



# ВОСПРОИЗВЕДЕНИЕ СПЕЦИФИЧЕСКИХ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТЕЙ АКТИВНОСТИ НЕЙРОНОВ В МОЗГЕ И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ ДЛЯ КОГНИТИВНЫХ ПРОЦЕССОВ

**СВАРНИК О.Е.**

*Институт психологии РАН (ФГБОУН «ИП РАН»), г. Москва, Российская Федерация*

*ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0439-4532>, e-mail: [svarnikoe@ipran.ru](mailto:svarnikoe@ipran.ru)*

Неоднократно было показано, что у животных в периоды их относительной моторной неактивности (между побежками, например, или при замедлении побежки) в мозге наблюдается воспроизведение специфических последовательностей активности тех же нейронов и в том же порядке (иногда в строго обратном), что и в процессе реального выполнения поведенческих актов. Такие реактивации были названы «реплеи» (replays) или «проигрывания». Аналогичное воспроизведение активности нейронных паттернов мозга наблюдается и в периоды сна, что часто связывают с наличием сновидений и феноменом «улучшения» памяти. Первоначально такие «спонтанные» реактивации были продемонстрированы в гиппокампе для нейронов, специфических в своей активности относительно мест в пространстве. Позже выяснилось, что то же самое обнаруживается и в коре, и в подкорковых структурах, например, в стриатуме. Феномен воспроизведения паттернов нейронной активности предположительно лежит в основе реорганизации и консолидации памяти (т. е. ее стабилизации). «Спонтанные» реактивации наблюдаются также непосредственно перед выполнением того или иного поведения и, по-видимому, лежат в основе перебора вариантов будущего поведения при принятии решения. Приводимые в данном обзоре данные позволяют предположить, что то, что считается «спонтанной» активностью мозга, является естественным процессом непрерывной актуализации имеющихся частей индивидуального опыта для будущих взаимодействий в среде. Активность мозга представляет собой непрерывную смену активных нейронных групп, частота «спонтанного» воспроизведения которых предположительно зависит от времени, прошедшего с момента возникновения именно такой комбинации нейронов при консолидации и реконсолидации памяти. Изучение «спонтанных» активаций мозга — сравнительно новая область нейронауки, и их природа и значение требуют дальнейших исследований.

**Ключевые слова:** мозг, активность нейронов, психические процессы, сон, принятие решений, память, опыт.

**Финансирование.** Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ) в рамках научного проекта №20-113-50099.

**Благодарности.** Особенная благодарность Е.А. Кузиной и А.А. Цессарскому за ценные замечания и полезные комментарии.

**Для цитаты:** Сварник О.Е. Воспроизведение специфических последовательностей активности нейронов в мозге и его значение для когнитивных процессов // Экспериментальная психология. 2022. Том 15. № 1. С. 33—55. DOI: <https://doi.org/10.17759/expsy.2022150103>



# REPLAY OF SPECIFIC SEQUENCES OF NEURONAL ACTIVITY IN THE BRAIN AND ITS SIGNIFICANCE FOR COGNITIVE PROCESSES

OLGA E. SVARNIK

*Institute of Psychology RAS, Moscow, Russia*

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0439-4532>, e-mail: [svarnikoe@ipran.ru](mailto:svarnikoe@ipran.ru)

It has been repeatedly shown in animals that during periods of their relative motor inactivity (between runs, for example, or when the pace slows down), there is reactivation of specific sequences of activity of the same neurons and in the same order (sometimes in exactly the opposite order) as in the process of actually performing behavioral acts. Such reactivations were called “replays”. Similar neuronal reactivations in the brain are observed during periods of sleep, that is often associated with the presence of dreams and the phenomenon of “improving” memory. Initially, such “spontaneous” reactivations were demonstrated in the hippocampus for neurons specific in their activity in relation to various places. Later it turned out that the same thing is found in the cortex and in subcortical structures, for example, in the striatum. The phenomenon of neuronal replays presumably underlies the reorganization and consolidation of memory (i.e. its stabilization). “Spontaneous” reactivations are also observed immediately before the performance of a particular behavior and, apparently, underlie selection for future behavior during decision-making. The data presented in this review suggest that what is considered “spontaneous” brain activity is a natural process of continuous updating of existing elements of individual experience for future interactions in the environment. Brain activity is a continuous change of active neuronal groups, and the frequency of “spontaneous” replays, presumably, depends on the time that has elapsed since the appearance of exactly such a combination of neurons during the consolidation and reconsolidation of memory. The study of “spontaneous” brain activations is a relatively new field of neuroscience, and their nature and significance require further research.

**Keywords:** brain, neuronal activity, mental processes, sleep, decision-making, memory, experience.

**Funding.** The reported study was funded by Russian Foundation for Basic Research (RFBR), project number 20-113-50099.

**Acknowledgements.** I am grateful to E.A. Kuzina and A.A. Tsessarsky for discussion and comments on the manuscript.

**For citation:** Svarnik O.E. Replay of Specific Sequences of Neuronal Activity in the Brain and its Significance for Cognitive Processes. *Экспериментальная психология = Experimental Psychology (Russia)*, 2022. Vol. 15, no. 1, pp. 33–55. DOI: <https://doi.org/10.17759/exppsy.2022150103> (In Russ.).

## Специфичность нейронной активности относительно поведения

Появление возможности регистрировать электрическую импульсную активность нейронов (генерацию потенциалов действия) у животных в свободном поведении привело к открытию нейронной поведенческой специализации. Это явление заключается в том, что нейрон повышает частоту генерации потенциалов действия при выполнении животным определенной деятельности, т. е. при изменении специфических отношений между организмом и средой [подробнее, см.: 1; 11]. К настоящему моменту обнаружено огромное число самых разных специализаций нейрона: например, нейроны различных мест пространства у животных [76] и у человека [38], нейроны «знаний» об определенных людях, животных, объектах, концептах [например: 45; 85] и в целом о практически любых поведенческих

актах [например: 1; 86]. Фактически, особенности имеющегося опыта у организма можно установить по тому, какие нейронные специализации можно у него обнаружить в соответствующих ситуациях. Установление явления специализации нейронов позднее позволило обнаружить, что в мозге происходят постоянные реактивации самых различных нейронов и вне того поведения, с которым они специфически связаны. При этом характеристики их реактивации вне «своего» поведения, в частности частота активности, отличаются от тех, которые наблюдаются при активациях во время осуществления поведения.

### **Воспроизведение активности нейронов вне своего специфического поведения: сон**

Еще в 1973 г. было установлено, что нейроны, активность которых связана с выполняемым поведением, продолжают свои активации и в последующих периодах, например, во сне [86]. Большинство работ по изучению воспроизведения нейронной активности вне видимого поведения и тогда, и сейчас посвящены «нейронам места» — нейронам, чья активность специфическим образом связана с определенными местами в пространстве [75]. Каждый раз, когда животное находится в некотором месте пространства, нейрон, специфический к данному месту, генерирует потенциалы действия. Если, например, организм движется по линейному треку, то активность одних нейронных групп (специфичных для одной «точки» пространства) сменяется другими. Таким образом, можно, установив пространственную специфичность разных нейронов конкретного организма, точно сказать, где находится этот организм, не видя его в пространстве, а только наблюдая за активностью его нейронов с ранее установленной специализацией. Аналогично можно установить, куда и по какой траектории он перемещается.

Впервые реактивации нейронных групп были показаны у крыс после пищевого поведения в экспериментальном боксе, где еда разбрасывалась случайно [82]. В таком пищевом поведении выбиралась пара гиппокампальных нейронов «места» с неперекрывающимися специфическими «полями», и регистрация этих нейронов продолжалась и в периоды сна. Было показано, что если в последующие дни ограничить животному посещение одного «поля», но не другого, то в последующий период сна только нейрон того «места», которое животное посещало, увеличивает свою частоту активаций, но не второй нейрон из этой пары, специализированный относительно того места, которое было ограничено к посещению [82].

В дальнейшем было показано, что может воспроизводиться не просто активность каких-то специфических нейронов, а определенная организация их активности. Например, скоординированная активность нейронных пар области СА1 гиппокампа, сложившаяся в период обучения, воспроизводится и в последующий период сна [см. например: 97]. При регистрации нейронной активности у животных реактивации специфических нейронных групп во сне после обучения были продемонстрированы как во время медленно-волнового сна [66; 97], так и во время стадии «быстрых движений глаз» [67], однако корреляция нейронной активности между поведением и медленно-волновым сном гораздо выше, чем между поведением и сном «быстрых движений глаз» [63]. Это, по-видимому, может лежать в основе того, что разные периоды сна различаются по степени связанности снов с реальными событиями периодов бодрствования. Например, у людей медленно-волновой сон характеризуется в большей степени логичными и реальными событиями, чем сон «быстрых движений глаз» [55].

Вероятность совместной реактивации (в периоды до 50 мсек) пары нейронов области СА1 гиппокампа (а также СА1-СА3 нейронных пар), имеющих специфические активации



в соседних точках пространства, возрастает в периоды сна после сессии исследования нового пространства по сравнению с периодом сна до этого исследования, причем чем чаще эти места посещались животным, тем больше обнаруживалось таких реактиваций во сне [79]. Интересно, что после обучения степень реактивации мозга в период сна «быстрых движений глаз» может напрямую зависеть от успешности приобретения зрительно-моторного навыка [82]. Число воспроизведений во время сна позволяет предсказывать успешность последующего воспроизведения навыка поиска целевых местоположений у крыс [37].

