всегда происходит по логарифмическому закону.

В нашей стране намного больше, чем в других странах, нашел поддержку подход П. Жане к запоминанию как социально детерминированному процессу. В исследованиях отечественных психологов было показано, что запоминание не является проявлением специфического процесса памяти, а реализуется как деятельность (Соколов, 2002). Произвольная и произвольная память зависят не от типа материала или числа повторений, а от целей воспроизведения (см. исчерпывающий обзор: Ляудис, 2011). Большинство теорий забывания не учитывают такие феномены, как эффект реминисценции (если давать испытуемому несколько попыток воспроизведения материала, то эффективность воспроизведения повышается от попытки к попытке) и «гипермнезии» (общий уровень воспроизведения может со временем повышаться) (Roediger, 2010). Подобные эффек-

ты были известны Г. Эббингаузу, но рассматривались как «парадоксальная видимость», связанная с тем, что при воспроизведении после перерыва отсутствует утомление (Эббингауз, 1998, с. 95).

Как показывают перечисленные определения, термин «забывание» не является содержательным без соответствующей теории забывания, т. е. описания процессов, лежащих в основе неспособности осуществления ранее сформированного поведения.

4.2. Почему мы забываем

До недавнего времени перечень теорий забывания исчерпывался противопоставлением теории распада памяти и теории интерференции. Первые теории забывания, вероятно, появились из бытовых представлений о постепенном распаде неиспользуемой памяти с течением времени, подобно атрофии обездвиженных мышц, или как следствии следующих за запоминанием событий. Теории забывания являются неотъемлемой частью соответствующих теорий памяти, поскольку забывание чаще всего рассматривается как сбой, ошибка в работе памяти. Теория активного забывания, изложенная в заключении настоящей главы, является исключением из этого правила: в ее рамках разрабатывается представление о забывании как части нормального, естественного, адаптивного и необходимого для организма процесса реорганизации (и разрушения), так называемой «пластичности» памяти, — процессе, имеющем специальное нейрохимическое обеспечение.

4.2.1. Теория распада памяти

Теория распада памяти (*decay of memory*) постулирует, что неиспользуемая память разрушается со временем. Она приписывается Э. Торндайку, сформулировавшему «закон не востребованности» (*the law of disuse*): сила неиспользуемой ассоциации снижается с течением времени. Эта теория забывания находится в соответствии с ассоциативными представлениями о памяти: при научении происходит формирование ассоциации, имеющей определенную силу; сила ассоциации увеличивается при повторении (т. е. при использовании памяти) и пассивно уменьшается при неиспользовании.

Другой термин Э. Торндайка, «разучивание» (*unlearning*, когда мы разучились что-то делать), предполагает ослабление ассоциативной

связи в результате усиления других более новых связей (см.: Melton, Irwin, 1940), а не просто с течением времени. Несмотря на это распад (или «затухание», разрушение) памяти связывали только с течением времени и сравнивали с радиоактивным распадом или образованием ржавчины.

4.2.2. Теория интерференции

Формулировка теории забывания как простого распада памяти вызвала жесткую и разрушительную критику со стороны многих авторов, которые указывали на то, что теория распада не содержит представления о механизме забывания, противоречит данным о реминисценции и что время не имеет причинности (см.: Roediger et al., 2010). Имеется в виду, что хотя железо ржавеет с течением времени, причина ржавчины – не время, а процесс окисления. В качестве объяснения причин забывания было привлечено уже предложенное к тому времени «ретроактивное торможение» (см. главу 3), предполагающее воздействие текущих процессов мышления и запоминания на память, сформированную ранее. Таким образом, согласно интерференционной теории, забывание является следствием событий, происходящих с индивидом после запоминания.

Феномен ретроактивного торможения был описан в работах Г. Мюллера в конце XIX в. (см. раздел 2.1). В 1924 г. появились данные Дж. Дженкинса и К. Далленбаха о лучшем воспроизведении бессмысленных слогов после восьми часов сна, чем после восьми часов бодрствования. Этот результат связывали с отсутствием дополнительного обучения (и, следовательно, ретроактивного торможения) во время сна. В этот же период появились экспериментальные работы Э. Скэггса, а затем Э. Робинсона, в которых развивались представления о связи сходства заданий с эффектом интерференции (Robinson, 1927). Дж. Макгеоч, один из главных критиков теории распада, предполагал и экспериментально показывал, что забывание материала происходит при заучивании нового материала, связанного с первым по смыслу (McGeoch, McDonald, 1931). Эти исследования не могли опровергнуть «распада» памяти с течением времени, но убедили научное психологическое сообщество в том, что основной причиной забывания является деятельность после обучения. Например, Э. Р. Газри в 1940-х годах даже отрицал возможность забывания без интерференции (Хегенхан, Олсон, 2004), в то время как А. Мелтон и Дж. Ир-

вин в 1940 г. объединяли факторы интерференции и распада в одну «двухфакторную» теорию (Melton, Irwin, 1940).

Представления об интерференции как причине забывания не были однородными. Во-первых, в 1920–1930-е годы противопоставлялись представления о неспецифической интерференции и специфической интерференции. Неспецифическая интерференция предполагает, что любое занятие после запоминания влияет на последующее воспроизведение. По данным Г. Мюллера и А. Пильцекера, предъявление картинок и предъявление пар бессмысленных слогов одинаково сказывались на воспроизведении первого списка пар бессмысленных слогов (неспецифическая интерференция): ключевую роль играл интервал времени между заучиванием и предъявлением дополнительного задания (Lechner et al., 1999). В этом виде интерференционная теория забывания соответствует теории консолидации памяти (см. раздел 2.1). С другой стороны, согласно результатам исследований Э. Скэггса, Э. Робинсона и Дж. Макгеоха, воспроизведение не зависело от интервала времени, а определялось только степенью сходства между заданиями (специфическая интерференция). В то же время сами Э. Робинсон и Дж. Макгеох являлись оппонентами: первый определял сходство на основе числа идентичных элементов, а второй — как сходство по смыслу (Robinson, 1927; McGeoch, McDonald, 1931). В такой формулировке интерференционная теория забывания соответствует теории конкуренции ответов (подробнее см. раздел 2.1, а также: Смирнов, 1966; Osgood, 1946; Wixted, 2004).

Во-вторых, теория интерференции была неоднородна в отношении «направления» действия забывания — в прошлое или будущее. Эффект *проактивной* интерференции недолгое время претендовал на роль основной причины забывания в 1950–1960-е годы. Проактивная интерференция, т. е. забывание как следствие прошлого опыта, попала в область изучения забывания благодаря Б. Андервуду (Underwood, 1957). Он обратил внимание, что в исследованиях 1920–1930-х годов каждый испытуемый проходил множество серий исследования (в одном из исследований — 21 серию). Б. Андервуд показал, что с увеличением числа серий, в которых участвовал один и тот же испытуемый, снижается и показатель воспроизведения, и, следовательно, увеличивается мера забывания. По его расчетам, доля забывания, которую действительно можно считать следствием выполнения промежуточного задания, не превышает 15%, а те оценки,

которые были получены ранее, являются результатом проактивного влияния предшествующих заданий, выполненных данным участником. Исследования Б. Андервуда стали ключевым обоснованием требования наивности испытуемых, а также яркой демонстрацией влияния прошлого опыта на характеристики заучивания и воспроизведения поведения. Тем не менее, в результате последующих исследований предположение о том, что проактивная интерференция является основной причиной забывания, не подтвердилось.

Таким образом, интерференционная теория забывания была обоснована наиболее согласованным набором результатов и доминировала в зарубежной психологии до 1960-х годов. Теория интерференции и теория распада, по существу, остаются основными претендентами на роль описания процесса забывания по сей день. Наиболее последовательные их воплощения представлены далее в этом разделе как «консолидационная теория» и «теория активного распада». В то же время начиная с середины XX в. появляются данные и обоснования того, что обе эти теории верны, но имеют разные области применения (Величковский и др., 2015; Нуркова, Гофман, 2016а; Berry, Davis, 2014; Guskjonen et al., 2018; Hardt et al., 2013; Rodiger, 2010). И наоборот, согласно выводам Н. Н. Корж, обе ассоциативные теории забывания (интерференции и распада) не подходят для объяснения результатов исследований памяти, в частности, выполненных методами психофизики (имеется в виду сходство эффективности опознания стандартного сигнала среди различных тестовых сигналов на ранних (минуты и часы) и на поздних (дни и недели) стадиях научения, а также повышение этой эффективности со временем при отсутствии обратной связи) (Корж, 1984). Также в литературе о забывании широко известен принцип «стимульной перегрузки» (*cue overload*): чем больше событий связано с сигналом, тем меньше вероятность воспроизведения этих событий (подробнее см.: Wixted, 2004). Как частный случай такой перегрузки рассматривается классический эффект ретроактивной интерференции, полученный с использованием методики ассоциативных пар.

Одним из вариантов интерференционной теории забывания также является представление о забывании вследствие «входной» и «выходной» интерференции. Определения входной и выходной интерференции сформулировали Э. Тулвинг и Т. Арбакл в 1963 г. (Tulving, Arbuckle, 1963). Появление этих понятий связано с развитием когнитивных теорий памяти — представлений о «кодировании», «хранении»

и «извлечении» «информации» (каждое слово несет в себе довольно тяжелый и лишний груз соответствующей теории). Каждый из этих процессов, согласно представлениям о когнитивных процессах, характеризуется определенными ограничениями объема обработки информации — как «на входе», т. е. при запоминании, так и «на выходе», т. е. при воспроизведении. Входная интерференция описывается как снижение вероятности воспоминания одного элемента из набора материала с увеличением числа элементов в этом наборе. Иными словами, чем больше нужно запомнить, тем меньше доля каждого запоминаемого элемента материала. Этот эффект авторы связывают с «входной» интерференцией при запоминании (подобный эффект был описан и до того в отношении восприятия слов: слова из большого списка, предъявленные на фоне шума, распознаются труднее, чем слова из малого списка; см.: Rosenzweig, Postman, 1958) и «выходной» интерференцией (являющейся более известным эффектом, см.: Roediger, Schmidt, 1980), т. е. снижением вероятности воспроизведения элементов по мере воспроизведения материала (чем больше элементов уже воспроизведено, тем труднее воспроизвести каждый последующий, ср. с увеличением эффекта интерференции по мере увеличения количества информации, см.: Величковский и др., 2015). Оба эти эффекта связывались с последовательным предъявлением или воспроизведением материала, считались адаптивными для избегания перегрузки и относились только к кратковременной памяти. Они использовались как свидетельство того, что источником забывания может быть само кодирование или воспроизведение.

Позже феномен, подобный выходной интерференции, был выявлен применительно к долговременной памяти, и в исследованиях М. Андерсона с коллегами (например, см.: Anderson, Green, 2001; Anderson, Neely, 1996) назван «забыванием, вызванным извлечением из памяти» (*retrieval-induced forgetting*). Феномен заключается в снижении вероятности воспроизведения элемента категории после воспроизведения других элементов этой же категории. Для его демонстрации используется методика повторного воспроизведения (*retrieval practice paradigm*). Испытуемым предъявляют пары слов «категория — экземпляр», причем название каждой категории появляется в паре с шестью экземплярами (например, «фрукт — апельсин», «напиток — виски», «фрукт — банан» и т. д.). Человек воспроизводит одну пару из половины использованных категорий несколько раз (предъявляется название категории и одна или несколько начальных букв

названия экземпляра, например, «фрукт – ап _____»). Элементы других (контрольных) категорий не предъявляются. Через 20 минут проводится тест на воспроизведение всех экземпляров, предъявленных в начале. Оказывается, что ранее воспроизведенные экземпляры (в нашем примере «апельсин») вспоминаются лучше, чем экземпляры контрольных категорий («виски»). В то же время, невоспроизведенные экземпляры целевой категории («банан») воспроизводятся хуже контрольных. Такое снижение вероятности воспроизведения экземпляра после воспроизведения других экземпляров этой же категории и называется «забыванием, вызванным воспроизведением» (там же; см. также: Anderson, 2003).

4.2.3. Консолидационная теория забывания

В рамках современных концепций формирования памяти как консолидации «следа», который новые события «оставляют» в мозге в виде изменений метаболизма нейронов, забывание рассматривается как нарушение консолидации (или реконсолидации) памяти (см. п. 2.1.2). В частности, оно может произойти из-за нарушения консолидации в результате дополнительного обучения (эффект ретроактивной интерференции). Таким образом, как уже было сказано, представления о неспецифической интерференции являются частным случаем теории консолидации.

Эффект реконсолидации, или забывание в результате перехода уже консолидированной памяти в состояние, когда ее можно модифицировать, вызывает повышенный интерес как потенциальное средство борьбы с посттравматическим стрессовым расстройством (см. ниже). Исходя из результатов исследований на животных, напоминание переводит память в активное состояние, открывающее возможность ее изменения, в том числе нарушения. Возможно, эти данные помогут усовершенствовать способы работы с нежелательными воспоминаниями и позволят избавить человека от непроизвольного повторного переживания травматических событий.

Перспективы разработки терапевтических процедур для лечения посттравматического стрессового расстройства связываются с тем, что эффект реконсолидации воспроизводится на человеке (Hupbach et al., 2007; Walker et al., 2003), хотя и с переменным успехом (например: Wichert et al., 2011). Так, показано, что напоминание давно выученного первого списка бессмысленных слогов перед заучиванием

второго вызывает снижение показателей воспроизведения первого списка; при этом наличие соответствующей инструкции открывает возможность «добавлять» новую информацию к такой ранее консолидированной памяти (Forcato et al., 2010). Кроме того, существуют попытки проведения аналогичных, соответствующих друг другу и выявляющих сходные феномены процедур и на животных, и на человеке (Jones et al., 2012; Nader et al., 2015).

Можно было бы предположить, что после разрушительной критики теории распада памяти в 30-е годы XX в. ее развитие остановится и основной теорией забывания станет интерференционная теория. Однако экспериментально опровергнуть наличие постепенного забывания, не связанного с интерференцией, так же сложно, как и доказать его наличие. Поэтому неудивительно, что данные, описывающие забывание по типу распада, продолжают накапливаться. Так, на основе результатов современных исследований сформулировано представление об активном распаде памяти, которому будет посвящена заключительная часть этой главы, и о «функциональном распаде» памяти.

В рамках представлений о функциональном распаде памяти процессы интерференции и распада рассматриваются как сосуществующие и связанные (Altmann, Gray, 2002). Предполагается, что скорость распада обусловлена необходимостью обновления памяти и регулируется процессами «исполнительного контроля». Например, водитель быстро забывает место автомобиля на парковке, поскольку оно меняется каждый день; намного медленнее будет забываться то место в доме, где этот водитель хранит документы на автомобиль. То, что в случае частого обновления информации (когда необходимо забыть предыдущее расположение или число и запомнить вместо него новое) «распад» соответствующей памяти ускоряется, было показано в экспериментальном исследовании авторов. Они полагают, что функциональный распад позволяет «ослабить» память для снижения интерференции в момент обновления (Altmann, Gray, 2002).

Каждая теория забывания сформулирована в рамках соответствующей теории памяти. По-видимому, прямое соответствие теорий памяти и теорий забывания объясняется тем, что при изучении памяти забывание считается отклонением от нормы, «недоработкой» памяти. Например, в рамках «теорий извлечения» (retrieval theories)

(см.: Roediger, 2010) проявление забывания связывается с особенностями извлечения памяти, в частности, с изменением контекста. Иными словами, чем более сходны условия запоминания и воспроизведения, тем меньше вероятность забывания. Хотя подобные утверждения высказывались и ранее, первую теорию, объясняющую контекстное воспроизведение, сформулировали Э. Тульвинг и Д. Томсон в 1973 г. — теорию специфичности кодирования. В ее основе лежит предположение, что при запоминании материала «кодируется» не только целевая информация, но и контекстная, нецелевая. Если контекст воспроизведения сходен с контекстом при кодировании, повышается вероятность воспроизведения целевого материала. Поскольку контексты запоминания и воспроизведения не могут быть абсолютно идентичными и со временем степень отличия контекстов повышается, повышается и вероятность забывания.

Забывание часто рассматривается как антоним памяти, которую люди, как правило, стремятся улучшить. В то же время известно, что забывание может приносить пользу.

4.3. Для чего мы забываем

Известно, что, если человеку не удастся забывать несущественные детали и события жизни, он в значительной степени лишается возможности запоминать новые события, и могут нарушиться память и мышление (Лурия, 1966; Parker et al., 2006; см. также обзор на эту тему в работе: Roediger et al., 2010, а также предыдущий параграф о забывании травматических событий). Хотя гипермнезия может быть вызвана не нарушением забывания, а ускоренным формированием довременной памяти (например: Кандель, 2012), в этом параграфе будет показано, что процесс «расформировывания» довременной памяти является необходимым для здорового запоминания. Действительно, забывание рассматривается как часть процессов, приводящих к преодолению фиксированности в ходе решения задачи (Валуева, 2016). Кроме того, одна из моделей нейронной активности предсказывает, что в ходе консолидации эпизодической памяти снижается количество «общих» нейронов, которые активировались и при обучении, и при воспроизведении (при этом нейроны как исключаются из набора активизирующихся при воспроизведении, так и добавляются новые). Этот процесс сопровождается увеличением селективности «энграммы», и происходит это за счет

тормозной активности нейронов, не принадлежащих «энграмме» (Tomé et al., 2024).

Забывание рассматривается не только как пассивное следствие активно сформированной памяти, но и как специальный, адаптивный, необходимый для нормального запоминания и также активный процесс (Нуркова, Гофман, 2016а; Созинов и др., 2013; Nairne, 2010; Ryan, Frankland, 2022). С этой точки зрения сформулированы представления о забывании как о подавлении воспоминаний, проводятся исследования преднамеренного забывания, изучаются нейрофизиологические основы забывания как активного процесса «расформирования» памяти. Далее мы рассмотрим эти представления.

4.3.1. Преднамеренное забывание

Часто в качестве примера эффекта интерференции в учебниках приводят запоминание постоянно меняющихся данных, — например, место, где остались машина или очки. Этот пример предполагает, что прежнее место можно забыть. В то же время в ходе исследований участники, как правило, не получают инструкции на забывание (животные в исследованиях также не получают такой инструкции). Если забывание — это активный процесс, который зависит от особенностей задания (в том числе инструкции на забывание), то изменение структуры опыта в отсутствие инструкции на забывание должно отличаться от изменений, происходящих при ее наличии.

Возможность отвлечься от нежелательных воспоминаний была описана и до З. Фрейда, однако четкую формулировку и разработку эта идея получила именно в его работах. Предположение о том, что воспоминания можно намеренно перенести в область бессознательного, не поддается экспериментальной проверке. Другая, более приемлемая часть теории — то, что человек может заняться чем-то, что позволит на время забыть о пережитом — соответствует исследованиям «подавления» памяти (преднамеренного забывания, *intentional forgetting*). Например, в работах под руководством М. Андерсона (автора исследований «забывания, вызванного извлечением из памяти», см. п. 4.2.2) разрабатывается представление о преднамеренном забывании за счет «сдерживания» или «подавления» воспоминаний, которые авторы описывают через представления о когнитивном контроле при запоминании и воспроизведении (Anderson, 2003; Anderson, Green, 2001; Anderson, Hanslmayr, 2014).

Для оценки забывания, вызванного «подавлением» (suppression-induced forgetting) используется задание «Думать / Не думать», которое на первом этапе предполагает запоминание предъявляемых пар сигналов (слов, изображений), когда нужно вспомнить второй сигнал в ответ на первый. После проверки успешности воспроизведения для части сигналов участника просят не давать ответ, не вспоминать его, не думать о нём и не использовать для этого отвлекающие мысли. Сигналы, на которые нужно или не нужно давать ответ (что указывается цветом фона слова), предъявляются по несколько раз в случайном порядке, но для данного участника каждый сигнал всегда нужно вспомнить или всегда «подавить». Последним этапом выполнения задания является воспроизведение всех пар, которые были на первом этапе запоминания, в том числе не предъявлявшихся на втором этапе (ни с инструкцией «Думать», ни с инструкцией «Не думать»).

Менее результативное воспроизведение пар, сопровождавшихся инструкцией «Не думать», по сравнению с парами, не предъявлявшимися на втором этапе, используется авторами как маркер забывания, вызванного подавлением. Этот эффект неоднократно был показан с использованием разных сигналов (Anderson, Hulbert, 2021). С помощью этого эффекта авторы обосновывают, в частности, что фрейддовское вытеснение может быть смоделировано влиянием не только интерференционного фактора (ненамеренного забывания вследствие формирования дополнительных ассоциаций с этим же словом), но и «контрольного торможения» (вытормаживание нежелательных элементов памяти при предъявлении сигнала; об этом см. также: Kireev et al., 2021).

Интересно, что усилие субъекта по подавлению отражается не только на воспроизведении данного сигнала, как предполагается инструкцией и как кажется субъективно (участника просят не вспоминать только данный сигнал, и участнику кажется, что ему это удастся), но имеет и неспецифический эффект (Anderson, Subbulakshmi, 2024): добавив между пробами процедуры «Думать / Не думать» дополнительные сигналы, авторы обнаружили, что забывание распространяется на те из них, которые предшествовали и/или следовали за подавляемыми. Кроме того, этот эффект проявлялся как при воспроизведении через 5 минут, так и через 24 часа. В исследованиях с регистрацией активности мозга показана не только связь активаций в префронтальной коре с указанным подавлением (при селекции ответа и при его остановке), но и прослежена снижающаяся активаци-

ция «следа памяти», связь концентрации тормозных нейромедиаторов с подавлением, а также необходимость активации префронтальной коры для формирования забывания (см.: Anderson, Hulbert, 2021). Так, попытка подавить воспроизведение сопровождается генерализованным снижением активации гиппокампа, связанным с концентрацией в нем гамма-аминомасляной кислоты (ГАМК, тормозный нейромедиатор), со степенью забывания и активацией префронтальной коры. Авторы считают, что подавление выражается в деактивации гиппокампа, которое производит эффект «амнестической тени», сходный с нарушением памяти после удаления гиппокампа у пациента Н. М., однако этот эффект кратковременный и менее выраженный.

В своей обзорной работе М. Андерсон и С. Суббалакшми описывают исследования, показывающие, что «амнестическая тень» действует шире, чем в отношении запоминания и консолидации памяти о недавних сигналах (Anderson, Subbulakshmi, 2024). Действительно, если бы забывание вследствие подавления исчерпывалось эффектами, описанными в предыдущем абзаце, то оно объясняло бы незначительную часть забывания в жизни человека. Однако подавление приводит и к забыванию давних сигналов. В исследовании, где часть дополнительных сигналов нужно было запоминать заранее, и во время процедуры «Думать / Не думать» предъявляли только их фрагменты (в том числе подпорогово), показано, что амнестическая тень распространяется и на ранее сформированную реактивированную память (см. Anderson, Subbulakshmi, 2024).

Авторы отмечают, что спектр задач, в которых необходимо подавление извлечения нерелевантной памяти, довольно широк (например, сосредоточение на внешних сигналах после внимания к внутреннему состоянию или называние сигнала, предъявленного перед данным, а также другие ситуации с постоянным обновлением информации), и забывание вследствие подавления может происходить не только при намеренном сдерживании эпизодических воспоминаний. Учитывая сказанное, роль амнестической тени в общем забывании довольно велика, и эффект забывания получает потенциальную обнаружимость в исследованиях практически с любой задачей на т. н. «когнитивный контроль».

Результаты исследований преднамеренного забывания представляются также в более широком контексте осознанного «контроля поведения». Забывание, вызванное подавлением, выражается

и в подавлении нежелательных воспоминаний, причем у тех, кто страдает ПТСР, ниже подавление и негативных, и нейтральных воспоминаний, чем у людей из нормативной выборки (Anderson, Hulbert, 2021). Интересно, что преднамеренное (или «мотивированное») забывание конфликтной ситуации облегчается, если человек простил своего обидчика (Noreen et al., 2014). В исследовании С. Норин с соавт. испытуемым предъявляли описание ряда ситуаций, в которых по отношению к ним совершались несправедливые и незаконные поступки. Необходимо было ответить, могут ли они простить своих обидчиков. Выявлено, что люди с большей вероятностью забывают детали тех ситуаций, в которых они «простили» обидчика. Авторы связывают этот феномен с тем, что как прощение, так и мотивированное забывание осуществляются за счет сходных процессов «исполнительного контроля», т. е. как сознательное, волевое усилие (Noreen et al., 2014).

В работе М. В. Киреева с соавт. показано, что неосознанный выбор значения неоднозначного объекта сопровождается снижением степени активации левого и правого гиппокампа, аналогичным снижению при забывании, которое вызвано осознанным подавлением воспоминания (Kireev et al., 2021). В этом исследовании участникам предъявляли словосочетания из двух слов (прилагательного и существительного) с пропущенной буквой и просили выбрать изображение, которое соответствует значению существительного. Данные фМРТ мозга после предъявления словосочетаний сравнивали между условием, в котором из-за пропущенной буквы существительное может иметь два значения (и выбор однозначно определяется прилагательным), и условием, в котором, несмотря на пропуск буквы, существительное однозначно. Согласно интерпретации авторов, в таких разных задачах, как неосознанный выбор слова и намеренное забывание, подавление ненужного содержания памяти и недопуск его в сознание осуществляются посредством одного и того же процесса (торможения активности гиппокампа). Следовательно, по их мнению, существует процесс, позволяющий угнетать «лишнее» содержание памяти, которое мешает решению текущей задачи (см. об аналогичном процессе наши представления о регрессии в разделе 3.6).

Таким образом, показано, что повторное сдерживание воспроизведения материала действительно приводит к его забыванию. Кроме того, новым в представлении о забывании вследствие сдер-

живания воспроизведения является то, что забывается и материал, не связанный с воспроизводимым, но использовавшийся незадолго до или сразу после сдерживания. В то же время нейроанатомическое исследование такого подавления (Bastin et al., 2012) показывает, что воспроизведение слов, которые нужно было запомнить, и слов, которые нужно было забыть, сопровождается активацией различных структур мозга (среди прочих – задней и передней зон цингулярной коры, соответственно, см. п. 1.5). Авторы делают вывод, что выполнение инструкции и на забывание, и на запоминание приводит к формированию памяти, но разных типов: декларативной памяти и узнавания (в то же время в более поздних работах М. Андерсона и коллег было показано и забывание материала, проверяемого через узнавание, см.: Anderson, Hulbert, 2021).

