

Консолидация, реконсолидация памяти, угашение и забывание: обзор литературы

Алексей А. Созинов^{1*} , Игорь О. Александров¹ , Александр Г. Горкин¹ ,
Татьяна Н. Греченко¹ , Юрий И. Александров^{1,2} 

¹ Институт психологии РАН, Москва, Россия

² Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», Москва, Россия

* Почта ответственного автора: sozinovaa@ipran.ru

Аннотация

Введение. Для изучения закономерностей формирования индивидуального опыта в настоящей работе проведено обобщение современных результатов исследований консолидации, реконсолидации памяти, угашения и забывания в рамках единого представления, сформулированного в системной психофизиологии: как проявлений согласованных процессов формирования нового и модификации ранее сформированного опыта. **Теоретическое обоснование.** В развитие теории функциональных систем П. К. Анохина было обосновано, что системогенез происходит не только в раннем, но и во взрослом возрасте, так как образование нового поведенческого акта является формированием новой системы и проявляется в становлении специализации нервных клеток. В исследованиях с регистрацией электрических импульсов отдельных нервных клеток во время того, как животные осуществляют новое поведение, показано, что при выполнении поведения происходит реализация не только новых систем, которые сформированы при обучении, но и одновременная реализация множества ранее сформированных систем. Поэтому консолидация, реконсолидация памяти, угашение и забывание рассматриваются нами как проявления реорганизации целостного индивидуального опыта. **Результаты исследований** в нейрофизиологии, психофизиологии и психологии памяти показывают, что процессы формирования памяти (в том числе её консолидации/реконсолидации) и забывания являются не взаимоисключающими. Некоторые формы забывания при этом обусловлены не разрушением памяти, а

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

невозможностью её использования, что отчасти характерно для формирования угашения. **Обсуждение результатов.** Обосновывается, что (ре)консолидация, угашение и забывание могут иметь в своей основе сходные долгосрочные изменения ранее сформированного опыта, в частности такие, которые в дальнейшем не позволяют некоторым элементам этого опыта актуализироваться.

Ключевые слова

память, реконсолидация памяти, забывание, угашение, системогенез, научение, индивидуальный опыт, межсистемные отношения

Финансирование

Подготовка статьи осуществлялась при поддержке Министерства науки и высшего образования РФ (№ 0138-2023-0002), Институт психологии РАН.

Для цитирования

Созинов, А. А., Александров, И. О., Горкин, А. Г., Греченко, Т. Н., Александров, Ю. И. (2023). Консолидация, реконсолидация памяти, угашение и забывание: обзор литературы. *Российский психологический журнал*, 20(3), 131–156. <https://doi.org/10.21702/rpj.2023.3.7>

Введение

В повседневной жизни память называют «хорошей», когда человек помнит нужные ему сведения и не забывает о них в нужный момент. Результаты изучения процесса забывания (см. подраздел «Забывание»), в том числе забывания травматических событий, побуждают ценить память за то, сколько всего она позволяет не воспроизводить в ситуации, когда это не нужно. Как справедливо замечают В. В. Нуркова и А. А. Гофман (2016а), образование нацелено, главным образом, на процесс запоминания и обеспечение его эффективности, в то время как «культура забывания» развита в гораздо меньшей степени.

Консолидация, реконсолидация памяти, забывание и угашение – феномены, которые можно условно назвать «динамикой памяти» (Созинов, Александров, 2022). Современные исследования показывают, что забывание, в том числе в форме прерывания доступа к некоторым составляющим памяти, является постоянно действующей и не менее значимой частью научения и развития индивида, чем запоминание.

Цель настоящего исследования – обобщение данных литературы о процессах динамики памяти в рамках представления о научении как единстве двух связанных процессов: формирования нового опыта и реорганизации ранее сформированного индивидуального опыта.

Теоретическое обоснование

На основе теории функциональных систем (ТФС) П. К. Анохина (1968, 1973), а также результатов экспериментальных исследований и методологических разработок нашего коллектива сформировался и развивается системно-эволюционный подход (Швырков, 1988; Швырков, 2006; Александров, Крылов, 2005; Александров, 2009; Александров, 2020) и новая дисциплина – системная психофизиология. В рамках этой дисциплины изучаются закономерности формирования и реализации систем, их типология, изменение межсистемных отношений в ходе реализации поведения.

ТФС содержит представление о системообразующем факторе, которым является результат – полезный адаптивный эффект, достигающийся при реализации системы. В рамках ТФС были сформулированы определения функции и системы (Анохин, 1968). Причиной поведения, с позиций ТФС, считается результат, то есть событие в будущем относительно этого поведения, а не в прошлом.

Активность рассматривается в рамках ТФС как принципиальное свойство живой материи, так как поведение считается целенаправленным (Анохин, 1978). Согласно принципу активности, поведение индивида обусловлено моделью результата, то есть имеет свою цель (или «направлено в будущее»). Активность и целенаправленность поведения живого также конкретизировано в ТФС с помощью понятия «опережающее отражение» (Анохин, 1978). Наличие цели приводит к делению индивидом «нейтрального» мира (каким он был до появления жизни) на «хорошее» и «плохое», то есть на события или объекты, которые помогают или мешают достижению целей индивида. Кроме того, содержание цели зависит от материала памяти данного индивида и от его мотивации (Александров, 2022). Следовательно, представление об опережающем отражении неразрывно связано с субъективностью.

Закономерности функционирования целостного индивида в парадигме активности влияют и на рассмотрение отдельной клетки многоклеточного организма. На основе развития идей П. К. Анохина об «интегративной деятельности нейрона» (Анохин, 1975) было сформулировано представление о детерминации активности нейрона (Швырков, 2006). Таким образом, импульсация нейронов интерпретируется по аналогии с действием индивида (Александров и др., 1999; Александров, 2008; Alexandrov, Pletnikov, 2022) – как *активность* нейрона, являющаяся средством изменения соотношения со средой, как «действие», которое позволяет устранить рассогласование между «потребностями» клетки и ее микросредой. Такое рассмотрение нейрона (как организма в организме) находится в соответствии с эволюционными представлениями в части сходства между закономерностями обеспечения жизнедеятельности нейрона и одноклеточного организма. Показано, что колонии одноклеточных организмов обеспечивают дыхание, питание и другие функции сообщества за счет кооперации, подобно клеткам многоклеточного организма; метаболизмы отдельных организмов синхронизируются (см. Греченко и др., 2013; Weber et al., 2012).

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

В основе ТФС помимо идеи системности лежит идея развития, конкретизированная в концепции системогенеза (см. Анохин, 1975). В развитие этой концепции и в соответствии с ТФС было обосновано, что системогенез происходит и во взрослом возрасте (Швырков, 1978; Судаков, 1979), так как формированием новой системы является и формирование нового поведенческого акта. Также обосновано, что история формирования поведения, т. е. история последовательных системогенезов, является фактором, без которого затруднено понимание различий роли отдельных нейронов в обеспечении поведения (Александров, 1989; Alexandrov & Alexandrov, 1982). Системно-эволюционная теория и системно-селекционная концепция научения (Shvyrkov, 1986; Швырков, 2006), разработанные на основе ТФС, позволяют рассматривать импульсную активность нейронов в терминах реализации систем. С этих позиций научение рассматривается как эволюционный процесс, включающий отбор, осуществляющийся через индивидуальное развитие, частью которого является формирование «преспециализированных» и «специализированных» нейронов (Кузина, Горкин, Александров, 2004). Успешность отбора определяется качеством достигаемых результатов.

Индивидуальное развитие представляется как последовательность системогенезов, каждый из которых обеспечивает появление новых соотношений организма и среды. На уровне клетки устраняемое за счет новой системы рассогласование проявляется в том, что метаболические «потребности» клетки не соответствуют притоку метаболитов, который она получает. Показано, что при научении происходит скорее вовлечение новых нейронов, чем «переобучение» ранее «обученных»; что существует большое число «молчащих» клеток в мозге животных разных видов; что при обучении увеличивается количество активных клеток и что новые специализации нейронов остаются неизменными (в течение длительных периодов хронической регистрации их активности), поэтому новая система, сформированная при научении, «наслаивается» на ранее сформированные, оказывается «добавкой» к ним (подробнее см. Александров и др., 2015).