С одной стороны, нейронные реактивации во время сна связывают с феноменом сновидений. Так же как реактивации нейронных паттернов выявляются преимущественно в первый период сна у животных, а затем эффект совместной активности постепенно снижается с каждым последующим периодом сна [97], так и у людей сновидения связаны в большей степени с событиями того дня, который непосредственно предшествует анализируемому периоду сна [21]. С другой стороны, нейронные реактивации в периоды сна предположительно лежат в основе явления улучшения памяти после сна. Это было многократно показано в психологии для разных форм памяти: декларативной, перцептивной, моторной [35; 65; 92].

Воспроизведение нейронных паттернов активности во сне показано не только для нейронов «места» и не только в гиппокампе. Ускоренное воспроизведение последовательности активаций нейронов, специфических для определенных мест пространства, было также продемонстрировано во время сна и в префронтальной коре [41]. В префронтальной коре в периоды сна также были обнаружены реактивации нейронных последовательностей, наблюдавшиеся в большей степени после усвоения правила выбора того или иного рукава лабиринта, но не до того, как правило было усвоено [84]. У певчих птиц (зебровых амадин) в периоды сна после дневного исполнения видовой песни также наблюдались реактивации специфических последовательностей нейронов вокального центра, соответствующих реальным последовательностям, регистрируемым во время исполнения этой песни [28]. Нейроны пириформной коры, активность которых была специфична к определенным запахам, при предъявлении этого запаха во время сна в последующий период медленно-волнового сна периодически повышали свои активации, по крайней мере в ближайшие 30 минут (дольше регистрации не проводились) [96].

Феномен реактивации во время сна также удается обнаружить у человека с помощью методов регистрации суммарной активности мозга, в том числе опосредовано с помощью методов, регистрирующих метаболическую активность. Испытуемые, обучавшиеся задаче выполнения действия в ответ на сигнал, демонстрировали сходный паттерн активации мозга (выявленный с помощью позитронно-эмиссионной томографии), как при выполнении этой задачи, так и во время сна быстрых движений глаз после тренировки этого навыка [71]. Во время медленно-волнового сна после обучения навигации в виртуальном городе у испытуемых наблюдалась реактивация (оцениваемая по мозговому кровотоку с помощью функциональной магнитно-резонансной томографии) тех зон мозга, которые были активны во время самой навигации, причем чем выше было совпадение этих активностей, тем лучше испытуемые справлялись с навигацией на следующий день [83]. Регистрация с помощью электроэнцефалограммы позволила обнаружить определенные стабильные последовательности в нейронной активности (опосредовано, по высокочастотным событиям в гамма-диапазоне) в коре головного мозга, как во время периодов бодрствования, так и во время последующего сна [59].

Если во время сна усиливать воспроизведение активности определенной нейронной группы, то это приводит к улучшению воспроизведения именно того опыта или той памяти, нейронная группа которых воспроизводила свои активности. Это было показано как на животных, так и на людях. Когда крыс обучали ассоциировать определенные звуки с получением пищи в определенных местах, то предъявление конкретного звука в период медленно-волнового сна приводило к воспроизведению активности нейронов именно того места в пространстве, где была еда [18]. Аналогичные результаты с улучшением воспроизведения памяти животных были получены и для случаев направленной реактивации с помощью запаха во время медленно-волнового сна [15]. У человека также были продемонстрированы похожие феномены [см., например: 87]. Нейронные реактивации во сне могут приводить к возникновению «ложной» памяти у людей. Когда испытуемые обучались ассоциировать определенные звуковые комбинации с эмоциональными лицами, то подача этих же звуковых сигналов в фазу быстрых движений глаз (во время периода сна, следующего за обучением) приводила как к улучшению распознавания при последующем тесте, так и к возникновению «ложной» памяти, причем подача этих звуковых сигналов во время другой стадии сна не давала такого эффекта [90].

Таким образом, в периоды сна паттерны нейронной активности воспроизводятся, причем воспроизводятся как в медленно-волновом периоде, так и в периоды быстрых движений глаз. Уже накоплено достаточно свидетельств того, что такая активность лежит в основе феномена сновидений. Можно предполагать, что проигрывание нейронной активности во время сна способствует оптимизации нейронных взаимодействий и состава нейронных групп и улучшению воспроизведения памяти в дальнейшем.

### **Воспроизведение активности нейронов вне их специфических актов поведения: периоды относительной неподвижности**

Нет ничего удивительного в том, что «спонтанная» активность вне поведения обнаруживается не только в периоды сна, но и в периоды относительно спокойного бодрствования, когда животные не перемещаются в пространстве. Впервые такие данные были получены на крысах, которые, перемещаясь по линейному треку, оставались относительно неподвижны в концах этого трека (эти остановки могли сопровождаться грумингом или потреблением еды). В эти моменты активность нейронов гиппокампа представляла собой те же последовательности нейронных групп, которые наблюдались во время реальных перемещений, только в обратном порядке [43]. Позднее было показано, что проигрывание нейронной активности может происходить и в прямом, и в обратном порядке [32; 27]. Интересно, что проигрывания во сне не демонстрируют такого разнообразия: во сне встречается только прямой порядок [31]. Анализ реконструкций траекторий животного по активности его гиппокампальных клеток говорит о том, что отдельные активации нейронов «места» вне этого «места» случаются во время всех остановок и замедлений и могут происходить в моменты максимального удаления от своих «полей» [101]. Однако чаще всего во время реактиваций как коротких, так и длинных траекторий реактивация последовательности начинается с нейрона ближайшего «места» [29]. В то же время реактивация нейронных последовательностей, соответствующих одной обстановке, может возникать и в совершенно иной обстановке [60]. Реактивации последовательностей были также показаны в открытом поле [см., например: 56].

Частота активности нейронов при таких воспроизведениях во время остановок остается относительно невысокой, реактивация, как правило, содержит только 1–3 спайка каждого



нейрона и занимает меньше секунды [43]. Было показано, что активность нейронов в периоды относительной неподвижности сжата во времени: скорость проигрывания в такие периоды в 15–20 раз выше, чем во время реального перемещения [см., например: 29], при этом скорость воспроизведения в периоды сна в большей степени соответствует реальной [67].

Были описаны воспроизведения нейронной активности, специфической для самых разных мест трека, в процессе перемещения по этому треку [29], а также даже при нахождении в другом пространстве [69]. Неоднократно отмечалось, что реактивации во время периодов неактивности животного характерны не только для областей гиппокампа и что воспроизведение нейронных паттернов может наблюдаться во многих, если не во всех, областях мозга [см., например: 22]).

Таким образом, можно говорить о том, что воспроизведение нейронных активаций или реактивации во сне или в периоды бодрствования являются неотъемлемой частью функционирования здорового мозга.

### **Связь реактиваций нейронных последовательностей с формированием памяти**

Реактивации нейронных групп непосредственно связаны с процессами научения и формированием памяти. По мере обучения реактивации в периоды отдыха становятся более сходными с реальными активациями во время предшествующих им побегов [56]. При последовательных помещениях животного в одну и ту же обстановку было замечено, что реактивации достоверно снижены после самой первой поведенческой сессии дня, но затем проявляются стабильно [60]. Также известно, что высокочастотные пульсации (как, вероятно, и лежащие в их основе повторные реактивации нейронных специфических паттернов) являются необходимым звеном для формирования памяти. Было показано, что селективное подавление таких пульсаций после обучения приводит к нарушениям памяти относительно задачи пространственной навигации [см., например: 48]. Подавление активности нейронов области СА3 гиппокампа у трансгенных мышей в течение четырехнедельного периода после обучения условнорефлекторному замиранию приводит к ухудшению памяти об опасной обстановке, а также к снижению выраженности высокочастотных осцилляций и реактиваций специфических нейронных пар области СА1 гиппокампа во время состояний сна или спокойного бодрствования [74]. Нарушения, как нейронных реактиваций, так и памяти, наблюдаются у мышей, подверженных судорожной активности [93], которая, по видимому, может «стирать» необходимые пространственно-временные паттерны, поскольку это состояние характеризуется высокочастотной активностью больших массивов нейронов. Было также отмечено, что у пожилых крыс, демонстрирующих ухудшения памяти в пространственных задачах, наблюдается снижение выраженности реактиваций специфических нейронных последовательностей в гиппокампе во время периодов спокойного бодрствования после тренировки, причем чем лучше воспроизводилась последовательность, тем лучше впоследствии оказывалась память [46]. В настоящее время многие авторы сходятся в том, что проигрывание нейронной активности имеет важное значение для консолидации памяти [см., например: 78].