С нашей точки зрения, данные об активациях в различных зонах мозга означает, что в основе преднамеренного забывания и запоминания лежат процессы формирования опыта разной структуры. В частности, можно предположить, что намеренное «забывание» происходит в меньшей степени за счет реорганизации индивидуального опыта, чем «запоминание» (и в большей – за счет формирования нового опыта). Иными словами, «подавление» воспоминаний – это научение тому, чтобы не воспроизводить материал (Аллахвердов, 1993; Созинов и др., 2013; Liu et al., 2022), и эта задача может даже в большей степени решаться посредством формирования нового опыта, чем некоторые задачи запоминания уже знакомого материала. Такое научение забыванию (ср. с термином «unlearning», п. 2.1.2) может иметь сходство с формированием угашения и также являться следствием появления нового опыта.

4.3.2. Забывание и угашение

В рамках терминологии условно-рефлекторной теории «угашением условного рефлекса» называется снижение выраженности нового поведения после прекращения предъявления подкрепления. Поскольку после угашения часто происходит «самопроизвольное восстановление реакции», И. П. Павлов считал, что угашение обусловлено «внутренним торможением», которое не разрушает сформированную память (Павлов, 1952). Поэтому угашение изначально рассматривалось как научение (см. также: Bouton, Peck, 1992; Myers, Davis, 2002). То, что угашение – это формирование нового опыта, «настройка»,

а не разрушение или «расформирование» ранее сформированного, теперь многократно показано в нейрофизиологических исследованиях (Berman, Dudai, 2001; Davis et al., 2017; Lacagnina et al., 2019). В частности, продемонстрировано, что избирательная инактивация нейронов, активировавшихся при формировании угашения, приводит к восстановлению ранее сформированного поведения (Lacagnina et al., 2019). Эти результаты соответствуют представлению в системной психофизиологии о необратимости специализации нейронов и о формировании нового опыта как «добавке» по отношению к ранее сформированному (подробнее об этом мы говорили в главе 1).

Проводятся исследования, которые развивают упомянутое утверждение, что угашение предполагает формирование новой памяти. Использование методики формирования контекстного замирования⁷ позволяет показать, что проявление страха до формирования угашения и после него обеспечивается различающимися мозговыми процессами. В одном из исследований на эту тему использовали трансгенных мышей, у которых с помощью вируса поместили *fos*-активные нейроны (о которых мы говорили выше): в одной группе животных – при формировании условного страха (замирания в определенном контексте), а в другой – при его угашении (Davis et al., 2017). В этой и других своих работах П. Дэвис и др. показали, что формирование этого нового поведения сопровождается повышенной *fos*-активацией пирамидных нейронов базолатеральной миндалины, а угашение – снижением их активации и активацией нейронов медиальной префронтальной коры (сохранность последней необходима для формирования новой памяти на угашение). В работе 2017 г. авторы также выявили активацию тормозных нейронов при формировании угашения. Совмещение этой методики с электрофизиологическим методом регистрации из миндалины позволило выявить, что угашение условного страха происходит при доминировании ритмов 6–12 Гц над ритмами 3–6 Гц в медиальной префронтальной коре, а последние усиливаются при проявлении страха. Авторы предполагают, что парвальбуминовые интернейроны тормозят проекционные нейроны, «подавляя память» о страхе и его проявление. С их точки зрения, опыт условного страха и опыт угашения сосуществуют, чтобы обеспечить возможность при необходимости снова сформировать условное замирание. Важно, что проявление этого страха после угашения требует активации еще одной группы тормозных нейронов, т. е. «забывание» угашения – это опять новый опыт.

В другой работе с применением той же методики оценивали характеристики шипиков нейронов в двух зонах лимбической коры (Vetere et al., 2011). В основе идеи этого исследования лежали данные, рассматриваемые авторами как аргумент в пользу того, что при воспроизведении контекстного замирания на поздних этапах научения активируется передняя цингулярная кора (ПЦК), и ее сохранность необходима для воспроизведения этого поведения, а для формирования угашения необходима инфралимбическая зона коры. Проанализировав количество и размер шипиков ПЦК и инфралимбической коры, авторы выявили, что в ПЦК после угашения сохраняются только шипики большого размера, а в инфралимбической зоне появляется много новых шипиков (по сравнению с группой без угашения). Они предполагают, что в ПЦК после угашения сохраняются шипики, от которых в дальнейшем зависит восстановление поведения, но этот опыт претерпевает значительные изменения.

Таким образом, угашение, как и все рассмотренные нами феномены динамики памяти (интерференция, консолидация, реконсолидация, забывание) является частным случаем изменения структуры индивидуального опыта путем научения — формирования новых систем (за счет специализации нейронов) и модификации ранее сформированного опыта (аккомодационной реконсолидации). Интересно, что И. П. Павлов описывал для угашаемого поведения то, что сейчас можно назвать эффектом консолидации: если угашение проводили сразу после формирования нового поведения, то оно угасалось легко и самопроизвольно не восстанавливалось; однако «выработанные рефлексы» (т. е. давно сформированные) «непременно после угашения снова сами собой делаются действительными» (Павлов, 1952, с. 73). Эффект консолидации продемонстрирован и для самого угашения в современных работах с помощью нейрохимических методов (о блокаде консолидации и выработке угашения см.: Dunsmoor et al., 2015). Следовательно, закономерности формирования угашения сходны с формированием угашаемого поведения, а формируемая структура опыта предполагает возможность восстановления поведения и позволяет памяти на угашение и памяти на замирание сосуществовать. Более того, фармакологическое нарушение памяти на угашение может быть выполнено путем имитации забывания: у дрозофил, для которых описаны молекулярные процессы забывания, такая имитация вызывает спонтанное восстановление пищевого поведения, а блокада такой имитации забывания предотвращает

спонтанное восстановление (Yang et al., 2023). Действительно, забывание возможно за счет активного молекулярного процесса, который, в отличие от процессов, вызывающих угашение, препятствует последующему восстановлению поведения. Рассмотрим такое «активное» забывание подробнее.

4.3.3. «Активное» забывание

Представление о забывании как естественном и необходимом процессе разрушения памяти, имеющем определенную биохимическую основу, кажется легко проверяемым: блокада биохимических процессов, лежащих в основе забывания, должна предотвращать забывание. Действительно, показано, что для забывания необходимо разрушение тех синаптических связей, которые сформировались при обучении новому поведению: блокада эндоцитоза глутаматных рецепторов AMPA в гиппокампе крыс приводит к предотвращению забывания (Guskjopen, 2016). Это было выявлено с использованием методики оценки памяти о расположении объектов и методики предпочтения контекста, в котором животное ранее получало еду. AMPA-рецепторы играют важную роль в «поддержании» памяти после формирования нового поведения. Их эндоцитоз (т. е. поглощение клетками) — нормальный процесс, который сопровождается забыванием через известные сроки. Блокада эндоцитоза приводит к тому, что животные демонстрируют ранее сформированное поведение после истечения этих сроков. Однако более важно, что блокада эндоцитоза препятствует и «генерализации контекстного страха», т. е. применению сформированного опыта в более широком спектре ситуаций, чем та, в которой он был сформирован.

Проявление контекстного страха состоит в том, что у животных, которые получили удар током в определенном контексте, увеличивается время замирания в этом контексте (см. главу 1). Генерализация страха проявляется в том, что если проверочная проба проводится через длительное время после обучения (в случае крыс — через две недели), то время замирания увеличивается не только в том контексте, в котором был получен удар током, но и в других экспериментальных клетках.

Под активностью забывания в данном случае понимается то, что соответствующие ему биохимические процессы требуют затрат энергии и являются не менее сложно организованными, чем про-

цессы, необходимые для запоминания. Рассмотрим более подробно три серии экспериментальных исследований забывания, демонстрирующих предотвращение забывания: на улитке прудовике (моллюски), дрозофиле (членистоногие беспозвоночные) и крысе (хордовые позвоночные млекопитающие грызуны).

Предотвращение забывания у моллюсков

В серии работ канадских нейробиологов, проведенной на улитках, ставится вопрос о причинах забывания и его механизмах (Parvez et al., 2006; Quirk, de Ortiz, 2005; Sangha et al., 2003, 2005). В качестве экспериментальной модели авторы используют обучение улитки прудовика обыкновенного избеганию прикосновения к дыхальцу (дыхательному отверстию) за счет снижения частоты дыхания (процедура не влияет на состояние организма, поскольку у прудовика двойное дыхание — и через кожу, и через дыхальце). В эксперименте подсчитываются дыхательные движения, и снижение их частоты по сравнению с исходным уровнем и контрольной группой считается показателем обучения. Повторное измерение через несколько часов или суток показывает наличие долговременной памяти, если снижение частоты сохранилось.

Эта модель удобна по нескольким причинам. Во-первых, хорошо изучены нейронные основы этого поведения; известна группа из трех гигантских нейронов, которая необходима для воздушного дыхания. Причем одна из этих клеток (RPeD1) является «генератором ритма дыхания» и сохранность ее тела (сомы) необходима для формирования долговременной памяти, угашения и эффекта реконсолидации в этой модели. Таким образом, для консолидации, реконсолидации и угашения необходимо построение новых белков на основе транскрипции ДНК (т. е. необходимо ядро клетки). Во-вторых, это поведение легко наблюдать. Оно давно используется в биологических исследованиях и для него отработаны все «стандартные» процедуры. В-третьих, имеется возможность изменять контекст обучения: азот (который используется для создания гипоксии в экспериментальной водной среде) пропускают через раствор морковного пюре. Таким образом создается водная среда с запахом моркови, который улитка хорошо отличает от обычной воды. В-четвертых, известны сроки «хранения» памяти при разных схемах обучения. Например, если животное обучают избеганию в течение двух опытов по 30 минут с таким же интервалом между опытами, то снижение частоты

дыхания не сохранится более трех часов (так называемая промежуточная память); если интервал увеличить до часа, то снижение будет наблюдаться при тестировании через один день, но не через два дня (долговременная память — более шести часов); если провести два опыта по сорок пять минут с часовым интервалом, то снижение будет наблюдаться при тестировании через два дня (но не через три) (Sangha et al., 2005). Следовательно, на этой модели воспроизводится феномен «распределенного» обучения (Бартлетт, 1959; Sisti et al., 2007). Воспроизводимость феномена распределенного обучения считается свидетельством сходства принципов обеспечения памяти моллюсков и млекопитающих, в том числе человека.

В своих экспериментах по изучению причин забывания авторы демонстрируют возможность увеличить срок воспроизведения избегательного поведения, если предотвратить угашение (поскольку улитка между опытами свободно дышит воздухом). При ограничении воздушного дыхания на семь дней у обученных животных снижение частоты дыхания сохраняется (т. е. вместо двух дней избегание воспроизводится и через неделю). Если не произошло угашение, не произойдет и забывание. Поскольку другими авторами неоднократно показано, что угашение — это формирование нового опыта (см. раздел 4.4), делается вывод, что причиной забывания является не «распад» памяти при неиспользовании, а ретроактивная интерференция (забывание вследствие обучения) (Sangha et al., 2005). Также С. Сангха и др. показывают, что ограничение свободного воздушного дыхания имеет эффект «предотвращения» забывания только в том случае, если оно проходит в том же контексте, в котором проходило обучение. При смене контекста забывание происходит в обычный срок (Sangha et al., 2003).

Той же группой авторов показано, что предотвратить забывание можно на пятнадцать дней (вместо двух), если удалить сому нейрона RPeD1. Как известно, его ядро необходимо для формирования долговременной памяти в этой модели, но без него невозможно и забывание. Улитки, у которых была удалена сома этого нейрона, не могли обучиться новому поведению даже при смене контекста, но не могли также и забыть поведение, которое было сформировано до повреждения этого нейрона. На основе этих данных авторы делают вывод о том, что забывание — это активный процесс, требующий транскрипции и трансляции (т. е. построения белков на основе ДНК), а не только локального синтеза белка, который вызван формирова-

нием нового опыта (Quirk, de Ortiz, 2005). По-видимому, построение новых белков за счет обращения к ядру клетки приводит к элиминации ранее сформированного опыта (интерференции). Поэтому забывание определяется авторами как возвращение памяти организма в прошлое состояние за счет элиминации опыта при обучении новому поведению (Parvez et al., 2006).

Таким образом, показано, что забывание требует синтеза новых белков, а его нарушение приводит к предотвращению забывания (и формирования нового опыта) у моллюсков.

Предотвращение забывания у насекомых

Данные, полученные при изучении процессов запоминания и забывания у дрозофил, также призваны показать, что забывание является активным процессом, обеспечиваемым специальными нейрохимическими каскадами, которые «ослабляют» или «удаляют» память (Berry, Davis, 2014).

Чернобрюхая дрозофила из семейства плодовых мушек способна формировать новый опыт по процедуре условного рефлекса: нейтральный запах, предъявляемый перед электрическим шоком или появлением сладкого корма, по мере обучения перестает быть нейтральным, и его предъявление начинает сопровождаться, соответственно, избегательным или пищедобывательным поведением. Эта модель обучения дрозофил удобна доступностью и разнообразием генетических и нейрохимических манипуляций, которые не всегда реализуемы на млекопитающих. В то же время свойственные млекопитающим особенности молекулярного обеспечения нового поведения, сформированного с помощью предъявления условного сигнала, выявляются и у дрозофил. (Как и у других животных, массивное обучение дрозофил приводит к формированию менее долгосрочной памяти, чем распределенное обучение.) Методика обучения дрозофил является удобной моделью для изучения генетических и молекулярных основ ассоциативного обучения.

Выявлено, что для формирования, последующего «хранения» и воспроизведения нового поведения избегания запаха, за которым следует электрический шок (аверсивное обучение), или стремления к запаху, за которым следует получение глюкозы (аппетентное обучение), необходима сохранность грибовидных тел — одного из высших мозговых отделов насекомых, которые сравнивают с гиппокампом млекопитающих. К некоторым нейронам грибовидного

тела подходят отростки клеток из различных периферических отделов всего мозга, в том числе дофаминовые нейроны, активирующиеся при получении дрозофилой электрического шока или глюкозы. Поэтому грибовидное тело считается структурой мозга насекомых и членистоногих, которая обеспечивает возможность ассоциативных форм научения. Также известно, что новое аверсивное поведение постепенно забывается, причем «кривая забывания» повторяет закономерность, описанную Г. Эббингаузом (Эббингауз, 1998). Дж. Берри и Р. Дэвис показали, что блокирование активности дофаминовых нейронов в период между обучением и воспроизведением аверсивного поведения приводит не к нарушению поведения, а к отсрочке забывания (Berry, Davis, 2014). В то же время длительная искусственная активация этих нейронов приводит к полному отсутствию воспроизведения через три часа после обучения. Получается, что активность этих нейронов необходима для обучения аверсивному поведению, а затем необходима для его нарушения, т. е., по мнению авторов, постепенно разрушает сформированную память.

Поскольку забывание происходит и при новом обучении, авторы применяли дрозофил, лишенных одного из видов дофаминовых рецепторов (DAMB-рецепторов), в экспериментах с переучиванием. В этих работах используются два запаха (А и Б). В начале эксперимента за предъявлением запаха А следует электрический шок, а запах Б не сопровождается никакими воздействиями – животное обучается избегательному поведению при появлении запаха А и игнорированию запаха Б. Затем значение этих запахов меняется: шок предъявляется с запахом Б, а запах А не сопровождается никакими воздействиями. Здоровые дрозофилы «переучиваются», т. е. перестают избегать запах А и начинают избегать запах Б. Мутантные животные плохо переучиваются в этих экспериментах, и, как правило, избегают обоих запахов, т. е. не могут забыть первый запах. Авторы подчеркивают, что поскольку неважно, в течение какого часа (первого, второго или третьего) блокируется активность DAMB-рецепторов, то забывание происходит не за счет блокирования консолидации памяти (завершающейся в течение одного часа), а за счет активного забывания. Они делают вывод, что забывание по типу распада памяти является активным процессом, необходимым для формирования нового опыта. У дрозофил как научение, так и забывание опосредуются активностью дофаминовых нейронов (сильно выраженной для научения и менее выраженной для забывания) и двух типов дофами-

новых рецепторов (одного типа для научения, а другого для забывания) (Berry, Davis, 2014).

Таким образом, предотвращение забывания, феноменологически сходное с результатами экспериментов на моллюсках, продемонстрировано и на насекомых. Показано, что в тех структурах мозга, где происходят изменения молекулярных процессов, связанные с научением и формированием долговременной памяти, продолжается процесс модификации клеток. Блокада этого процесса препятствует как дальнейшему обучению новому поведению, так и снижению эффективности воспроизведения ранее сформированного поведения, которое наблюдается в норме.

Предотвращение забывания у млекопитающих

О. Хардт и другие авторы исследований с предотвращением забывания у крыс также обосновывают точку зрения, что забывание является необходимым активным процессом, который регулируется молекулярными процессами в головном мозге (Hardt et al., 2013). Они предполагают, что смысл активного забывания состоит в удалении лишней, ненужной памяти, в том числе уже консолидированной (предположительно во время сна). Этот процесс необходим для того, чтобы компенсировать избыточное кодирование информации во время бодрствования, которое происходит из-за того, что неизвестно, какая именно информация окажется важной.

Чтобы лучше понять представления этой группы авторов о забывании, напомним их концепцию памяти. В соответствии с теорией «множественных следов памяти», гиппокамп фиксирует контекстуальный и пространственный аспекты эпизодического воспоминания и объединяет различные «части» события, зафиксированные в корковых представительствах (Nadel, Hardt, 2011). Таким образом, в ходе процесса консолидации память из гиппокампа никуда не «переходит», не исчезает, а становится качественно иной (см. также: Winocur et al., 2010). Гиппокамп необходим для обеспечения интеграции новых репрезентаций в сеть ранее сформированных, и после этой интеграции он уже не нужен для воспроизведения — память «стирается», а потому становится менее контекст-зависимой (Hardt et al., 2013).

С привлечением данных современной литературы авторы обосновывают, что гиппокамп является структурой, благодаря которой предотвращается постоянная интерференция. В числе прочих аргументов приводятся данные, полученные на людях, страдающих

амнезией в результате нарушения гиппокампа: если после обучения им давать длительные периоды полного бездействия и покоя, то скорость забывания соответствует таковой у здоровых людей.

Предполагается, что процесс распада памяти выражен в разных структурах мозга неравномерно: чем больше в данной зоне мозга возможностей «разделения паттернов» (способности различать очень сходные сигналы), тем меньше выражено в ней забывание за счет интерференции и тем более — за счет распада. Авторы обосновывают, что «разделение паттернов» в наибольшей степени выражено в гиппокампе: он «различает» события даже при очень сильном внешнем сходстве, поэтому основной способ забывания в гиппокампе — активный распад (Hardt et al., 2013). В то же время корковые структуры имеют низкий уровень «разделения паттернов», т. е. сходно активируются при сходной стимуляции. Поэтому забывание в корковых структурах происходит за счет интерференции в результате кодирования сходной информации.

В исследовании О. Хардта и его коллег крысы запоминали пространственное расположение объектов, т. е. формировали «гиппокамп-зависимую память». Для проверки сохранности памяти один из двух объектов, которые животное ранее обследовало в клетке, перемещают. Более длительное обследование объекта в новом месте по отношению к обследованию неподвижного объекта («предпочтение новизны») используется как показатель воспроизведения (Hardt et al., 2012). Ранее в работах этого коллектива было показано, что память на расположение объектов сохраняется, если сохраняются АМРА-рецепторы (GluA2-AMPArs, «ампа»-рецепторы глутамата, активирующиеся также аминокислотой АМРА, содержащие субъединицу GluA2 в постсинапсах дорзального гиппокампа, зона CA1). Протеин-киназа РКМζ способствует сохранению таких рецепторов. Если ее инактивировать, то эти рецепторы удаляются и происходит забывание. Авторы показали, что для поддержания долговременной памяти о расположении объектов требуется постоянная активность РКМζ как через один, так и через шесть дней после обучения (Hardt et al., 2013).

В период между седьмым и тридцать пятым днем после обучения здоровые животные забывают расположение объектов. Как было выяснено в дальнейших исследованиях, долговременная память на расположение объектов поддерживается за счет регуляции работы GluA2-AMPArs. Более того, выявлена связь между числом таких

рецепторов в синапсах и эффективностью воспроизведения. Потеря GluA2-AMPA-рецепторов, т. е. их перемещение внутрь клетки (эндоцитоз), связана с невозможностью воспроизвести ранее сформированное поведение. Причем эндоцитоз этих рецепторов происходит, если отсутствует воспроизведение поведения. Таким образом, если память не используется, происходит снижение активности РКМ ζ , вследствие чего активность GluA2-AMPA-рецепторов перестает поддерживаться, они интернализируются в клетку, и происходит забывание (*ibid.*).

Также известно, что интернализация GluA2-AMPA-рецепторов при долговременной депрессии или депотенциации синапсов дорзального гиппокампа требует наличия NMDA-рецепторов, содержащих субъединицу GluN2B, которые пропускают в клетку небольшие порции кальция без удаления ионов магния. По-видимому, активность этих рецепторов является причиной прекращения долговременной потенциации, так как их блокада увеличивает ее продолжительность (Villarreal et al., 2002). Следовательно, соотношение GluA2-AMPA-рецепторов и GluN2B-NMDA-рецепторов связано с предпочтительным развитием долговременной потенциации или депрессии, соответственно, и является предиктором устойчивости памяти к забыванию. Действительно, в исследовании О. Хардта с соавт. крысы, которым каждый день до воспроизведения во сне вводили блокатор интернализации рецепторов, не демонстрировали забывания, в отличие от контрольной группы: предотвращение интернализации этих рецепторов препятствовало забыванию. Более того, блокада всех NMDA-рецепторов, как и избирательная блокада только содержащих субъединицу GluN2B, также предотвращали забывание. В то же время активация NMDA-рецепторов, наоборот, приводила к ускорению забывания (Hardt et al., 2012). Авторы делают вывод: активное удаление GluA2-AMPA-рецепторов является основой забывания – распада долговременной памяти. Забывание происходит не как простой распад, а как активный процесс, в основе которого лежит депотенциация или долговременная депрессия синаптической пластичности (Hardt et al., 2013).

Таким образом, по результатам исследования процессов забывания у моллюсков (Sangha et al., 2005), дрозофил (Berry, Davis, 2014) и крыс (Hardt et al., 2013), снижение уровня воспроизведения нового поведения сопровождается специфическими изменениями в нейробиологии клетки. Блокада этих процессов приводит, с одной стороны, к предотвращению забывания, а с другой – к нарушению форми-

рования нового поведения. Как показано в этих работах, процессы научения и забывания обеспечиваются рецепторами, принадлежащими одному классу (дофаминовые у дрозофил и глутаматные у крыс). На основе полученных данных авторы утверждают, что забывание нельзя считать «ошибкой», сбоем в работе памяти. Напротив, оно является активным, адаптивным и нормальным процессом, необходимым для научения. Следовательно, возможность забывать рассматривается как необходимое условие и неотъемлемый атрибут научения. Активное забывание открывает возможность модификации опыта и позволяет избавиться от лишних «деталей», тем самым открывая возможность обобщения (Quiroga et al., 2008) – подробнее об этом мы поговорим в следующем подразделе.

4.4. Феномен забывания с позиций системной психофизиологии

Итак, согласно представлениям о формировании и модификации индивидуального опыта в процессе научения, сформулированным нами в первой главе, нормальное, здоровое забывание в рамках системной психофизиологии не может рассматриваться с точки зрения «сильной» гипотезы, т. е. как стирание опыта и возврат памяти к предыдущему состоянию. Системные процессы, лежащие в основе феномена забывания – это реконсолидационные процессы (реорганизация прошлого опыта вследствие его реализации или вследствие формирования нового опыта), поэтому забывание следует рассматривать не как «недоработку», сбой памяти, а как следствие ее преобразования.

Как было показано в работах, посвященных изучению процессов консолидации и реконсолидации памяти (см. раздел 1.3), в ходе этих процессов происходят содержательные изменения памяти, в том числе «забывание». В частности, как на животных в задаче контекстного избегания, так и в исследованиях памяти человека было показано, что эпизодическая память со временем становится более семантической, т. е. освобождается от контекста (см. обзор исследований: Nadel, Hardt, 2011; об эпизодической и семантической памяти см.: Александров, Александрова, 2009).

Принято считать, что в процессе консолидации и реконсолидации памяти воспоминания становятся независимыми от контекста, более схематичными и менее детализированными. В работе, направленной на изучение динамики памяти, О. Фурмэн и др. оце-

нивали уровень метаболизма в зонах мозга во время воспроизведения эпизодов фильма через три часа, три недели или три месяца после его просмотра (Furman et al., 2012). фМРТ-сканирование проводили во время «проигрывания» эпизода в уме (после предъявления вопроса на экране), а также при последующем его «узнавании» (после вопроса на выбор из вариантов). Выявлены отличия активации многих структур мозга через разные интервалы времени после запоминания эпизода (увеличения активности обнаружено не было, выявлены области со снижением активности от недель к месяцам, среди них – ретроспленальная кора). При этом эффективность воспроизведения снижалась от часов к неделям, а между неделями и месяцами не отличалась. Авторы делают вывод, что динамика активности не отражает забывание, так как снижение активности происходит при сохранении эффективности воспроизведения. На основе анализа времени ответа и типов ошибок О. Фурман и др. приходят к заключению, что детальность и сложность эпизода в памяти снижается со временем. Кроме того, показатели эффективности поведения и степень активации структур начинают коррелировать только через месяцы после просмотра. Авторы делают вывод, что консолидация памяти – это адаптивный процесс сохранения возможности узнавания и «проигрывания» в уме эпизода при снижении энергозатрат за счет избавления от лишних деталей.

Избавление от лишних сведений считается функцией забывания и в рамках представлений об активном забывании, о которых мы писали выше. Следовательно, забывание и консолидация памяти в этом отношении являются однонаправленными изменениями. Кроме того, мы уже рассматривали разницу в исследованиях интерференции между ситуацией, в которой испытуемый не знает, какое задание потребуется выполнить (поэтому при обучении второму поведению нельзя забывать первое), и ситуацией обучения с «инструкцией на забывание» (например, запоминание места, где остались очки), в которой формирование нового опыта предполагает забывание предшествовавшего – забывание в этом случае, как в обычной ситуации память, способствует решению задачи.