Системная специализация нейронов устанавливается в отношении систем, то есть элементов индивидуального опыта, формируемых в индивидуальном развитии, в том числе в отношении индивидуально-специфических систем. Поэтому каждый индивид обладает уникальным набором системных специализаций нейронов. В нашей лаборатории проводятся исследования с регистрацией «спайков» (электрических импульсов) отдельных нейронов во время того, как животные осуществляют циклическое поведение, сформированное в ходе научения (например, Александров и др., 1999; Горкин, Шевченко, 1995; Кузина, Горкин, Александров, 2015; Alexandrov et al., 1993; Alexandrov et al., 2001; Gavrillov et al., 1998 и мн.др., см. также Созинов, Александров, 2022; Alexandrov et al., 2018). В этих и других работах показано, что при выполнении дефинитивного поведения происходит реализация не только новых систем, которые сформированы при обучении актам, составляющим это поведение, но и одновременная реализация множества более старых систем,

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

сформированных на более ранних этапах индивидуального развития (Александров, 1989; Alexandrov et al., 2000; Швырков, 2006). Таким образом, реализация поведения — это, можно сказать, реализация истории его формирования — истории фило- и онтогенетической, т.е. реализация множества систем, фиксирующих определенные этапы формирования этого поведения.

Системная организация действий, имеющих разную историю формирования, различается, даже если эти действия внешне одинаковы. В соответствии с этим предположением различаются показатели активности специализированных нейронов цингулярной коры (Горкин, Шевченко, 1995), в том числе в связи с числом этапов обучения поведению (Кузина, Александров, 2019; Сварник, Булава, Фадеева, Александров, 2011). Различия наборов специализаций нейронов и их долей в числе зарегистрированных нейронов позволяют оценить «содержательные» различия поведения — различия в «состоянии субъекта поведения» (Alexandrov, 2018), определяемом через набор систем, одновременно актуализируемых в ходе выполнения поведения (Швырков, 2006).

Таким образом, мы определяем научение как системогенез — процесс формирования новых функциональных систем за счет необратимой, пожизненной специализации нервных клеток. Стабильность, «постоянство» памяти впоследствии обеспечивается этими клетками. Можно предположить, что активность специализированных нейронов позволяет использовать элементы опыта для переноса научения, а также лежит в основе феноменологии декларативной памяти. С другой стороны, появление систем приводит к перестройке структуры индивидуального опыта. Изменения опыта происходят как в виде «добавки» новых систем при научении, так и за счет модификации систем, сформированных ранее. Это означает, что в процессе развития индивида постоянно изменяется целостная структура индивидуального опыта.

Представления, сформулированные в рамках системно-эволюционного подхода, позволяют обобщить данные литературы и обосновать сходства и различия традиционно выделяемых процессов динамики памяти (консолидация, реконсолидация памяти, угашение, забывание) как разных стороны модификации единой структуры опыта. Остановимся ниже на результатах исследований этих процессов.

Результаты исследований

Консолидация памяти

То, что формирование памяти может быть не мгновенным, впервые экспериментально показали Г. Мюллер и А. Пильцекер в конце 19-го века (Lechner et al., 1999), хотя первые предположения на этот счет были сформулированы намного раньше

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

(см. Dudai, 2004a). Предлагая участникам исследования заучивать два списка бессмысленных слогов, Г. Мюллер и А. Пильцекер выявили, что если второй список предъявляется сразу после первого, то наблюдается эффект ретроактивной интерференции (участники часто дают ответы из второго списка, когда требуется воспроизведение первого). В то же время, этот эффект значительно меньше, если между заучиванием первого и второго списков проходит какое-то время. Этими результатами было обосновано, что память продолжает формироваться и после обучения — для перехода в стабильное состояние она должна консолидироваться (букв. «стать твердой» от лат. *consolidare*).

Представления о консолидации памяти получили дальнейшее развитие в исследованиях, связанных с анализом последствий нарушения работы мозга вследствие электроконвульсивного шока или нейрохирургического вмешательства (подробнее см. Греченко, 1979; Созинов, Александров, 2022; Corkin, 2002; Dudai, 2012; Eichenbaum, 2013; Squire, Wixted, 2011).

«Стандартная модель» консолидации, появившаяся после большой серии работ с оценкой последствий нарушения работы мозга и регистрацией активности мозга животных и человека, приписывала гиппокампу роль активации нейронов в различных зонах неокортекса при воспроизведении материала на ранних этапах научения. Предполагали, что «клеточная консолидация», то есть процесс перестройки в нейронах, которые обеспечивают возможность воспроизводить материал впоследствии, происходит с большей скоростью в гиппокампе по сравнению с корой головного мозга и что активация гиппокампа со временем приводит к «клеточной консолидации» в других структурах — главным образом, в неокортексе. Исчезновение необходимости сохранности всего гиппокампа для воспроизведения данного материала было названо «системной консолидацией» (см. Dudai, 2004b; Runyan et al., 2019). Этот процесс, согласно результатам исследований, может занимать до нескольких лет у людей (Teng & Squire, 1999) и до нескольких недель у грызунов (Bontempi et al., 1999). Считается, что системная консолидация препятствует интерференции между новым и ранее сформированным материалом памяти.

«Теория множественного следа», появившаяся после стандартной модели, подразумевает, что при воспроизведении гиппокамп активируется всегда (Moscovitch & Nadel, 1998). Консолидация памяти, согласно указанной теории (эти представления относятся к эпизодической памяти), состоит в формировании множества связей между гиппокампом и зонами коры по мере использования данной памяти (подробнее об этих и других представлениях о консолидации см. в: Созинов, Александров, 2022).

Результаты исследований с использованием оптогенетических методов соответствуют представлениям об изменении процессов нейронного обеспечения поведения в гиппокампе и коре (Tonogawa, Morrissey, Kitamura, 2018). Нейроны корковых областей образуют т.н. «молчащую энграмму» уже на ранних этапах

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

консолидации, а в гиппокампе «молчащая энграмма» выявляется на поздних этапах: у таких нейронов меньше шипиков, но искусственное активирование этих «энграмм» вызывает воспроизведение поведения (Josselyn & Tonegawa, 2020). Следовательно, представления об изменении состава мозговых структур, от которых зависит воспроизведение поведения, не противоречит представлению о необратимости специализации нейронов, изложенной в разделе «Теоретическое обоснование» (см. также Созинов и др., 2017).

В отличие от исследования энграмм (см. Josselyn & Tonegawa, 2020), электрофизиологическая регистрация импульсной активности нейронов позволяет определить конкретную специализацию нейронов относительно системы поведенческого акта. В исследовании, направленном на изучение мозгового обеспечения сложных форм поведения на последовательных стадиях его формирования (Созинов, Гринченко, Казымаев, Александров, 2015), выявлено, что «повторение» внешне сходного поведения не сопровождается повторением мозговых процессов, которые его обеспечивают. С применением аналогичной методики для регистрации активности нейронов мозга крыс показано дополнительное вовлечение нейронов в процесс специализации на фоне развертывающейся консолидации памяти (Кузина и др., 2015).

Так как эффект консолидации и изменение мозговой активности, связанной с воспроизведением поведения, на последовательных стадиях консолидации показаны как для декларативной памяти (представления о «системах памяти» см. в Squire & Zola-Morgan, 2011), так и для «моторной памяти» (Brashers-Krug et al., 1996; Shadmehr & Holcomb, 1997; Korman, Raz, Flash & Karni, 2003), процесс консолидации считается универсальной закономерностью формирования памяти (см. также: Анохин, 2010; Dudai, 1996). Начиная с 2000-х годов, общепринятые представления о консолидации памяти претерпели изменения (см. Groszmark & Buzsaki, 2016; McKenzie & Eichenbaum, 2011; Morris, 2006; Weible, Rowland, Pang & Kentros, 2009), приобретая ряд сходных черт с представлениями, развитыми в системной психофизиологии (Александров, 2005; Александров и др., 2015). Помимо развития представлений о самом процессе консолидации, эти изменения были вызваны появлением данных о реконсолидации памяти.

Реконсолидация памяти

Феномен временной уязвимости памяти возобновляется после «напоминания» — предъявления одного из компонентов ситуации обучения. Кроме этого, напоминание незадолго до воспроизведения поведения позволяет восстановить «забытое» поведение, которое без напоминания не воспроизводится (Sara, 2000). Возобновление чувствительности поведения к интерферирующим воздействиям назвали реконсолидацией («повторной консолидацией») памяти. Предполагалось, что при напоминании и воспроизведении поведения след памяти «реактивируется» (используется) и снова переходит в состояние, в котором в нем возможны изменения.

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

Хотя впервые эффект реконсолидации был описан в 1960-е годы, интерес к этой теме возобновился в 2000-е (подробнее см. Созинов и др., 2013; Dudai et al., 2015; Nader, 2015). Конкретные наборы регистрируемых молекулярных процессов, необходимых для консолидации и реконсолидации памяти, не вполне совпадают между собой; не одинаковы скорость этих процессов и влияние на них различных факторов научения (см. Анохин, 2010; Созинов, Александров, 2022; Akirav, Maroun, 2012).