Формирование нового опыта у живых организмов происходит не «с чистого листа». В любой момент времени существуют определенные ожидания, касающиеся следующего момента времени, которые базируются на предыдущем опыте. Обучение начинается с момента, когда такие ожидания не оправдываются и оценка текущей ситуации приходит

в рассогласование с предыдущим опытом. Иначе говоря, когда старый опыт не позволяет достичь положительного результата в новой ситуации, это предположительно может приводить к «вовлечению в поиски решения» всё большего числа нейронов. Так, например, при анализе поведенческих актов во время игры в крестики-нолики за некоторое время до реализации того или иного нового хода игры (реализации нового знания) у испытуемых происходит увеличение вариативности состава актуализированной совокупности уже существующих компонентов опыта [2]. Таким образом, можно предположить, что многие (если не все) виды обучения связаны с реактивацией и реорганизацией предыдущего опыта. Новая память не может быть приобретена без реактивации предыдущей памяти и базируется на предыдущей памяти [см., например: 72]). Это необходимо учитывать при проведении экспериментальных исследований нейронных механизмов обучения и формирования индивидуального опыта. В таких работах часто рассматривают обучение только одному виду поведения/навыка/знания и, соответственно, активные при этом обучении нейронные группы относят к формируемому элементу опыта. Следовательно, предполагается, что эти нейроны и претерпевают консолидационные процессы. На самом же деле группа активных при обучении нейронов не однородна и включает в себя и нейроны уже имеющегося опыта, и они должны претерпевать процессы реконсолидации [36]. Многократно было показано на поведенческом уровне, что последовательное формирование нескольких навыков в определенном временном интервале может приводить к так называемой интерференции [см., например: 10], что свидетельствует в пользу наличия перекрывающихся на одном и том же нейронном субстрате процессов реактивации имеющегося опыта.

В экспериментах, где последовательно формируются несколько навыков, обнаруживается, что при формировании второго навыка активации нейронов зависят от того, какой опыт формировался первым и как он формировался [см., например: 5]. Если животных обучать инструментальному навыку нажатия на педаль постадийно (т. е. на каждом этапе подкрепляя промежуточное поведение) или за одну стадию (подкрепляя только нажатия на педаль), то при формировании второго навыка окажется, что число активировавшихся нейронов (оцениваемых по экспрессии раннего гена *c-fos*) в этих двух случаях будет различаться [8].

Выявление феномена реактивации нейронов первого навыка при формировании второго существенно упрощается, если в качестве первого используется навык, базирующийся на известном нейронном субстрате. В этом качестве может применяться навык использования вибрисс у грызунов. Известно, что навыки использования вибрисс обеспечиваются, в частности, нейронами бочонковых полей соматосенсорной коры, причем если используются вибриссы правой вибриссной подушки, то такое поведение сопровождается активацией нейронов бочонкового поля левого полушария [51], и наоборот. В экспериментах Сварник и др. [9] животных сначала обучали инструментальному питьевому поведению, требующему использования левых или правых вибрисс (вибриссный навык), а затем пищеводобывательному навыку нажатия на педаль, не требующему использования вибрисс. Было установлено, что у животных, предварительно обучавшихся инструментальному питьевому (вибриссному) навыку, обучение пищеводобывательному навыку вызывает экспрессию *c-Fos* в достоверно большем числе нейронов бочонкового поля, чем в аналогичной области контрольных животных, обучавшихся предварительно только неинструментальному питьевому навыку. Эти данные позволяют предположить, что активация экспрессии *c-Fos* происходила и в тех нейронах, которые уже являлись специализированными относительно первого, вибриссного, навыка. Таким образом, было установлено, что при формировании



второго навыка происходит активация нейронов, связанных с выполнением первого навыка, даже если данные навыки принадлежат к разным доменам опыта [9].

При обучении в имеющиеся реактивированные пространственно-временные паттерны активности могут вмешиваться своей активностью и, по-видимому, вмешиваются, молодые нейроны, образованные в процессе так называемого взрослого нейрогенеза [см., например: 42]. Эти новые нейроны могут добавляться к уже существующим нейронным группам [1]. В пользу этого свидетельствует, в частности, и то, что блокада реактиваций именно новых нейронов во время периода «сна быстрых движений глаз» после формирования новой памяти приводит к существенному ухудшению возможности воспроизведения данной памяти в дальнейшем [64]. Неоднократно продемонстрированная повышенная вероятность активации новых нейронов приводит к тому, что, с одной стороны, эти нейроны становятся основой для формирования нового опыта (предположительно внося вклад в разнообразие ориентировочно-исследовательского поведения при научении), а с другой стороны, вмешиваясь своей активностью в существующие пространственно-временные паттерны активности, эти нейроны мешают поддержанию стабильной памяти [см., например: 13].

Таким образом, можно говорить о том, что воспроизведение сложившихся нейронных паттернов является необходимым условием как формирования, так и поддержания памяти.

### **Воспоминание — воспроизведение активности определенной нейронной группы**

Если память — это определенная нейронная группа, связанная своей активностью с определенным элементом опыта, то воспоминание — это реактивация этой группы почти в том же составе, как и при приобретении этой памяти. Это удалось продемонстрировать при регистрации отдельных нейронов у человека. Испытуемые сначала просматривали различные десятисекундные видеотрекеры, а затем должны были припомнить эти видеотрекеры. Например, для «нейрона Симпсонов» (нейрон специфически активировался с высокой частотой при просмотре эпизода из мультфильма «Симпсоны») была обнаружена высокочастотная активность в те моменты, когда испытуемый осознанно вспоминал об этом видеотрекере и проговаривал это [45]. В похожих экспериментах испытуемые должны были сначала перемещаться в виртуальной компьютерной реальности (симуляция улиц и зданий), а затем воспроизводить имеющиеся в памяти эпизоды, связанные с этим городским пространством. В этих случаях воспроизведения эпизодической памяти также сопровождалась реактивациями специфических нейронных групп гиппокампа, энторинальной коры и миндалины, связанных с определенными местами данного пространства [73].

Однако необходимо отметить, что во всех подобных экспериментах наблюдаются отдельные реактивации специфических нейронов и вне осознанного воспоминания. В исследовании, в котором испытуемым предъявляли изображение Дженнифер Энистон и обнаружили нейроны, специфически активные при предъявлении почти любых изображений этой актрисы, были отмечены нейроны, которые генерировали отдельные потенциалы действия (низкочастотные активации) непосредственно до начала появления изображения на экране [85]. Аналогичным образом можно отметить, что нейрон «Симпсонов» активируется с низкой частотой время от времени в течение довольно длительного периода припоминания иных просмотренных видеотрекеров у испытуемого, и частота активности этого специфического нейрона увеличивается в разы непосредственно перед осознанным припоминанием [45]. Исследования пациентов с амнезией показали, что у людей, по-видимому, всегда

наблюдаются своего рода реактивации образов. Так, например, испытуемые, игравшие некоторое время в Тетрис, сообщали о повторяющихся образах этой игры в периоды и после игры, причем такой же эффект наблюдался и у пациентов с двухсторонним повреждением медиальной височной доли, приведшим к развитию амнезии, хотя они не помнили даже самого факта игры [91].

Не так давно были получены свидетельства в пользу того, что у человека подобные реактивации нейронной активности, лежащие в основе припоминаний, можно продемонстрировать и с помощью регистрации суммарной активности мозга. В записи магнитоэнцефалограммы удавалось обнаруживать определенные паттерны активности, соответствующие отдельным элементам коротких видеозаписей, демонстрируемым испытуемым во время регистрации активности [98]. Припоминание этих видеофрагментов на следующий день сопровождалось последовательной реактивацией паттернов, соответствующих элементам видео, причем воспроизведение происходило в 60 раз быстрее. Направление последовательности реактивации отдельных элементов (вперед или назад по видеофрагменту) зависело от поставленной задачи: надо было вспомнить, либо что предшествовало, либо что следовало за тем эпизодом, который был предложен испытуемому в качестве напоминания. Если испытуемые очень хорошо помнили видеофрагменты, тогда реактивация выглядела синхронным воспроизведением тех паттернов, которые соответствовали элементам фрагмента [98].

Можно предположить, что реактивации специфических нейронных групп — это вообще непрерывный процесс с неизвестными временными закономерностями и только часть этих реактивации при определенных пороговых значениях частоты активности «достигает нашего сознания», что принято называть воспоминанием или точнее осознанным воспоминанием. Такая картина предполагает, что можно говорить о неосознаваемых, или неосознанных, припоминаниях. Что касается осознанных воспоминаний, то они сопровождаются такой же частотой нейронной активности, которая наблюдается и при реальном «проживании» этого опыта.

### **Воспроизведение активности нейронов имеющегося опыта при принятии решения**

Воспроизведение активности нейронов, специализированных относительно поведения в определенной задаче, неоднократно было показано во время периодов задержки, требующих поддержания памяти между какими-либо ключевыми событиями для последующего принятия решения. Например, такие данные об активности нейронов были получены в срединной височной области у обезьян для периодов между демонстрацией зрительного целевого объекта и тестового объекта [20]; в гиппокампе у крыс между презентацией запаха-образца и тестового запаха [68] или между предъявлением объекта и ассоциированного (или неассоциированного) с ним запаха [69].

Процесс принятия решений, по-видимому, всегда требует некоторого «проигрывания в уме» или реактивации нейронов индивидуального опыта. Так, например, в задаче, где кролик должен был выбирать для нажатия одну или другую педаль, было показано, что непосредственно перед открытием заслонки, закрывающей педали, происходит реактивация тех нейронов, которые специализированы относительно данного поведения нажатия на педаль. Наборы активирующихся нейронов при актуализации систем «во внутреннем плане» и реализации «внешнего» поведения хотя и перекрывались, но оказались не идентичны [7]. В задаче выбора направления у крыс в Т-образном лабиринте было продемонстрировано,



что нейроны вентрального стриатума, имеющие специфические активации при пищевом подкреплении, активируются и в точках принятия решения перед поворотом направо или налево, причем частота их активации выше, чем у нейронов, не имеющих таких специфических активаций при предъявлении пищи [94]. В похожей задаче было отмечено, что скоординированность активаций нейронов во время высокочастотных осцилляций выше в случае последующих актов-побежек в правильном направлении, чем в случае неправильных актов [89]. Также было показано, что еще за некоторое время до принятия решения по активности нейронов можно узнать, какое решение будет принято. Например, по активности нейронов в среднем треке перед точкой принятия решения, в которой можно повернуть направо или налево [99]. Также воспроизведения самых разных мест изученного трека наблюдается при перемещении по сложным трекам [29] и во время бега в колесе, расположенном в треке [80].