Ситуация, в которой ранее сформированное поведение не позволяет достичь результата, экспериментально воспроизводится в методике угашения. Как было описано в подразделе 4.3.2, угашение обусловлено формированием нового опыта, при котором модифицируется ранее сформированный опыт. В приведенных нами приме-

рах исследований угашения показано, что формируемая структура опыта предполагает возможность восстановления этого поведения и позволяет памяти на угашение и на замирание сосуществовать. В других случаях научение может сопровождаться такими модификациями прошлого опыта, при которых воспроизведение (спонтанное восстановление) ранее сформированного поведения действительно становится невозможным без специальных процедур напоминания (как в случае забывания или переучивания). В этом случае структура опыта может быть «одновариантной», не предполагающей сосуществования альтернативных форм поведения. Такое возможно и в случае угашения, если формирование угашения препятствует проявлению ранее сформированного поведения (Dunsmoor et al., 2015). Поэтому мы не можем сказать, что угашение всегда соответствует только одному из способов изменения структуры индивидуального опыта, изображенных на рисунке 9.

Описывая общие черты процессов реконсолидации памяти, угашения и забывания, Л. де Оливейра Альварес и Ф. До-Монте указывают, что после консолидации памяти ее последующее состояние определяется тем, как она используется: если данная память не «извлекается», то она «отфильтровывается» в результате процессов активного забывания и интерференции; после извлечения в новой поведенческой ситуации она дестабилизируется, и может быть либо модифицирована, если новизна незначительная (реконсолидация), либо дополнена новой памятью, которая будет препятствовать извлечению первой (угашение) (de Oliveira Alvares, Do-Monte, 2021). Отмечается, что точных знаний для четкого разделения этих процессов пока не получено. В частности, авторы указывают, что единственное методическое различие реконсолидации и угашения заключается в продолжительности процедуры «реактивации» памяти: если реактивация краткая, то происходит реконсолидация памяти; если длительная, то происходит угашение (*ibid.*).

Исследования мозговых основ консолидации памяти, по большей части, основаны на искусственном вмешательстве в процессы, необходимые для отсроченного воспроизведения нового поведения (о применении электрического шока для этой цели см.: Греченко, 1979; а также обзоры: Александров, 2005; Анохин, 1997, 2010; Barry, Love, 2023; Dudai et al., 2015; de Oliveira Alvares, Do-Monte, 2021; Runyan et al., 2019; и др.). Блокада синтеза белка или работы рецепторов в нервных клетках во время обучения приводит к тому, что но-

вое успешно усвоенное поведение не воспроизводится после перерыва (как правило, через несколько часов). Этот эффект может быть проинтерпретирован как забывание и в соответствии с медицинской терминологией классифицируется как амнезия (например: Козырев, Никитин, 2009).

В ряде исследований особенностей фармакологически вызванной амнезии было показано, что «забывание» в этом случае является следствием невозможности извлечения памяти. Так, с использованием обучения пассивному избеганию у цыплят (при котором они перестают клевать бусину, которая ранее была смочена горьким веществом: Тиунова и др., 2016; Tiunova et al., 2020) и методики условно-рефлекторного замирания у мышей (Тиунова и др., 2017) на фоне амнезии, вызванной блокадой NMDA-рецепторов, синтеза белков и других молекулярных процессов, оценивали возможность повторного обучения животных. Выявлено, что через различные сроки после нарушения консолидации памяти (2 или 24 часа) возможность повторного обучения оказывается нарушенной, при том что обучение с использованием других новых сигналов (цвета предъявляемой бусины у цыплят и звука у мышей) в той же экспериментальной модели не нарушалось. Аналогичным образом, воздействие на нейроны, активные в ходе формирования нового поведения, нарушает не только воспроизведение этого поведения, но и возможность его заново сформировать (Matsuo, 2015). Авторы интерпретируют полученные данные в связи с представлением об «аллокации» памяти (Matsuo, 2015), в соответствии с которым одно и то же поведение может обеспечиваться только определенным набором нейронов (несмотря на наличие «резерва» клеток для нового обучения). Согласно представлению об аллокации, невозможность сформировать поведение заново означает, что соответствующая память сохранна, но не может быть использована. В рамках иваемых нами представлений невозможность сформировать память заново может быть обусловлена не только существованием памяти в виде групп специализированных нейронов, но и произошедшими при их специализации изменениями в других, еще не специализированных нейронах (Александров, 2005, 2011; см. также: McKenzie et al., 2021). Интересно, что вывод о сохранности «следа памяти» уже был сделан ранее Т. Н. Греченко на основе анализа исследований консолидации с использованием электрического шока и собственных данных автора, полученных при регистрации электрической активности нейронов беспозвоночных (Греченко, 1979).

Сохранность памяти при амнезии продемонстрировали и с помощью оптогенетических методов путем выявления так называемых «молчащих энграмм» (см. Tonegawa et al., 2018). Этот метод создает возможность влиять на активность нейронов, в которых в ходе обучения экспрессировался ранний ген *c-fos*. Эта экспрессия рассматривается как часть молекулярно-генетического каскада событий, которые могут лежать в основе процесса специализации клеток в отношении вновь формируемой системы и аккомодационной реорганизации ранее специализированных нейронов (Александров и др., 2015; Сварник и др., 2011; Alexandrov et al., 2001, 2018). Оптогенетическая активация нейронов зубчатой фасции гиппокампа, активных в ходе процедуры обучения и нарушения консолидации у мышей, приводила к воспроизведению этого поведения даже через 8 дней после обучения, хотя без этой активации животные демонстрировали забывание (Ryan et al., 2015). Таким образом, одной из причин забывания может быть формирование такой структуры опыта, в которой актуализация некоторых элементов нового опыта (систем) затруднена.

В серии работ с использованием обучения улиток отвержению нескольких видов пищи и фармакологического нарушения реконсолидации было показано, что амнезия, вызванная блокадой синтеза белка перед процедурой «напоминания» (предъявление одного из видов пищи), характеризуется длительной динамикой: активность нейронов оборонительного поведения на полуинтактном препарате при подаче сока, использованного при напоминании, снижалась в течение семи дней (соответствующие показатели регистрировали через 1, 3, 7 и 15 дней после процедуры напоминания) (Козырев, Никитин, 2009). Иными словами, выраженность амнезии увеличивалась со временем. Следовательно, процесс, лежащий в основе этой амнезии, является постепенным и зависит от синтеза белков. В этом смысле динамика активного процесса «забывания» сходна с динамикой научения: невозможность воспроизвести поведение формируется постепенно.

На поздних стадиях амнезия после вмешательства в процесс реконсолидации сопровождается невозможностью повторно сформировать поведение, то есть в определенном интервале времени эта амнезия является не только ретроградной (нарушено воспроизведение ранее сформированного поведения), но и антероградной (повторно не формируется долговременная память, связанная

с этим поведением) (Козырев и др., 2014). Эти результаты показывают, что амнезия после нарушения реконсолидации является скорее следствием отсутствия «доступа», нежели «разрушения» памяти. Аргументы в пользу предположения, что эффект реконсолидации обусловлен не потерей материала памяти, а невозможностью его извлечь высказывались и ранее (Амельченко и др., 2012, 2013; Anokhin et al., 2002; Dudai, Eisenberg, 2004). Данное утверждение также следует из представлений о постоянстве системной специализации нейронов, которое развивается в наших исследованиях (см. выше в разделе «Теоретические основы настоящей работы»). Интересно, что выраженность антероградной амнезии также зависит от времени индукции амнезии после обучения: она сильно выражена и устойчива, если индукция амнезии проводилась через 2 дня после обучения; если она проводилась через 10 дней, то амнезия не выявляется; однако индукция амнезии через 30 дней после обучения оказывается успешной, но не сопровождается антерградной амнезией (Козырев и др., 2014).

Дальнейшие исследования молекулярных основ динамики амнезии привели авторов к выводу, что процессы реконсолидации и амнезии являются независимыми, но оба зависят от синтеза белков (Никитин и др., 2020). Эти и другие результаты позволили предположить, что развитие данного вида амнезии сходно с процессом научения (Nikitin et al., 2020). Так, эта амнезия является специфичной по отношению к тому виду пищи, в отношении которого она была сформирована; зависит от синтеза белка (Nikitin et al., 2019) и метилирования РНК на определенном временном интервале (блокада этих процессов приводит к снижению амнезии и возможности сформировать поведение, если проводится в пределах 9 часов после нарушения реконсолидации); ее выраженность изменяется со временем (см. выше в этом разделе); «напоминание» через длительное время после этого интервала открывает возможность снова нарушить амнезию за счет блокады метилирования ДНК (открывается интервал для снижения амнезии наподобие нарушения памяти после блокады синтеза белка при её реконсолидации). Более того, с помощью этой методики авторы продемонстрировали нарушение повторного научения не только после вмешательства в процесс реконсолидации, но и консолидации памяти (Nikitin et al., 2020). В то же время нарушение повторного обучения после реконсолидации памяти показано и на позвоночных животных (Тиунова и др., 2022) с помощью

той экспериментальной модели, о которой мы говорили выше применительно к консолидации памяти у цыплят (Tiunova et al., 2020).

Процессы, лежащие в основе искусственной амнезии, могут быть сходны с процессами, обуславливающими нарушения памяти (Nikitin et al., 2020). Также можно предположить, что и «здоровое» забывание развивается подобным образом (Tiunova et al., 2020). В этом случае забывание и угашение сходны не только как альтернативные пути изменения консолидированной памяти в зависимости от использования (как это предполагается в: de Oliveira Alvares, Do-Monte, 2021), но и как варианты такой модификации опыта, которая препятствует реализации ранее сформированного опыта. Важно и то, что между забыванием и угашением есть различия. В частности, при амнезии не наблюдается спонтанного восстановления поведения, а при угашении – наблюдается возможность повторного обучения (Nikitin et al., 2020). Показаны и различия между процессами, лежащими в основе феноменов реконсолидации и угашения (Suzuki et al., 2004).

Таким образом, процесс забывания, вызванный искусственно за счет блокады молекулярных процессов в мозге, развивается как отдельный процесс, динамика которого сходна с динамикой научения.

Приведенные результаты исследований показывают, что забывание, угашение и научение являются вариантами модификации опыта, различающимися тем, формируется ли новый элемент опыта (что имеет место при научении и угашении, но не при забывании), и тем, как модифицируется ранее сформированный опыт, в частности, изменяются ли межсистемные отношения (см.: Александров, 2006; Александров и др., 1999; Безденежных, 2004; Alexandrov et al., 1991) так, чтобы препятствовать реализации ранее сформированного опыта (что имеет место при угашении и забывании, но не при научении). Подобные перестройки межсистемных отношений могут лежать в основе возможности сокрытия субъектом информации (Учаев, Александров, 2022).

Напомним, что и повторное формирование поведения после его «полного» забывания отличается от исходного формирования. В первой главе мы уже приводили результаты оценки последствий блокады синтеза белка и транскрипции ранних генов, которые связаны с формированием нового поведения узнавания объектов у мышей (Romero-Granados et al., 2010). Авторы исследовали нейрохимические основы этого поведения на разных стадиях его формирования. Было известно, что через двадцать один день происходит полное за-

бывание нового поведения, т. е. память не подлежит восстановлению. Наряду с динамикой мозговой активности, связанной с реактивацией памяти, в этом исследовании с помощью оценки последствий блокады синтеза белка и транскрипции ранних генов, которые связаны с формированием нового поведения, было показано, что паттерны активации мозга при первичном научении и научении после «забывания» сходны (активация гиппокампа, соматосенсорной и периренальной коры), но не идентичны. Согласно строгому определению забывания, даже в этом случае (при невозможности восстановить поведение после напоминания) изменения активности мозга, связанные с формированием нового опыта, нельзя считать полностью утраченными.

Также было показано, что забывание вызывается и другим процессом, сопровождающимся перестройкой синаптических связей и связанным с научением (Шерстнев и др., 2005; Alexandrov et al., 2000; Nader et al., 2000) — процессом нейрогенеза в зрелом возрасте (например: Richards, Frankland, 2017). Следовательно, научение проявляется не только как запоминание, но сопровождается множеством модификаций опыта, которые, в зависимости от задачи исследователя и процедуры исследования проявляются как (ре) консолидация, угашение и забывание.

Как мы отмечали в первой главе, в системной психофизиологии развитие и формирование индивидуального опыта рассматриваются как единый эволюционный процесс. По-видимому, забывание отражает продолжение процесса отбора на уровне систем и является внешним выражением процессов модификации памяти, которые обеспечивают согласование нового и прошлого опыта (Александров, Сварник, 2009). Отражением протекания селекции и изменений, происходящих в нейронном обеспечении нового поведения, является обнаруженное в нашей лаборатории (Кузина и др., 2004) увеличение относительного числа специализированных нейронов по мере консолидации памяти (см. также: Jog et al., 1999). Приведенные здесь данные показывают, что забывание и угашение могут быть проявлением процесса отбора на уровне систем, включающем элиминацию элементов опыта наряду с вовлечением элементов в обеспечение нового поведения.

Классические исследования Ф. Бартлетта и П. П. Блонского, а также более поздние работы показывают, что воспоминания человека меняются, в том числе неосознанно (Блонский, 2001; Bartlett, 1959;

Loftus, 2013; Nadel, Hardt, 2011). Они не столько в точности отражают прошлые события, сколько обеспечивают адаптацию, реконструируются, являются связанными с индивидуальными особенностями и событиями жизни (Анохин, 1968; Швырков, 2006; Nairne, 2010). Более того, развитие памяти в онтогенезе заключается в установлении все более полного соответствия процесса запоминания задаче воспроизведения и той социальной ситуации, в которой оно будет происходить (Ляудис, 2011). В работе Д. Кумарана испытуемые заучивали новые иерархии космических объектов (последовательности изображений галактик) путем предъявления данной галактики и с двумя соседними (Kumaran, 2013). Затем испытуемых просили запомнить еще две иерархии, одна из которых была полностью новой, а во второй новые изображения чередовались с ранее предъявленными (что позволяло высчитать место новой галактики, исходя из соседства со старой). Затем испытуемым снова предъявляли еще две иерархии с разной степенью новизны. Таким образом, варьируя «давность ментальной схемы», автор демонстрирует, что наличие схемы ускоряет последующее научение. Причем если схема «давняя», то испытуемые верно выполняют новые задания даже без обратной связи. В функционально-анатомическом исследовании, рассмотренном нами в п. 2.1.3, было показано, что при воспроизведении нового материала активируются зоны, активность которых связана с воспроизведением связанного с новым старого материала, который уже не актуален (Kuhl et al., 2012).

Процесс модификации опыта и сам зависит от прошлого опыта. Например, как мы уже говорили в начале книги, показано, что если новое поведение согласуется с ранее сформированным, то гиппокамп-зависимая консолидация памяти может завершиться в течение сорока восьми часов (Tse et al., 2007). Следовательно, скорость процесса консолидации зависит от индивидуального опыта: возможность переноса прошлого опыта обуславливает скорость консолидации нового.

Исследования показывают, что характер модификации воспоминаний зависит от индивидуального опыта. Напомним, что скорость забывания также зависит от задачи воспроизведения: согласно исследованиям «функционального распада» памяти, чем чаще необходимо обновление сведений определенного типа, тем быстрее они забываются (например, место, где последний раз был оставлен телефон, по сравнению с тем, какой сейчас год) (Altmann, Gray, 2002).

Таким образом, критерий отбора «лишних» сведений определяется опытом и целями взаимодействия с окружающей средой.

Согласно выводам П. П. Блонского, забывание — это переход воспоминания в другую, более древнюю, форму памяти (по его представлениям, из вербальной в образную, из образной в аффективную, из аффективной в моторную) (Блонский, 2001). Фактически это означает, что забывание является не исчезновением, а видоизменением памяти, изменением особенностей самоотчета. Возможно, именно такие изменения декларативной памяти описываются как постепенный распад, который точнее было бы назвать «распадом» отчета о воспоминаниях вследствие их трансформации.

В литературе также существуют данные о «целостном» и «фрагментарном» забывании эпизодов (Andermane et al., 2021). На основе предположения об иерархической структуре сложных эпизодов памяти и репрезентации разных уровней в разных областях мозга авторы обосновывают представление о холистическом и фрагментированном забывании. Они утверждают, что характер забывания связан с тем, какой уровень иерархии в структуре эпизода занимает материал, и для каждого уровня предполагают свою специфику забывания.

Другие авторы формулируют репрезентационную теорию забывания, согласно которой оно зависит от того, какого типа «когнитивная репрезентация» сформирована (Gamoran et al., 2020). Эта теория включает описание различий между забыванием в результате интерференции и в результате распада. Авторы указывают, что после почти полного забвения с 1920–1930-х годов представления о забывании как распаде снова набирают силу по прошествии почти ста лет. На основе данных эксперимента они делают вывод, что результаты соответствуют гипотезе о различной динамике забывания для репрезентаций разного типа (Gamoran et al., 2020).

Представления об адаптивности забывания и его связи с задачей поведения обосновываются также тем, что забывание, как правило, не полное и не бесповоротное, а является градуированным (разные аспекты воспоминания забываются с разной скоростью), неполным, зависимым от контекста и от времени (см., например, обзор таких работ: Nørby, 2020).

Можно сделать вывод, что реорганизация опыта, выражающаяся в забывании, зависит от задачи индивида (так как при запоминании актуализируются системы, фиксирующие результаты разного типа из прошлого опыта) и от структуры опыта. Изменение структу-

ры зависит от того, какая это структура: являются ли новый и ранее сформированные элементы взаимоисключающими в поведении; насколько завершен процесс аккомодационной реконсолидации и, следовательно, в какой степени новый элемент опыта связан с другими (см. рисунок 9). Забывание рассматривается нами как одно из проявлений процесса формирования структуры индивидуального опыта: оно зависит от содержания материала, задачи запоминания, требует синтеза белков, является, по-видимому, необходимой частью модификации опыта. Адаптивный характер забывания и его связь с тем, что, как и для чего запоминается, а также данные об активном забывании показывают, что забывание является частью реорганизации, или динамики, памяти. По-видимому, один из аспектов этой реорганизации заключается в том, что элементы опыта, которые не соответствуют другим новыми или ранее сформированным элементам, переходят в состояние, при котором они не проявляются в поведении. Это, с одной стороны, позволяет осуществлять перенос научения и, шире, использовать ранее сформированные элементы опыта в новом поведении, устанавливать соответствие между имеющимся опытом и текущим взаимодействием организма со средой (т. е. делать «обобщения»). С другой стороны, такая реорганизация приводит к невозможности извлечения некоторых элементов опыта из-за их несоответствия высокодифференцированным элементам текущего поведения.

Заключение

В этой книге сформулированы представления, развиваемые в рамках системной психофизиологии, о процессах формирования опыта взаимодействия индивида и среды, а также о мозговых основах этих процессов. Приведены результаты собственных исследований и данные литературы, позволяющие обобщить широкий круг феноменов, показывающих, что новые элементы опыта образуются на основе сформированной ранее его структуры в ходе процесса системогенеза, в результате которого эта структура также меняется. С этой точки зрения мы охарактеризовали основные традиционно выделяемые феномены поведения, отражающие изменение опыта и описываемые через термин «память» — запечатление, сохранение, воспроизведение, узнавание, консолидацию и реконсолидацию памяти, забывание, а также эффект интерференции и перенос научения. Все эти феномены рассмотрены нами как проявления постоянно разворачивающегося процесса научения. Используемые в настоящей работе данные литературы и результаты наших исследований позволяют обобщить их на основании определения научения как формирования нового опыта и модификации ранее сформированного опыта. В рамках единства этих двух процессов рассмотрены общеизвестные стадии (приобретение, хранение, воспроизведение, забывание) и процессы (консолидация, реконсолидация, угашение) памяти. Эти стадии и процессы представлены как аспекты ее динамики, позволяющей организму адаптироваться и поддерживать свою целостность как сложной биологической системы, целостность опыта в процессе развития.

Набор систем, входящих в структуру опыта, индивидуален. Действительно, реализация систем позволяет достичь конкретного результата для данного организма. Выполняемое при этом поведение обеспечивается совокупностью систем, сформированных на разных этапах онтогенеза, а история обучения неповторима. Следовательно,

даже если индивиды одновременно обучаются внешне одинаковым действиям, они формируют различный — *индивидуальный* — опыт. Согласно результатам представленных исследований, наборы специализаций нейронов различаются между группами индивидов с разной историей обучения и их количественное соотношение меняется по мере «повторения»: реконсолидационные изменения происходят не только при формировании *нового* поведения (см., например: Александров, 2005; Alexandrov et al., 2018). Кроме того, обосновано представление о дифференциации структуры опыта в процессе развития и продемонстрировано, что показатели динамики научения обусловлены характеристиками доменов опыта — наборов систем, объединенных общностью достигаемых результатов и различающихся степенью дифференцированности.

Как согласуются динамичность памяти (формирование нового опыта, его модификация при «повторении» поведения, при напоминании или с течением времени, модификация более раннего опыта при формировании нового) с возможностью ее последующего использования (выполнения «одного и того же» поведения, переноса научения и т. д.)?

Согласно нашим представлениям, стабильность памяти поддерживается за счет необратимой, пожизненной специализации нейронов относительно системы поведенческого акта. Динамика памяти обусловлена постоянной модификацией структуры индивидуального опыта за счет изменения межсистемных отношений. Таким образом, стабильность и динамика памяти — это две стороны одного процесса взаимодействия организма со средой, которые дополняют друг друга. Стабильность памяти при постоянной ее динамике, т. е. «константность» памяти (как можно ее назвать по аналогии с константностью восприятия), позволяет, с одной стороны, идентифицировать элементы опыта как «одно и то же», а с другой — адаптивно использовать опыт в изменяющихся условиях среды.

Литература

- Абульханова К. А., Александров Ю. И., Брушлинский А. В.* Комплексное изучение человека // Вестник РГНФ. 1996. № 3. С. 11–19.
- Аверкин Р. Г., Александров Ю. И., Гринченко Ю. В., Мац В. Н., Созинов А. А.* Активность нейронов антеролатеральной области моторной коры мозга кролика при захвате пищевых и непищевых объектов в инструментальном поведении // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. 2001. Т. 51. № 6. С. 752–757.
- Александров И. О.* Формирование структуры индивидуального знания. М.: Издво «Институт психологии РАН», 2006.
- Александров Ю. И.* Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении. М.: Наука, 1989.
- Александров Ю. И.* Сознание и эмоции // Теория деятельности и социальная практика: 3-й международный конгресс. М., 1995. С. 5–6.
- Александров Ю. И.* Системная психофизиология // Психофизиология / Под ред. Ю. И. Александрова. СПб.: Питер, 2001. С. 263–324.
- Александров Ю. И.* Системогенез и смерть нейронов // Нейрохимия. 2004а. Т. 11. № 1. С. 5–14.
- Александров Ю. И.* Введение в системную психофизиологию // Психология XXI века / Под ред. В. Н. Дружинина. М.: Пер Сэ, 2004б. С. 39–85.
- 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.
- Александров Ю. И.* От эмоций к сознанию // Психология творчества: школа Я. А. Пономарева / Под ред. Д. В. Ушакова. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2006. С. 293–328.
- Александров Ю. И.* Активный нейрон // Нейрон. Обработка сигналов. Пластичность. Моделирование: Фундаментальное руководство / Под ред. Е. Н. Соколова, А. М. Черноρίζова. М.: Изд-во Тюменского гос. ун-та, 2008. С. 33–58.

- Александров Ю. И.* Системно-эволюционный подход: наука и образование // Культурно-историческая психология. 2009. № 4. С. 33–42.
- Александров Ю. И.* Закономерности актуализации индивидуального опыта и реорганизации его системной структуры: комплексное исследование // Труды ИСА РАН. 2011. Т. 61. № 3. С. 3–25.
- Александров Ю. И.* Регрессия // 7-я международная конференция по когнитивной науке: Тезисы докладов / Отв. ред. Ю. И. Александров, К. В. Анохин. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2016. С. 100–101.
- Александров Ю. И.* Ген-культурная коэволюция, нейро-психическая революция и индивидуальное развитие // Революция и эволюция: модели развития в науке, культуре, социуме / Под ред. И. Т. Касавина, А. М. Фейгельмана. Н. Новгород: Изд-во Нижегородского ун-та, 2017. С. 206.
- Александров Ю. И.* В. Б. Швырков: формирование новой парадигмы в психологии и смежных науках // Выдающиеся ученые Института психологии РАН / Под ред. А. Л. Журавлева. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2020. С. 218–255.
- Александров Ю. И.* Опасность междисциплинарных исследований и ее преодоление // Психологическое знание: виды, источники, пути построения / Отв. ред. А. Л. Журавлев, А. В. Юревич. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2021. С. 159–198.
- Александров Ю. И., Александрова Н. Л.* Комплементарность культуроспецифичных типов познания // Вестник Московского университета. 2010. Сер. 14. «Психология». № 1. С. 22–35. № 3. С. 18–34 (окончание).
- Александров Ю. И., Александрова Н. Л.* Субъективный опыт и культура. Структура и динамика // Психология. Журнал Высшей школы экономики. 2007. Т. 4. № 1. С. 3–46.
- Александров Ю. И., Александрова Н. Л.* Субъективный опыт, культура и социальные представления. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2009.
- Александров Ю. И., Брушлинский А. В., Судаков К. В., Умрюхин Е. А.* Системные аспекты психической деятельности. М.: Эдиториал УРСС, 1999.
- Александров Ю. И., Горкин А. Г., Созинов А. А., Сварник О. Е., Кузина Е. А., Гаврилов В. В.* Консолидация и реконсолидация памяти: Психофизиологический анализ // Вопросы психологии. 2015. № 3. С. 133–144.