Эффект реконсолидации выявляется не только у животных с помощью фармакологических процедур, но и у людей – в этом случае в качестве амнестического агента используется дополнительное научение (Hubbach et al., 2008; Lau-Zhu et al., 2019; Walker et al., 2003).

Таким образом, в литературе под реконсолидацией памяти понимают сходный (но не совпадающий) с консолидацией процесс модификации памяти после ее реактивации. 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.

(Re)консолидация памяти с точки зрения системной психофизиологии

С системных позиций, образование новой памяти представляет собой формирование новой системы совместно активирующихся клеток организма, в том числе и нейронов, расположенных в разных структурах мозга, необязательно связанных прямыми влияниями. Мы рассматриваем научение как специализацию новой группы нейронов относительно формируемой системы и «добавление» последней к ранее сформированным системам. Это добавление требует взаимного согласования нового элемента с ранее сформированными и приводит к реконсолидационной модификации последних (см. Александров, 2022; Созинов, Александров, 2022; Alexandrov et al., 2001). Указанная позиция задается теоретическими положениями системного подхода и данными, полученными в его рамках (Александров, 2005; Alexandrov et al., 2018; Alexandrov, Pletnikov, 2022 и др.), а также результатами других исследований (например, Horn, 2004).

Системное описание консолидации, с нашей точки зрения, включает две группы неразрывно связанных процессов: системная специализация и аккомодационная реконсолидация (Александров, 2022; Александров и др., 2015). Представления об аккомодационной реконсолидации не противоречат положению о постоянстве системной специализации нейронов. Реконсолидация не отменяет модификаций, обусловивших формирование долговременной памяти (Nader et al., 2000). Для нейрона она является еще одним этапом дифференциации, возможно, менее масштабным, чем его специализация при научении. В настоящее время результаты

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

исследований реконсолидации памяти 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 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; Горкин, 2021; Сварник и др., 2014; Alexandrov et al., 2001). Реконсолидационная модификация, претерпеваемая ранее сформированной, «старой» системой при появлении связанной с ней новой системы, была названа нами «аккомодационной» (приспособительной) реконсолидацией (Alexandrov et al., 2001; Александров, 2022). Она состоит в морфологической и функциональной модификации нейронов, принадлежащих к ранее сформированным системам. Эта модификация не меняет системную принадлежность нейронов. Процессы морфологической и функциональной модификации нейронов, которые могут разворачиваться при научении без формирования новой системы, названы «реорганизационной» реконсолидацией (Александров, 2005; см. также Сафразьян, Михайлова, Горкин, Александров, 2019).

Модификации нейронов, сопутствующие научению, могут быть связаны как с системной специализацией, так и с реконсолидацией. В то же время в большинстве исследований динамики памяти различия этих процессов не проводится. Дифференцированный подход к модификациям первой и второй группы – необходимый, с нашей точки зрения, компонент исследовательской программы, направленной на выявление закономерностей формирования памяти.

Поскольку формирование нового опыта происходит на основе ранее сформированного опыта, особенности процесса консолидации зависят от характеристик последнего. С помощью выделения компонентов структуры индивидуального знания и оценки их состава в исследовании с формированием опыта стратегической игры двух партнеров выявлено, что на нескольких стадиях формирования нового знания происходит актуализация в наборе составляющих структуру знания тех компонентов, которые реализуют ранее сформированные акты игры (Александров, Максимова, 2003). Выявлена связь эффектов консолидации и реконсолидации с историей формирования поведения (Alberini, 2005; Krakauer et al., 2005; Tse et al., 2007). Поэтому также закономерно, что ишемия мозга влияет на дальнейшую консолидацию памяти (Никишина и др., 2022). Следовательно, один из ключевых аспектов процесса научения – это вовлечение «прошлого» опыта индивида (см. также Арутюнова, Гаврилов, Александров, 2014; Гаврилов, 2007; Крылов, Александров, 2007; Крылов, 2015; Кузина, 2017; Созинов, Александров, 2022; Швырков, 2006; Brod et al., 2013; Grosmark, Buzsáki, 2016; Kuhl et al., 2012), приводящее к его модификации (Александров, 1989; Alexandrov et al., 2001; Dudai et al., 2015).

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

На основе данных, приведенных нами в настоящем разделе, и других результатов (подробнее см. Созинов, Александров, 2022) в литературе также было высказано предположение, что начавшаяся консолидация памяти практически никогда не заканчивается (Dudai et al., 2015). Показано, что в ходе этого процесса память «освобождается» от информации о контексте обучения, трансформируется, символизируется и т.п. (подробнее см. Созинов, Александров, 2022). Можно предположить, что вклад долговременной памяти в процесс смыслообразования (Ермаков, Денисова, 2019) также обусловлен реконсолидационными изменениями. Это означает, что консолидация и реконсолидация памяти сопровождаются «избавлением» от части материала памяти, то есть забыванием.

Сосуществование процессов «запоминания» и «забывания» в ходе (ре)консолидации соответствует нашему представлению о научении как единстве двух процессов – формирования нового опыта и модификации ранее сформированного опыта. В этих рамках мы рассматриваем процессы, которые описывают изменения памяти (приобретение, хранение, воспроизведение, забывание; консолидация, реконсолидация, реактивация). Согласно современным представлениям о динамике памяти, считается, что для интерпретации полученных результатов следует использовать понятия, связанные с соотношением новых и ранее сформированных актов поведения в терминах индивидуального опыта испытуемых (McKenzie, Eichenbaum, 2011). Отсюда следует, что нормальное (не обусловленное болезнью) забывание является естественной и необходимой частью модификации индивидуального опыта.

Адаптивное забывание

Забывание можно определить феноменологически как невозможность вспомнить в данный момент то, что было индивид мог вспомнить раньше (см. Roediger, Weinstein & Agarwal, 2010). Хотя польза такого забывания в меньшей степени, чем его вред, очевидна из повседневного знания, забывание травматических событий, несущественной или устаревшей информации и улучшающаяся вследствие этого возможность обобщения и запоминания являются продуктивными (Лурия, 1994; Parker, Cahill & McGaugh, 2006; см. также обзор на эту тему в работе: Roediger et al., 2010). Забывание рассматривается как адаптивный, необходимый для нормального запоминания процесс (Нуркова, Гофман, 2016а; Созинов и др., 2013; Nairne, 2010; Ryan & Frankland, 2022).

Рассмотрение забывания как адаптивного процесса подразумевает, что он согласуется с поведенческой задачей и зависит от ранее сформированного опыта. Действительно, скорость забывания различается при выполнении разных задач воспроизведения: в исследованиях «функционального распада» памяти показано, что чем чаще необходима замена сведений определенного типа (например, когда мы перекладываем очки), тем быстрее они забываются (Altmann & Gray, 2002).

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

Связь забывания с задачей поведения является частным следствием более общего принципа – целенаправленности поведения, который был введен П. К. Анохиным в понятийный аппарат физиологических исследований (Анохин, 1973) и общепринят в отечественной психологии (что выражается в представлениях о деятельности, установке, доминанте). Поскольку работа памяти заключается в обеспечении адаптации и решения текущих и будущих задач, воспоминания являются реконструкцией и связываются с индивидуальными особенностями и событиями жизни (Анохин, 1968; Блонский, 2001; Ляудис, 2011; Швырков, 2006; Bartlett, 1995; Nairne, 2010; Schacter & Loftus, 2013). Поэтому идентификация «лишних» сведений также происходит в соответствии с решаемой индивидом задачей.

Зависит забывание и от «места» забываемого в структуре опыта: с использованием представления об иерархической структуре сложных эпизодов памяти показано, что характер забывания материала связан с его принадлежностью к тому или другому уровню иерархии в структуре эпизода (Andermane, Joensen & Horner, 2021). Авторы утверждают, что на каждом уровне забывание имеет свою специфику и обосновывают представление о «холистическом» и «фрагментированном» забывании.

Согласно репрезентационной теории забывания, забывание определяется типом формируемой при запоминании «когнитивной репрезентации» (Gamoran et al., 2020). Адаптивность забывания выражается также в том, что оно зачастую является неоднородным, неполным, зависимым от контекста и от времени (Nørby, 2020). Кроме того, в рамках исследований намеренного забывания (Нуркова, Гофман, 2016б), в том числе индивидуальных и коллективных амнезогенных практик (Нуркова, Гофман, 2022), сформулированы представления о забывании как о вытеснении, подавлении воспоминаний, проводятся исследования намеренного забывания.