Предположительно, и в процессе выполнения задачи, и вне периода непосредственного выполнения задачи, воспроизведение нейронных паттернов активности вносит вклад в возможность подстраивать свои решения под текущую ситуацию, т. е. вести себя более адаптивно. В одном исследовании [39] испытуемым было необходимо, перемещаясь в пространстве компьютерной игры, попадать в определенные места, помеченные какими-то изображениями, например, изображением лягушки или дорожным знаком. При этом у испытуемых с помощью магнитоэнцефалографии регистрировали суммарную активность мозга в процессе решения задачи. Испытуемые демонстрировали разный уровень адаптивности при выборе решения, если условия задачи менялись в аспекте времени, пространства или ценности награды. Большая адаптивность оказалась связана с большим числом проигрываний различных возможных траекторий перемещения в процессе выполнения задачи. Менее «гибкие» испытуемые, наоборот, больше проигрывали те траектории, которые они выполняли в прошлом, причем эти траектории проигрывались во время периодов отдыха между отдельными попытками. Полученные результаты демонстрируют нейронные механизмы различных стратегий принятия решений, которые основаны на проигрывании имеющегося опыта либо в процессе реального времени, либо в качестве воспоминаний.

Неоднократно было показано, что блокада, например, натриевых каналов, или оптогенетическая блокада активности, не дающая возможности генерации потенциалов действия, приводит к невозможности принятия правильного решения при выполнении задачи отставленного выбора-(не)по-образцу или невозможности поддержания рабочей памяти. Принятие решения животными в этих случаях осуществляется случайным образом [см., например: 52].

Таким образом, процесс принятия решений — это перебор (последовательный или одновременный) активаций различных нейронных групп, т. е. имеющихся элементов опыта за счет их актуализации.

### **«Спонтанная» активность мозга**

Большая часть экспериментальных работ в психофизиологии и когнитивной нейронауке традиционно заключается в предъявлении испытуемым или экспериментальным животным зрительного, слухового или какого-либо еще экспериментального («стимульного») материала. При этом период, непосредственно предшествующий предъявлению, считается контрольным периодом, относительно которого детектируется изменение активности мозга в связи с предъявленным материалом. Такой подход в целом согласуется с представлением об информации, попадающей в голову через органы чувств, что блестяще описано

Карлом Поппером как «бадеиная теория» [6], и «обрабатывающейся» там сложным образом. Однако в настоящее время появляется все больше работ, описывающих функционирование мозга как перебор, основанных на прежнем опыте и актуализированных предсказаний возможных будущих соотношений со средой [см., например: 16; 100; 26], хотя эту идею нельзя назвать новой [см., например: 4; 11; 1; 23]. Другими словами, непрерывная реактивация самых разных нейронных групп имеющегося у индивида опыта является нормой для здорового функционирующего мозга.

Можно предположить, что воспроизведение активности — это внутреннее свойство нейронов. Эксперименты с изоляцией отдельных нейронов убедительно показывают, что генерация потенциала действия нейроном — процесс, наблюдаемый даже в полной изоляции нейрона от других клеток. В настоящее время накоплено большое количество данных, свидетельствующих в пользу того, что в головном мозге млекопитающих имеются нейроны, демонстрирующие так называемую «спонтанную», т. е. не вызванную внешними воздействиями, активность [см., например: 54]; изначально такие нейроны были описаны у беспозвоночных [14]). Такая активность может обнаруживаться и при блокаде синаптической передачи, и при полной изоляции отдельного нейрона. Такое явление наблюдается не только у нейронов, связанных с регуляцией определенного ритма. Многие нейроны являются «автоактивными» и генерируют потенциалы действия в отсутствие синаптического влияния, при этом известно, что импульсная активность нейронов зависит от недавней истории его активностей [47]. И на изолированных нейронах человека было показано, что они способны активироваться без влияния соседних клеток [62].

Обнаружилось, что реактивация нейронных групп или воспроизведение определенных пространственно-временных паттернов происходит и под наркозом. Так, при соматосенсорной или слуховой стимуляции крыс, находящихся под уретановым наркозом, выявлялись специфические пространственно-временные паттерны активности в соматосенсорной и слуховой коре, которые затем спонтанно воспроизводились [19].

Имея в виду такую картину, можно предположить, что не бывает «вызванной» активности нейронных групп, а увеличение активности после, например, предъявления чего-либо испытуемому, скорее связано с рассогласованием в предложенной мозгом «модели» соотношения организма со средой [1]. В свете таких представлений так называемая «спонтанная» активность мозга (т. е. вне очевидного поведения) перестает быть случайной и требует анализа закономерностей организации нейронной активности не только после ситуаций предъявления, но и в любой другой период времени.

### **Реактивации нейронной активности как воображение и предвидение будущего**

Согласно общепринятой точке зрения те или иные версии будущего (возможных соотношений организма со средой) мозг выдвигает на основании уже имеющегося опыта. Судя по экспериментальным данным [34; 49], продолжающаяся активность нейронов, основанная на уже имеющемся опыте, может представлять собой последовательности, которые будут рекрутированы для какого-то еще не встреченного пространства или ситуации. Данные, показывающие, что у крыс предпроигрывается нейронная активность не известного им места, где они видят еду, свидетельствуют в пользу того, что такие проигрывания могут быть конструированием возможных будущих событий [77]. Судя по всему, проигрывания нейронной активности не являются просто «пассивным эхом» пережитого опыта: крысы могут воспро-



изводить нейронные последовательности в таком порядке, который им не случилось переживать, кроме того, не наблюдается такой закономерности, что чем ближе к текущему моменту переживалась побежка, тем больше вероятность ее воспроизведения [50].

Любые виды мыслительной деятельности или воображения, по-видимому, также сопровождаются реактивацией нейронных групп, специализированных относительно того опыта, который мысленно воспроизводится. Картирование активности мозга человека показывает, что существует сходство паттернов активации мозга при сознательном воображении моторных действий и их реальном выполнении [58]. На обезьянах было показано, что активность нейронов дорзальной премоторной коры при наблюдении за выполнением последовательности действий кем-то другим и при собственном выполнении такой последовательности почти полностью совпадают [25]. Было показано, что достаточно вообразить себе некий объект — и вероятность распознавания этого объекта как реально увиденного возрастает при дальнейшем тестировании [см., например: 88].

Эксперименты с воображением проводились на водителях лондонских такси. С помощью позитронно-эмиссионной томографии было показано, что в отличие от нетопографических задач, не требующих воспроизведения последовательностей определенных мест пространства, воображение маршрута у таксистов сопровождалось повышением активности нейронов гиппокампа и связанных с ним структур [70]. В экспериментах с регистрацией нейронной активности у человека было показано, что «обдумывание концепта» какого-либо известного для испытуемого лица (как правило, знаменитости, например, Мерлин Монро) коррелирует с увеличением частоты активности нейрона именно этого «концепта» [24]. Сначала у испытуемых в энторинальной коре, парагиппокампальной коре, миндалине и гиппокампе производили поиск нейронов, активных при предъявлении изображения какого-либо известного человека, а затем одновременно предъявлялись два изображения двух известных лиц, наложенные друг на друга. На экране одно или другое изображение могло проявляться в зависимости от частоты активности соответствующего нейрона, а пациенты получали инструкцию «непрерывно думать о том, кто представлен на этом изображении». Оказалось, что испытуемые могут контролировать проявление на экране необходимого изображения за счет изменения активности своих нейронов, имеющих специфические активации относительно той или иной известной знаменитости [24].

Анализ огромной базы данных отчетов о текущем содержании мыслительной деятельности разных людей в случайные моменты времени показывает, что практически в половине случаев текущие размышления не связаны с той деятельностью, которую осуществляет человек [61]. А инструкция экспериментатора не думать о чем-то (запускающая, по-видимому, реактивацию соответствующей нейронной группы), наоборот, приводила к тому, что испытуемые чаще сообщали именно о таких мыслях [95]. Можно предположить, что после формирования подходящего пространственно-временного паттерна активности нейронных групп реактивация этого паттерна время от времени воспроизводится. Такие реактивации лежат в основе спонтанных припоминаний. Причем чем короче период после формирования паттерна, тем вероятнее его реактивация. У человека, по-видимому, эти периоды более вероятных реактиваций элементов памяти могут исчисляться годами. Например, в случае временной глобальной амнезии потеря памяти распространялась на последние 20—30 лет [17]. Можно предположить, что чем «старее», например, эпизодическая память, тем реже она реактивируется, тем меньше вероятность нахождения этого элемента памяти в нестабильном состоянии и тем сложнее ее потерять при возникновении каких-то

патологий. Впервые представление о том, что относительно недавняя память (предположительно более актуализированная и более осознаваемая) подвержена большому влиянию вследствие какой-либо патологии, было сформулировано в виде закона «регрессии памяти» Т. Рибо (см. подробнее о связи «возраста приобретения» элемента опыта и его подверженности различным воздействиям [3]).