- Александров Ю. И., Греченко Т. Н., Гаврилов В. В., Горкин А. Г., Шевченко Д. Г., Гринченко Ю. В., Александров И. О., Максимова Н. Е., Безденежных Б. Н., Бодунов М. В.* Закономерности формирования и реализации индивидуального опыта // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. 1997. Т. 47. № 2. С. 243–260.
- Александров Ю. И., Крылов А. К.* Системная методология в психофизиологии: от нейронов до сознания // Идея системности в современной психологии / Под ред. В. А. Барабанщикова. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2005. С. 119–157.
- Александров Ю. И., Сварник О. Е.* Принцип отбора в развитии индивида // Когнитивные исследования. Проблема развития: Сборник научных трудов. Вып. 3 / Под ред. Д. В. Ушакова. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2009. С. 77–106.
- Александров Ю. И., Сварник О. Е., Знаменская И. И., Колбенева М. Г., Арутюнова К. Р., Крылов А. К., Булава А. И.* Регрессия как этап развития. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2017.
- Александров Ю. И., Созинов А. А., Аверкин Р. Г., Лаукка С.* Феномен проактивной интерференции: связь с эмоциями и возможные мозговые основы // Морфофункциональные основы системной деятельности: Труды научного совета по экспериментальной и прикладной физиологии. Т. 14. М., 2007. С. 150–166.
- Александров Ю. И., Шевченко Д. Г.* Научная школа «Системная психофизиология» // Психологический журнал. 2004. Т. 25. № 6. С. 93–100.
- Александров Ю. И., Шевченко Д. Г., Горкин А. Г., Гринченко Ю. В.* Динамика системной организации поведения в его последовательных реализациях // Психологический журнал. 1999. Т. 20. № 2. С. 82–89.
- Аллахвердов В. М.* Опыт теоретической психологии (в жанре научной революции). СПб.: Печатный двор, 1993.
- Аллахвердов В. М.* О причинах возникновения психической интерференции // Вторая международная конференция по когнитивной науке (9–13 июня 2006 г.): Тезисы докладов: В 2 т. Т. 2. СПб.: филологический факультет СПбГУ, 2006. С. 619–621.
- Аллахвердов В. М., Аллахвердов М. В.* Феномен Струпа: интерференция как логический парадокс // Вестник Санкт-Петербургского ун-та. Сер. 16. «Психология. Педагогика». 2014. № 4. С. 90–102.
- Амельченко Е. М.* Сравнительный анализ топографии экспрессии транскрипционного фактора c-Fos в мозге при напоминающих воздействиях у животных с нормальной и нарушенной памя-

- тью // Труды научного совета по экспериментальной и прикладной физиологии. Т. 15. М.: 2009. С. 282–283.
- Амельченко Е. М., Зворыкина С. В., Безряднов Д. В., Чехов С. А., Анохин К. В.* Восстановление нарушенной памяти и экспрессия гена *c-fos* в мозге амнестичных животных в ответ на напоминающие воздействия // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2012. Т. 153. № 5. С. 698–702.
- Амельченко Е. М., Зворыкина С. В., Безряднов Д. В., Чехов С. А., Анохин К. В.* Возможность репарации памяти: напоминание восстанавливает условнорефлекторное замирание, нарушенное ингибитором синтеза белка у мышей // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. 2013. Т. 63. № 2. С. 227–234.
- Анохин К. В.* Обучение и память в молекулярно-генетической перспективе // XII Сеченовские чтения. М.: Диалог–МГУ, 1996. С. 23–47.
- Анохин К. В.* Молекулярные сценарии консолидации долговременной памяти // Журнал высшей нервной деятельности. 1997. Т. 47. № 2. С. 261–279.
- Анохин К. В.* Мозг и память: биология следов прошедшего времени // Вестник Российской академии наук. 2010. Т. 80. № 5–6. С. 455–461.
- Анохин К. В., Судаков К. В.* Системная организация поведения: Новизна как ведущий фактор экспрессии ранних генов в мозге при обучении // Успехи физиологических наук. 1993. Т. 24. № 3. С. 53–70.
- Анохин П. К.* О решающей роли внешних факторов в историческом развитии нервной деятельности // Успехи современной биологии. 1949. Т. 28. Вып. 1 (4). С. 11–46.
- Анохин П. К.* Проблема компенсации нарушенных функций и ее значение для клинической медицины. Сообщение I // Хирургия. 1954. № 10. С. 758–769.
- Анохин П. К.* Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина, 1968.
- Анохин П. К.* Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем // Принципы системной организации функций / Под ред. П. К. Анохина. М.: Наука, 1973. С. 5–61.
- Анохин П. К.* Очерки по физиологии функциональных систем. М.: Медицина, 1975.
- Анохин П. К.* Философские аспекты теории функциональной системы. М.: Наука, 1978.
- Апанович В. В., Арамян Э. А., Дольникова М. С., Александров Ю. И.* Различия мозгового обеспечения решения аналитических и хо-

- листических задач // Психологический журнал. 2021. Т. 42. № 2. С. 45–60.
- Апанович В. В., Безденежных Б. Н., Знаков В. В., Самс М., Яаскелайнен И., Александров Ю. И.* Различия мозгового обеспечения индивидуального, кооперативного и конкурентного поведения у субъектов с аналитическим и холистическим когнитивными стилями // Экспериментальная психология. 2016. Т. 9. № 2. С. 5–22.
- Апанович В. В., Тищенко А. Г., Знаков В. В., Александров Ю. И.* Конструирование блоков аналитических и холистических задач и их эмпирическая проверка // Вопросы психологии. 2020. Т. 66. № 4. С. 142–154.
- Арутюнова К. Р., Гаврилов В. В.* Обучение и поведение в отсутствие контакта с оптическими параметрами среды у видов с разным экологическим значением зрения // Эволюционная и сравнительная психология в России / Под ред. А. Н. Харитоновой. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2013. С. 98–105.
- Ахиезер А. С.* Архаизация в российском обществе как методологическая проблема // Общественные науки и современность. 2001. № 2. С. 89–100.
- Бандурка Т. Н.* Исследование полимодального восприятия у русских, китайских, таджикских студентов: структура, интермодальная динамика // Экспериментальный метод в структуре психологического знания / Отв. ред. В. А. Барабанщиков. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2012. С. 128–135.
- Барабанщиков В. А.* Системность в психологии: Методологическая позиция и пути ее реализации // Системная организация и детерминация психики / Под ред. В. А. Барабанщикова. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2008. С. 13–26.
- Бартлетт Ф.* Психика человека в труде и игре. М.: Изд-во Академии пед. наук РСФСР, 1959.
- Батова Н. Я., Хомская Е. Д.* Нейропсихологический анализ влияния эмоционального фактора на воспроизведение словесного материала // Вопросы психологии. 1984. № 3. С. 132–139.
- Безденежных Б. Н.* Динамика взаимодействия функциональных систем в структуре деятельности. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2004.
- Бережной Д. С., Никольская К. А.* Всегда ли поведение адаптивно? // Сборник научных трудов XIV Всероссийской научно-технической конференции «Нейроинформатика – 2012». М., 2012. С. 101–109.

- Березин Ф. Б., Раппопорт С. Л., Шатенштейн А. А.* Социально-психологическая адаптация и язвенная болезнь // *Врач.* 1993. № 4. С. 16–18.
- Бернар К.* Лекции по экспериментальной патологии. М.–Л.: Биомедгиз, 1937.
- Бернштейн Н. А.* Биомеханика и физиология движений. М.: Изд-во «Институт практической психологии»; Воронеж: НПО «Модэк», 1997.
- Блинникова И. В., Величковский Б. Б., Капица М. С., Леонова А. Б.* Время перемен // *В мире науки.* 2007. № 5. С. 70–75.
- Блинникова И. В., Леонова А. Б., Капица М. С.* Когнитивные и поведенческие стратегии поддержания эффективности компьютеризированной деятельности в условиях вынужденной смены задач // Вторая международная конференция по когнитивной науке (9–13 июня 2006 г.): Тезисы докладов: В 2 т. Т. 1. СПб.: СПбГУ, 2006. С. 212–213.
- Блонский П. П.* Память и мышление. СПб.: Питер, 2001.
- Богданов А. А.* Всеобщая организационная наука (тектология): В 2 кн. М.: Товарищество книгоиздателей в Москве, 1913–1917.
- Бодунов М. В., Безденежных Б. Н., Александров Ю. И.* Изменения шкальных оценок тестовых психодиагностических методик при воздействии алкоголя // *Психологический журнал.* 1997. Т. 18. № 5. С. 97–101.
- Бочаров В. В.* Антропологическая наука и общество // *Журнал социологии и социальной антропологии.* 2000. Т. 3. Вып. 1. С. 1–7.
- Брушлинский А. В., Сергиенко Е. А.* Ментальная репрезентация как системная модель в когнитивной психологии // *Ментальная репрезентация: динамика и структура / Под ред. А. В. Брушлинского, Е. А. Сергиенко.* М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 1998. С. 5–22.
- Бунге М.* Причинность. Место принципа причинности в современной науке. М.: Изд-во иностранной литературы, 1962.
- Вебер М.* Избранные произведения. М.: Прогресс, 1990.
- Величковский Б. Б., Никонова Е. Ю., Румянцев М. А.* Структура рабочей памяти: эффекты увеличения количества информации, усложнения обработки и интерференции // *Психологический журнал.* 2015. Т. 36. № 3. С. 38–48.
- Ветрова И. И.* Стандартизация MSCEIT v. 2.0 на русскоязычной выборке: возрастные и половые различия // *Экспериментальный метод*

- в структуре психологического знания / Отв. ред. В. А. Барабанщиков. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2012. С. 244–249.
- Волохов А. А.* Очерки по физиологии нервной системы. Л.: Медицина, 1968.
- Выготский Л. С.* Мышление и речь. М.: Лабиринт, 1999.
- Выготский Л. С.* Педагогическая психология / Ред. В. В. Давыдов. М.: АСТ–Астрель–Люкс, 2005.
- Гаврилов В. В.* Актуализация элементов индивидуального опыта при отсутствии внешне наблюдаемого поведения // Тенденции развития современной психологической науки / Под отв. ред. А. Л. Журавлева, В. А. Кольцовой. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2007. С. 319–321.
- Гаврилов В. В.* Связанные с поведением суммарные потенциалы мозга при реализации одного и того же инструментального поведения, сформированного разными способами // Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях – 2017 / Ред. В. А. Антоненц и др. Нижний Новгород: ИНФ РАН, 2017. С. 74–76.
- Гаврилов В. В.* Соотношение ЭЭГ и импульсной активности нейронов в поведении кролика // ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях / Отв. ред. В. Б. Швырков, В. М. Русалов, Д. Г. Шевченко. М.: Наука, 1987. С. 33–44.
- Гаврилов В. В., Кузина Е. А., Камышова О. Н., Арутюнова К. Р., Гринченко Ю. В., Александров Ю. И.* Особенности структуры индивидуального опыта при научении одному и тому же поведению разными способами // Материалы IV Всероссийского съезда РПО (18–21 сентября 2007 г.). В 4 т. Т. 1. М.–Ростов-на-Дону: Кредо, 2007. С. 224.
- Гальперин П. Я.* Методы обучения и умственное развитие ребенка. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1985.
- Гибсон Дж.* Экологический подход к зрительному восприятию. М.: Прогресс, 1988.
- Горкин А. Г.* Специализация нейронов в обучении: Автореф. дис. ... канд. психол. наук. М., 1988.
- Горкин А. Г.* Изменения в активности корковых нейронов при формировании аналогичных поведенческих актов // Четвертая международная конференция по когнитивной науке: Тезисы докладов (22–26 июня). В 2 т. Т. 1. Томск: Томский гос. ун-т, 2010. С. 225–226.
- Горкин А. Г.* Параметры оптимальной фильтрации сигнала при тетродной регистрации нейрональной активности // Журнал Высшей нервной деятельности. 2011. Т. 61. № 5. С. 1–11.

- Горкин А. Г.* Фиксация индивидуального опыта поведения в нейронной активности: Дис. ... д-ра биол. наук. М., 2021.
- Горкин А. Г., Кузина Е. А., Александров Ю. И.* Психофизиологические закономерности формирования системной структуры индивидуального опыта в норме и патологии // Первая Российская конференция по когнитивным наукам: Тезисы докладов. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 2004. С. 69–70.
- Горкин А. Г., Кузина Е. А., Ивлиева Н. П., Соловьева О. А., Александров Ю. И.* Паттерны активности нейронов ретроспленальной коры в инструментальном пищедобывательном поведении у крыс разного возраста // Журнал высшей нервной деятельности. 2017. Т. 67. № 3. С. 334–340.
- Горкин А. Г., Шевченко Д. Г.* Стабильность поведенческой специализации нейронов // Журнал высшей нервной деятельности. 1990. Т. 40. № 2. С. 291–300.
- Горкин А. Г., Шевченко Д. Г.* Отражение истории обучения в активности нейронов лимбической коры кроликов // Журнал высшей нервной деятельности. 1993. Т. 43. № 1. С. 172–175.
- Горкин А. Г., Шевченко Д. Г.* Различия в активности нейронов лимбической коры кроликов при разных стратегиях обучения // Журнал высшей нервной деятельности. 1995. Т. 45. № 1. С. 90–100.
- Греченко Т. Н.* Нейрофизиологические механизмы памяти. М.: Наука, 1979.
- Гумбольдт В. фон.* Язык и философия культуры. М.: Прогресс, 1985.
- Давыдовский И. В.* Общая патология человека. М.: Медицина, 1969.
- Демидов А. А., Ананьева К. И.* Микродинамика оценки индивидуально-психологических особенностей представителей различных расовых групп // Экспериментальная психология. 2010. № 4. С. 104–118.
- Дробницкий О. Г.* Моральная философия: Избранные труды / Сост. Р. Г. Апресян. М.: Гардарики, 2002.
- Дюркгейм Э.* О разделении общественного труда; Метод социологии / Пер. с фр.; изд. подгот. А. Б. Гофман. М.: Наука, 1991.
- Ивашкина О. И.* Изучение роли синтеза ДНК при обучении мышей пассивному избеганию с помощью нуклеотидных аналогов // Труды научного совета по экспериментальной и прикладной физиологии. Т. 15. М., 2009. С. 294–295.
- Измайлов Ч. А., Черноризов А. М.* Векторная психофизиология и нейрофизиологический конструктивизм: зрительное восприятие как специфическая форма «языков мозга» // Векторная психо-

- физиология: от поведения к нейрону / Под ред. Е. Н. Соколова, А. М. Черноризова, Ю. П. Зинченко. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2019. С. 619–648.
- Камшилов М. М.* Организация биосферы, возрастание воздействия человека на ее функционирование и развитие и проблема ноогенеза // Проблема взаимосвязи организации и эволюции в биологии. М.: Наука, 1978. С. 263–292.
- Кандель Э.* В поисках памяти. М.: Астрель, 2012.
- Карамян А. И.* Функциональная эволюция мозга позвоночных. Л.: Наука, 1970.
- Киреева Н. Н.* Исследование микроструктуры интерференции в тесте Струпа // Вторая международная конференция по когнитивной науке (9–13 июня 2006 г.): Тезисы докладов: В 2 т. Т. 2. СПб.: СПбГУ, 2006. С. 631–632.
- Ключарев В. А., Шмидс А., Шестакова А. Н.* Нейроэкономика: нейробиология принятия решений // Экспериментальная психология. 2011. Т. 4. № 2. С. 14–35.
- Кохилл Д. Э.* Анатомия и проблема поведения: Эмбриология против рефлексологии. М.–Л.: Биомедгиз, 1934.
- Козловский С. А.* Магнитно-резонансная морфометрия цингулярной коры в исследовании памяти человека // V Съезд Общероссийской общественной организации «Российское психологическое общество» (Москва, 14–18 февраля): Материалы участников: В 3 т. Т. 1. М.: РПО, 2012. С. 237–238.
- Козловский С. А., Величковский Б. Б., Вартанов А. В., Никонова Е. Ю., Величковский Б. М.* Роль областей цингулярной коры в функционировании памяти человека // Экспериментальная психология. 2012. Т. 5. № 1. С. 12–22.
- Козырев С. А., Никитин В. П.* Нейронные механизмы реконсолидации ассоциативного аверсивного навыка на пищу у виноградной улитки // Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова. 2009. Т. 95. № 6. С. 652–662.
- Козырев С. А., Солнцева С. В., Никитин В. П.* Продолжительная фазная реорганизация памяти условной пищевой аверсии у виноградной улитки // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2014. Т. 157. № 4. С. 409–414.
- Колбенева М. Г., Александров Ю. И.* Органы чувств, эмоции и прилагательные русского языка: Лингво-психологический словарь. М.: Языки славянских культур, 2010.

- Кольшикин В. В.* Межполушарные взаимодействия и функциональные состояния человека. Новосибирск: НГАЭиУ, 2002.
- Корж Н. Н.* Едина ли память? // Психологический журнал. 1984. Т. 5. № 1. С. 103–111.
- Корж Н. Н.* Личностные черты невербальной памяти (психофизический контекст) // Междисциплинарные исследования памяти / Под ред. А. Л. Журавлева, Н. Н. Корж. М.: Издво «Институт психологии РАН», 2009. С. 157–178.
- Коршунов В. А., Узаков Ш. А.* Дефицит гиппокамп-зависимого обучения не коррелирует с блокадой долговременной посттетанической потенциации при системной блокаде НМДА-рецепторов // Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова. 2022. Т. 72.
- Котов А. А., Котова Т. Н.* Эффект интерферирующей задачи на отдельных этапах категориального научения // Психологический журнал. 2018. Т. 39. № 1. С. 57–69.
- Коул М.* Культурно-историческая психология: Наука будущего. М.: Когито-Центр, 1997.
- Кочетков В. В.* Психология межкультурных различий. Саратов: СГТУ, 1998.
- Кочнев В. А.* Оценка влияния факторов линейности и концентричности на параметры обученности // Школьные технологии. 1999. № 3. С. 109–114.
- Кроткова О. А.* «Забывание» как принцип обсуждения психофизиологической проблемы // Пятая международная конференция по когнитивной науке (Калининград, 18–24 июня): Тезисы докладов. В 2 т. Т. 2. Калининград, 2012. С. 469–470.
- Крушинский Л. В.* Биологические основы рассудочной деятельности. М.: Изд-во Моск. гос. ун-та, 1986.
- Крылов А. К.* Психофизиологический анализ рефлекторного взаимодействия со средой: Автореф. дис. ... канд. психол. наук. М., 2007.
- Крылов А. К.* Моделирование динамики научения при формировании и реорганизации навыка // Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях: Труды IV Всероссийской конференции. Нижний Новгород: ИПФ РАН, 2015. С. 129–131.
- Крылов А. К., Александров Ю. И.* «Погружение в среду» как альтернатива предъявлению стимулов: модельное исследование // Психологический журнал. 2007. Т. 28. № 2. С. 106–113.

- Крылов А. К., Александров Ю. И.* Особенности взаимодействия рефлекторного агента со средой: модельное исследование // Экспериментальная психология. 2009. № 1. С. 5–22.
- Кудряшова И. Н.* Нейрохимическая регуляция межклеточных взаимодействий при обучении: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 2004.
- Кузина Е. А.* Особенности паттернов специализации нейронов задней цингулярной коры крыс на трех последовательных стадиях консолидации инструментального пищедобывательного поведения // Эволюционная и сравнительная психология в России: Традиции и перспективы / Под ред. А. Н. Харитоновой. М.: Изд-во «Институт Психологии РАН», 2013. С. 119–127.
- Кузина Е. А., Горкин А. Г., Александров Ю. И.* Активность нейронов ретроспленальной коры крыс на ранних и поздних этапах консолидации памяти // Журнал высшей нервной деятельности. 2015. Т. 65. № 2. С. 248–253.
- Кузина Е. А., Горкин А. Г., Александров Ю. И.* Динамика связи активности отдельных нейронов цингулярной коры с поведением на последовательных этапах консолидации памяти // Российский физиологический журнал. 2004. Т. 90. № 8. С. 113–114.
- Лебедева Н. М., Татарко А. Н.* Культура как фактор общественного прогресса. М.: Юстицинформ, 2009.
- Леонтьев А. Н.* Деятельность. Сознание. Личность. М.: Политиздат, 1975.
- Лурия А. Р.* Маленькая книжка о большой памяти. М.: Эйдос, 1994.
- Лурия А. Р.* Нарушения памяти при локальных поражениях мозга // Материалы IV всесоюзного съезда общества психологов (Тбилиси, 21–24 июня). Тбилиси: Мецниереба, 1971а. С. 913–914.
- Лурия А. Р.* Нейропсихологический анализ памяти // Материалы IV всесоюзного съезда общества психологов (Тбилиси, 21–24 июня). Тбилиси: Мецниереба, 1971б. С. 222–224.
- Лурия А. Р.* Основы нейропсихологии. М.: Изд-во Московского университета, 1973.
- Ляудис В. Я.* Память в процессе развития. М.: МПСИ; Воронеж: НПО «Модэк», 2011.
- Марков А.* Рождение сложности. Эволюционная биология сегодня: неожиданные открытия и новые вопросы. М.: Астрель–Corpus, 2010.
- Марков А. В., Анисимов В. А., Кортаев А. В.* Взаимосвязь размера генома и сложности организма в эволюционном ряду от прока-

- риот к млекопитающим // Палеонтологический журнал. 2010. № 4. С. 3–14.
- Марченко О. П., Васанов А. Ю.* Сравнение оценок эмоционально окрашенных фотоизображений и звуков из баз данных IAPS и IADS между российской, американской и испанской выборками // Экспериментальный метод в структуре психологического знания / Отв. ред. В. А. Барабанщиков. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2012. С. 389–295.
- Мачинская Р. И.* Управляющие системы мозга // Журнал высшей нервной деятельности. 2015. Т. 65. № 1. С. 33–60.
- Машин В. А.* Кросс-культурное исследование динамики функциональных состояний при воздействии психоэмоциональных нагрузок // Экспериментальная психология. 2010. № 2. С. 5–21.
- Междисциплинарные исследования памяти / Под ред. А. Л. Журавлева, Н. Н. Корж. М.: Издво «Институт психологии РАН», 2009.
- Минеева О. А., Безряднов Д. В., Чехов С. А., Сварник О. Е., Анохин К. В.* Интегративные функции ретроспленциальной коры: данные анатомии, коннектомики и клеточной электрофизиологии у крыс // Анналы клинической и экспериментальной неврологии. 2019. Т. 13. № 1. С. 47–54.
- Морошкина Н. В.* Сознательный контроль в задачах научения, или как научиться не осознавать очевидное // Экспериментальная психология познания: когнитивная логика сознательного и бессознательного. СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 2006. С. 142–161.
- Морошкина Н. В., Гершкович В. А., Иванчей И. И., Морозов М. И.* Влияние структуры вознаграждения на выполнение сенсомоторных навыков // Экспериментальный метод в структуре психологического знания / Отв. ред. В. А. Барабанщиков. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2012. С. 239–244.
- Никитин В. П., Солнцева С. В., Козырев С. А.* Особенности синтеза белков, вовлекаемых в реконсолидацию памяти и индукцию амнезии // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2020. Т. 169. № 2. С. 141–146.
- Носуленко В. Н., Терехин В. А.* Передача знаний: обзор основных моделей и технологий // Экспериментальная психология. 2017. Т. 10. № 4. С. 96–115.
- Нуркова В. В., Гофман А. А.* Забывание: проблема наличия следа памяти, его доступности и намеренного контроля // Национальный психологический журнал. 2016а. № 3. С. 64–71.

- Нуркова В. В., Гофман А. А.* Забывание: проблема наличия следа памяти, его доступности и намеренного контроля. Ч. 2 // Национальный психологический журнал. 2016б. №4. С. 3–13.
- Общая психология: В 7 т.: Учебник для студ. выс. учеб. заведений / Под ред. Б. С. Братуся. Т. 3. Память. М.: Академия, 2006.
- Павлов И. П.* Избранные произведения. М.: Изд-во АН СССР, 1949.
- Павлов И. П.* Лекции о работе больших полушарий головного мозга. М.: Изд-во АМН СССР, 1952.
- Панибратенко В. В.* Взаимосвязь процессов непроизвольного запоминания и непосредственного воспроизведения художественных текстов с мотивацией достижения и гендерными ролями // Материалы IV Международной конференции молодых ученых «Психология – наука будущего» (17–18 ноября 2011 г., Москва) / Под ред. А. Л. Журавлева, Е. А. Сергиенко. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2011. С. 345–348.
- Пиаже Ж.* Речь и мышление ребенка. М.: Педагогика-Пресс, 1994.
- Пигарева М. Л.* Переключение однородных (пищевых) условных рефлексов у крыс после одновременного повреждения гиппокампа и миндалины // Журнал высшей нервной деятельности. 1980. Т. 30. №4. С. 710–718.
- Полякова З. А., Сварник О. Е.* Закономерности активности нейронов ретроспленальной коры крыс в процессе формирования пищевых навыков // Современная нейробиология: достижения, закономерности, проблемы, инновации, технологии: материалы Всероссийской конференции. Уфа: РИЦ БашГУ, 2015. С. 36–58.
- Пономарев Я. А.* Психология творчества и педагогика. М.: Педагогика, 1976.
- Пономарев Я. А.* Психика и интуиция. М.: ТИД «АРИС», 2010.
- Пржиленская И. Б.* Междисциплинарный подход в современной социальной теории // Современные социально-философские и психолого-педагогические проблемы: Вып. XVIII. Москва–Ставрополь: СевКавГТУ, 2005. С. 56–63.
- Прист С.* Теории сознания. М.: Идея-Пресс–Дом интеллектуальной книги, 2000.
- Ребеко Т. А.* Психология памяти: процессы, формы, виды, типы и механизмы // Современная психология: Справочное руководство. М.: Инфра-М, 1999. С. 171–200.
- Резникова Ж. И.* Сравнительно-психологические аспекты онтогенетического развития поведения: экспериментальные исследо-

- вания // Экспериментальная психология. 2015. Т. 8. № 2. С. 77–103.
- Роуз С.* Устройство памяти: от молекул к сознанию. М.: Мир, 1995.
- Рятю Х., Комулайнен К., Скороходова Н. Ю., Колесников В. Н.* Образы умных людей у российских и финских школьников // Вопросы психологии. 2013. № 5. С. 25–34.
- Савенков А. И.* Педагогическая психология: Учебник для студ. высш. учеб. заведений: В 2 т. Т. 1. М.: Академия, 2009.
- Самойлов Е. В.* Феномен архаизации культуры и его влияние на постсоветское экономическое развитие // Вестник Донского ГТУ. 2007. Т. 4. № 1. С. 110–114.
- Самуилов В. Д.* Программируемая клеточная смерть у растений // Соросовский образовательный журнал. 2001. Т. 7. № 10. С. 12–17.
- Сварник О. Е.* Формирование индивидуального опыта и его нейрогенетическое обеспечение: экспрессия гена *c-fos*: Дис. ... канд. психол. наук. М., 2003.
- Сварник О. Е.* Активность мозга: Специализация нейрона и дифференциация опыта. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2016.
- Сварник О. Е., Анохин К. В., Александров Ю. И.* Опыт первого, «вибриссного», навыка влияет на индукцию экспрессии *c-Fos* в нейронах бочонкового поля соматосенсорной коры крыс при обучении второму, «невибриссному», навыку // Журнал высшей нервной деятельности. 2013. Т. 63. № 6. С. 77–81.
- Сварник О. Е., Анохин К. В., Александров Ю. И.* Распределение поведенчески специализированных нейронов и экспрессия транскрипционного фактора *cFos* в коре головного мозга крыс при научении // Журнал высшей нервной деятельности. 2001. Т. 51. № 6. С. 758–761.
- Сварник О. Е., Булава А. И., Фадеева Т. А., Александров Ю. И.* Закономерности реорганизации опыта, приобретенного при одно- и многоэтапном обучении // Экспериментальная психология. 2011. № 2. С. 5–13.
- Северцов А. Н.* Эволюция и психика. М: Изд. М. и С. Сабашниковых, 1922.
- Северцов А. Н.* Этюды по теории эволюции: Индивидуальное развитие и эволюция. М.: Либроком, 2012.
- Сергиенко Е. А.* Раннее когнитивное развитие: Новый взгляд. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2006.
- Сергиенко Е. А.* Системно-субъектный подход: обоснование и перспективы // Психологический журнал. 2011. Т. 32. № 1. С. 120–132.