Таким образом, реорганизация опыта, в том числе выражающаяся в забывании, зависит от задачи индивида и от структуры его опыта. Если забывание – необходимая часть модификации опыта, то один из его вариантов можно рассмотреть как формирование такой структуры опыта, которая препятствует актуализации некоторых его элементов. Такое создание «затруднения доступа» выявляется в исследованиях консолидации памяти.

Исследования мозговых основ консолидации памяти, по большей части, основаны на искусственном вмешательстве в процессы, необходимые для отсроченного воспроизведения нового поведения (см. Греченко, 1979 о применении электрического шока для этой цели, а также обзоры: Александров, 2005; Анохин, 1997, 2010; Созинов, Александров, 2022; Barry & Love, 2023; Dudai et al., 2015; de Oliveira Alvares & Do-Monte, 2021; Runyan et al., 2019). Блокада синтеза белка или работы рецепторов в нервных клетках во время обучения приводит к тому, что новое 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 (Козырев, Никитин, 2009).

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

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, Комиссарова, Безряднов, Анохин, 2016; Tiunova, Bezryadnov, Gaeva, Solodovnikov & Anokhin, 2020) и методики условно-рефлекторного замирания у мышей (Тиунова, Безряднов, Гаева, Солодовников, Анохин, 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, подавление активности нейронов, активных при формировании 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). Невозможность сформировать поведение заново, показанная в этих исследованиях, означает, что соответствующая память сохранна, но не может быть извлечена. Интересно, что вывод о сохранности «следа памяти» уже был сделан ранее только на основе анализа исследований консолидации с использованием электрического шока и собственных данных автора по 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 развертывание молекулярно-генетического каскада событий, лежащих 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; Alexandrov et al., 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 животным демонстрировали забывание (Ryan, Roy, Pignatelli, Arons & Tonegawa, 2015).

Таким образом, одной из причин забывания может быть формирование такой структуры опыта, в которой актуализация некоторых элементов нового опыта (систем) затруднена. В то же время наличие этих элементов может влиять на

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

дальнейшее формирование опыта. Например, в исследовании нейрхимических основ поведения на разных стадиях его формирования (Romero-Granados, Fontán-Lozano, Delgado-García & Carrión, 2010) с помощью регистрации мРНК ранних генов было показано, что паттерны активации при первичном научении и научении после полного «забывания» сходны (активация гиппокампа, соматосенсорной и периренальной коры), но не идентичны. Возможно, что это различие обусловлено активным созданием недоступности, «изоляции» памяти, молекулярные основы которой изучаются в рамках исследований «активного забывания».

Под активностью забывания понимается то, что соответствующие забыванию биохимические процессы требуют энергии и по сложности сопоставимы с процессами, необходимыми для запоминания. Принято считать, что для забывания необходимо нарушение тех синаптических связей, которые сформировались при обучении новому поведению. Тогда предотвращение этого нарушения должно предотвращать забывание. Действительно, блокада эндоцитоза глутаматных рецепторов AMPA в гиппокампе крыс приводит к предотвращению забывания расположения объектов и предпочтения контекста, в котором животное ранее получало еду (Guskjolen, 2016).

В исследованиях на моллюсках (Sangha et al., 2005), дрозофилах (Berry & Davis, 2014) и крысах (Hardt, Nader & Nadel, 2013) на основе данных о специфических изменениях в нейрхимии мозга, которые сопровождают снижение уровня воспроизведения нового поведения, показано, что блокада этих процессов приводит к предотвращению забывания (а также зачастую к нарушению формирования нового поведения). 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 и обобщения (см. также Quiroga, Kreiman, Koch & Fried, 2008). Более того, в основе намеренного забывания лежат именно такие активные процессы (Gallo et al., 2022).

Ситуация, в которой ранее сформированное поведение становится «лишним» возникает и при необходимости прекратить ранее выполнявшееся новое поведение, которая создается с помощью методики угашения. Если одна из причин забывания заключается во временном ограничении использования памяти, то будет ли такой тип забывания иметь сходство или совпадать с процессами, лежащими в основе угашения?

Угашение

В рамках терминологии условно-рефлекторной теории угашением классического условного рефлекса называется снижение выраженности условной реакции после прекращения предъявления подкрепления. Поскольку после угашения часто происходит «самопроизвольное восстановление» реакции, И. П. Павлов считал, что угашение обусловлено «внутренним торможением», которое не

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

разрушает сформированную память (Павлов, 1952). Поэтому угашение изначально рассматривалось как научение (Bouton & Peck, 1992; Myers & Davis, 2002).

То, что угашение – это «надстройка» нового опыта, а не разрушение ранее сформированного, многократно показано в нейрофизиологических исследованиях (Berman & Dudai, 2001; Davis, Zaki, Maguire & Reijmers, 2017; Lacagnina et al., 2019; Vetere et al., 2011).

Таким образом, угашение, как и другие рассмотренные нами феномены динамики памяти (консолидация, реконсолидация, забывание) является одним из вариантов научения и приводит к изменению структуры индивидуального опыта. Интересно, что для угашения продемонстрирован эффект консолидации (см. Dunsmoor, Niv, Daw & Phelps, 2015). Более того, фармакологическое нарушение памяти на угашение, имитирующее активное забывание у дрозофил, вызывает спонтанное восстановление appetentного поведения, а блокада активного забывания предотвращает спонтанное восстановление (Yang et al., 2023). Следовательно, угашение предполагает возможность восстановления поведения и позволяет памяти «на угашение» и «на замирание» сосуществовать.

Обсуждение результатов

Сходства и различия (ре)консолидации памяти, угашения и забывания

Описывая общие черты процессов реконсолидации памяти, угашения и забывания, Л. де Оливейра Альварес и Ф. До-Монте (de Oliveira Alvares & Do-Monte, 2021) указывают, что после консолидации памяти её 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). Отмечается, что точных знаний для четкого разделения этих процессов пока не получено. 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 (de Oliveira Alvares & Do-Monte, 2021). Далее мы рассмотрим ряд исследований, которые указывают на дополнительные сходства между забыванием, угашением и реконсолидацией памяти.

В серии работ с использованием обучения улиток отвержению нескольких видов пищи и фармакологического нарушения реконсолидации было показано,

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

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 (на это поведение повторно не формируется долговременная память) (Козырев, Солнцева, Никитин, 2014). Эти результаты показывают, что амнезия после нарушения реконсолидации является 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, Зворыкина, Безряднов, Чехов, Анохин, 2012, 2013; Anokhin, Tiunova & Rose, 2002; Dudai & Eisenberg, 2004). Данное утверждение также следует из представлений о постоянстве системной специализации нейронов, которое развивается в наших исследованиях (см. выше в разделе «Теоретическое обоснование»). 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, Solntseva, Kozыrev & Nikitin, 2020). Так, эта амнезия является специфичной по отношению к тому виду пищи, в отношении которого она была сформирована; зависит от синтеза белка (Nikitin, Solntseva & Nikitin, 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); её выраженность изменяется со временем; «напоминание» через длительное время после этого интервала открывает возможность снова нарушить амнезию за счет блокады метилирования

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

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). Нарушение повторного обучения после реконсолидации памяти показано и на позвоночных животных (Тиунова, Безряднов, Коновалова, Анохин, 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 работе 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 и др., 1999; Александров, 2006; Безденежных, 2004) 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 управления субъектом своим поведением, в том числе при сокрытии информации (Учаев, Александров, 2022).

Заключение

Описание феноменов консолидации, реконсолидации памяти, угашения и забывания с помощью понятийного аппарата системной психофизиологии позволяет предположить, что все эти феномены являются проявлением научения – изменения структуры индивидуального опыта за счёт двух процессов: формирования нового опыта и модификации ранее сформированного опыта, в том числе для согласования

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

с новым в случае его формирования. В ходе этого процесса формирование нового опыта, с одной стороны, невозможно без актуализации ранее сформированного опыта, а с другой – приводит к его модификации, в том числе к предотвращению в дальнейшем актуализации части ранее сформированных систем.

Реконсолидация памяти предполагает наличие интервала времени, в течение которого возможно формирование ограничения реализации некоторых элементов (систем) ранее сформированного опыта. По-видимому, консолидация памяти об угашении и процесс забывания также основаны на возможности сформировать такое ограничение. Следовательно, можно предположить, что реконсолидация, угашение и забывание имеют в своей основе сходные долгосрочные изменения ранее сформированного опыта, которые исключают некоторые элементы этого опыта из актуализации.