Феномен «спонтанной» реактивации и накопление смешивающихся пространственно-временных паттернов нейронной активности могут лежать в основе появления усталости и снижения когнитивных способностей в условиях депривации сна [40]. Продолжительные периоды бодрствования приводят к тому, что при тестировании испытуемые демонстрируют больше эпизодов ложной памяти, чем испытуемые контрольных групп [33].

Непрерывная реактивация и реорганизация памяти, по-видимому, приводят к феномену генерализации памяти со временем. Так, например, было показано, что с течением времени припоминание испытуемыми просмотренных видеоэпизодов содержит меньше деталей и сопровождается меньшими активациями мозга [44]. На животных в модели условно-рефлекторного замирания было показано, что со временем возникает не наблюдаемая сразу после обучения генерализация как контекста, так и условных сигналов [см., например: 57]. При маркировании (по экспрессии раннего гена *arc*) в зубчатой фасции и области СА3 гиппокампа популяций активирующихся нейронов при реализации выученного навыка условно-рефлекторного замирания оказывается, что с течением времени происходит генерализация обстановок, что выражается в сходстве активирующихся популяций на знакомую опасную и новую обстановку [30].

Известно, что пациенты, у которых есть проблемы с припоминанием (пациенты с амнезией разного типа), имеют сложности и с воображением будущих событий [53], а регистрация активности мозга (например, с помощью функциональной магнитно-резонансной томографии) показывает, что воспроизведение будущих и прошлых событий в мозге обеспечивается сходными паттернами активности [см., например: 12]. Подобные результаты свидетельствуют в пользу того, что для мозга это в известном смысле одно и то же. Таким образом, можно предположить, что мозг в любой момент времени «занят именно воображением», выполняющим прогностическую функцию. Способность к такому проигрыванию возможных сценариев, по-видимому, повышает адаптивность организма и должна была отбираться в эволюции.

## **Заключение**

Для решения проблем когнитивной нейронауки необходимо представлять себе функционирование мозга не как активность, вызванную внешними воздействиями, а как зависящую от недавнего опыта активность отдельных нейронных групп, каждая из которых связана с определенным опытом, ранее пережитым организмом (осознанно или нет). Каждая из таких нейронных групп, сформированных в различные периоды жизни, реактивируется и реорганизуется, «смешиваясь» с другими, и снова реактивируется и реорганизуется. Частота реактиваций таких групп зависит не только от времени, прошедшего от момента их формирования или «обогащения», но и от времени их последней реактивации. Воспроизведения активности различных групп нейронов находят отражение во всех так называемых когнитивных процессах. Их изучение может пролить свет на индивидуальные различия этих процессов, а также открывает возможность обнаружения нейронных основ, определяющих особенности этих процессов у человека. Вопросы, касающиеся сложных



взаимных зависимостей реактиваций отдельных нейронных групп, лежащих в основе предлагаемых мозгом моделей будущих соотношений организма со средой, еще только ждут своего решения и требуют разработки экспериментальных подходов к их исследованию.

### **Литература**

1. Александров Ю.И. Научение и память: традиционный и системный подходы // Журнал высшей нервной деятельности. 2005. Том 55. № 6. С. 842–860.
2. Александров И. О., Максимова Н. Е. Закономерности формирования нового компонента структуры индивидуального знания // Психологический журнал. 2003. Том 24. № 6. С. 55–76.
3. 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. № 3. С. 80–91.
4. Анохин П.К. Биология и нейрофизиология условного рефлекса. М.: Медицина, 1968.
5. Горкин А.Г., Шевченко Д.Г. Отражение истории обучения в активности нейронов лимбической коры кроликов // Журнал высшей нервной деятельности имени И.П. Павлова. 1993. Том 43. № 1. С. 172–175.
6. Понтер К. Объективное знание: Эволюционный подход. М.: УРСС, 2002.
7. Рождествин А.В., Сварник О.Е., Гринченко Ю.В., Александров Ю.И. Закономерности актуализации элементов индивидуального опыта разной степени дифференцированности в процессе организации поведения // Психологический журнал. 2015. Том 36. № 3. С. 67–72.
8. Сварник О.Е., Булава А.И., Фадеева Т.А., Александров Ю.И. Закономерности реорганизации памяти о навыках, сформированных при одно- и многоэтапном обучении // Экспериментальная психология. 2011. Том 4. № 2. С. 5–14.
9. 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. 2014. Том 63. № 6. С. 77–81.
10. Созинов А.А., Крылов А.К., Александров Ю.И. Эффект интерференции в изучении психологических структур // Экспериментальная психология. 2013. Том 6. № 1. С. 5–47.
11. Швырков В.Б. Изучение активности нейронов как метод психофизиологического исследования поведения // Нейроны в поведении: системные аспекты. М.: Наука, 1986.
12. Addis D.R., Wong A.T., Schacter D.L. Remembering the past and imagining the future: common and distinct neural substrates during event construction and elaboration // *Neuropsychologia*. 2007. Vol. 45. № 7. P. 1363–1377. DOI: 10.1016/j.neuropsychologia.2006.10.016
13. Akers K.G., Martinez-Canabal A., Restivo L., Yiu A.P., De Cristofaro A., Hsiang H.L., Wheeler A.L., Guskjolen A., Niibori Y., Shoji H., Ohira K., Richards B.A., Miyakawa T., Josselyn S.A., Frankland P.W. Hippocampal neurogenesis regulates forgetting during adulthood and infancy // *Science*. 2014. Vol. 344. № 6184. P. 598-602. DOI: 10.1126/science.1248903
14. Alving B.O. Spontaneous activity in isolated somata of *Aplysia* pacemaker neurons // *J. Gen. Physiol.* 1968. V. 51. № 1. P. 29–45. DOI: 10.1085/jgp.51.1.29
15. Barnes D.C., Wilson D.A. Slow-wave sleep-imposed replay modulates both strength and precision of memory // *J. Neurosci.* 2014. Vol. 34(15). P. 5134–5142. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.5274-13.2014
16. Barrett L.F., Simmons W.K. Interoceptive predictions in the brain // *Nat Rev Neurosci.* 2015. Vol. 16(7). P. 419–429. DOI: 10.1038/nrn3950
17. Bartsch T., Butler C. Transient amnesic syndromes // *Nat. Rev. Neurol.* 2013. Vol. 9(2). P. 86–97. DOI: 10.1038/nrneurol.2012.264
18. Bendor D., Wilson M.A. Biasing the content of hippocampal replay during sleep // *Nat. Neurosci.* 2012. Vol. 15(10). P. 1439–1444. DOI: 10.1038/nn.3203
19. Bermudez Contreras E.J., Schjetnan A. G., Muhammad A., Bartho P., McNaughton B. L., Kolb B., Gruber A.J., Luczak A. Formation and reverberation of sequential neural activity patterns evoked by sensory stimulation are enhanced during cortical desynchronization // *Neuron*. 2013. Vol. 79(3). P. 555–566. DOI: 10.1016/j.neuron.2013.06.013