- Сеченов И. М.* Элементы мысли: Сборник избранных статей. М.—Л.: Изд-во АН СССР, 1943.
- Сеченов И. М.* Избранные философские и психологические произведения. М.: ГИПЛ, 1947.
- Симонов П. В.* Мотивированный мозг. М.: Наука, 1987.
- Скотникова И. Г.* Проблемы субъектной психофизики. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2008.
- Смирнов А. А.* Проблемы психологии памяти. М.: Просвещение, 1966.
- Созинов А. А.* Эффект интерференции и реорганизация памяти при научении: Дис. ... канд. психол. наук. М., 2008.
- Созинов А. А.* Изучение реорганизации опыта индивида при научении по показателям мозгового обеспечения дефинитивного поведения // Развитие психологии в системе комплексного человекознания: В 2 ч. Ч. 2 / Отв. ред. А. Л. Журавлев, В. А. Кольцова. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2012. С. 688—691.
- Созинов А. А., Аверкин Р. Г., Гринченко Ю. В., Александров Ю. И.* Нейрональное обеспечение поведения при введении новой задачи на ранних и поздних этапах научения предшествующей задаче // Материалы XV Международной конференции по нейрокибернетике (23—25 сентября, Ростов-на-Дону): В 2 т. Т. 1. Ростов-на-Дону: Изд-во ЮФУ, 2009. С. 139—140.
- Созинов А. А., Александров Ю. И.* Обучение с чередованием заданий и последующее воспроизведение элементов усвоенного материала // Психология творчества и одаренности: Сб. статей Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (15—17 ноября, Москва): В 3 ч. Ч. 3 / Под ред. Д. Б. Богоявленской. М.: Изд-во МГППУ, 2021. С. 144—148.
- Созинов А. А., Гринченко Ю. В., Александров Ю. И.* Динамика мозгового обеспечения поведения после перехода от задания к заданию при их чередовании // Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях — 2017: Труды V Всероссийской конференции. Нижний Новгород: ИНФ РАН, 2017. С. 206—207.
- Созинов А. А., Гринченко Ю. В., Казымаев С. А.* Динамика системной организации поведения в процессе его становления // Четвертая международная конференция по когнитивной науке (22—26 июня, Томск): Тезисы докладов: В 2 т. Т. 2. Томск, 2010. С. 530—531.
- Созинов А. А., Гринченко Ю. В., Казымаев С. А.* Нейронное обеспечение поведения связано с историей обучения // 125 лет Московскому

- психологическому обществу: Юбилейный сборник РПО: В 4 т. Т. 3 / Отв. ред. Д. Б. Богоявленская, Ю. П. Зинченко. М.: Макс-Пресс, 2011. С. 74–75.
- Созинов А. А., Гринченко Ю. В., Казымаев С. А., Александров Ю. И.* Показатели стабильности и динамики мозгового обеспечения нового поведения // Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях – 2015. Труды IV Всероссийской конференции. Нижний Новгород: ИПФ РАН, 2015. С. 220–222.
- Созинов А. А., Крылов А. К., Александров Ю. И.* Эффект интерференции в изучении психологических структур // Экспериментальная психология. 2013. Т. 6. № 1. С. 5–47.
- Созинов А. А., Лаулка С., Аверкин Р. Г., Александров Ю. И.* Условия и мозговое обеспечение интерференции при формировании системной структуры индивидуального опыта // Тенденции развития современной психологической науки: В 2 ч. Ч. 2 / Отв. ред. А. Л. Журавлев, В. А. Кольцова. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2007. С. 343–346.
- Соколов Е. Н.* Механизмы памяти. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1969.
- Соколов Е. Н.* Нейроны сознания // Психология. Журнал Высшей школы экономики. 2004. № 1 (2). С. 3–15.
- Соколов Е. Н., Черноризов А. М.* Многомерные когнитивные пространства // Векторная психофизиология: от поведения к нейрону / Под ред. Е. Н. Соколова, А. М. Черноризова, Ю. П. Зинченко. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2019. С. 606–618.
- Солсо Р. Л.* Когнитивная психология. М.: Тривола, 1996.
- Стафехина В. С., Святухина Н. В., Виноградова О. С.* Об особом типе реакций нейронов высших лимбических структур в связи с их предполагаемым участием в системе памяти // Материалы IV всесоюзного съезда общества психологов (21–24 июня, Тбилиси). Тбилиси: Мецниереба, 1971. С. 230–231.
- Судаков К. В.* Системогенез поведенческого акта // Механизмы деятельности мозга. М.: Госнацтехиздат, 1979. С. 88–89.
- Судаков К. В.* Доминирующая мотивация. М.: Изд-во РАМН, 2004.
- Сухарев А. В., Неверова Т. В.* Роль этно-функциональных факторов в повышении мотивации к учению у подростков // Вопросы психологии. 2011. № 5. С. 81–90.
- Тимофеева Н. О., Ивлиева Н. Ю., Семикопная И. И., Нарышкин А. В.* Взаимодействие двигательных однородных условных рефлексов при условнорефлекторном переключении: перенос обучения

- и интерференция // Журнал высшей нервной деятельности. 1995. Т. 45. № 6. С. 1112–1120.
- Тиунова А. А., Комиссарова Н. В., Безряднов Д. В., Анохин К. В.* Парадоксальное влияние блокады NMDA-рецепторов на обучение и память в модели пассивного избегания у цыплят // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2016. Т. 162. № 7. С. 4–6.
- Тиунова А. А., Безряднов Д. В., Гаева Д. Р., Солодовников В. С., Анохин К. В.* Необратимость фармакологически вызванной амнезии у грызунов и птиц // Материалы XXIII съезда Физиологического общества им. И. П. Павлова с международным участием. 2017. С. 649–651.
- Тиунова А. А., Безряднов Д. В., Коновалова Е. В., Анохин К. В.* Эффекты антагонистов NMDA-рецепторов МК-801 и мемантина при нарушении реконсолидации памяти у цыплят // Современные проблемы системной регуляции физиологических функций. 2022. С. 496–499.
- Тихомиров О. К.* Актуальные проблемы развития психологической теории мышления // Психологические исследования творческой деятельности / Отв. ред. О. К. Тихомиров. М.: Наука, 1975. С. 5–22.
- Торопова К. А., Трошев Д. В., Ивашкина О. И., Анохин К. В.* Активация экспрессии с-Fos в ретроспленальной коре, но не гиппокампе, сопровождается формированием ассоциации между обстановкой и безусловным стимулом и ее последующее извлечение у мышей // Журнал высшей нервной деятельности. 2018. Т. 68. № 6. С. 759–774.
- Уточкин И. С., Большакова К. Г.* Усиление и ослабление эффекта Струпа при вероятностном научении // Психология. Журнал Высшей школы экономики. 2010. Т. 7. № 3. С. 139–149.
- Учаев А. В., Александров Ю. И.* Обусловленные стрессом особенности актуализации субъективного опыта в процессе сокрытия информации // Российский психологический журнал. 2022. Т. 19. № 1. С. 158–172.
- Ушакова Т. Н.* Речь. Истоки и принципы развития. М.: Пер Сэ, 2004.
- Фам Мин Хак, Акбарова Н. А.* О соотношении проактивного и ретроактивного торможения в кратковременной памяти при локальном поражении головного мозга // Вопросы психологии. 1971. № 3. С. 113–120.
- Фресс П., Пиаже Ж.* Экспериментальная психология. Вып. 5. М.: Прогресс, 1975.

- Фрумкина Р. М.* Психолингвистика. М.: Академия, 2001.
- Хегенхан Б., Олсон М.* Теории научения. СПб.: Питер, 2004.
- Соколов Е. Н., Черноризов А. М.* Многомерные когнитивные пространства // Векторная психофизиология: от поведения к нейрону / Под ред. Е. Н. Соколова, А. М. Черноризова, Ю. П. Зинченко. М.: Изд-во Моск. ун-та, 2019. С. 606–618.
- Судаков К. В.* Системные механизмы мотивации. М.: Медицина, 1979.
- Учаев А. В., Александров Ю. И.* Обусловленные стрессом особенности актуализации субъективного опыта в процессе сокрытия информации // Российский психологический журнал. 2022. Т. 19. № 1. С. 158–172.
- Чуприкова Н. И.* Психология умственного развития: принцип дифференциации. М.: Столетие, 1997.
- Шанже Ж.-П., Конн А.* Материя и мышление. М.—Ижевск: Институт компьютерных исследований—НИЦ «Регулярная и хаотическая динамика», 2004.
- Швырков В. Б.* Нейрональные механизмы узнавания как компонент функциональной системы поведенческого акта // Принципы системной организации функций / Отв. ред. П. К. Анохин. М.: Наука, 1973. С. 156–168.
- Швырков В. Б.* Нейрональные механизмы обучения как формирование функциональной системы поведенческого акта // Механизмы системной деятельности мозга: Материалы конференции / Под общ. ред. К. В. Судакова, В. Д. Чиркова. Горький, 1978. С. 147–149.
- Швырков В. Б.* Психофизиология поведения и эмоции // Материалы 36-й международной конференции «Эмоции и поведение: системный подход». М., 1984. С. 317–319.
- Швырков В. Б.* Что такое нейрональная активность и ЭЭГ с позиций системно-эволюционного подхода // ЭЭГ и нейрональная активность в психофизиологических исследованиях / Под ред. В. Б. Швыркова и др. М.: Наука, 1987.
- Швырков В. Б.* Системно-эволюционный подход к изучению мозга, психики и сознания // Психологический журнал. 1988. Т. 9. № 1. С. 132–148.
- Швырков В. Б.* Основные этапы развития системно-эволюционного подхода в психофизиологии // Психологический журнал. 1993. Т. 14. № 3. С. 15–27.

- Швырков В. Б.* Введение в объективную психологию: Нейрональные основы психики. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 1995. 162 С.
- Швырков В. Б.* Системная детерминация активности нейронов в поведении // Успехи физиологических наук. 1983. Т. 4. № 1 // Введение в объективную психологию: Нейрональные основы психики: Избранные труды. М.: Изд-во «Институт психологии РАН», 2006. С. 43–77.
- Швыркова Н. А.* Активность нейронов зрительной области коры при изменении пространственной организации среды // Мозг и психическая деятельность. М.: Наука, 1984. С. 175–184.
- Швыркова Н. А.* Активность нейронов коры и гиппокампа в обучении // Нейроны в поведении: системные аспекты / Под ред. В. Б. Швыркова. М.: Наука, 1986. С. 253–269.
- Швыркова Н. А., Швырков В. Б.* Активность нейронов зрительной коры при пищевом и оборонительном поведении // Нейрофизиология. 1975. Т. 7. № 1. С. 100–102.
- Шевченко Д. Г.* «Нейроны места» в гипоталамусе и лимбической коре кроликов // Журнал высшей нервной деятельности. 1984. Т. 34. № 6. С. 1170–1173.
- Шерстнев В. В.* Нейрохимическая характеристика «молчащих» нейронов коры мозга // Доклады АН СССР. 1972. Т. 202. № 6. С. 1473–1476.
- Шерстнев В. В., Юрасов В. В., Сторожева З. И., Грудень М. А., Яковлева Н. Е.* Биохимические маркеры апоптоза в различных отделах мозга при обучении // Журнал высшей нервной деятельности. 2005. Т. 55. № 6. С. 729–733.
- Шмальгаузен И. И.* Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969.
- Шмальгаузен И. И.* Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Наука, 1982.
- Шпагонова Н. Г.* Психофизические характеристики памяти в лабораторном эксперименте и естественных условиях // Экспериментальная психология. 2010. Т. 3. № 2. С. 22–32.
- Эббингауз Г.* Очерк психологии [1909] // Основные направления психологии в классических трудах. Ассоциативная психология. М.: АСТ, 1998. С. 11–208.
- Юнг К. Г.* Критика психоанализа. СПб.: Академический проект, 2000.
- Aggleton J. P.* Understanding retrosplenial amnesia: Insights from animal studies // Neuropsychologia. 2010. V. 48. P. 2328–2338.

- Akirav I., Maroun M.* Stress modulation of reconsolidation // *Psychopharmacology*. 2013. V. 226 (4). P. 747–761.
- Albaret J. M., Thon B.* Differential effects of task complexity on contextual interference in a drawing task // *Acta Psychologica*. 1998. V. 100 (1–2). P. 9–24.
- Alberini C. M.* Mechanisms of memory stabilization: are consolidation and reconsolidation similar or distinct processes? // *Trends in Neurosciences*. 2005. V. 28 (1). P. 51–56.
- Alexandrov L. I., Alexandrov Yu. I.* Changes of auditory-evoked potentials in response to behaviorally meaningful tones induced by acute ethanol intake in altricial nestlings at the stage of formation of natural behavior // *Alcohol*. 1993. V. 10. P. 213–217.
- Alexandrov Yu. I.* Psychophysiological regularities of the dynamics of individual experience and the “stream of consciousness” // *Neuronal bases and psychological aspects of consciousness* / Eds C. Teddei-Ferretti, C. Musio. Singapour–N. Y.–London–Hong Kong: World Scientific, 1999a. P. 201–219.
- Alexandrov Yu. I.* Comparative description of consciousness and emotions in the framework of systemic understanding of behavioral continuum and individual development // *Neuronal bases and psychological aspects of consciousness* / Eds C. Teddei-Ferretti, C. Musio. Singapour–N. Y.–London–Hong Kong: World Scientific, 1999b. P. 220–235.
- Alexandrov Yu. I.* On the way towards neuroculturology: From the neuronal specializations through the structure of subjective world to the structure of culture and back again // *Proceeding of the International symposium “Perils and Prospects of the New Brain Sciences”*. Stockholm, 2001. P. 36–38.
- Alexandrov Yu. I.* How we fragment the world: the view from inside versus the view from outside // *Social Science Information*. 2008. V. 47. P. 419–457.
- Alexandrov Yu. I.* Structure and dynamics of individual experience: multidisciplinary description // *The Fifth international conference on cognitive science: Abstracts*. June 18–24. 2012. Kaliningrad, Russia. V. 1. Kaliningrad, 2012. P. 20–21.
- Alexandrov Yu., Feldman B., Svarnik O., Znamenskaya I., Kolbeneva M., Arutyunova K., Krylov A., Bulava A.* Regression I. Experimental approaches to regression // *Journal of Analytical Psychology*. 2020. V. 65 (2). P. 345–365.
- Alexandrov Yu., Feldman B., Svarnik O., Znamenskaya I., Kolbeneva M., Arutyunova K., Krylov A., Bulava A.* Regression II. Development through

regression // *Journal of Analytical Psychology*. 2020. V. 65 (3). P. 476–496.

Alexandrov Yu. I., Alexandrov I. O. Specificity of visual and motor cortex neurons activity in behaviour // *Acta Neurobiologiae Experimentalis*. 1982. V. 42. P. 457–468.

Alexandrov Yu. I., Grechenko T. N., Gavrilov V. V., Gorkin A. G., Shevchenko D. G., Grinchenko Yu. V., Aleksandrov I. O., Maksimova N. E., Bezdenezhnykh B. N., Bodunov M. V. Formation and realization of individual experience: a psychophysiological approach // *Conceptual advances in brain research*. V. 2. *Conceptual advances in Russian neuroscience: Complex brain functions* / Eds R. Miller, A. M. Ivanitsky, P. V. Balaban. Amsterdam: Harwood Academic Publishers, 2000. P. 181–200.

Alexandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V., Järvillehto T. Change in the pattern of behavioral specialization of neurons in the motor cortex of the rabbit following lesion of the visual cortex // *Acta Physiologica Scandinavica*. 1990. V. 139. P. 371–385.

Alexandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V., Laukka S., Järvillehto T., Maz V. N. Acute effects of alcohol on unit activity in the motor cortex of freely moving rabbits: comparison with the limbic cortex // *Acta Physiologica Scandinavica*. 1991. V. 142. № 3. P. 429–435.

Alexandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V., Laukka S., Järvillehto T., Maz V. N., Korpusova A. V. Effect of ethanol on hippocampal neurons depends on their behavioral specialization // *Acta Physiologica Scandinavica*. 1993. V. 149. P. 429–435.

Alexandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V., Laukka S., Järvillehto T., Maz V. N., Svetlajev I. A. Acute effect of ethanol on the pattern of behavioral specialization of neurons in the limbic cortex of the freely moving rabbit // *Acta Physiologica Scandinavica*. 1990. V. 140. P. 257–268.

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 behavior // *Acta Physiologica Scandinavica*. 2001. V. 171. P. 87–97.

Alexandrov Yu. I., Grinchenko Yu. V., Shevchenko D. G., Averkin R. G., Matz V. N., Laukka S., Sams M. The effect of ethanol on the neuronal subserving of behavior in the hippocampus // *Journal of Behavioral and Brain Science*. 2013. V. 3. P. 107–130.

Alexandrov Yu. I., Klucharev V., Sams M. Effect of emotional context in auditory-cortex processing // *International Journal of Psychophysiology*. 2007. V. 65. P. 261–271.

- Alexandrov Yu. I., Sams M.* Emotion and consciousness: Ends of a continuum // *Cognitive Brain Research*. 2005. V. 25 (2). P. 387–405.
- Alexandrov Yu. I., Sams M., Lavikainen J., Naatanen R., Reinikainen K.* Differential effects of alcohol on the cortical processing of foreign and native language // *International Journal of Psychophysiology*. 1998. V. 28. P. 1–10.
- 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.
- Alexopoulos Th., Ric F.* The evaluation–behavior link: Direct and beyond valence // *Journal of Experimental Social Psychology*. 2007. V. 43. P. 1010–1016.
- Allsopp T. E., Fazakerley J. K.* Altruistic cell suicide and the specialized case of the virus-infected nervous system // *Trends in Neuroscience*. 2000. V. 23. P. 284–290.
- Altmann E. M., Gray W. D.* Forgetting to remember: The functional relationship of decay and interference // *Psychological Science*. 2002. V. 13 (1). P. 27–33.
- Ambrogina P., Orsinia L., Mancinia C., Ferrib P., Ciaronib S., Cuppinia R.* Learning may reduce neurogenesis in adult rat dentate gyrus // *Neuroscience Letters*. 2004. V. 359. P. 13–16.
- Andermane N., Joensen B. H., Horner A. J.* Forgetting across a hierarchy of episodic representations // *Current Opinion in Neurobiology*. 2020. V. 67. P. 50–57.
- Anderson J. R., Reder L. M., Simon H. A.* Situated learning and education // *Educational Researcher*. 1996. V. 25. P. 5–11.
- Anderson M. C.* Rethinking interference theory: Executive control and the mechanisms of forgetting // *Journal of Memory and Language*. 2003. V. 49. P. 415–445.
- Anderson M. C., Green C.* Suppressing unwanted memories by executive control // *Nature*. 2001. V. 410. P. 366–369.
- Anderson M. C., Hanslmayr S.* Neural mechanisms of motivated forgetting // *Trends in Cognitive Sciences*. 2014. V. 18. № 6. P. 279–292.
- Anderson M. C., Neely J. H.* Interference and inhibition in memory retrieval // *Memory. Handbook of perception and cognition* / Eds R. A. Bjork, E. L. Bjork. San Diego, CA: Academic Press, 1996. P. 237–313.
- Anokhin A. P.* Individual differences in Error-Related Negativity (ERN) amplitude are predicted by surface area of the anterior cingulate cor-

- tex (ACC) // *International Journal of Psychophysiology*. 2016. V. 108. P. 151–152.
- Anokhin K. V., Tiunova A. A., Rose S. P. R.* Reminder effects – reconsolidation or retrieval deficit? Pharmacological dissection with protein synthesis inhibitors following reminder for a passive-avoidance task in young chicks // *European Journal of Neuroscience*. 2002. V. 15. P. 1759–1765.
- Anokhin P. K.* Biology and neurophysiology of the conditioned reflex and its role in adaptive behavior. N. Y.: Pergamon Press, 1974.
- Baddeley A.* Working memory // *Science*. 1992. V. 255. P. 556–559.
- Bakhchina A., Arutyunova K., Sozinov A., Demidovsky A., Alexandrov Y.* Sample entropy of the heart rate reflects properties of the system organization of behavior // *Entropy*. 2018. V. 20. № 6 (449). P. 1–22.
- Baranski J. V., Petrusic W. M.* Realism of confidence in sensory discrimination // *Perception & Psychophysics*. 1999. V. 61. P. 1369–1383.
- Bargh J. A.* The automaticity of everyday life // *The Automaticity of Everyday Life: Advances in social cognition*. V. 10. Mahwah, NJ: Erlbaum, 1997. P. 1–61.
- Bargh J. A., Ferguson M. J.* Beyond behaviorism: on the automaticity of higher mental processes // *Psychological Bulletin*. 2000. V. 126. P. 925–945.
- Barreiros J., Figueiredo T., Godinho M.* The contextual interference effect in applied settings // *European Physical Education Review*. 2007. V. 13. № 2. P. 195–207.
- Barrett L. F., Lindquist K. A., Gendron M.* Language as context for the perception of emotion // *TICS*. 2007. V. 11. P. 327–332.
- Barry D. N., Commins S.* Imaging spatial learning in the brain using immediate early genes: insights, opportunities and limitations // *Reviews in the Neurosciences*. 2011. V. 22. P. 131–142.
- Barry D. N., Love B. C.* A neural network account of memory replay and knowledge consolidation // *Cerebral Cortex*. 2023. V. 33. № 1. P. 83–95.
- Bastin C., Feyers D., Majerus S., Balteau E., Degueldre C., Luxen A., Maquet P., Salmon E., Collette F.* The neural substrates of memory suppression: A fMRI exploration of directed forgetting // *PLoS One*. 2012. V. 7 (1). P. 1–10.
- Bechara A., Damasio H., Tranel D., Damasio A. R.* Deciding advantageously before knowing the advantageous strategy // *Science*. 1997. V. 275. P. 1293–1295.
- Berman D. E., Dudai Y.* Memory extinction, learning anew, and learning the new: Dissociations in the molecular machinery of learning in cortex // *Science*. 2001. V. 291. P. 2417–2419.

- Berntson G. G., Boysen S. T., Cacioppo J. H.* Neurobehavioral organization and the cardinal principle of evaluative bivalence // *Annals of the New York Academy of Sciences*. 1993. V. 702. P. 75–102.
- Berry J. A., Davis R. L.* Active forgetting of olfactory memories in *Drosophila* // *Progress in Brain Research*. 2014. V. 208. P. 39–62.
- Betley J. N., Xu S., Cao Z. F. H., Gong R., Magnus C. J., Yu Y., Sternson S. M.* Neurons for hunger and thirst transmit a negative-valence teaching signal // *Nature*. 2015. V. 521 (7551). P. 180–185.
- Blank H.* The role of horizontal categorization in retroactive and proactive interference // *Experimental Psychology*. 2002. V. 49 (3). P. 196–207.
- Bock O., Schneider S., Bloomberg J.* Conditions for interference versus facilitation during sequential sensorimotor adaptation // *Experimental Brain Research*. 2001. V. 138. P. 359–365.
- Bonnelle V., Manohar S., Behrens T., Husain M.* Individual differences in premotor brain systems underlie behavioral apathy // *Cerebral Cortex*. 2016. V. 26. P. 807–819.
- Bonner J. T.* The evolution of complexity by means of natural selection. Princeton, NJ: Princeton University Press, 1988.
- Bontempi B., Laurent-Demir C., Destrade C., Jaffard R.* Time-dependent reorganization of brain circuitry underlying long-term memory storage // *Nature*. 1999. V. 400. P. 671–675.
- Boucher T., Osgood C. E.* The Pollyanna hypothesis // *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*. 1969. V. 8. P. 1–8.
- Bouton M. E., Peck C. A.* Spontaneous recovery in cross-motivational transfer (counterconditioning) // *Animal Learning & Behavior*. 1992. V. 20 (4). P. 313–321.
- Brashers-Krug T., Shadmehr R., Bizzi E.* Consolidation in human motor memory // *Nature*. 1996. V. 382. P. 252–255.
- Bray C. W.* Transfer of learning // *Journal of Experimental Psychology*. 1928. V. 11. P. 443–467.
- Brecht M., Sneider M., Manns I. D.* Silent neurons in Sensorimotor Cortices: Implication for Cortical Plasticity // *Neural plasticity in adult somatic sensory-motor systems* / Ed. F. F. Ebner. Boca Raton: Taylor & Francis Group, 2005. P. 1–19.
- Brod G., Werkle-Bergner M., Shing Y. L.* The influence of prior knowledge on memory: a developmental cognitive neuroscience perspective // *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. 2013. V. 7. Article 139.
- Brooks D. W., Shell D. F.* Working memory, motivation and teacher-initiated learning // *Journal of Science Education and Technology*. 2006. V. 15 (1). P. 17–30.