В системной психофизиологии научение рассматривается как эволюционный процесс. Приведенные в настоящем обзоре данные показывают, что забывание и угашение могут быть проявлением процесса отбора на уровне систем – такого же, как отбор при научении, когда некоторые элементы опыта начинают вовлекаться в обеспечение нового поведения, но с другой его стороны: когда другие элементы постепенно элиминируются.

Выводы

- Процессы консолидации и реконсолидации памяти сопровождаются забыванием, избавляющим память от некоторых ее составляющих;
- Исследования, в которых забывание искусственно предотвращается или вызывается фармакологическими методами, показывают, что забывание может происходить за счёт прерывания «доступа» к памяти;
- Угашение имеет общие черты с забыванием, так как формируется путем добавления новой памяти, которая сосуществует с сохранной, но недоступной памятью на угашаемое поведение;
- Использование понятийного аппарата системной психофизиологии позволяет описать феномены консолидации, реконсолидации памяти, угашения и забывания как проявления изменения структуры индивидуального опыта, связанные с разной выраженностью двух процессов: формирование нового опыта и модификация ранее сформированного опыта.

Литература

- Александров, И. О. (2006). *Формирование структуры индивидуального знания*. Изд-во «Институт психологии РАН».
- Александров, И. О., Максимова, Н. Е. (2003). Закономерности формирования нового компонента структуры индивидуального знания. *Психологический журнал*, 24(6), 55–76.

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

- Александров, Ю. И. (1989). *Психофизиологическое значение активности центральных и периферических нейронов в поведении*. Наука.
- Александров, Ю. И. (2005). Научение и память: традиционный и системный подходы. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, 55(6), 842–860.
- Александров, Ю. И. (2008). *Активный нейрон. Нейрон. Обработка сигналов. Пластичность. Моделирование: Фундаментальное руководство*. Е. Н. Соколов, А. М. Черноризов (ред.). Изд-во Тюменского гос. университета.
- Александров, Ю. И. (2009). Системно-эволюционный подход: наука и образование. *Культурно-историческая психология*, 5(4), 33–43.
- Александров, Ю. И. (2020). В. Б. Швырков: формирование новой парадигмы в психологии и смежных науках. *Выдающиеся ученые Института психологии РАН*. А. Л. Журавлев (ред.). Изд-во «Институт психологии РАН».
- Александров, Ю. И. (2022). *Системная психофизиология. Психофизиология: Учебник для вузов*. 5-е изд. Издательский дом «Питер».
- Александров, Ю. И., Горкин, А. Г., Созинов, А. А., Сварник, О. Е., Кузина, Е. А., Гаврилов, В. В. (2015). Консолидация и реконсолидация памяти: психофизиологический анализ. *Вопросы психологии*, 3, 1–13.
- Александров, Ю. И., Крылов, А. К. (2005). *Системная методология в психофизиологии: от нейронов до сознания*. Идея системности в современной психологии.
- Александров, Ю. И., Шевченко, Д. Г., Горкин, А. Г., Гринченко, Ю. В. (1999). Динамика системной организации поведения в его последовательных реализациях. *Психологический журнал*, 20(2), 82–89.
- Амельченко, Е. М., Зворыкина, С. В., Безряднов, Д. В., Чехов, С. А., Анохин, К. В. (2013). Возможность репарации памяти: напоминание восстанавливает условнорефлекторное замирание, нарушенное ингибитором синтеза белка у мышей. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, 63(2).
- Амельченко, Е. М., Зворыкина, С. В., Безряднов, Д. В., Чехов, С. А., Анохин, К. В. (2012). Восстановление нарушенной памяти и экспрессия гена *c-fos* в мозге амнестичных животных в ответ на напоминающие воздействия. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*, 153(5), 698–702.
- Анохин, К. В. (1997). Молекулярные сценарии консолидации долговременной памяти. *Журнал высшей нервной деятельности*, 47(2), 261–279.
- Анохин, К. В. (2010). Мозг и память: биология следов прошедшего времени. *Вестник Российской академии наук*, 80(5–6), 455–461.
- Анохин, П. К. (1968). *Биология и нейрофизиология условного рефлекса*. Наука.
- Анохин, П. К. (1973). *Принципиальные вопросы общей теории функциональных систем. Принципы системной организации функций*. Наука.
- Анохин, П. К. (1975). *Очерки по физиологии функциональных систем*. Медицина.
- Анохин, П. К. (1978). *Философские аспекты теории функциональной системы: избранные труды*. Наука.
- Арутюнова, К. Р., Гаврилов, В. В., Александров, Ю. И. (2014). Научение и поведение в отсутствие зрительного контакта со средой у крыс. *Экспериментальная психология*, 7(3), 31–43.
- Безденежных, Б. Н. (2004). *Динамика взаимодействия функциональных систем в структуре деятельности*. Изд-во «Институт психологии РАН».
- Блонский, П. П. (2001). *Мышление и память*. Питер.
- Гаврилов, В. В. (2007). *Актуализация элементов индивидуального опыта при отсутствии внешне наблюдаемого поведения. Тенденции развития современной психологической науки*. А. Л. Журавлев, В. А. Кольцова (ред.). Изд-во «Институт психологии РАН».

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

- Горкин, А. Г. (2021). *Фиксация индивидуального опыта поведения в нейронной активности*. Институт психологии РАН.
- Горкин, А. Г., Шевченко, Д. Г. (1995). Различия в активности нейронов лимбической коры кроликов при разных стратегиях обучения. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, 45(1), 90–100.
- Греченко, Т. Н. (1979). *Нейрофизиологические механизмы памяти*. Наука.
- Греченко, Т. Н., Харитонов, А. Н., Сумина, Е. Л., Сумин, Д. Л. (2013). Генез памяти. *Экспериментальная психология*, 6(4), 67–78.
- Ермаков, П. Н., Денисова, Е. Г. (2019). Психофизиологические корреляты решения вербальных задач в ситуации смысловой инициации. *Российский психологический журнал*, 16(1), 103–127. <https://doi.org/10.21702/rpj.2019.1.5>
- Козырев, С. А., Никитин, В. П. (2009). Нейронные механизмы реконсолидации ассоциативного аверсивного навыка на пищу у виноградной улитки. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, 95(6), 652–662.
- Козырев, С. А., Солнцева, С. В., Никитин, В. П. (2014). Продолжительная фазная реорганизация памяти условной пищевой аверсии у виноградной улитки. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*, 157(4), 409–414.
- Крылов, А. К. (2015). *Моделирование динамики научения при формировании и реорганизации навыка*. Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях.
- Крылов, А. К., Александров, Ю. И. (2007). «Погружение в среду» как альтернатива предъявлению стимулов: модельное исследование. *Психологический журнал*, 28(2), 106–113.
- Кузина, Е. А. (2017). Формирование многозвеньевых инструментальных навыков у крыс с разной историей предшествующего обучения. *Нейрокомпьютеры: разработка, применение*, 8, 16–17.
- Кузина, Е. А., Горкин, А. Г., Александров, Ю. И. (2004). Динамика связи активности отдельных нейронов цингулярной коры с поведением на последовательных этапах консолидации памяти. *Российский физиологический журнал им. И. М. Сеченова*, 90(8–1), 113–114.
- Кузина, Е. А., Горкин, А. Г., Александров, Ю. И. (2015). Активность нейронов ретроспленальной коры крыс на ранних и поздних этапах консолидации памяти. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, 65(2), 248–253. <https://doi.org/10.7868/S0044467715020082>
- Кузина, Е. А., Александров, Ю. И. (2019). Особенности нейронного обеспечения инструментального поведения, сформированного одно-и многоэтапными способами. *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, 69(5), 601–617. <https://doi.org/10.1134/S0044467719050058>
- Лурия, А. Р. (1994). *Маленькая книжка о большой памяти*. Эйдос.
- Ляудис, В. Я. (2011). *Память в процессе развития*. МПСИ.
- Никитин, В. П., Солнцева, С. В., Козырев, С. А. (2020). Особенности синтеза белков, вовлекаемых в реконсолидацию памяти и индукцию амнезии. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*, 169(2), 141–146.
- Никишина, В. Б., Петраш, Е. А., Захарова, И. А., Сотников, В. А. (2022). Особенности процессов консолидации и реконсолидации памяти у пациентов с нарушениями мозгового кровообращения. *Российский психологический журнал*, 19(3), 56–73. <https://doi.org/10.21702/rpj.2022.3.4>
- Нуркова, В. В., Гофман, А. А. (2016а). Забывание: проблема наличия следа памяти, его доступности и намеренного контроля. *Национальный психологический журнал*, 3, 64–71. <https://doi.org/10.11621/npj.2016.0309>