20. Bisley J.W., Zaksas D., Droll J.A., Pasternak T. Activity of neurons in cortical area MT during a memory for motion task // *J. Neurophysiol.* 2004. Vol. 91(1). P. 286–300. DOI: 10.1152/jn.00870.2003
21. Blagrove M., Henley-Einion J., Barnett A., Edwards D., Heidi Seage C. A replication of the 5–7 day dream-lag effect with comparison of dreams to future events as control for baseline matching // *Conscious Cogn.* 2011. Vol. 20(2). P. 384–391. DOI: 10.1016/j.concog.2010.07.006
22. Buhry L., Azizi A. H., Cheng S. Reactivation, replay, and preplay: how it might all fit together // *Neural Plast.* 2011. P. 203462. DOI: 10.1155/2011/203462
23. Buzsáki G. *The Brain from Inside Out.* New York: Oxford University Press, 2019.
24. Cerf M., Thirwengadam N., Mormann F., Kraskov A., Quiroga R.Q., Koch C., Fried I. On-line, voluntary control of human temporal lobe neurons // *Nature.* 2010. Vol. 467(7319). P. 1104–1108. DOI: 10.1038/nature09510
25. Cisek P., Kalaska J. F. Neural correlates of mental rehearsal in dorsal premotor cortex // *Nature.* 2004. Vol. 431(7011). P. 993–996. DOI: 10.1038/nature03005
26. Clark A. Whatever next? Predictive brains, situated agents, and the future of cognitive science // *Behav Brain Sci.* 2013. Vol. 36(3). P. 181–204. DOI: 10.1017/S0140525X12000477
27. Csicsvari J., O'Neill J., Allen K., Senior T. Place-selective firing contributes to the reverse-order reactivation of CA1 pyramidal cells during sharp waves in open-field exploration // *Eur J. Neurosci.* 2007. Vol. 26(3). P. 704–716. DOI: 10.1111/j.1460-9568.2007.05684.x
28. Dave A. S., Margoliash D. Song replay during sleep and computational rules for sensorimotor vocal learning // *Science.* 2000. Vol. 290(5492). P. 812–816. DOI: 10.1126/science.290.5492.812
29. Davidson T.J., Kloosterman F., Wilson M.A. Hippocampal replay of extended experience // *Neuron.* 2009. Vol. 63(4). P. 497–507. DOI: 10.1016/j.neuron.2009.07.027
30. Denny C.A., Kheirbek M.A., Alba E.L., Tanaka K.F., Brachman R.A., Laughman K.B., Tomm N.K., Turi G.F., Losonczy A., Hen R. Hippocampal memory traces are differentially modulated by experience, time and adult neurogenesis // *Neuron.* 2014. Vol. 83(1). P. 189–201. DOI: 10.1016/j.neuron.2014.05.018
31. Derdikman D., Moser M.B. A dual role for hippocampal replay // *Neuron.* 2010. Vol. 65(5). P. 582–584. DOI: 10.1016/j.neuron.2010.02.022
32. Diba K., Buzsáki G. Forward and reverse hippocampal place-cell sequences during ripples // *Nat. Neurosci.* 2007. Vol. 10(10). P. 1241–1242. DOI: 10.1038/nn1961
33. Diekelmann S., Landolt H.P., Lahl O., Born J., Wagner U. Sleep loss produces false memories // *PLoS One.* 2008. Vol. 3(10). e3512. DOI: 10.1371/journal.pone.0003512
34. Dragoi G., Tonegawa S. Preplay of future place cell sequences by hippocampal cellular assemblies // *Nature.* 2011. Vol. 469(7330). P. 397–401. DOI: 10.1038/nature09633
35. Drosopoulos S., Wagner U., Born J. Sleep enhances explicit recollection in recognition memory // *Learn Mem.* 2005. Vol. 12(1). P. 44–51. DOI: 10.1101/lm.83805
36. Dudai Y. The Restless Engram: Consolidations Never End // *Annu. Rev. Neurosci.* 2012. Vol. 35. P. 227–247. DOI: 10.1146/annurev-neuro-062111-150500
37. Dupret D., O'Neill J., Pleydell-Bouverie B., Csicsvari J. The reorganization and reactivation of hippocampal maps predict spatial memory performance // *Nat. Neurosci.* 2010. Vol. 13(8). P. 995–1002. DOI: 10.1038/nn.2599
38. Ekstrom A.D., Kahana M.J., Caplan J.B., Fields T.A., Isham E.A., Newman E.L., Fried I. Cellular networks underlying human spatial navigation // *Nature.* 2003. Vol. 425. P. 184–188. DOI: 10.1038/nature01964
39. Eldar E., Lievre G., Dayan P., Dolan R.J. The roles of online and offline replay in planning // *eLife.* 2020. Vol. 9. P. e56911. DOI: 10.7554/eLife.56911
40. Engle-Friedman M. The effects of sleep loss on capacity and effort // *Sleep Science.* 2014. Vol. 7. P. 213–224. DOI: 10.1016/j.slsci.2014.11.001
41. Euston D.R., Tatsuno M., McNaughton B.L. Fast-forward playback of recent memory sequences in prefrontal cortex during sleep // *Science.* 2007. Vol. 318(5853). P. 1147–1150. DOI: 10.1126/science.1148979
42. Fares J., Bou Diab Z., Nabha S., Fares Y. Neurogenesis in the adult hippocampus: history, regulation, and prospective roles // *Int J Neurosci.* 2019. Vol. 129(6). P. 598–611. DOI: 10.1080/00207454.2018.1545771
43. Foster D.J., Wilson M.A. Reverse replay of behavioural sequences in hippocampal place cells during the awake state // *Nature.* 2006. Vol. 440(7084). P. 680–683. DOI: 10.1038/nature04587



44. *Furman O., Mendelsohn A., Dudai Y.* The episodic engram transformed: Time reduces retrieval-related brain activity but correlates it with memory accuracy // *Learn Mem.* 2012. Vol. 19(12). P. 575–587. DOI: 10.1101/lm.025965.112
45. *Gelbard-Sagiv H., Mukamel R., Harel M., Malach R., Fried I.* Internally generated reactivation of single neurons in human hippocampus during free recall // *Science.* 2008. Vol. 322. P. 96–101. DOI: 10.1126/science.1164685
46. *Gerrard J.L., Burke S.N., McNaughton B.L., Barnes C.A.* Sequence reactivation in the hippocampus is impaired in aged rats // *J. Neurosci.* 2008. Vol. 28(31). P. 7883–7890. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.1265-08.2008
47. *Gettings P.A.* Emerging principles governing the operation of neural networks // *Annu Rev Neurosci.* 1989. Vol. 12. P. 185–204. DOI: 10.1146/annurev.ne.12.030189.001153
48. *Girardeau G., Benchenane K., Wiener S.I., Buzsáki G., Zugaro M.B.* Selective suppression of hippocampal ripples impairs spatial memory // *Nat. Neurosci.* 2009. Vol. 12(10). P. 1222–1223. DOI: 10.1038/nn.2384
49. *Grosmark A.D., Buzsáki G.* Diversity in neural firing dynamics supports both rigid and learned hippocampal sequences // *Science.* 2016. Vol. 351(6280). P. 1440–1443. DOI: 10.1126/science.aad1935
50. *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. Vol. 65(5). P. 695–705. DOI: 10.1016/j.neuron.2010.01.034
51. *Harris J.A., Petersen R.S., Diamond M.E.* Distribution of tactile learning and its neural basis // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1999. Vol. 96. P. 7587–7591. DOI: 10.1073/pnas.96.13.7587
52. *Harvey C.D., Coen P., Tank D.W.* Choice-specific sequences in parietal cortex during a virtual-navigation decision task // *Nature.* 2012. Vol. 484(7392). P. 62–68. DOI: 10.1038/nature10918
53. *Hassabis D., Kumaran D., Vann S.D., Maguire E.A.* Patients with hippocampal amnesia cannot imagine new experiences // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2007. Vol. 104. P. 1726–1731. DOI: 10.1073/pnas.0610561104
54. *Hausser M., Raman I.M., Otis T., Smith S.L., Nelson A., du Lac S., Loewenstein Y., Mahon S., Pennartz C., Cohen I., Yarom Y.* The beat goes on: spontaneous firing in mammalian neuronal microcircuits // *J. Neurosci.* 2004. Vol. 24(42). P. 9215–9219. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.3375-04.2004
55. *Hobson J.A., Pace-Schott E.F.* The cognitive neuroscience of sleep: neuronal systems, consciousness and learning // *Nat. Rev. Neurosci.* 2002. Vol. 3(9). P. 679–693. DOI: 10.1038/nrn915
56. *Jackson J.C., Johnson A., Redish A.D.* Hippocampal sharp waves and reactivation during awake states depend on repeated sequential experience // *J. Neurosci.* 2006. Vol. 26(48). P. 12415–12426. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.4118-06.2006
57. *Jasnow A.M., Cullen P.K., Riccio D.C.* Remembering another aspect of forgetting // *Front Psychol.* 2012. Vol. 3. P. 175. DOI: 10.3389/fpsyg.2012.00175
58. *Jeannerod M., Decety J.* Mental motor imagery: a window into the representational stages of action // *Curr Opin Neurobiol.* 1995. Vol. 5(6). P. 727–732. DOI: 10.1016/0959-4388(95)80099-9
59. *Jiang X., Shamie I., Doyle W., Friedman D., Dugan P., Devinsky O., Eskandar E., Cash S.S., Thesen T., Halgren E.* Replay of large-scale spatio-temporal patterns from waking during subsequent NREM sleep in human cortex // *Sci Rep.* 2017. Vol. 7(1). P. 17380. DOI: 10.1038/s41598-017-17469-w
60. *Karlsson M.P., Frank L.M.* Awake replay of remote experiences in the hippocampus // *Nat. Neurosci.* 2009. Vol. 12(7). P. 913–918. DOI: 10.1038/nn.2344
61. *Killingsworth M.A., Gilbert D.T.* A wandering mind is an unhappy mind // *Science.* 2010. Vol. 330(6006). P. 932–932. DOI: 10.1126/science.1192439
62. *Konishi Y., Lindholm K., Yang L.B., Li R., Shen Y.* Isolation of living neurons from human elderly brains using the immunomagnetic sorting DNA-linker system // *Am. J. Pathol.* 2002. Vol. 161(5). P. 1567–1576. DOI: 10.1016/S0002-9440(10)64435-5
63. *Kudrimoti H.S., Barnes C.A., McNaughton B.L.* Reactivation of hippocampal cell assemblies: effects of behavioral state, experience, and EEG dynamics // *J. Neurosci.* 1999. Vol. 19(10). P. 4090–4101. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.19-10-04090.1999
64. *Kumar D., Koyanagi I., Carrier-Ruiz A., Vergara P., Srinivasan S., Sugaya Y., Kasuya M., Yu T.S., Vogt K.E., Muratani M., Ohnishi T., Singh S., Teixeira C.M., Chérasse Y., Naoi T., Wang S.H., Nondhalee P., Osman B.A.H., Kaneko N., Sawamoto K., Kernie S.G., Sakurai T., McHugh T.J., Kano M., Yanagisawa M., Sakaguchi M.* Sparse Activity of Hippocampal Adult-Born Neurons during REM Sleep Is Necessary for Memory Consolidation // *Neuron.* 2020. Vol. 107(3). P. 552–565.e10. DOI: 10.1016/j.neuron.2020.05.008