- Brown J. W., Braver T. S.* Learned predictions of error likelihood in the anterior cingulate cortex // *Science*. 2005. V. 307 (5712). P. 1118–1121.
- Brunia C. H. M., Hackley S. A., van Boxtel G. J. M., Kotani Y., Ohgami Y.* Waiting to perceive: Reward or punishment? // *Clinical Neurophysiology*. 2011. V. 122 (5). P. 858–868.
- Buckley M. J., Mitchell A. S.* Retrosplenial cortical contributions to anterograde and retrograde memory in the monkey // *Cerebral Cortex*. 2016. V. 26. P. 2905–2918.
- Buitrago M. M., Ringer T., Schulz J. B., Dichgans J., Luft A. R.* Characterization of motor skill and instrumental learning time scales in a skilled reaching task in rat // *Behavioural Brain Research*. 2004. V. 155. P. 249–256.
- Bulava A., Alexandrov Yu.* Reconsolidation and cognitive novelty // *Advances in Cognitive Research, Artificial Intelligence and Neuroinformatics / Eds B. M. Velichkovsky, P. M. Balaban, V. L. Ushakov. Intercognsci 2020. Advances in Intelligent Systems and Computing. V. 1358. Cham: Springer, 2021. P. 504–509.*
- Bussey T. J., Muir J. L., Everitt B. J., Robbins T. W.* Dissociable effects of anterior and posterior cingulate cortex lesions on the acquisition of a conditional visual discrimination: facilitation of early learning vs. impairment of late learning // *Behavioural Brain Research*. 1996. V. 82 (1). P. 45–56.
- Buzsáki G., Llinas R.* Space and time in the brain // *Science*. 2017. V. 358. P. 482–485.
- Cacioppo J. T., Gardner W. L.* Emotion // *Annual Review of Psychology*. 1999. V. 50. P. 191–214.
- Calcott R. D., Berkman E. T.* Neural correlates of attentional flexibility during approach and avoidance motivation // *PLoS One*. 2015. V. 10 (5). e0127203.
- Carleton A., Petreanu L. T., Lansford L., Lledo P-M.* Becoming a new neuron in the adult olfactory bulb // *Nature Neuroscience*. 2003. V. 6. P. 507–518.
- Carter C. S., Braver T. S., Barch D. M., Botvinick M. M., Noll D., Cohen J. D.* Anterior cingulate cortex, error detection and the online monitoring of performance // *Science*. 1998. V. 280. P. 747–749.
- Carver C. S., Harmon-Jones E.* Anger is an approach-related affect: evidence and implications // *Psychological Bulletin*. 2009. V. 135 (2). P. 183–204.
- Carver C. S., Sutton S. K., Scheier M. F.* Action, emotion and personality: Emerging conceptual integration // *Personality and Social Psychology Bulletin*. 2000. V. 26 (6). P. 741–751.
- Chang Y.-L., Jacobson M. W., Fennema-Notestine C., Hagler D. J. Jr, Jennings R. G., Dale A. M., McEvoy L. K.* Alzheimer's disease neuroimaging

- initiative. Level of executive function influences verbal memory in amnesic mild cognitive impairment and predicts prefrontal and posterior cingulate thickness // *Cerebral Cortex*. 2010. V. 20 (6). P. 1305–1313.
- Chen L. L., Lin L. H., Green E. J., Barnes C. A., McNaughton B. L.* Head-direction cells in the rat posterior cortex. I. Anatomical distribution and behavioral modulation // *Experimental Brain Research*. 1994. V. 101 (1). P. 8–23.
- Chentsova-Dutton Y. E., Tsai J. L.* Self-focused attention and emotional response: The role of culture // *Journal of Personality and Social Psychology*. 2010. V. 98. P. 507–519.
- Chestek C. A., Batista A. P., Santhanam G., Yu B. M., Afshar A., Cunningham J. P., Gilja V., Ryu S. I., Churchland M. M., Shenoy K. V.* Single-neuron stability during repeated reaching in macaque premotor cortex // *The Journal of Neuroscience*. 2007. V. 27. P. 10742–10750.
- Cho J., Sharp P. E.* Head direction, place and movement correlates for cells in the rat retrosplenial cortex // *Behavioral Neuroscience*. 2001. V. 115 (1). P. 3–25.
- Cisek P., Kalaska J. F.* Neural mechanisms for interacting with a world full of action choices // *Annual Review of Neuroscience*. 2010. V. 33. P. 269–298.
- Claeys W., Timmers L.* Some instantiations of the informational negativity effect: positive–negative asymmetry in category breadth and in estimated meaning similarity of trait adjectives // *European Journal of Social Psychology*. 1993. V. 23. P. 111–129.
- Clayton D. F.* The genomic action potential // *Neurobiology of Learning and Memory*. 2000. V. 74. P. 185–216.
- Clopath C., Bonhoeffer T., Hübener M., Rose T.* Variance and invariance of neuronal long-term representations // *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 2017. V. 372 (1715). P. 1–10.
- Cocchini G., Logie R. H., Della Sala S., MacPherson S. E., Baddeley A. D.* Concurrent performance of two memory tasks: Evidence for domain-specific working memory systems // *Memory & Cognition*. 2002. V. 30 (7). P. 1086–1095.
- Cohen D. A., Robertson E. M.* Preventing interference between different memory tasks // *Nature Neuroscience*. 2011. V. 14 (8). P. 953–955.
- Coon D.* Introduction to Psychology. Gateways to mind and behavior. Wadsworth, 2001.
- Corkin S.* What's new with the amnesic patient H. M.? // *Nature Reviews Neuroscience*. 2002. V. 3 (2). P. 153–160.

- Cowansage K. K., Shuman T., Dillingham B. C., Chang A., Golshani P., Mayford M.* Direct reactivation of a coherent neocortical memory of context // *Neuron*. 2014. V. 84 (2). P. 432–441.
- Cramer S. C., Chopp M.* Recovery recapitulates ontogeny // *Trends in Neuroscience*. 2000. V. 23. P. 265–271.
- D'Esposito M., Postle B. R., Jonides J., Smith E. E.* The neural substrate and temporal dynamics of interference effects in working memory as revealed by event-related functional MRI // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1999. V. 96. P. 7514–7519.
- Damasio A. R.* *Descartes' Error: emotion, reason and the human brain*. N. Y.: Grosset/Putnam Book, 1994.
- Dash P. K., Hebert A. E., Runyan J. D.* A unified theory for systems and cellular memory consolidation // *Brain Research Reviews*. 2004. V. 45. P. 30–37.
- Davidson R. J., Ekman P., Friesen W. V., Saron C. D., Senulis J. A.* Approach–withdrawal and cerebral asymmetry: emotional expression and brain physiology // *Journal of Personality and Social Psychology*. 1990. V. 58. P. 330–341.
- Davis P., Zaki Y., Maguire J., Reijmers L. G.* Cellular and oscillatory substrates of fear extinction learning // *Nature Neuroscience*. 2017. V. 20. P. 1624–1633.
- Davis S., Renaudineau S., Poirier R., Poucet B., Save E., Laroche S.* The formation and stability of recognition memory: what happens upon recall? // *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. 2010. V. 4. P. 1–11.
- Day R. L., Laland K. N., Odling-Smee J.* Rethinking adaptation. The niche-construction perspective // *Perspectives in Biology and Medicine*. 2003. V. 46. P. 80–95.
- Debiec J., LeDoux J., Nader K.* Cellular and systems reconsolidation in the hippocampus // *Neuron*. 2002. V. 36. P. 527–538.
- Della-Maggiorell V., Sekuler A. B., Grady L. G., Bennett P. J., Sekuler R., McIntosh R.* Corticolimbic interactions associated with performance on a short-term memory task modified by age // *Journal of Neuroscience*. 2000. V. 20. P. 8410–8416.
- Derryberry D.* Attentional consequences of outcome-related motivational states: Congruent, incongruent, and focusing effects // *Motivation and Emotion*. 1993. V. 17. P. 65–89.
- Devinsky O., Morrell M. J., Vogt B. A.* Contributions of anterior cingulate cortex to behavior // *Brain*. 1995. V. 118. P. 279–306.
- Dewey J.* *How We Think*. Boston: D. C. Heath & Co., 1910.

- Diener E., Emmons R. A.* The independence of positive and negative affect // *Journal of Personality and Social Psychology*. 1985. V. 47. P. 1105–1117.
- Dreher J.-C., Koehlin E., Omar Ali S., Grafman J.* The roles of timing and task order during task switching // *NeuroImage*. 2002. V. 17. P. 95–109.
- Dudai Y.* Consolidation: Fragility on the road to engram // *Neuron*. 1996. V. 17. P. 367–370.
- Dudai Y.* Consolidation // *Memory from A to Z. Keywords, concepts and beyond*. Oxford University Press, 2004a.
- Dudai Y.* The neurobiology of consolidations, or, how stable is the engram? // *Annual Review of Psychology*. 2004b. V. 55. P. 51–86.
- Dudai Y.* The restless engram consolidations never end // *The Annu. Rev. Neurosci.* 2012. V. 35. P. 227–247.
- Dudai Y., Eisenberg M.* Rites of passage of the engram: reconsolidation and the lingering consolidation hypothesis // *Neuron*. 2004. V. 44. P. 93–100.
- Dudai Y., Karni A., Born J.* The consolidation and transformation of memory // *Neuron*. 2015. V. 88. № 1. P. 20–32.
- Dunsmoor J. E., Niv Y., Daw N., Phelps E. A.* Rethinking extinction // *Neuron*. 2015. V. 88. № 1. P. 47–63.
- Dweck C. S.* Motivational processes affecting learning // *American Psychologist*. 1986. V. 41. P. 1040–1048.
- Edelman G. M.* Neural Darwinism: The theory of neuronal group selection. N. Y.: Basic, 1987.
- Eichenbaum H.* What H. M. taught us // *Journal of Cognitive Neuroscience*. 2013. V. 25. № 1. P. 14–21.
- Einarsson E. O., Nader K.* Involvement of the anterior cingulate cortex in formation, consolidation and reconsolidation of recent and remote contextual fear memory // *Learning & Memory*. 2012. V. 19 (10). P. 449–452.
- Eklund A., Nichols T. E., Knutsson H.* Cluster failure: Why fMRI inferences for spatial extent have inflated false-positive rates // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2016. V. 113 (28). P. 7900–7905.
- Elliot A. J.* Approach and avoidance motivation and achievement goals // *Educational Psychologist*. 1999. V. 34. P. 169–189.
- Elliot A. J., Chirkov V. I., Kim Y., Sheldon K. M.* A cross-cultural analysis of avoidance (relative to approach) personal goals // *Psychological Science*. 2001. V. 12. P. 505–510.
- Elliot A. J., Church M. A.* A hierarchical model of approach and avoidance achievement motivation // *Journal of Personality and Social Psychology*. 1997. V. 72 (1). P. 218–232.

- Elliot A. J., Harackiewicz J. M.* Approach and avoidance achievement goals as and intrinsic motivation: A mediational analysis // *Journal of Personality and Social Psychology*. 1996. V. 70. P. 461–475.
- Elliott G., Isaac C. L., Muhlert N.* Measuring forgetting: a critical review of accelerated long-term forgetting studies // *Cortex*. 2014. V. 54. P. 16–32.
- Ellis H. C.* *The Transfer of Learning*. N. Y.: MacMillan, 1965.
- Erickson C. A., Desimone R.* Responses of macaque perirhinal neurons during and after visual stimulus association learning // *Journal of Neuroscience*. 1999. V. 19. P. 10404–10416.
- Erk S., Martin S., Walter H.* Emotional context during encoding of neutral items modulates brain activation not only during encoding but also during recognition // *NeuroImage*. 2005. V. 26. P. 829–838.
- Ferster D.* Is neural noise just a nuisance? // *Science*. 1996. V. 273 (5283). P. 1812.
- Flavell J. H., Draguns J.* A microgenetic approach to perception and thought // *Psychological Bulletin*. 1957. V. 54. P. 197–217.
- Fodor J.* Against Darwinism // *Proceedings of EuroCogSci07. The European Cognitive Science Conference – 2007* / Eds S. Vosniadou, D. Kayser, A. Protopapas. Lawrence Erlbaum Associates, 2007. P. 23–28.
- Foerde K., Knowlton B. J., Poldrack R. A.* Modulation of competing memory systems by distraction // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2006. V. 103. P. 11778–11783.
- Forbes C. E., Grafman J.* Social neuroscience: the second phase // *Frontiers in Human Neuroscience*. 2013. V. 7 (20). P. 1–6.
- Forcato C., Rodriguez M. L. C., Pedreira M. E., Maldonado H.* Reconsolidation in humans opens up declarative memory to the entrance of new information // *Neurobiology of Learning and Memory*. 2010. V. 93 (1). P. 77–84.
- Frankland P. W., Bontempi B., Talton L. E., Kaczmarek L., Silva A. J.* The involvement of the anterior cingulate cortex in remote contextual fear memory // *Science*. 2004. V. 304 (7). P. 881–883.
- Frankland P. W., Ding H. K., Takahashi E., Suzuki A., Kida S., Silva A. J.* Stability of recent and remote contextual fear memory // *Learning & Memory*. 2006. V. 13 (4). P. 451–457.
- Frankland P. W., Köhler S., Josselyn S. A.* Hippocampal neurogenesis and forgetting // *Trends in Neurosciences*. 2013. V. 36. P. 497–503.
- Fraser G. W., Schwartz A. B.* Recording from the same neurons chronically in motor cortex // *Journal of Neurophysiology*. 2012. V. 107. P. 1970–1978.
- Freeman J. H. Jr, Cuppennell C., Flannery K., Gabriel M.* Context-specific multi-site cingulate cortical, limbic thalamic and hippocampal neuronal activity during concurrent discriminative approach and avoid-

- ance training in rabbits // *The Journal of Neuroscience*. 1996. V. 16 (4). P. 1538–1549.
- Freeman J. H. Jr, Gabriel M.* Changes of cingulothalamic topographic excitation patterns and avoidance response incubation over time following initial discriminative conditioning in rabbits // *Neurobiology of Learning and Memory*. 1999. V. 72. P. 259–272.
- Frijda N. H., Swagerman J.* Can computer feel? Theory and design of an emotional system // *Cognition and Emotion*. 1987. V. 1. P. 235–257.
- 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.
- Gabriel M.* Discriminative avoidance learning: A model system // *Neurobiology of cingulate cortex and limbic thalamus* / Eds B. A. Vogt, M. Gabriel. Boston: Birkhäuser, 1993. P. 478–526.
- Gabriel M., Kubota Y., Sparenborg S., Straube K., Vogt B. A.* Effects of cingulate cortical lesions on avoidance learning and training-induced unit activity in rabbits // *Experimental Brain Research*. 1991. V. 86. P. 585–600.
- Gabriel M., Sparenborg S.* Posterior cingulate cortical lesions eliminate learning-related unit activity in the anterior cingulate cortex // *Brain Research*. 1987. V. 409. P. 151–157.
- Gabriel M., Sparenborg S., Kubota Y.* Anterior and medial thalamic lesions, discriminative avoidance learning, and cingulate cortical neuronal activity in rabbits // *Experimental Brain Research*. 1989. V. 76 (2). P. 441–457.
- Gabriel M., Vogt B. A., Kubota Y., Poremba A., Kang E.* Training-stage related neuronal plasticity in limbic thalamus and cingulate cortex during learning: a possible key to mnemonic retrieval // *Behavioral Brain Research*. 1991. V. 46. P. 175–185.
- Galese V., Lakoff G.* The brain's concepts: The role of the sensory-motor conceptual knowledge // *Cognitive Neuropsychology*. 2005. V. 22 (3/4). P. 455–479.
- Gamoran A., Greenwald-Levin M., Siton S., Halunga D., Sadeh T.* It's about time: Delay-dependent forgetting of item- and contextual-information // *Cognition*. 2020. V. 205. P. 1–21.
- Gavrilov V. V., Grinchenko Yu. V., Alexandrov Yu. I.* Behaviorally specialized limbic cortex neurons in rats and rabbits: Comparative study // *International Journal of Psychophysiology*. 1998. V. 30 (1–2). P. 130.
- Ghahremani D. G., Monterosso J., Jentsch J. D., Bilder R. M., Poldrack R. A.* Neural components underlying behavioral flexibility in human reversal learning // *Cerebral Cortex*. 2010. V. 20. P. 1843–1852.

- Gisquet-Verrier P., Riccio D. C.* Revisiting systems consolidation and the concept of consolidation // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2022. V. 132. P. 420–432.
- Goldstein K.* *The Organism*. N. Y.: American Book Co., 1933.
- Goswami U.* Neuroscience and education: from research to practice? // *Nature Reviews Neuroscience*. 2006. V. 7. P. 406–413.
- Gottlieb G.* Ontogenesis of sensory function in birds and mammals // *The biopsychology of development* / Eds E. Tobach, L. A. Aronson, E. Shaw. N. Y.–London: Academic Press, 1971. P. 67–128.
- Gray J. R.* *Elements of a Two-Process Theory of Learning*. London: Academic Press, 1975.
- Greenberg P. A., Wilson F. A. W.* Functional stability of dorsolateral prefrontal neurons // *Journal of Neurophysiology*. 2004. V. 92. P. 1042–1055.
- Gregory T. R.* Coincidence, coevolution or causation? DNA content, cell size and the C-value enigma // *Biological Reviews*. Cambridge Philosophical Society. 2001. V. 76. P. 65–101.
- Grosmark A. D., Buzsáki G.* Diversity in neural firing dynamics supports both rigid and learned hippocampal sequences // *Science*. 2016. V. 351 (6280). P. 1440–1443.
- Gross J. J., Carstensen L. L., Pasupathi M., Tsai J., Skorpen C. G., Hsu A. Y. C.* Emotion and aging: experience, expression and control // *Psychology and Aging*. 1997. V. 12. P. 590–599.
- Gupta A. S., van der Meer M. A., Touretzky D. S., Redish A. D.* Hippocampal replay is not a simple function of experience // *Neuron*. 2010. V. 65 (5). P. 695–705.
- Guskjolen A., Kenney J. W., de la Parra J., Yeung B. R. A., Josselyn S. A., Frankland P. W.* Recovery of “lost” infant memories in mice // *Current Biology*. 2018. V. 28 (14). P. 2283–2290.
- Guskjolen A. J.* Losing connections, losing memory: AMPA receptor endocytosis as a neurobiological mechanism of forgetting // *Journal of Neuroscience*. 2016. V. 36 (29). C. 7559–7561.
- Hall W. G., Bryan T. T.* The ontogeny feeding in rats. II. Independent ingestive behavior // *Journal of Comparative and Physiological Psychology*. 1980. V. 94. P. 746–736.
- Hamamura T., Meijer Z., Heine S. J., Kamaya K., Hori I.* Approach-avoidance motivation and information processing: A cross-cultural analysis // *Personality and Social Psychology Bulletin*. 2009. V. 35 (4). P. 454–462.
- Han J.-S., Gallagher M., Holland P.* Hippocampal lesions enhance configurational learning by reducing proactive interference // *Hippocampus*. 1998. V. 8 (2). P. 138–146.

- Harackiewicz J. M., Barron K. E., Pintrich P. R., Elliot A. J., Thrash T. M.* Revision of achievement goal theory: Necessary and illuminating // *Journal of Educational Psychology*. 2002. V. 94. P. 638–645.
- Hardt O., Migues P. V., Wong J., Nader K.* The Neurobiology of forgetting: internalization of GluA2-containing AMPA-receptors mediates decay of long-term memory in dorsal hippocampus // *FENS Abstract*. 2012. V. 6. P. 113–118.
- Hardt O., Nader K., Nadel L.* Decay happens: the role of active forgetting in memory // *Trends in Cognitive Science*. 2013. V. 17 (3). P. 111–120.
- Harlow H. F.* The formation of learning sets // *Psychological Review*. 1949. V. 56. P. 51–65.
- Harmon-Jones E., Gable P. A., Peterson C. K.* The role of asymmetric frontal cortical activity in emotion-related phenomena: A review and update // *Biological Psychology*. 2010. V. 84 (3). P. 451–462.
- Hattori S., Yoon T., Disterhoft J. F., Weiss C.* Functional reorganization of a prefrontal cortical network mediating consolidation of trace eyeblink conditioning // *The Journal of Neuroscience*. 2014. V. 34 (4). P. 1432–1445.
- Hauk O., Johnsrude I., Pulvermüller F.* Somatotopic representation of action words in human motor and premotor cortex // *Neuron*. 2004. V. 41. P. 301–307.
- Hayden B. Y., Smith D. V., Platt M. L.* Cognitive control signals in posterior cingulate cortex // *Frontiers in Human Neuroscience*. 2010. V. 4 (223). P. 1–8.
- Helfenstein S.* Transfer. Review, Reconstruction and Resolution. Juväskylä: University of Juväskylä, 2005.
- Henson R. N. A., Shallice T., Josephs O., Dolan R. J.* Functional magnetic resonance imaging of proactive interference during spoken cued recall // *NeuroImage*. 2002. V. 17. P. 543–558.
- Hikida T., Kimura K., Wada N., Funabiki K., Nakanishi S.* Distinct roles of synaptic transmission in direct and indirect striatal pathways to reward and aversive behavior // *Neuron*. 2010. V. 66. P. 896–907.
- Hindley E. L., Nelson A. J. D., Aggleton J. P., Vann S. D.* Dysgranular retrosplenial cortex lesions in rats disrupt cross-modal object recognition // *Learning & Memory*. 2014. V. 21 (3). P. 171–179.
- Holtbrügge D., Mohr A. T.* Cultural determinants of learning style preferences // *Academy of Management and Education*. 2010. V. 9 (4). P. 622–637.
- Horn G.* Pathways of the past: The imprint of memory // *Nature Review of Neuroscience*. 2004. V. 5. P. 108–121.

- Horstmann A., Frisch S., Jentsch R. T., Müller K., Villringer A., Schroeter M. L.* Resuscitating the heart but losing the brain: Brain atrophy in the aftermath of cardiac arrest // *Neurology*. 2010. V. 74. P. 306–312.
- Hsee C. K., Weber E. U.* Cross-national differences in risk preference and lay predictions // *Journal of Behavioral Decision Making*. 1999. V. 12. P. 165–179.
- Hupbach A., Gomez R., Hardt O., Nadel L.* Reconsolidation of episodic memories: a subtle reminder triggers integration of new information // *Learning & Memory*. 2007. V. 14 (1–2). P. 47–53.
- Hupbach A., Gomez R., Hardt O., Nadel L.* The dynamics of memory: Context-dependent updating // *Learning & Memory*. 2008. V. 15 (8). P. 574–579.
- Immordino-Yang M. H.* A Tale of two cases: Lessons for education from the study of two boys living with half their brains // *Mind, Brain and Education*. 2007. V. 1 (2). P. 66–83.
- Immordino-Yang M. H., Damasio A.* We feel, therefore we learn: The relevance of affective and social neuroscience to education // *Mind, Brain and Education*. 2007. V. 1. P. 3–10.
- Insel N., Takehara-Nishiuchi K.* The cortical structure of consolidated memory: A hypothesis on the role of the cingulate-entorhinal cortical connection // *Neurobiology of Learning and Memory*. 2013. V. 106. P. 343–350.
- Jackson A., Mavoori J., Fetz E. E.* Correlations between the same motor cortex cells and arm muscles during a trained task, free behavior and natural sleep in the macaque monkey // *Journal of Neurophysiology*. 2007. V. 97. P. 360–374.
- Jersild A. T.* Mental set and shift // *Archives of Psychology*. 1927. V. 89. P. 5–82.
- Jimura K., Yamashita K., Chikazoe J., Hirose S., Miyashita Y., Konishi S.* A critical component that activates left inferior prefrontal cortex during interference resolution // *European Journal of Neuroscience*. 2009. V. 29. P. 1915–1920.
- Jog M. S., Kubota Y., Connolly C. I., Hillegaart V., Graybiel A. M.* Building neural representations of habits // *Science*. 1999. V. 286. P. 1745–1749.
- Jones B., Bukoski E., Nadel L., Fellous J.* Remaking memories: Reconsolidation updates positively motivated spatial memory in rats // *Learning & Memory*. 2012. V. 19 (3). P. 91–98.
- Jonides J.* How does practice makes perfect? // *Nature Neuroscience*. 2004. V. 7 (1). P. 10–11.
- Josselyn S. A., Tonegawa S.* Memory engrams: Recalling the past and imagining the future // *Science*. 2020. V. 367 (6473). P. 1–14.

- Joy S., Kolb D. A.* Are there cultural differences in learning style? // *International Journal of Intercultural Relations*. 2009. V. 33. P. 69–85.
- Kahneman D., Tverski A.* Choices, values and frames // *American Psychologist*. 1984. V. 39 (4). P. 341–350.
- Kant I.* Introduction to the metaphysic of morals // *The philosophy of law. An exposition of the fundamental principles of jurisprudence as the science of right*. Edinburgh: T. & T. Clark, 1887. P. 20–42.
- Karayanidis F., Coltheart M., Michie P. T., Murphy K.* Electrophysiological correlates of anticipatory and poststimulus components of task switching // *Psychophysiology*. 2003. V. 40. P. 329–348.
- Karni A., Meyer G., Jezard P., Adams M. M., Turner R., Ungerleider L. G.* Functional MRI evidences for adult motor cortex plasticity during motor skill learning // *Nature*. 1995. V. 377. P. 155–158.
- Katche C., Dorman G., Slipczuk L., Cammarota M., Medina J. H.* Functional integrity of the retrosplenial cortex is essential for rapid consolidation and recall of fear memory // *Learning & Memory*. 2013. V. 20. P. 170–173.
- Kelley A. E.* Memory and addiction: Shared neural circuitry and molecular mechanism // *Neuron*. 2004. V. 44. P. 161–179.
- Kelly A. M. C., Di Martino A., Uddin L. Q., Shehzad Z., Gee D. G., Reiss P. T., Margulies S., Castellanos F. X., Milham M. P.* Development of anterior cingulate functional connectivity from late childhood to early adulthood // *Cerebral Cortex*. 2009. V. 19. P. 640–657.
- Kelly A. M. C., Garavan H.* Human functional neuroimaging of brain changes associated with practice // *Cerebral Cortex*. 2005. V. 15. P. 1089–1102.
- Kempermann G., Kuhn G. H., Gage F. H.* Experience-induced neurogenesis in the senescent dentate gyrus // *Journal of Neuroscience*. 1998. V. 18. P. 3206–3212.
- Kendrick K. M., Baldwin B. A.* The effects of sodium appetite on the responses of cells in the zona incerta to the sight or ingestion of food, salt and water in sheep // *Brain Research*. 1989. V. 492. P. 211–218.
- Kensinger E. A.* Remembering the details: effects of emotion // *Emotion Review*. 2009. V. 1 (2). P. 99–113.
- Khayutin S. N., Dmitrieva L. P., Alexandrov L. I.* Maturation of the early species-specific behavior: The role of environmental factors // *Physiology and General Biology Reviews*. 1997. V. 12. P. 1–45.
- Kiani R., Esteky H., Mirpour K., Tanaka K.* Object category structure in response patterns of neuronal population in monkey inferior temporal cortex // *Journal of Neurophysiology*. 2007. V. 97. P. 4296–4309.