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

- Нуркова, В. В., Гофман, А. А. (2016). Забывание: Проблема наличия следа памяти, его доступности и намеренного контроля. Часть 2. *Национальный психологический журнал*, 4(24), 3–13. <https://doi.org/10.11621/npj.2016.0401>
- Нуркова, В. В., Гофман, А. А. (2022). Управляемое забвение: четыре типа амнезогенных практик. *Сибирские исторические исследования*, 2, 33–58. <https://doi.org/10.17223/2312461X/36/3>
- Павлов, И. П. (1952). *Лекции о работе больших полушарий головного мозга*. Издательство АМН СССР.
- Сафразьян, Ю. Р., Михайлова, Н. П., Горкин, А. Г., Александров, Ю. И. (2019). Динамика мозговой активности при адаптации к невозможности внешней реализации элемента индивидуального опыта. *Российский психологический журнал*, 16(2/1), 60–75. <https://doi.org/10.21702/rpj.2019.2.1.5>
- Сварник, О. Е., Булава, А. И., Фадеева, Т. А., Александров, Ю. И. (2011). Закономерности реорганизации опыта, приобретенного при одно-и многоэтапном обучении. *Экспериментальная психология*, 4(2), 5–13.
- Сварник, О. Е., Анохин, К. В., Александров, Ю. И. (2014). 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 им. И. П. Павлова*, 64(1), 77–83. <https://doi.org/10.7868/S0044467713060178>
- Созинов, А. А., Крылов, А. К., Александров, Ю. И. (2013). Эффект интерференции в изучении психологических структур. *Экспериментальная психология*, 6(1), 5–47.
- Созинов, А. А., Гринченко, Ю. В., Казымаев, С. А., Александров, Ю. И. (2015). Показатели стабильности и динамики мозгового обеспечения нового поведения. Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях.
- Созинов, А. А., Гринченко, Ю. В., Александров, Ю. И. (2017). Динамика мозгового обеспечения поведения после перехода от задания к заданию при их чередовании. Нелинейная динамика в когнитивных исследованиях.
- Созинов, А. А., Александров, Ю. И. (2022). *Стабильность и динамика памяти*. Изд-во «Институт психологии РАН».
- Судаков, К. В. (1979). *Системные механизмы мотивации*. Медицина.
- Тиунова, А. А., Комиссарова, Н. В., Безряднов, Д. В., Анохин, К. В. (2016). Парадоксальное влияние блокады NMDA-рецепторов на обучение и память в модели пассивного избегания у цыплят. *Бюллетень экспериментальной биологии и медицины*, 162(7), 4–6.
- Тиунова, А. А., Безряднов, Д. В., Гаева, Д. Р., Солодовников, В. С., Анохин, К. В. (2017). *Необратимость фармакологически вызванной амнезии у грызунов и птиц*. Материалы XXIII съезда Физиологического общества им. И.П. Павлова с международным участием (с. 649–651).
- Тиунова, А. А., Безряднов, Д. В., Коновалова, Е. В., Анохин, К. В. (2022). *Эффекты антагонистов NMDA-рецепторов МК-801 и мемантина при нарушении реконсолидации памяти у цыплят*. Современные проблемы системной регуляции физиологических функций (с. 496–499).
- Учаев, А. В., Александров, Ю. И. (2022). Обусловленные стрессом особенности актуализации субъективного опыта в процессе сокрытия информации. *Российский психологический журнал*, 19(1), 158–172. <https://doi.org/10.21702/rpj.2022.1.12>
- Швырков, В. Б. (1978). *Нейрональные механизмы обучения как формирование функциональной системы поведенческого акта*. Механизмы системной деятельности мозга: Материалы конференции. К.В. Судаков, В. Д. Чирков (ред.). Горький.

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

- Швырков, В. Б. (1988). Системно-эволюционный подход к изучению мозга, психики и сознания. *Психологический журнал*, 9(1), 132–148.
- Швырков, В. Б. (2006). *Введение в объективную психологию. Нейрональные основы психики*. Избранные труды.
- Akirav, I., & Maroun, M. (2013). Stress modulation of reconsolidation. *Psychopharmacology*, 226, 747–761. <https://doi.org/10.1007/s00213-012-2887-6>
- Alberini, C. M. (2005). Mechanisms of memory stabilization: are consolidation and reconsolidation similar or distinct processes? *Trends in neurosciences*, 28(1), 51–56. <https://doi.org/10.1016/j.tins.2004.11.001>
- Alexandrov, Y. I. (2018). The subject of behavior and dynamics of its states. *Russian Psychological Journal*, 15(2/1), 131–150. <https://doi.org/10.21702/rpj.2018.2.1.8>
- Alexandrov, Y. I., & Alexandrov, I. O. (1982). Specificity of visual and motor cortex neurons activity in behavior. *Acta Neurobiologiae Experimentalis*, 42, 457–468.
- Alexandrov, Y. I., Grinchenko, Y. V., Laukka, S., Järvillehto, T., Maz, V. N., & Korpusova, A. V. (1993). Effect of ethanol on hippocampal neurons depends on their behavioural specialization. *Acta physiologica scandinavica*, 149(1), 105–115. <https://doi.org/10.1111/j.1748-1716.1993.tb09598.x>
- Alexandrov, Y. I., Grechenko, T. N., Gavrilov, V. V., Gorkin, A. G., Shevchenko, D. G., YuV, G., ... & Bodunov, M. V. (2000). *Formation and realization of individual experience*. In: *Conceptual advances in brain research. V. 2. Conceptual advances in Russian neuroscience: Complex brain functions*. R. Miller, A. M. Ivanitsky, P. V. Balaban (Eds.). Harwood Academic Publishers.
- Alexandrov, Y. I., Grinchenko, Y. V., Shevchenko, D. G., Averkin, R. G., Matz, V. N., Laukka, S., & Korpusova, A. V. (2001). A subset of cingulate cortical neurones is specifically activated during alcohol-acquisition behaviour. *Acta physiologica scandinavica*, 171(1), 87–97. <https://doi.org/10.1046/j.1365-201X.2001.00787.x>
- Alexandrov, Y. I., Sozinov, A. A., Svarnik, O. E., Gorkin, A. G., Kuzina, E. A., & Gavrilov, V. V. (2018). Neuronal bases of systemic organization of behavior. *Systems Neuroscience*, 1–33. https://doi.org/10.1007/978-3-319-94593-4_1
- Alexandrov, Y. I., & Pletnikov, M. V. (2022). Neuronal metabolism in learning and memory: The anticipatory activity perspective. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 137, <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2022.104664>
- Altmann, E. M., & Gray, W. D. (2002). Forgetting to remember: The functional relationship of decay and interference. *Psychological science*, 13(1), 27–33. <https://doi.org/10.1111/1467-9280.00405>
- Andermane, N., Joensen, B. H., & Horner, A. J. (2021). Forgetting across a hierarchy of episodic representations. *Current Opinion in Neurobiology*, 67, 50–57. <https://doi.org/10.1016/j.conb.2020.08.004>
- Anokhin, K. V., Tiunova, A. A., & Rose, S. P. (2002). 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*, 15(11), 1759–1765. <https://doi.org/10.1046/j.1460-9568.2002.02023.x>
- Barry, D. N., & Love, B. C. (2023). A neural network account of memory replay and knowledge consolidation. *Cerebral Cortex*, 33(1), 83–95. <https://doi.org/10.1093/cercor/bhac054>
- Bartlett, F. C. (1995). *Remembering: A study in experimental and social psychology*. Cambridge University Press.
- Berman, D. E., & Dudai, Y. (2001). Memory extinction, learning anew, and learning the new: dissociations in the molecular machinery of learning in cortex. *Science*, 291(5512), 2417–2419. <https://doi.org/10.1126/science.1058165>
- Berry, J. A., & Davis, R. L. (2014). Active forgetting of olfactory memories in *Drosophila*. *Progress*