65. *Kuriyama K., Stickgold R., Walker M.P.* Sleep-dependent learning and motor- skill complexity // *Learn Mem.* 2004. Vol. 11(6). P. 705–713. DOI: 10.1101/lm.76304
66. *Lee A.K., Wilson M.A.* Memory of sequential experience in the hippocampus during slow wave sleep // *Neuron.* 2002. Vol. 36(6). P. 1183–1194. DOI: 10.1016/s0896-6273(02)01096-6
67. *Louie K., Wilson M.A.* Temporally structured replay of awake hippocampal ensemble activity during rapid eye movement sleep // *Neuron.* 2001. Vol. 29(1). P. 145–156. DOI: 10.1016/s0896-6273(01)00186-6
68. *MacDonald C.J., Carrow S., Place R., Eichenbaum H.* Distinct hippocampal time cell sequences represent odor memories in immobilized rats // *J. Neurosci.* 2013. Vol. 33(36). P. 14607–14616. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.1537-13.2013
69. *MacDonald C.J., Lepage K.Q., Eden U.T., Eichenbaum H.* Hippocampal “time cells” bridge the gap in memory for discontinuous events // *Neuron.* 2011. Vol. 71(4). P. 737–749. DOI: 10.1016/j.neuron.2011.07.012
70. *Maguire E.A., Frackowiak R.S., Frith C.D.* Recalling routes around London: activation of the right hippocampus in taxi drivers // *J. Neurosci.* 1997. Vol. 17(18). P. 7103–7110. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.17-18-07103.1997
71. *Maquet P., Laureys S., Peigneux P., Fuchs S., Petiau C., Phillips C., Aerts J., Del Fiore G., Degueldre C., Meulemans T., Luxen A., Franck G., Van Der Linden M., Smith C., Cleeremans A.* Experience-dependent changes in cerebral activation during human REM sleep // *Nat. Neurosci.* 2000. Vol. 3(8). P. 831–836. DOI: 10.1038/77744
72. *McKenzie S., Eichenbaum H.* Consolidation and reconsolidation: two lives of memories? // *Neuron.* 2011. Vol. 71(2). P. 224–233. DOI: 10.1016/j.neuron.2011.06.037
73. *Miller J.F., Neufang M., Solway A., Brandt A., Trippel M., Mader I., Hefft S., Merkow M., Polyn S.M., Jacobs J., Kahana M.J., Schulze-Bonhage A.* Neural activity in human hippocampal formation reveals the spatial context of retrieved memories // *Science.* 2013. Vol. 342(6162). P. 1111–1114. DOI: 10.1126/science.1244056
74. *Nakashiba T., Buhl D.L., McHugh T.J., Tonegawa S.* Hippocampal CA3 output is crucial for ripple-associated reactivation and consolidation of memory // *Neuron.* 2009. Vol. 62(6). P. 781–787. DOI: 10.1016/j.neuron.2009.05.013
75. *O’Keefe J.* Place units in the hippocampus of the freely moving rat // *Exp. Neurol.* 1976. Vol. 51. P. 78–109. DOI: 10.1016/0014-4886(76)90055-8
76. *O’Keefe J., Dostrovsky J.* The hippocampus as a spatial map: Preliminary evidence from unit activity in the freely-moving rat // *Brain Research.* 1971. Vol. 34. P. 171–175. DOI: 10.1016/0006-8993(71)90358-1
77. *Olafsdottir H.F., Barry C., Saleem A.B., Hassabis D., Spiers H.J.* Hippocampal place cells construct reward related sequences through unexplored space // *Elife.* 2015. Vol. 4. P. e06063. DOI: 10.7554/eLife.06063
78. *Olafsdottir H.F., Bush D., Barry C.* The Role of Hippocampal Replay in Memory and Planning // *Curr Biol.* 2018. Vol. 28(1). P. R37–R50. DOI: 10.1016/j.cub.2017.10.073
79. *O’Neill J., Senior T.J., Allen K., Huxter J.R., Csicsvari J.* Reactivation of experience-dependent cell assembly patterns in the hippocampus // *Nat. Neurosci.* 2008. Vol. 11(2). P. 209–215. DOI: 10.1038/nn2037
80. *Pastalkova E., Itskov V., Amarasingham A., Buzsaki G.* Internally generated cell assembly sequences in the rat hippocampus // *Science.* 2008. Vol. 321. P. 1322–1327. DOI: 10.1126/science.1159775
81. *Pavlidis C., Winson J.* Influences of hippocampal place cell firing in the awake state on the activity of these cells during subsequent sleep episodes // *J. Neurosci.* 1989. Vol. 9(8). P. 2907–2918. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.09-08-02907.1989
82. *Peigneux P., Laureys S., Fuchs S., Destrebecqz A., Collette F., Delbeuck X., Phillips C., Aerts J., Del Fiore G., Degueldre C.* et al. Learned material content and acquisition level modulate cerebral reactivation during posttraining rapid-eye-movements sleep // *Neuroimage.* 2003. Vol. 20. P. 125–134. DOI: 10.1016/s1053-8119(03)00278-7
83. *Peigneux P., Laureys S., Fuchs S., Collette F., Perrin F., Reggers J., Phillips C., Degueldre C., Del Fiore G., Aerts J., Luxen A., Maquet P.* Are spatial memories strengthened in the human hippocampus during slow wave sleep? // *Neuron.* 2004. Vol. 44(3). P. 535–545. DOI: 10.1016/j.neuron.2004.10.007
84. *Peyrache A., Khamassi M., Benchenane K., Wiener S. I., Battaglia F. P.* Replay of rule-learning related neural patterns in the prefrontal cortex during sleep // *Nat. Neurosci.* 2009. Vol. 12(7). P. 919–926. DOI: 10.1038/nn.2337
85. *Quiroga R.Q., Reddy L., Kreiman G., Koch C., Fried I.* Invariant visual representation by single neurons in the human brain // *Nature.* 2005. Vol. 435(7045). P. 1102–1107. DOI: 10.1038/nature03687



86. *Ranck J.B.* Studies on single neurons in dorsal hippocampal formation and septum in unrestrained rats. I. Behavioural correlates and firing repertoires // *Exp Neurol.* 1973. Vol. 41. P. 461–531. DOI: 10.1016/0014-4886(73)90290-2. DOI: 10.1016/0014-4886(73)90290-2
87. *Rasch B., Buchel C., Gais S., Born J.* Odor cues during slow-wave sleep prompt declarative memory consolidation // *Science.* 2007. Vol. 315. P. 1426–1429. DOI: 10.1126/science.1138581
88. *Schacter D.L., Slotnick S.D.* The cognitive neuroscience of memory distortion // *Neuron.* 2004. Vol. 44(1). P. 149–160. DOI: 10.1016/j.neuron.2004.08.017
89. *Singer A.C., Carr M.F., Karlsson M.P., Frank L.M.* Hippocampal SWR activity predicts correct decisions during the initial learning of an alternation task // *Neuron.* 2013. Vol. 77(6). P. 1163–1173. DOI: 10.1016/j.neuron.2013.01.027
90. *Sterpenich V., Schmidt C., Albouy G., Matarazzo L., Vanhaudenhuyse A., Boveroux P., Degueldre C., Leclercq Y., Balteau E., Collette F., Luxen A., Phillips C., Maquet P.* Memory reactivation during rapid eye movement sleep promotes its generalization and integration in cortical stores // *Sleep.* 2014. Vol. 37(6). P. 1061–1075, 1075A-1075B. DOI: 10.5665/sleep.3762
91. *Stickgold R., Malia A., Maguire D., Roddenberry D., O'Connor M.* Replaying the game: hypnagogic images in normals and amnesics // *Science.* 2000a. Vol. 290(5490). P. 350–353. DOI: 10.1126/science.290.5490.350
92. *Stickgold R., Whidbee D., Schirmer B., Patel V., Hobson J.A.* Visual discrimination task improvement: A multistep process occurring during sleep // *J. Cogn. Neurosci.* 2000b. Vol. 12(2). P. 246–254. DOI: 10.1162/089892900562075
93. *Tyler A.L., Mahoney J.M., Richard G.R., Holmes G.L., Lenck-Santini P.P., Scott R.C.* Functional network changes in hippocampal CA1 after status epilepticus predict spatial memory deficits in rats // *J. Neurosci.* 2012. Vol. 32(33). P. 11365–11376. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.1516-12.2012
94. *van der Meer M.A., Redish A.D.* Expectancies in decision making, reinforcement learning and ventral striatum // *Front Neurosci.* 2010. Vol. 4. P. 6. DOI: 10.3389/neuro.01.006.2010
95. *Wegner D.M., Schneider D.J., Carter S.R. 3rd, White T.L.* Paradoxical effects of thought suppression // *J Pers Soc Psychol.* 1987. Vol. 53(1). P. 5–13. DOI: 10.1037//0022-3514.53.1.5. DOI: 10.1037//0022-3514.53.1.5
96. *Wilson D.A.* Single-unit activity in piriform cortex during slow-wave state is shaped by recent odor experience // *J Neurosci.* 2010. Vol. 30(5). P. 1760–1765. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.5636-09.2010
97. *Wilson M.A., McNaughton B.L.* Reactivation of hippocampal ensemble memories during sleep // *Science.* 1994. Vol. 265(5172). P. 676–679. DOI: 10.1126/science.8036517
98. *Wimmer G.E., Liu Y., Vehar N., Behrens T.E.J., Dolan R.J.* Episodic memory retrieval success is associated with rapid replay of episode content // *Nat Neurosci.* 2020. Vol. 23(8). P. 1025–1033. DOI: 10.1038/s41593-020-0649-z
99. *Wood E.R., Dudchenko P.A., Robitsek R.J., Eichenbaum H.* Hippocampal neurons encode information about different types of memory episodes occurring in the same location // *Neuron.* 2000. Vol. 27(3). P. 623–633. DOI: 10.1016/s0896-6273(00)00071-4
100. *Yuste R., MacLean J.N., Smith J., Lansner A.* The cortex as a central pattern generator // *Nat Rev Neurosci.* 2005. Vol. 6(6). P. 477–83. DOI: 10.1038/nrn1686.
101. *Zhang K., Ginzburg I., McNaughton B. L., Sejnowski T.J.* Interpreting neuronal population activity by reconstruction: unified framework with application to hippocampal place cells // *J. Neurophysiol.* 1998. Vol. 79(2). P. 1017–1044. DOI: 10.1152/jn.1998.79.2.1017