- Kim J., Schultz J., Rohe T., Wallraven C., Lee S. W., Bühlhoff H. H.* Abstract representations of associated emotions in the human brain // *The Journal of Neuroscience*. 2015. V. 35 (14). P. 5655–5663.
- Kim J. J., Fanselow M. S.* Modality-specific retrograde amnesia of fear // *Science*. 1992. V. 256. P. 675–677.
- Kireev M., Korotkov A., Masharipov, R., Zheltyakova, M., Cherednichenko D., Gershkovich V., Moroshkina N., Slioussar N., Allakhverdov V. M., Chernigovskaya T.* Suppression of non-selected meanings via hippocampal inhibition as a possible brain mechanism for ambiguity resolution: An fMRI study using the word fragment completion task // Preprint at ResearchSquare. 2021. doi: 10.21203/rs.3.rs-146552/v1
- Klein S. B.* Motivation. Biosocial approaches. N. Y.: McGraw-Hill, 1982.
- Kolbeneva M. G.* Modalities-related words: speed of pleasantness assessment // Третья международная конференция по когнитивным наукам: Сборник тезисов: В 2 т. Т. 1. М.: Художественно-издательский центр, 2008. С. 89–91.
- Kolbeneva M. G., Alexandrov Yu. I.* Mental reactivation and pleasantness judgment of experience related to vision, hearing, skin sensations, taste and olfaction // *PLoS One*. 2016. V. 11 (7). doi: 10.1371/journal.pone.0159036
- Komaraju M., Karau S. J., Ramayah T.* Cross-cultural differences in the academic motivation of university students in Malaysia and the United States // *North American Journal of Psychology*. 2007. V. 9 (2). P. 275–292.
- Konorski J.* Some ideas concerning physiological mechanisms of so-called internal inhibition // *Inhibition and Learning / Eds R. A. Boakes, M. S. Halliday*. N. Y.: Academic Press, 1972. P. 341–357.
- Korman M., Raz N., Flash T., Karni A.* Multiple shifts in the representation of a motor sequence during the acquisition of skilled performance // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2003. V. 100 (21). P. 12492–12497.
- Kotov A. V., Novikova A. P.* Specific features while implementing achievement motivation with an internal component of “fear of failure” and its cardio respiratory correlates among the students in the course of a long educational process // *Вестник Новгородского государственного университета*. 2011. Т. 62. С. 29–32.
- Koyama T., Kato K., Tanaka Z., Mikami T.* Anterior cingulate activity during pain-avoidance and reward tasks in monkeys // *Neuroscience Research*. 2001. V. 39. P. 421–430.

- Krakauer J. W., Ghez C., Ghilardi M.-F.* Adaptation to visuomotor transformations: consolidation, interference and forgetting // *Journal of Neuroscience*. 2005. V. 25 (2). P. 473–478.
- Krakauer J. W., Ghilardi M.-F., Ghez C.* Independent learning if internal models for kinematic and dynamic control of reaching // *Nature Neuroscience*. 1999. V. 2 (11). P. 1026–1031.
- Kriegeskorte N., Mur M., Ruff D. A., Kiani R., Bodurka J., Esteky H., Tanaka K., Bandettini P. A.* Matching categorical object representations in inferior temporal cortex of man and monkey // *Neuron*. 2008. V. 60. P. 1126–1141.
- Kubik S., Miyashita T., Guzowski J. F.* Using immediate-early genes to map hippocampal subregional functions // *Learning & Memory*. 2007. V. 14. P. 758–770.
- Kuhl B. A., Bainbridge W. A., Chun M. M.* Neural reactivation reveals mechanisms for updating memory // *The Journal of Neuroscience*. 2012. V. 32 (10). P. 3453–3461.
- Kuhl B. A., Dudukovic N. M., Kahn I., Wagner A. D.* Decreased demands on cognitive control reveal the neural processing benefits of forgetting // *Nature Neuroscience*. 2007. V. 10 (7). P. 908–914.
- Kuzina E. A., Aleksandrov Yu. I.* Characteristics of the neuronal support for operative behavior formed by mono- and multistep methods // *Neuroscience and Behavioral Physiology*. 2020. V. 50 (6). P. 710–721.
- Lacagnina A. F., Brockway E. T., Crovetti C. R., Shue F., McCarty M. J., Sattler K. P., Lim S. C., Santos S. L., Denny C. A., Drew M. R.* Distinct hippocampal engrams control extinction and relapse of fear memory // *Nature Neuroscience*. 2019. V. 22 (5). P. 753–761.
- Laukka S. J., Heikkilä J., Sozinov A., Alexandrov Yu. I., Zaccagnini J. L.* Relationship between transfer and shame emotion // *Psykologia – 2004: kongressi Turussa*. 2004. P. 101.
- Lau-Zhu A., Henson R. N., Holmes E. A.* Intrusive memories and voluntary memory of a trauma film: differential effects of a cognitive interference task after encoding // *Journal of Experimental Psychology: General*. 2019. V. 148 (12). P. 2154–2180.
- Lavin C., Melis C., Mikulan E., Gelormini C., Huepe D., Ibañez A.* The anterior cingulate cortex: An integrative hub for human socially-driven interactions // *Frontiers in Neuroscience*. 2013. V. 7 (64). P. 1–4.
- Lechner H. A., Squire L. R., Byrne J. H.* 100 years of consolidation – remembering Müller and Pilzecker // *Learning and Memory*. 1999. V. 6. P. 77–87.

- Lee T. D., Simon D. A.* Contextual interference // Skill acquisition in sport: Research, theory and practice / Eds A. M. Williams, N. J. Hodges. London: Routledge, 2002. P. 29–44.
- Lee Y., Park K. H., Baik S. H., Cha Ch. I.* Attenuation of *c-Fos* basal expression in the cerebral cortex of aged rat // *NeuroReport*. 1998. V. 9. P. 2733–2736.
- Leech R., Sharp D. J.* The role of the posterior cingulate cortex in cognition and disease // *Brain*. 2014. V. 137 (1). P. 12–32.
- Leist M., Jaattela M.* Four deaths and a funeral: from caspases to alternative mechanisms // *Nature Reviews*. 2001. V. 2. P. 1–10.
- Li S., Callaghan B. L., Richardson R.* Infantile amnesia: forgotten but not gone // *Learning & Memory*. 2014. V. 21 (3). P. 135–139.
- Lien M.-C., Ruthruff E., Kuhns D.* On the difficulty of task switching: Assessing the role of task-set inhibition // *Psychonomic Bulletin and Review*. 2006. V. 13 (3). P. 530–535.
- Liu H., Wu T., Canales X. G., Wu M., Choi M. K., Duan F., Calarco J. A., Zhang Y.* Forgetting generates a novel state that is reactivatable // *Science Advances*. 2022. V. 8 (6). P. 1–15.
- 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. V. 484 (7394). P. 381–385.
- Luczak A., McNaughton B. L., Kubo Y.* Neurons learn by predicting future activity // *Nature Machine Intelligence*. 2022. V. 4. P. 62–72.
- Lustig C., Konkel A., Jacoby L. L.* Which route to recovery? Controlled retrieval and accessibility bias in retroactive interference // *Psychological Science*. 2004. V. 15 (11). P. 729–735.
- Maddock R. J.* The retrosplenial cortex and emotion: new insights from functional neuroimaging of the human brain // *Trends in Neuroscience*. 1999. V. 22 (7). P. 310–316.
- Maddock R. J., Garrett A. S., Buonocore M. H.* Posterior cingulate cortex activation by emotional words: fMRI evidence from a valence decision task // *Human Brain Mapping*. 2003. V. 18. P. 30–41.
- Mahut H., Zola-Morgan S., Moss M.* Hippocampal resections impair associative learning and recognition memory in the monkey // *The Journal of Neuroscience*. 1982. V. 2 (9). P. 1214–1229.
- Manahan-Vaughan D., Behnisch T., Reymann K. G.* ACPD-mediated slow-onset potentiation is associated with cell death in the rat CA1 region in vivo // *Neuropharmacology*. 1999. V. 38. P. 487–494.

- Mann K., Deny S., Ganguli S., Clandinin T. R.* Coupling of activity, metabolism and behaviour across the *Drosophila* brain // *Nature*. 2021. V. 593 (7858). P. 244–248.
- Marx M. H., Tombaugh T. N.* Motivation. Psychological principles and educational implications. Scranton: Chandler Publishing Company, 1967.
- Matsumoto M., Hikosaka O.* Two types of dopamine neuron distinctly convey positive and negative motivational signals // *Nature*. 2009. V. 459. P. 837–842.
- Matsuo N.* Irreplaceability of neuronal ensembles after memory allocation // *Cell Reports*. 2015. V. 11 (3). P. 351–357.
- Mayr U., Keele S. W.* Changing internal constraints in action: the role of backward inhibition // *Journal of Experimental Psychology: General*. 2000. V. 129 (1). P. 4–26.
- McCauley Ch., Parmelee C. M., Sperber R. D., Carr Th. H.* Early extraction of meaning from pictures and its relation to conscious identification // *Journal of Experimental Psychology: Human Perception and Performance*. 1980. V. 6. P. 265–276.
- McCoy A. N., Crowley J. C., Haghghian G., Dean H. L., Platt M. L.* Saccade reward signals in posterior cingulate cortex // *Neuron*. 2003. V. 40. P. 1031–1040.
- McDonald C. R., Crosson B., Valenstein E., Bowers D.* Verbal encoding deficits in a patient with a left retrosplenial lesion // *Neurocase*. 2001. V. 7. P. 407–417.
- McEachern J. C., Shaw Ch. A.* An alternative to the LTP orthodoxy: a plasticity–pathology continuum model // *Brain Research Reviews*. 1996. V. 22. P. 51–92.
- McGaugh J. L.* The perseveration-consolidation hypothesis: Mueller and Pilzecker, 1900 // *Brain Research Bulletin*. 1999. V. 50 (5/6). P. 445–446.
- McGaugh J. L.* Time-dependent processes in memory storage // *Science*. 1966. V. 153. P. 1351–1358.
- McGeoch J. A., McDonald W. T.* Meaningful relation and retroactive inhibition // *American Journal of Psychology*. 1931. V. 43. P. 579–588.
- McKeachie W. J.* Cognitive skills and their transfer: Discussion // *International Journal of Educational Research*. 1987. V. 11 (6). P. 707–712.
- McKenzie S., Eichenbaum H.* Consolidation and reconsolidation: Two lives of memories? // *Neuron*. 2011. V. 71 (2). P. 224–233.
- McKenzie S., Huszár R., English D. F., Kim K., Christensen F., Yoon E., Buzsáki G.* Preexisting hippocampal network dynamics constrain optogenetically induced place fields // *Neuron*. 2021. V. 109. № 6. P. 1040–1054.

- McKenzie S., Keene C. S., Farovik A., Bladon J., Place R., Komorowski R., Eichenbaum H.* Representation of memories in the cortical-hippocampal system: results from the application of population similarity analyses // *Neurobiology of Learning and Memory*. 2016. V. 134. P. 178–191.
- McMahon D. B., Jones A. P., Bondar I. V., Leopold D. A.* Face-selective neurons maintain consistent visual responses across months // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014. V. 111 (22). P. 8251–8256.
- Melton A. W., Irwin J. M.* The influence of degree of interpolated learning on retroactive inhibition and the overt transfer of specific responses // *American Journal of Psychology*. 1940. V. 53. P. 173–203.
- Meltzoff A. N., Kuhl P. K., Movellan J., Sejnowski T. J.* Foundations for a new science of learning // *Science*. 2009. V. 325. P. 284–288.
- Mensink G.-J., Raaijmakers J. G. W.* A model of interference and forgetting // *Psychological Review*. 1988. V. 95 (4). P. 434–455.
- Monsell S.* Task switching // *Trends in Cognitive Sciences*. 2003. V. 7 (3). P. 134–140.
- Morgado-Bernal I.* Learning and memory consolidation: linking molecular and behavioral data // *Neuroscience*. 2011. V. 176. P. 12–19.
- Mormann F., Dubois J., Kornblith S., Milosavljevic M., Cerf M., Ison M., Tsuchiya N., Kraskov A., Quiñero Quiroga R., Adolphs R., Fried I., Koch C.* A category-specific response to animals in the right human amygdala // *Nature Neuroscience*. 2011. V. 14. P. 1247–1249.
- Morris R. G. M.* Elements of a neurobiological theory of hippocampal function: the role of synaptic plasticity, synaptic tagging and schemas // *European Journal of Neuroscience*. 2006. V. 23 (11). P. 2829–2846.
- Moscovitch M., Nadel L.* Consolidation and the hippocampal complex revisited: in defense of the multiple-trace model // *Current Opinion in Neurobiology*. 1998. V. 8. P. 297–300.
- Moser E. I., Kropff E., Moser M. B.* Place cells, grid cells and the brain's spatial representation system // *Annual Review of Neuroscience*. 2008. V. 31. P. 69–89.
- Motivation, emotion et personnalité // Traité de Psychologie Expérimentale / Dir. P. Fraisse, J. Piaget. Paris: Presses Universitaires de France, 1963.*
- Musil S. Y., Olson C. R.* The role of cat cingulate cortex in sensorimotor integration // *Neurobiology of Cingulate Cortex and Limbic Thalamus: A Comprehensive handbook*. Boston, 1993. P. 345–365.
- Myers K. M., Davis M.* Behavioral and neural analysis of extinction // *Neuron*. 2002. V. 36. P. 567–584.

- Nádasdy Z., Hirase H., Czurkó A., Csicsvari J., Buzsáki G.* Replay and time compression of recurring spike sequences in the hippocampus // *The Journal of Neuroscience*. 1999. V. 19 (21). P. 9497–9507.
- Nadel L., Bohbot V.* Consolidation of Memory // *Hippocampus*. 2001. V. 11. P. 56–60.
- Nadel L., Hardt O.* Update on memory systems and processes // *Neuropsychopharmacology*. 2011. V. 36. № 1. P. 251–273.
- Nader K.* Re-recording human memories // *Nature*. 2003. V. 425. P. 571–572.
- Nader K.* Reconsolidation and the dynamic nature of memory // *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*. 2015. V. 7. doi: 10.1101/cshperspect.a021782
- Nader K., Schafe G. E., Le Douarin J. E.* Fear memories require protein synthesis in the amygdala for reconsolidation after retrieval // *Nature*. 2000. V. 406. P. 722–726.
- Nairne J. S.* Adaptive memory: Evolutionary constraints on remembering // *Psychology of Learning and Motivation*. 2010. V. 53. P. 1–32.
- Navon D.* Forest before trees: the precedence of global features in visual perception // *Cognitive Psychology*. 1977. V. 9. P. 353–383.
- Nestler E. J., Aghajanian G. K.* Molecular and cellular basis of addiction // *Science*. 1997. V. 278. P. 58–63.
- Ng C.-W., Noblejas M. I., Rodefer J. S., Smith C. B., Poremba A.* Double dissociation of attentional resources: prefrontal vs cingulate cortices // *The Journal of Neuroscience*. 2007. V. 27 (45). P. 12123–12131.
- Nieuwenhuis S., Holroyd C. B., Mol N., Coles M. G. H.* Reinforcement-related brain potentials from the medial frontal cortex: origins and functional significance // *Neuroscience and Behavioral Reviews*. 2004. V. 28. P. 441–448.
- Nikitin V. P., Solntseva S. V., Kozyrev S. A., Nikitin P. V.* Long-term memory consolidation or reconsolidation impairment induces amnesia with key characteristics that are similar to key learning characteristics // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2020. V. 108. P. 542–558.
- Nikitin V. P., Solntseva S. V., Nikitin P. V.* Protein synthesis inhibitors induce both memory impairment and its recovery // *Behavioral Brain Research*. 2019. V. 360. P. 202–208.
- Niles F. S.* Cross-cultural differences in learning motivation and learning strategies: a comparison of overseas and Australian students at an Australian university // *International Journal of Intercultural Relations*. 1995. V. 19 (3). P. 369–385.

- Nishijo H., Yamamoto Y., Ono T., Uwano T., Yamashita J., Yamashima T.* Single neuron responses in the monkey anterior cingulate cortex during visual discrimination // *Neuroscience Letters*. 1997. V. 227. P. 79–82.
- Nørby S.* Varieties of graded forgetting // *Consciousness and Cognition*. 2020. V. 84. Article 102983. P. 1–12.
- Nummenmaa L., Glerean E., Hari R., Hietanen J. K.* Bodily maps of emotions // *Proceedings of the National Academy of Sciences*. 2014. V. 111 (2). P. 646–651.
- O'Keefe J., Dostrovsky J.* The hippocampus as a spatial map. Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat // *Brain Research*. 1971. V. 34 (1). P. 171–175.
- de Oliveira Alvares L., Do-Monte F. H.* Understanding the dynamic and destiny of memories // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2021. V. 125. P. 592–607.
- Olson C. R., Musil S. Y., Goldberg M. E.* Posterior cingulate cortex and visuo-spatial cognition: properties of single neurons in the behaving monkey // *Neurobiology of Cingulate Cortex and Limbic Thalamus: A Comprehensive handbook*. Boston, 1993. P. 366–380.
- Osgood C. E.* An investigation into the causes of retroactive interference // *Journal of Experimental Psychology*. 1948. V. 38. P. 132–154.
- Osgood C. E.* Meaningful similarity and interference in learning // *Journal of Experimental Psychology*. 1946. V. 36 (4). P. 277–301.
- Oswald B. B., Maddox S. A., Tisdale N., Powell D. A.* Encoding and retrieval are differentially processed by the anterior cingulate and prelimbic cortices: A study based on trace eyeblink conditioning in the rabbit // *Neurobiology of Learning and Memory*. 2010. V. 93 (1). P. 37–45.
- Otten L. J., Rugg M. D.* When more means less: neural activity related to unsuccessful memory encoding // *Current Biology*. 2001. V. 11 (19). P. 1528–1530.
- Packard M. G., Hirsh R., White N. M.* Differential effects of fornix and caudate nucleus lesions in two radial maze tasks: Evidence for multiple memory systems // *Journal of Neuroscience*. 1989. V. 9. P. 1465–1472.
- Panksepp J.* The basics of basic emotion // *The Nature of Emotion. Fundamental questions* / Eds P. Ekman, R. J. Davidson. N. Y.—Oxford: Oxford University Press, 1994. P. 20–24.
- Panksepp J.* The neuro-evolutionary cusp between emotions and cognitions: Implications for understanding consciousness and the emergence of a unified mind science // *Consciousness and Emotion*. 2000. V. 1. P. 15–54.

- Park M., Gutyrchik E., Welker L., Carl P., Pöppel E., Zaytseva Y., Meindl T., Blautzik J., Reiser M., Bao Y.* Sadness is unique: neural processing of emotions in speech prosody in musicians and non-musicians // *Frontiers in Human Neuroscience*. 2014. V. 8. P. 1–8.
- Parker E. S., Cahill L., McGaugh J. L.* A case of unusual autobiographical remembering // *Neurocase*. 2006. V. 12 (1). P. 35–49.
- Parvez K., Rosenegger D., Orr M., Martens K.* Learning at a snail's pace // *Canadian Journal of Neurological Sciences*. 2006. V. 33. P. 347–356.
- Paton J. A., Nottebohm F. N.* Neurons generated in the adult brain are recruited into functional circuits // *Science*. 1984. V. 225. P. 1046–1048.
- Paxinos G., Watson C.* *The Rat Brain in Stereotaxic Co-Ordinates*. N. Y.: Academic Press, 1997.
- Paz R., Natan C., Boraud T., Bergman H., Vaadia E.* Emerging patterns of neuronal responses in supplementary and primary motor areas during sensorimotor adaptation // *Journal of Neuroscience*. 2005. V. 25 (47). P. 10941–10951.
- Pea R. D.* Socializing the knowledge transfer problem // *International Journal of Educational Research*. 1987. V. 11 (6). P. 639–663.
- Peeters G., Czapiński J.* Positive–negative asymmetry in evaluations: the distinction between affective and informational negativity effects // *European Review of Social Psychology*. V. 1 / Eds W. Srtoebe, M. Hewstone. N. Y.: John Wiley and Sons Ltd, 1990. P. 34–60.
- Peng K., Ames D. A., Knowles E. D.* Culture and human inference: perspectives from three traditions // *Handbook of Cross-Cultural Psychology*. N. Y.: Oxford University Press, 2001. P. 243–263.
- Perkins D. N., Salomon G.* Transfer of learning // *International Encyclopedia of Education*. 1992. V. 2. P. 6452–6457.
- Petitto L. A., Marentette P. F.* Babbling in the manual mode: evidence for the ontogeny of language // *Science*. 1991. V. 251. P. 1493–1496.
- Piaget J.* *Play, Dreams and Imitation in Childhood*. N. Y.: Norton, 1951.
- Pintrich P. R., Marx R. W., Boyle R. A.* Beyond cold conceptual change: The role of motivational beliefs and classroom contextual factors in the process of conceptual change // *Review of Educational Research*. 1993. V. 63. P. 167–199.
- Plassman H., O'Doherty J. P., Rangel A.* Appetitive and aversive goal values are encoded in the medial orbitofrontal cortex at the time of decision making // *The Journal of Neuroscience*. 2010. V. 30 (32). P. 10799–10808.
- Postman L.* Transfer, interference and forgetting // *Experimental Psychology* / Eds R. S. Woodworth, H. S. Schlosberg. London: Methuen & Co., 1966. P. 733.

- Postman L., Stark K., Fraser J.* Temporal changes in interference // *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*. 1968. V. 7. P. 672–694.
- Postman L., Underwood B. J.* Critical issues in interference theory // *Memory and Cognition*. 1973. V. 1. P. 19–40.
- Prickaerts J., Koopmans G., Blokland A., Scheepens A.* Learning and adult neurogenesis: Survival with or without proliferation? // *Neurobiology of Learning and Memory*. 2004. V. 81. P. 1–11.
- Quirk G. J., de Ortiz S. P.* Stuck in time without a nucleus: Theoretical comment on Sangha et al. // *Behavioral Neuroscience*. 2005. V. 119 (4). P. 1155–1157.
- Quiroga R. Q., Kreiman G., Koch C., Fried I.* Sparse but not “grandmother-cell” coding in the medial temporal lobe // *Trends in Cognitive Sciences*. 2008. V. 12 (3). P. 87–91.
- Rachman S., Grassi J.* Reminiscence, inhibition and consolidation // *British Journal of Psychology*. 1965. V. 56. P. 157–162.
- Radvansky G. A., Doolen A. C., Pettijohn K. A., Ritchey M.* A new look at memory retention and forgetting // *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*. 2022.
- Raichle M. E., Fiez J. A., Videen T. O., MacLeod A.-M. K., Pardo J. V., Fox P. T., Petersen S. E.* Practice-related changes in human brain functional anatomy during nonmotor learning // *Cerebral Cortex*. 1994. V. 4. P. 8–26.
- Ramburuth P., McCormick J.* Learning diversity in higher education: A comparative study of Asian international and Australian students // *Higher Education*. 2001. V. 42 (3). P. 333–350.
- Ranganath C., Rainer G.* Neural mechanisms for detecting and remembering novel events // *Nature Review Neuroscience*. 2003. V. 4. P. 193–202.
- Raoul C., Pettmann B., Henderson C. E.* Active killing of neurons during development and following stress: a role for p75^{NTR} and Fas? // *Current Opinion in Neurobiology*. 2000. V. 10. P. 111–117.
- Rehder B.* Interference between cognitive skills // *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*. 2001. V. 27 (2). P. 451–469.
- Reid E.* Negative transfer and proactive interference: some confusion in introductory psychology texts // *Teaching of Psychology*. 1981. V. 8 (2). P. 109–110.
- Reid J. M.* The learning style preferences of ESL students // *TESOL Quarterly*. 1987. V. 21 (1). P. 87–111.
- Reijmers L. G., Perkins B. L., Matsuo N., Mayford M.* Localization of a stable neural correlate of associative memory // *Science*. 2007. V. 317. P. 1230–1233.

- Rémy F., Wenderoth N., Lipkens K., Swinnen S. P.* Dual-task interference during initial learning of a new motor task results from competition for the same brain areas // *Neuropsychologia*. 2010. V. 48. P. 2517–2527.
- Rescorla R. A.* Stimulus generalization: Some predictions from a model of Pavlovian conditioning // *Journal of Experimental Psychology: Animal Behavior Processes*. 1976. V. 2 (1). P. 88–96.
- Ribeiro S., Goyal V., Mello C. V., Pavlides C.* Brain gene expression during REM sleep depends on prior waking experience // *Learning and Memory*. 1999. V. 6 (5). P. 500–508.
- Richards B. A., Frankland P. W.* The persistence and transience of memory // *Neuron*. 2017. V. 94 (6). P. 1071–1084.
- Robertson E. M., Pascual-Leone A., Miall R. C.* Current concepts in procedural consolidation // *Nature Reviews Neuroscience*. 2004. V. 5. P. 1–7.
- Robinson E. S.* The “similarity” factor in retroaction // *American Journal of Psychology*. 1927. V. 39. P. 297–312.
- Rodriguez W. A., Borbely L. S., Garcia R. S.* Attenuation by contextual cues of retroactive interference of a conditional discrimination in rats // *Animal Learning & Behavior*. 1993. V. 21. P. 101–105.
- Roediger H. L. III, Weinstein Y., Agarwal P. K.* Forgetting: Preliminary considerations // *Forgetting* / Ed. S. Della Sala. N. Y.: Psychology Press, 2010. P. 1–22.
- Rogers R. D., Monsell S.* Costs of a predictable switch between simple cognitive tasks // *Journal of Experimental Psychology: General*. 1995. V. 124 (2). P. 207–231.
- Romero-Granados R., Fontán-Lozano Á., Delgado-García J. M., Carrión Á. M.* From learning to forgetting: Behavioral, circuitry, and molecular properties define the different functional states of the recognition memory trace // *Hippocampus*. 2010. V. 20. P. 584–595.
- Rotenberg V. S., Schattenstein A. A.* Neurotic and psychosomatic disorders. Interdependence in terms of the search activity // *The Pavlovian Journal of Biological Science*. 1990. V. 25. P. 43–47.
- Rotenberg V. S., Schattenstein A. A.* Neurotic and psychosomatic disorders: Psychophysiological approach based on search activity concept // *Homeostasis*. 1994. V. 35. P. 265–268.
- Royer J. M., Mestre J. P., Dufresne R. J.* Framing the transfer problem // *Transfer of learning from a modern multidisciplinary perspective* / Ed. by J. P. Mestre. Greenwich, CT: IAP, 2006. P. vii–xxvi.
- Runyan J. D., Moore A. N., Dash P. K.* Coordinating what we’ve learned about memory consolidation: Revisiting a unified theory // *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*. 2019. V. 100. P. 77–84.