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

- in *Brain Research*, 208, 39–62. <https://doi.org/10.1016/b978-0-444-63350-7.00002-4>
- Bontempi, B., Laurent-Demir, C., Destrade, C., & Jaffard, R. (1999). Time-dependent reorganization of brain circuitry underlying long-term memory storage. *Nature*, 400(6745), 671–675. <https://doi.org/10.1038/23270>
- Bouton, M. E., & Peck, C. A. (1992). Spontaneous recovery in cross-motivational transfer (counterconditioning). *Animal Learning & Behavior*, 20, 313–321. <https://psycnet.apa.org/doi/10.3758/BF03197954>
- Brashers-Krug, T., Shadmehr, R., & Bizzi, E. (1996). Consolidation in human motor memory. *Nature*, 382(6588), 252–255. <https://doi.org/10.1038/382252a0>
- Brod, G., Werkle-Bergner, M., & Shing, Y. L. (2013). The influence of prior knowledge on memory: a developmental cognitive neuroscience perspective. *Frontiers in behavioral neuroscience*, 7, 139. <https://doi.org/10.3389/fnbeh.2013.00139>
- Corkin, S. (2002). What's new with the amnesic patient HM? *Nature reviews neuroscience*, 3(2), 153–160. <https://doi.org/10.1038/nrn726>
- Davis, P., Zaki, Y., Maguire, J., & Reijmers, L. G. (2017). Cellular and oscillatory substrates of fear extinction learning. *Nature neuroscience*, 20(11), 1624–1633. <https://doi.org/10.1038/nn.4651>
- Dudai, Y. (1996). Consolidation: fragility on the road to the engram. *Neuron*, 17(3), 367–370. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(00\)80168-3](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(00)80168-3)
- Dudai, Y. (2004a). *Consolidation*. In: *Memory from A to Z: Keywords, concepts, and beyond*. Oxford university press.
- Dudai, Y. (2004b). The neurobiology of consolidations, or, how stable is the engram? *Annual Review of Psychology*, 55, 51–86. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.55.090902.142050>
- Dudai, Y. (2012). The restless engram: consolidations never end. *Annual review of neuroscience*, 35, 227–247. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-062111-150500>
- Dudai, Y., Karni, A., & Born, J. (2015). The consolidation and transformation of memory. *Neuron*, 88(1), 20–32. <http://dx.doi.org/10.1016/j.neuron.2015.09.004>
- Dunsmoor, J. E., Niv, Y., Daw, N., & Phelps, E. A. (2015). Rethinking extinction. *Neuron*, 88(1), 47–63. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2015.09.028>
- Eichenbaum, H. (2013). What HM taught us. *Journal of cognitive neuroscience*, 25(1), 14–21. https://doi.org/10.1162/jocn_a_00285
- Gallo, F. T., Saad, M. B. Z., Silva, A., Morici, J. F., Miranda, M., Anderson, M. C., ... & Bekinschtein, P. (2022). Dopamine modulates adaptive forgetting in medial prefrontal cortex. *Journal of Neuroscience*, 42(34), 6620–6636. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0740-21.2022>
- Gamoran, A., Greenwald-Levin, M., Siton, S., Halunga, D., & Sadeh, T. (2020). It's about time: Delay-dependent forgetting of item-and contextual-information. *Cognition*, 205. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2020.104437>
- Gavrilov, V. V., Grinchenko, Y. V., & Alexandrov, Y. I. (1998). 334 Behaviorally specialized limbic cortex neurons in rats and rabbits: comparative study. *International Journal of Psychophysiology*, 1(30), 130. [http://doi.org/10.1016%2FS0167-8760\(98\)90333-6](http://doi.org/10.1016%2FS0167-8760(98)90333-6)
- Grosmark, A. D., & Buzsáki, G. (2016). Diversity in neural firing dynamics supports both rigid and learned hippocampal sequences. *Science*, 351(6280), 1440–1443. <https://doi.org/10.1126/science.aad1935>
- Guskjolen, A. J. (2016). Losing connections, losing memory: AMPA receptor endocytosis as a neurobiological mechanism of forgetting. *Journal of Neuroscience*, 36(29), 7559–7561. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.1445-16.2016>
- Hardt, O., Nader, K., & Nadel, L. (2013). Decay happens: the role of active forgetting in memory. *Trends in cognitive sciences*, 17(3), 111–120. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2013.01.001>

- Horn, G. (2004). Pathways of the past: the imprint of memory. *Nature Reviews Neuroscience*, 5(2), 108–120. <https://doi.org/10.1038/nrn1324>
- Hupbach, A., Hardt, O., Gomez, R., & Nadel, L. (2008). The dynamics of memory: Context-dependent updating. *Learning & Memory*, 15(8), 574–579. <https://doi.org/10.1101/lm.1022308>
- Josselyn, S. A., & Tonegawa, S. (2020). Memory engrams: Recalling the past and imagining the future. *Science*, 367(6473). <https://doi.org/10.1126/science.aaw4325>
- Korman, M., Raz, N., Flash, T., & Karni, A. (2003). Multiple shifts in the representation of a motor sequence during the acquisition of skilled performance. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 100(21), 12492–12497. <https://doi.org/10.1073/pnas.2035019100>
- Krakauer, J. W., Ghez, C., & Ghilardi, M. F. (2005). Adaptation to visuomotor transformations: consolidation, interference, and forgetting. *Journal of Neuroscience*, 25(2), 473–478. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.4218-04.2005>
- Kuhl, B. A., Bainbridge, W. A., & Chun, M. M. (2012). Neural reactivation reveals mechanisms for updating memory. *Journal of Neuroscience*, 32(10), 3453–3461. <https://doi.org/10.1523/jneurosci.5846-11.2012>
- Lacagnina, A. F., Brockway, E. T., Crovetti, C. R., Shue, F., McCarty, M. J., Sattler, K. P., ... & Drew, M. R. (2019). Distinct hippocampal engrams control extinction and relapse of fear memory. *Nature neuroscience*, 22(5), 753–761. <https://doi.org/10.1038/s41593-019-0361-z>
- Lau-Zhu, A., Henson, R. N., & Holmes, E. A. (2019). Intrusive memories and voluntary memory of a trauma film: Differential effects of a cognitive interference task after encoding. *Journal of Experimental Psychology: General*, 148(12), 2154. <https://doi.org/10.1037/xge0000598>
- Lechner, H. A., Squire, L. R., & Byrne, J. H. (1999). 100 years of consolidation–remembering Müller and Pilzecker. *Learning & Memory*, 6(2), 77–87.
- Matsuo, N. (2015). Irreplaceability of neuronal ensembles after memory allocation. *Cell reports*, 11(3), 351–357. <https://doi.org/10.1016/j.celrep.2015.03.042>
- McKenzie, S., & Eichenbaum, H. (2011). Consolidation and reconsolidation: two lives of memories? *Neuron*, 71(2), 224–233. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2011.06.037>
- Morris, R. G. M. (2006). Elements of a neurobiological theory of hippocampal function: the role of synaptic plasticity, synaptic tagging and schemas. *European Journal of Neuroscience*, 23(11), 2829–2846. <https://doi.org/10.1111/j.1460-9568.2006.04888.x>
- Moscovitch, M., & Nadel, L. (1998). Consolidation and the hippocampal complex revisited: in defense of the multiple-trace model. *Current opinion in neurobiology*, 8(2), 297–300. [https://doi.org/10.1016/s0959-4388\(98\)80155-4](https://doi.org/10.1016/s0959-4388(98)80155-4)
- Myers, K. M., & Davis, M. (2002). Behavioral and neural analysis of extinction. *Neuron*, 36(4), 567–584. [https://doi.org/10.1016/s0896-6273\(02\)01064-4](https://doi.org/10.1016/s0896-6273(02)01064-4)
- Nader, K. (2015). Reconsolidation and the dynamic nature of memory. *Cold Spring Harbor Perspectives in Biology*, 7(10). <https://doi.org/10.1101/cshperspect.a021782>
- Nader, K., Schafe, G. E., & Le Doux, J. E. (2000). Fear memories require protein synthesis in the amygdala for reconsolidation after retrieval. *Nature*, 406(6797), 722–726. <https://doi.org/10.1038/35021052>
- Nairne, J. S. (2010). *Adaptive memory: Evolutionary constraints on remembering*. Psychology of learning and motivation, 53. Academic Press.
- Nikitin, V. P., Solntseva, S. V., Kozyrev, S. A., & Nikitin, P. V. (2020). Long-term memory consolidation or reconsolidation impairment induces amnesia with key characteristics that are similar to key learning characteristics. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 108, 542–558. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2019.12.005>
- Nikitin, V. P., Solntseva, S. V., & Nikitin, P. V. (2019). Protein synthesis inhibitors induce both memory impairment and its recovery. *Behavioural Brain Research*, 360, 202–208. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2018.11.046>

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

- Nørby, S. (2020). Varieties of graded forgetting. *Consciousness and cognition*, 84. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2020.102983>
- de Oliveira Alvares, L., & Do-Monte, F. H. (2021). Understanding the dynamic and destiny of memories. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 125, 592–607. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2021.03.009>
- Parker, E. S., Cahill, L., & McGaugh, J. L. (2006). A case of unusual autobiographical remembering. *Neurocase*, 12(1), 35–49. <https://doi.org/10.1080/13554790500473680>
- Quiroga, R. Q., Kreiman, G., Koch, C., & Fried, I. (2008). Sparse but not 'grandmother-cell' coding in the medial temporal lobe. *Trends in cognitive sciences*, 12(3), 87–91. <https://doi.org/10.1016/j.tics.2007.12.003>
- Roediger III, H. L., Weinstein, Y., & Agarwal, P. K. (2010). *Forgetting: preliminary considerations*. In *Forgetting*. Psychology Press.
- Romero-Granados, R., Fontán-Lozano, Á., Delgado-García, J. M., & Carrión, Á. M. (2010). From learning to forgetting: behavioral, circuitry, and molecular properties define the different functional states of the recognition memory trace. *Hippocampus*, 20(5), 584–595. <https://doi.org/10.1002/hipo.20669>
- Runyan, J. D., Moore, A. N., & Dash, P. K. (2019). Coordinating what we've learned about memory consolidation: Revisiting a unified theory. *Neuroscience & Biobehavioral Reviews*, 100, 77–84. <https://doi.org/10.1016/j.neubiorev.2019.02.010>
- Ryan, T. J., Roy, D. S., Pignatelli, M., Arons, A., & Tonegawa, S. (2015). Engram cells retain memory under retrograde amnesia. *Science*, 348(6238), 1007–1013. <https://doi.org/10.1126/science.aaa5542>
- Ryan, T. J., & Frankland, P. W. (2022). Forgetting as a form of adaptive engram cell plasticity. *Nature Reviews Neuroscience*, 23(3), 173–186. <https://doi.org/10.1038/s41583-021-00548-3>
- Sangha, S., Scheibenstock, A., Martens, K., Varshney, N., Cooke, R., & Lukowiak, K. (2005). Impairing forgetting by preventing new learning and memory. *Behavioral neuroscience*, 119(3), 787–796. <https://doi.org/10.1037/0735-7044.119.3.787>
- Sara, S. J. (2000). Retrieval and reconsolidation: toward a neurobiology of remembering. *Learning & memory*, 7(2), 73–84. <https://doi.org/10.1101/lm.7.2.73>
- Schacter, D. L., & Loftus, E. F. (2013). Memory and law: what can cognitive neuroscience contribute? *Nature neuroscience*, 16(2), 119–123. <https://doi.org/10.1038/nn.3294>
- Shadmehr, R., & Holcomb, H. H. (1997). Neural correlates of motor memory consolidation. *Science*, 277(5327), 821–825. <https://doi.org/10.1126/science.277.5327.821>
- Shvyrkov, V. B. (1986). *Behavioral specialization of neurons and the system-selection hypothesis of learning*. In F. Klix & H. Hagendorf (Eds.). *Human memory and cognitive capabilities* (pp. 599–611).
- Squire, L. R. (1992). Memory and the hippocampus: a synthesis from findings with rats, monkeys, and humans. *Psychological review*, 99(2), 195–231. <https://doi.org/10.1037/0033-295x.99.2.195>
- Squire, L. R., & Zola-Morgan, J. T. (1991). The cognitive neuroscience of human memory since HM. *Annual review of neuroscience*, 34, 259–288. <https://doi.org/10.1146/annurev-neuro-061010-113720>
- Suzuki, A., Josselyn, S. A., Frankland, P. W., Masushige, S., Silva, A. J., & Kida, S. (2004). Memory reconsolidation and extinction have distinct temporal and biochemical signatures. *Journal of Neuroscience*, 24(20), 4787–4795. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.5491-03.2004>
- Teng, E., & Squire, L. R. (1999). Memory for places learned long ago is intact after hippocampal damage. *Nature*, 400(6745), 675–677. <https://doi.org/10.1038/23276>
- Tiunova, A. A., Bezryadnov, D. V., Gaeva, D. R., Solodovnikov, V. S., & Anokhin, K. V. (2020). Memory reacquisition deficit: Chicks fail to relearn pharmacologically disrupted associative

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

- response. *Behavioural Brain Research*, 390. <https://doi.org/10.1016/j.bbr.2020.112695>
- Tonegawa, S., Morrissey, M. D., Kitamura, T. (2018). The role of engram cells in the systems consolidation of memory. *Nature Reviews Neuroscience*, 19, 485–498. <https://psycnet.apa.org/doi/10.1038/s41583-018-0031-2>
- Tse, D., Langston, R. F., Kakeyama, M., Bethus, I., Spooner, P. A., Wood, E. R., ... & Morris, R. G. (2007). Schemas and memory consolidation. *Science*, 316(5821), 76–82. <https://doi.org/10.1126/science.1135935>
- Vetere, G., Restivo, L., Novembre, G., Aceti, M., Lumaca, M., & Ammassari-Teule, M. (2011). Extinction partially reverts structural changes associated with remote fear memory. *Learn Mem*, 18(9), 554–557. <https://doi.org/10.1101/lm.224671>
- Weber, A., Prokazov, Y., Zuschratter, W., & Hauser, M. J. (2012). Desynchronisation of glycolytic oscillations in yeast cell populations. *PLoS ONE*, 7(9). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0043276>
- Weible, A. P., Rowland, D. C., Pang, R., & Kentros, C. (2009). Neural correlates of novel object and novel location recognition behavior in the mouse anterior cingulate cortex. *Journal of neurophysiology*, 102(4), 2055–2068. <https://doi.org/10.1152/jn.00214.2009>
- Yang, Q., Zhou, J., Wang, L., Hu, W., Zhong, Y., & Li, Q. (2023). Spontaneous recovery of reward memory through active forgetting of extinction memory. *Current Biology*, 33(5), 838–848. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2023.01.022>

Поступила в редакцию: 27.07.2023

Поступила после рецензирования: 18.08.2023

Принята к публикации: 21.08.2023

Заявленный вклад авторов

Созинов Алексей Александрович – работа с источниками, написание текста статьи;
Александров Игорь Олегович – работа с источниками, анализ содержания статьи;
Горкин Александр Георгиевич – работа с источниками, анализ содержания статьи;
Греченко Татьяна Николаевна – работа с источниками, анализ содержания статьи;
Александров Юрий Иосифович – работа с источниками, написание текста статьи, анализ ее содержания.

Информация об авторах

Созинов Алексей Александрович – кандидат психологических наук, научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт психологии Российской академии наук, г. Москва, Российская Федерация; Web of Science ResearcherID: G-3419-2014; Scopus Author ID: 36891272000; РИНЦ Author ID: 130324; SPIN-код РИНЦ: 7859-1447; ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-0594-2844>; e-mail: sozinovaa@ipran.ru

Александров Игорь Олегович – доктор психологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт психологии Российской академии наук, г. Москва, Российская Федерация; Web of

ПСИХОФИЗИОЛОГИЯ, ИССЛЕДОВАНИЕ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

Science ResearcherID: I-4222-2016; Scopus Author ID: 7103073700; РИНЦ Author ID: 71531; SPIN-код РИНЦ: 3800-0686; ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0003-0768-8322>; e-mail: almax2000@inbox.ru

Горкин Александр Георгиевич – доктор биологических наук, старший научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт психологии Российской академии наук, г. Москва, Российская Федерация; Web of Science ResearcherID: G-3317-2014; Scopus Author ID: 6601952180; РИНЦ Author ID: 75509; SPIN-код РИНЦ: 3963-5307; ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0001-5493-945X>; e-mail: agorkin@yandex.ru

Греченко Татьяна Николаевна – доктор психологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт психологии Российской академии наук, г. Москва, Российская Федерация; Web of Science ResearcherID: F-3598-2014; Scopus Author ID: 7004534958; РИНЦ Author ID: 74404; SPIN-код РИНЦ: 9909-1955; ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0001-7361-4714>; e-mail: grecht@mail.ru

Александров Юрий Иосифович – академик Российской академии образования, заведующий лабораторией, Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Институт психологии Российской академии наук, г. Москва, Российская Федерация; профессор, Федеральное государственное автономное образовательное учреждение высшего образования Национальный исследовательский университет «Высшая школа экономики», г. Москва, Российская Федерация; Web of Science ResearcherID: O-6826-2015; Scopus Author ID: 7005342266; РИНЦ Author ID: 74403; SPIN-код РИНЦ: 7959-2034; ORCID ID: <https://orcid.org/0000-0002-2644-3016>; e-mail: yuraalexandrov@yandex.ru

Информация о конфликте интересов

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.