- Ryan T. J., Roy D. S., Pignatelli M., Arons A., Tonegawa S. Engram cells retain memory under retrograde amnesia // *Science*. 2015. V. 348. № 6238. P. 1007–1013.
- Ryan T. J., Frankland P. W. Forgetting as a form of adaptive engram cell plasticity // *Nature Reviews Neuroscience*. 2022. P. 1–14.
- Salomon G., Perkins D. N. Teaching for transfer // *Educational Leadership*. 1988. V. 46. P. 22–32.
- 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.
- 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 (3). P. 787–796.
- Sara S. J. Retrieval and reconsolidation: Toward a neurobiology of remembering // *Learning & Memory*. 2000. V. 7. P. 73–84.
- Schacter D. Memory and awareness // *Science*. 1998. V. 280 (5360). P. 59–60.
- Schafe G. E., Nader K., Blair H. T., LeDoux J. E. Memory consolidation of Pavlovian fear conditioning // *Trends in Neurosciences*. 2001. V. 24 (9). P. 540–546.
- Schmidt E. M., Bak M. J., McIntosh J. S. Long-term chronic recordings from cortical neurons // *Experimental Neurology*. 1976. V. 52. P. 496–506.
- Schneirla T. C. A theoretical consideration of the basis for approach-withdrawal adjustments in behavior // *Psychological Bulletin*. 1939. V. 37. P. 501–502.
- Schneirla T. C. An evolutionary and developmental theory of biphasic processes underlying approach and withdrawal // *Nebraska symposium on motivation* / Ed. M. R. Jones. Lincoln: University of Nebraska Press, 1959. V. 7. P. 1–42.
- Schrauf R. W., Sanchez J. The preponderance of negative emotion words in the emotion lexicon: A cross-generational and cross-linguistic study // *Journal of Multilingual and Multicultural Development*. 2004. V. 25 (2–3). P. 266–284.
- Schultz W. Getting formal with dopamine and reward // *Neuron*. 2002. V. 36. P. 241–263.
- Schwarz N. Feelings as information. Informational and motivational functions of affective states // *The Handbook of Motivation and Cognition: Foundations of Social Behavior* / Eds E. T. Higgins, R. M. Sorrentino. V. 2. N. Y.: Guilford Press, 1990. P. 527–561.

- Scoville W. B., Milner B.* Loss of recent memory after bilateral hippocampal lesions // *Journal of Neurology, Neurosurgery and Psychiatry*. 1957. V. 20. P. 11–21.
- Shadmehr R., Holcomb H. H.* Neural correlates of motor memory consolidation // *Science*. 1997. V. 277. P. 821–825.
- Sherstnev V. V., Gruden M. A., Alexandrov Yu. I., Storozheva Z. I., Golubeva O. N., Proshin A. T.* Different populations of neurons in relevant brain structures are selectively engaged in the functioning of long-term spatial memory // *Neurochemical Journal*. 2013. V. 7 (4). P. 278–283.
- Shima K., Aya K., Mushiake H., Inase M., Aizawa H., Tanji J.* Two movement-related foci in the primate cingulate cortex observed in signal-triggered and self-paced forelimb movements // *Journal of Neurophysiology*. 1991. V. 65. P. 188–202.
- Shima K., Mushiake H., Saito N., Tanji J.* Role for cells in the presupplementary motor area in updating motor plans // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 1996. V. 93. P. 8694–8698.
- Shors T. J., Matzel L. D.* Long-term potentiation [LTP]: what's learning got to do with it? // *Behavioral and Brain Sciences*. 1997. V. 20. P. 597–655.
- Shors T. J., Miesegaes G., Beylin A., Zhao M., Rydel T., Gould E.* Neurogenesis in the adult is involved in the formation of trace memories // *Nature*. 2001. V. 410. P. 372–376.
- Shvyrkov V. B.* Behavioral specialization of neurons and the system-selection hypothesis of learning // *Human Memory and Cognitive Capabilities / Eds F. Klix, H. Hagenndorf*. Amsterdam: Elsevier, 1986. P. 599–611.
- Shvyrkova N. A., Shvyrkov V. B.* Visual cortical unit activity during feeding and avoidance behavior // *Neurophysiology*. 1975. V. 7. P. 82–83.
- Silva A. J., Zhou Y., Rogerson T., Shobe J., Balaji J.* Molecular and cellular approaches to memory allocation in neural circuits // *Science*. 2009. V. 326. P. 391–395.
- Simon D. A., Lee T. D., Cullen J. D.* Win-shift, lose-stay: contingent switching and contextual interference in motor learning // *Perceptual and Motor Skills*. 2008. V. 107 (2). P. 407–418.
- Singer T., Seymour B., O'Doherty J., Kaube H., Dolan R. J., Frith C. D.* Empathy for pain involves the affective but not sensory components of pain // *Science*. 2004. V. 303. P. 1157–1162.
- Sisti H. M., Glass A. L., Shors T. J.* Neurogenesis and the spacing effect: Learning over time enhances memory and the survival of new neurons // *Learning and Memory*. 2007. V. 14. P. 368–375.

- Skaggs W. E., McNaughton B. L.* Replay of neuronal firing sequences in rat hippocampus during sleep following spatial experience // *Science*. 1996. V. 271 (5257). P. 1870–1873.
- Smith D. M., Barredo J., Mizumori S. J. Y.* Complimentary roles of the hippocampus and retrosplenial cortex in behavioral context discrimination // *Hippocampus*. 2012. V. 22. P. 1121–1133.
- Smith D. M., Freeman J. H. Jr, Nicholson D., Gabriel M.* Limbic thalamic lesions, appetitively motivated discrimination learning and training-induced neuronal activity in rabbits // *The Journal of Neuroscience*. 2002. V. 22 (18). P. 8212–8221.
- Smith D. M., Miller A. M. P., Vedder L. C.* The retrosplenial cortical role in encoding behaviorally significant cues // *Behavioral Neuroscience*. 2018. V. 132 (5). P. 356–365.
- Smith E., Jonides J.* Storage and executive processes in the frontal lobes // *Science*. 1999. V. 283. P. 1657–1661.
- Smith P. J. K., Gregory S. K., Davies M.* Alternating versus blocked practice in learning a cartwheel // *Perceptual and Motor Skills*. 2003. V. 96. P. 1255–1264.
- Smyth M. M., Scholey K. A.* Interference in immediate spatial memory // *Memory & Cognition*. 1994. V. 22 (1). P. 1–13.
- Sozinov A. A., Laukka S. J., Glavinskaya L. A., Moiseev I. A., Alexandrov Yu. I.* Cross-cultural difference of transfer effect during learning in approach and withdrawal situations // *Международная конференция «Физиология развития человека»: Материалы конференции*. М.: Вердана, 2009. С. 134–135.
- Sozinov A. A., Laukka S. J., Lyashchenko A. I., Siipo A., Nopanen M., Tuominen T., Alexandrov Yu. I.* Greater learning transfer effect for avoidance of loss than for achievement of gain in Finnish and Russian schoolchildren // *Heliyon*. 2020. V. 6 (6). P. 1–8.
- Sozinov A. A., Laukka S. J., Tuominen T., Siipo A., Nopanen M., Alexandrov Yu. I.* Transfer of simple task learning is different in approach and withdrawal contexts // *Procedia: Social and Behavioral Sciences*. 2012. V. 69. P. 449–457.
- Sozinov A. A., Tskhadaia L. G., Kudinov S. S., Tuominen T., Laukka S., Alexandrov Yu. I.* Learning for achievement and avoidance: cultural differences and similarities // *XVI European Congress of Psychology*. М.: Moscow University Press, 2019. P. 83.
- Sparks F. T., Lehmann H., Sutherland R. J.* Between-systems memory interference during retrieval // *European Journal of Neuroscience*. 2011. V. 34. P. 780–786.

- Spielberg J. M., Heller W., Miller G. A.* Hierarchical brain networks active in approach and avoidance goal pursuit // *Frontiers in Human Neuroscience*. 2013. V. 7 (284). P. 1–15.
- Spiers H. J., Bendor D.* Enhance, delete, incept: Manipulating hippocampus-dependent memories // *Brain Research Bulletin*. 2014. V. 105. P. 2–7.
- Squire L. R.* Declarative and nondeclarative: Multiple brain systems supporting learning and memory // *Memory Systems* / Eds D. Schacter, E. Tulving. N. Y.: MIT Press, 1994. P. 203–231.
- Squire L. R.* Memory and the hippocampus: a synthesis from findings with rats, monkeys and humans // *Psychological Review*. 1992. V. 99 (2). P. 195–231.
- Squire L. R., Alvarez P.* Retrograde amnesia and memory consolidation: a neurobiological perspective // *Current Opinion in Neurobiology*. 1995. V. 5. P. 169–177.
- Squire L. R., Zola-Morgan J. T.* The cognitive neuroscience of human memory since H. M. // *Annual Review of Neuroscience*. 2011. V. 34. P. 259–288.
- Stehberg J., Levy D., Zangen A.* Impairment of aversive memory reconsolidation by localized intracranial electrical stimulation // *European Journal of Neuroscience*. 2009. V. 29. P. 964–969.
- Stone E. A., Zhang Y., John S., Filer D., Bing G.* Effect of locus coeruleus lesion on c-fos expression in the cerebral cortex caused by yohimbine injection or stress // *Brain Research*. 1993. V. 603. P. 181–185.
- Strait C. E., Slezzer B. J., Blanchard T. C., Azab H., Castagno M. D., Hayden B. Y.* Neuronal selectivity for spatial positions of offers and choices in five reward regions // *Journal of neurophysiology*. 2016. V. 115 (3). P. 1098–1111.
- Strassmann J. E., Zhu Y., Queller D. C.* Altruism and social cheating in the social amoeba *Dictyostelium discoideum* // *Nature*. 2000. V. 408. P. 965–967.
- Stroop J. R.* Studies of interference in serial verbal reactions // *Journal of Experimental Psychology*. 1935. V. 18 (6). P. 643–662.
- Studer B., Koenke S., Blum J., Jäncke L.* The effects of practice distribution upon the regional oscillatory activity in visuomotor learning // *Behavioral and Brain Functions*. 2010. V. 6 (1). P. 1–10.
- Sturman D. A., Moghaddam B.* Reduced neuronal inhibition and coordination of adolescent prefrontal cortex during motivated behavior // *The Journal of Neuroscience*. 2011. V. 31 (4). P. 1471–1478.
- Sutherland G. R., McNaughton B.* Memory trace reactivation in hippocampal and neocortical neuronal ensembles // *Current Opinion in Neurobiology*. 2000. V. 10. P. 180–186.

- Sutherland R. J., Hoising J. M.* Posterior cingulate cortex and spatial memory: A microlimnology analysis // *Neurobiology of cingulate cortex and limbic thalamus* / Eds B. A. Vogt, M. Gabriel. Boston: Birkhäuser, 1993. P. 461–477.
- Suzuki A., Josselyn S. A., Frankland P. W., Masushige S., Silva A. J., Kida S.* Memory reconsolidation and extinction have distinct temporal and biochemical signatures // *Journal of Neuroscience*. 2004. V. 24. № 20. P. 4787–4795.
- Svarnik O. E., Alexandrov Yu. I., Gavrilov V. V., Grinchenko Yu. V., Anokhin K. V.* Fos expression and task-related neuronal activity in rat cerebral cortex after instrumental learning // *Neuroscience*. 2005. V. 136. P. 33–42.
- Svarnik O. E., Bulava A. I., Alexandrov Y. I.* Expression of c-Fos in the rat retrosplenial cortex during instrumental re-learning of appetitive bar-pressing depends on the number of stages of previous training // *Frontiers in Behavioral Neuroscience*. 2013. V. 7. P. 78. doi: 10.3389/fnbeh.2013.00078
- Swadlow H. A., Hicks T. P.* Subthreshold receptive fields and baseline excitability of “silent” S1 callosal neurons in awake rabbits: contributions of AMPA/kainate and NMDA receptors // *Experimental Brain Research*. 1997. V. 115. P. 403–409.
- Tabuchi E., Furusawa A. A., Hori E., Umeno K., Ono T., Nishijo H.* Neural correlates to action and reward in the rat posterior cingulate cortex // *Neuroreport*. 2005. V. 16 (9). P. 949–953.
- Talk A., Kashef A., Gabriel M.* Effects of conditioning during amygdalar inactivation on training-induced neuronal plasticity in the medial geniculate nucleus and cingulate cortex in rabbits // *Behavioral Neuroscience*. 2004. V. 118 (5). P. 944–955.
- Tallet J., Kostrubiec V., Zanone P.-G.* Proactive transfer of learning depends on the evolution of prior learned task in memory // *Human Movement Science*. 2010. V. 29. P. 349–368.
- Tang Y., Zhang W., Chen K., Feng S., Ji Y., Shen J., Reiman E. M., Liu Y.* Arithmetic processing in the brain shaped by cultures // *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2006. V. 103 (28). P. 10775–10780.
- Tanila H., Shapiro M., Gallagher M., Eichenbaum H.* Brain aging: changes in the nature of information coding by the hippocampus // *Journal of Neuroscience*. 1997. V. 17. P. 5155–5166.
- Teng E., Squire L. R.* Memory for places learned long ago is intact after hippocampal damage // *Nature*. 1999. V. 400. № 6745. P. 675–677.

- Thompson L. T., Best P. J.* Long-term stability of the place-field activity of single units recorded from the dorsal hippocampus of freely behaving rats // *Brain Research*. 1990. V. 509. P. 299–308.
- Thorn C. A., Atallah H., Howe M., Graybiel A. M.* Differential dynamics of activity changes in dorsolateral and dorsomedial striatal loops during learning // *Neuron*. 2010. V. 66. P. 781–795.
- Tiunova A. A., Bezryadnov D. V., Gaeva D. R., Solodovnikov V. S., Anokhin K. V.* Memory reacquisition deficit: Chicks fail to relearn pharmacologically disrupted associative response // *Behavioral Brain Research*. 2020. V. 390. Article 112695.
- Tonegawa S., Morrissey M. D., Kitamura T.* The role of engram cells in the systems consolidation of memory // *Nature Reviews Neuroscience*. 2018. V. 19. P. 485–498.
- Tong C., Flanagan J. R.* Task-specific internal models for kinematic transformations // *Journal of Neurophysiology*. 2003. V. 90. P. 578–585.
- Tong C., Wolpert D. M., Flanagan J. R.* Kinematics and dynamics are not represented independently in motor waking memory: evidence from an interference study // *The Journal of Neuroscience*. 2002. V. 22 (3). P. 1108–1113.
- Tononi G., Edelman G. M.* Consciousness and complexity // *Science*. 1998. V. 282. P. 1846–1851.
- Tracy J., Flanders A., Madi S., Laskas J., Stoddard E., Pyrros A., Natale P., DelVecchio N.* Regional brain activation associated with different performance patterns during learning of a complex motor skill // *Cerebral Cortex*. 2003. V. 13 (9). P. 904–910.
- Tse D., Langston R. F., Kakeyama M., Bethus I., Spooner P. A., Wood E. R., Witter M. P., Morris R. G. M.* Schemas and memory consolidation // *Science*. 2007. V. 316. P. 76–82.
- Tse D., Takeuchi T., Kakeyama M., Kajii Y., Okuno H., Tohyama C., Bito H., Morris R. G. M.* Schema-dependent gene activation and memory encoding in neocortex // *Science*. 2011. V. 333. № 6044. P. 891–895.
- Tulinova E. V., Svarnik O. E., Alexandrov Yu. I.* Effects of aging on learning-induced *c-Fos* expression and neuron density in the rat brain. *International Journal of Psychophysiology*. 2008. V. 69. P. 255–256.
- Tulving E., Arbuckle T. Y.* Sources of intratrial interference in immediate recall of paired associates // *Journal of Verbal Learning and Verbal Behavior*. 1963. V. 1 (5). P. 321–334.
- Underwood B. J.* Interference and forgetting // *Psychological Review*. 1957. V. 64 (1). P. 49–60.

- Ungless M. A., Magill P. J., Bolam J. P.* Uniform inhibition of dopamine neurons in the ventral tegmental area by aversive stimuli // *Science*. 2004. V. 303. P. 2040–2042.
- Vaadia E., Haaiman I., Abeles M., Bergman H., Prut Y., Slovin H., Aertsen A.* Dynamics of neuronal interactions in monkey cortex in relation to behavioral events // *Nature*. 1995. V. 373. P. 515–518.
- Valenstein E., Bowers D., Verfaellie M., Heilman K. M., Day A., Watson R. T.* Retrosplenial amnesia // *Brain*. 1987. V. 110. P. 1631–1646.
- Vassalli A., Dijk D.-J.* Sleep function: current questions and new approaches // *European Journal of Neuroscience*. 2009. V. 29. P. 1830–1841.
- Vetere G., Restivo L., Novembre G., Aceti M., Lumaca M., Ammassari-Teule M.* Extinction partially reverts structural changes associated with remote fear memory // *Learning & Memory*. 2011. V. 18 (9). P. 554–557.
- Vikman K. S., Duggan A. W., Siddall P. J.* Increased ability to induce long-term potentiation of spinal dorsal horn neurons in monoarthritic rats // *Brain Research*. 2003. V. 990. P. 51–57.
- Vogt B. A., Finch D. M., Olson C. R.* Functional heterogeneity in cingulate cortex: The anterior executive and posterior evaluative regions // *Cerebral Cortex*. 1992. V. 2. P. 435–443.
- Vogt B. A., Paxinos G.* Cytoarchitecture of mouse and rat cingulate cortex with human homologies // *Brain Structure and Function*. 2014. V. 219. P. 185–192.
- Vogt B. A., Sikes R. W., Swadlow H. A., Weyand T. G.* Rabbit cingulated cortex: Cytoarchitecture, physiological border with visual cortex and afferent cortical connections of visual, motor, postsubicular and intracingle origin // *The Journal of Comparative Neurology*. 1986. V. 248. P. 74–94.
- Von Uexkull J.* A stroll through the worlds of animals and men // *Instinctive behavior*. N. Y.: Int. Univ. Press, 1957. P. 5–80.
- Wagner A. D., Davachi L.* Cognitive neuroscience: forgetting of things past // *Current Biology*. 2001. V. 11 (23). P. R964–R967.
- Waldron E. M., Ashby F. G.* The effects of concurrent task interference on category learning: Evidence for multiple category learning systems // *Psychonomic Bulletin Review*. 2001. V. 8 (1). P. 168–176.
- Walker M. P., Brakefield T., Hobson J. A., Stickgold R.* Dissociable stages of human memory consolidation and reconsolidation // *Nature*. 2003. V. 425. P. 616–620.
- Wang M., Rieger M. O., Hens T.* The impact of culture on loss aversion // *Journal of Behavioral Decision Making*. 2017. V. 30 (2). P. 270–281.

- Wartman B. C., Gabel J., Holahan M. R.* Inactivation of the anterior cingulate reveals enhanced reliance on cortical networks for remote spatial memory retrieval after sequential memory processing // *PLoS One*. 2014. V. 9 (10). P. 1–12.
- Weber A., Prokazov Y., Zuschratter W., Hauser M. J. B.* Desynchronisation of glycolytic oscillations in yeast cell populations // *PLoS One*. 2012. V. 7 (9). P. 1–8.
- Weible A. P.* Remembering to attend: The anterior cingulate cortex and remote memory // *Behavioral Brain Research*. 2013. V. 245. P. 63–75.
- Weible A. P., Rowland D. C., Monaghan C. K., Wolfgang N. T., Kentros C. G.* Neural correlates of long-term object memory in the mouse anterior cingulate cortex // *Journal of Neuroscience*. 2012. V. 32. P. 5598–5608.
- Weible A. P., Rowland D. C., Pang R., Kentros C.* Neural correlates of novel object and novel location recognition behavior in the mouse anterior cingulate cortex // *Journal of Neurophysiology*. 2009. V. 102 (4). P. 2055–2068.
- Werner H.* Foreword // H. A. Witkin, R. B. Dyk, H. F. Faterson, D. R. Goodenough, S. A. Karp. *Psychological Differentiation. Studies of development*. N. Y.–London: John Wiley and Sons Inc., 1962. P. V–VII.
- Werner H., Kaplan B.* The developmental approach to cognition: its relevance to the psychological interpretation of anthropological and ethnolinguistic data // *American Anthropologist*. 1956. V. 58. P. 866–880.
- Wheeler M. A.* Improvement in recall over time without repeated testing: Spontaneous recovery revisited // *Journal of Experimental Psychology: Learning, Memory and Cognition*. 1995. V. 21 (1). P. 173–184.
- Whishaw I. Q., Sarna J. R., Pellis S. M.* Evidence for rodent-common and species-typical limb and digit use in eating, derived from a comparative analysis of ten rodent species // *Behavioural Brain Research*. 1998. V. 96. P. 79–91.
- Wichert S., Wolf O. T., Schwabe L.* Reactivation, interference and reconsolidation: are recent and remote memories likewise susceptible? // *Behavioral Neuroscience*. 2011. V. 125 (5). P. 699–704.
- Williams J. C., Rennaker R. L., Kipke D. R.* Stability of chronic multichannel neural recordings: implications for a long-term neural interface // *Neurocomputing*. 1999. V. 26. P. 1069–1076.
- Wilson E. O.* *Consilience. The unity of knowledge*. N. Y.: A. A. Knoff, 1998.
- Wilson M. A., McNaughton B. L.* Dynamics of the hippocampal ensemble code for space // *Science*. 1993. V. 261. P. 1055–1058.

- Winocur G., Moscovitch M., Bontempi B.* Memory formation and long-term retention in humans and animals: Convergence towards a transformation account of hippocampal–neocortical interactions // *Neuropsychologia*. 2010. V. 48. P. 2339–2356.
- Wirth S., Yanike M., Frank L. M., Smith A. C., Brown E. N., Wendy A. S.* Single neurons in the monkey hippocampus and learning new associations // *Science*. 2003. V. 300. P. 1578–1581.
- Witkin H. A.* A cognitive style approach to cross-cultural research // *International Journal of Psychology*. 1967. V. 2. P. 233–250.
- Witkin H. A., Dyk R. B., Faterson H. F., Goodenough D. R., Karp S. A.* Psychological Differentiation. *Studies of development*. N. Y.–London: John Wiley and Sons Inc., 1962.
- Wixted J. T.* The psychology and neuroscience of forgetting // *Annual Review Psychology*. 2004. V. 55. P. 235–269.
- Wolff P., Medin L. D., Pankratz C.* Evolution and development of folkbiological knowledge // *Cognition*. 1999. V. 73. P. 177–204.
- Wright G. N., Phillips L. D.* Cultural variation in probabilistic thinking: alternative ways of dealing with uncertainty // *International Journal of Psychology*. 1980. V. 15. P. 239–257.
- Wright R.* *The Moral Animal. Evolutionary psychology and everyday life*. N. Y.: Vintage Books, 1995.
- Wundt W.* *Outlines of Psychology*. Leipzig: Engelmann, 1897.
- Wylie G., Allport A.* Task switching and the measurement of “switch costs” // *Psychological Research*. 2000. V. 63. P. 212–233.
- Xue Z. M.* The studies on neurogenesis induced by brain injury in adult ring dove // *Cell Research*. 1998. V. 8. P. 151–162.
- Yamazaki Y.* Learning styles and typologies of cultural differences: A theoretical and empirical comparison // *International Journal of Intercultural Relations*. 2005. V. 29. P. 521–548.
- Yang Q., Zhou J., Wang L., Hu W., Zhong Y., Li Q.* Spontaneous recovery of reward memory through active forgetting of extinction memory // *Current Biology*. 2023. V. 33. № 5. P. 838–848.
- Yang W., Sun C., Huszár R., Hainmueller T., Kiselev K., Buzsáki G.* Selection of experience for memory by hippocampal sharp wave ripples // *Science*. 2024. V. 383. № 6690. P. 1478–1483.
- Yates J. F., Lee J.-W., Shinotsuka H.* Beliefs about overconfidence, including its cross-national variation // *Organizational Behavior and Human Decision Processes*. 1996. V. 65. P. 138–147.

- You Z., Jia F.* Do they learn differently? An investigation of the pre-service teachers from US and China // *Teaching and Teacher Education*. 2008. V. 24 (4). P. 836–845.
- Yuan J., Yankner B. A.* Apoptosis in the nervous system // *Nature*. 2000. V. 407. P. 802–809.
- Zach N., Kanarek N., Inbar D., Grinvald Y., Milestein T., Vaadia E.* Segregation between acquisition and long-term memory in sensorimotor learning // *European Journal of Neuroscience*. 2005. V. 22. P. 2357–2362.
- Zajonc R. B.* Feeling and thinking. Preferences need no inferences // *American Psychologist*. 1980. V. 35. P. 151–175.

Отдельные исследования, проведенные в рамках темы настоящей книги, поддержаны грантами РФФИ: «Нейронные основы феномена перемещения следа памяти» (грант № 08-04-00100-а), «Динамика мозгового обеспечения формирующегося поведения» (грант № 11-06-00340-а), «Стабильность и динамика индивидуального опыта» (грант № 14-06-00404-а), «Становление системной организации поведения перехода от задания к заданию при их чередовании» (грант № 17-06-00653-а). Кроме того, отдельные исследования и работы, упомянутые в книге, а также работа над текстом выполнены в рамках госзадания Минобрнауки № 0138-2024-0013.

Научное издание

А. А. Созинов, Ю. И. Александров

СТАБИЛЬНОСТЬ И ДИНАМИКА ПАМЯТИ

2-е издание, исправленное и дополненное

Редактор – *Т. А. Сарыева*

Оригинал-макет, обложка и верстка – *В. П. Ересько*

Издательство «Институт психологии РАН»

129366, Москва, ул. Ярославская, д. 13, к. 1

Тел.: +7 (495) 540-57-27

www.ipras.ru

E-mail: vbelop@mail.ru

Сдано в набор 27.09.24. Подписано в печать 05.10.24

Формат 60×90/16. Бумага офсетная. Печать офсетная

Гарнитура NewtonС. Усл.-печ. л. 18. Уч.-изд. л. 15

Тираж 500 экз. Заказ

Отпечатано в ПАО «Т8 Издательские Технологии»

109316, г. Москва, Волгоградский проспект, д. 42, корп. 5, ком. 6