## References

1. *Alexandrov Yu.I.* Nauchenie i pamyat': traditsionny i sistemny podkhody [Learning and memory: traditional and system approaches]. *Zhurnal vysshey nervnoy deyatel'nosti* [Journal of Higher Nervous Activity], 2005, no. 55, pp. 842–860. (In Russ.).
2. *Aleksandrov I.O., Maksimova N.E.* Zakonomernosti formirovaniya novogo komponenta struktury individualnogo znaniya [Regularities of formation of of individual knowledge new component]. *Psikhologicheskii zhurnal* [Psychological journal], 2003, no. 24(6), pp. 55–76. (In Russ.).
3. *Alexandrov Yu.I., Svarnik O.E., Znamenskaya I.I., Kolbeneva M.G., Arutunova K.R., Krylov A.K., Bulava A.I.* Regressiya kak etap razvitiya [Regression as developmental stage]. M.: Izd-vo «Institut psikhologii RAN», 2017. (In Russ.).

4. *Anokhin P.K.* *Biologiya i neurofiziologiya uslovnogo refleksa* [Biology and neurophysiology of conditioned reflex]. M.: Meditsina, 1968. (In Russ.).
5. *Gorkin A.G., Shevchenko D.G.* Otrazhenie istorii obucheniya v aktivnosti neuronov limbicheskoi kory krolikov [Learning history reflexion in limbic cortical neuronal activity] *Zhurnal vysshey nervnoy deyatel'nosti* [Journal of Higher Nervous Activity], 1993, 43, no. 1, pp. 172–175. (In Russ.).
6. *Popper K.* Obiektivnoe znanie: Evolutsionnyi podkhod [Objective knowledge: Evolutional approach]. M.: URSS, 2002. (In Russ.).
7. *Rozhdestvin A.V., Svarnik O.E., Grinchenko Yu.V., Alexandrov Yu.I.* Zakonomernosti aktualizatsii elementov individualnogo opyta raznoi stepeni differentsirovannosti v protsesse organizatsii povedeniya [Regularities of variously differentiated individual experience elements actualization in the process of behavioral organization]. *Psikhologicheskii zhurnal* [Psychological journal], 2015, 36, no. 3, pp. 67–72. (In Russ.).
8. *Svarnik O.E., Bulava A.I., Fadeeva T.A., Alexandrov Yu.I.* Zakonomernosti reorganizatsii pamyati o navykakh, sformirovannykh pri odno- i mnogoetapnom obuchenii [Regularities of memory reorganization about skills formed by one- or multiple-stage learning] *Ekspierimentalnaya psikhologiya* [Experimental psychology], 2011, 4, no. 2, pp. 5–14. (In Russ.).
9. *Svarnik O.E., Anokhin K.V., Alexandrov Yu.I.* Opyt pervogo, vibrissnogo, navyka vliyaet na induktsiyu ekspressii c-Fos v neuronakh bochonkovogo polya somatosensornoi kory pri obuchenii vtromu, ne vibrissnomu navyku [Experience of a first, “whisker-dependent,” skill affects the induction of c-fos expression in somatosensory cortex barrel field neurons in rats on training to a second skill]. *Zhurnal vysshey nervnoy deyatel'nosti* [Journal of Higher Nervous Activity], 2014, 63, no. 6, pp. 77–81. (In Russ.).
10. *Sozinov A.A., Krylov A.K., Aleksandrov YU.I.* Effekt interferentsii v izuchenii psikhologicheskikh struktur [The effect of interference in the study of psychological structures] // *Ekspierim. psikhol.* [Journal of Experimental Psychology], 2013. 6. no. 1. pp. 5–47. (In Russ.).
11. *Shvyrkov V.B.* Izuchenie aktivnosti neuronov kak metod psikhofiziologicheskogo issledovaniya povedeniya [Neuronal activity study as a method of psychophysiological research of behavior] // *Neirony v povedenii: sistemnye aspekty* [Neurons in behavior: systemic aspects]. M.: Nauka, 1986. (In Russ.).
12. *Addis D.R., Wong A.T., Schacter D.L.* Remembering the past and imagining the future: common and distinct neural substrates during event construction and elaboration // *Neuropsychologia*. 2007. V. 45. No. 7. P. 1363–1377. DOI: 10.1016/j.neuropsychologia.2006.10.016
13. *Akers K.G., Martinez-Canabal A., Restivo L., Yiu A.P., De Cristofaro A., Hsiang H.L., Wheeler A.L., Guskjolen A., Nibori Y., Shoji H., Ohira K., Richards B.A., Miyakawa T., Josselyn S.A., Frankland P.W.* Hippocampal neurogenesis regulates forgetting during adulthood and infancy // *Science*. 2014. V. 344. No. 6184. P. 598–602. DOI: 10.1126/science.1248903
14. *Alving B.O.* Spontaneous activity in isolated somata of *Aplysia* pacemaker neurons // *J. Gen. Physiol.* 1968. V. 51. No. 1. P. 29–45. DOI: 10.1085/jgp.51.1.29
15. *Barnes D.C., Wilson D.A.* Slow-wave sleep-imposed replay modulates both strength and precision of memory // *J. Neurosci.* 2014. V. 34 (15). P. 5134–5142. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.5274-13.2014
16. *Barrett L.F., Simmons W.K.* Interoceptive predictions in the brain // *Nat Rev Neurosci.* 2015. V. 16(7). P. 419–429. DOI: 10.1038/nrn3950
17. *Bartsch T., Butler C.* Transient amnesic syndromes // *Nat. Rev. Neurol.* 2013. V. 9 (2). P. 86–97. DOI: 10.1038/nrneurol.2012.264
18. *Bendor D., Wilson M.A.* Biasing the content of hippocampal replay during sleep // *Nat. Neurosci.* 2012. V. 15 (10). P. 1439–1444. DOI: 10.1038/nn.3203
19. *Bermudez Contreras E.J., Schjetnan A.G., Muhammad A., Bartho P., McNaughton B.L., Kolb B., Gruber A.J., Luczak A.* Formation and reverberation of sequential neural activity patterns evoked by sensory stimulation are enhanced during cortical desynchronization // *Neuron*. 2013. V. 79 (3). P. 555–566. DOI: 10.1016/j.neuron.2013.06.013
20. *Bisley J.W., Zaksas D., Droll J.A., Pasternak T.* Activity of neurons in cortical area MT during a memory for motion task // *J. Neurophysiol.* 2004. V. 91 (1). P. 286–300. DOI: 10.1152/jn.00870.2003
21. *Blagrove M., Henley-Einion J., Barnett A., Edwards D., Heidi Seage C.* A replication of the 5–7 day dream-lag effect with comparison of dreams to future events as control for baseline matching // *Conscious Cogn.* 2011. V. 20 (2). P. 384–391. DOI: 10.1016/j.concog.2010.07.006



22. *Buhry L., Azizi A. H., Cheng S.* Reactivation, replay, and preplay: how it might all fit together // *Neural Plast.* 2011. P. 203462. DOI: 10.1155/2011/203462
23. *Buzsaki G.* *The Brain from Inside Out.* New York: Oxford University Press, 2019.
24. *Cerf M., Thiruvengadam N., Mormann F., Kraskov A., Quiroga R.Q., Koch C., Fried I.* On-line, voluntary control of human temporal lobe neurons // *Nature.* 2010. V. 467 (7319). P. 1104–1108. DOI: 10.1038/nature09510
25. *Cisek P., Kalaska J. F.* Neural correlates of mental rehearsal in dorsal premotor cortex // *Nature.* 2004. V. 431 (7011). P. 993–996. DOI: 10.1038/nature03005
26. *Clark A.* Whatever next? Predictive brains, situated agents, and the future of cognitive science // *Behav Brain Sci.* 2013. V. 36(3). P. 181–204. DOI: 10.1017/S0140525X12000477
27. *Csicsvari J., O'Neill J., Allen K., Senior T.* Place-selective firing contributes to the reverse-order reactivation of CA1 pyramidal cells during sharp waves in open-field exploration // *Eur J. Neurosci.* 2007. V. 26 (3). P. 704–716. DOI: 10.1111/j.1460-9568.2007.05684.x
28. *Dave A.S., Margoliash D.* Song replay during sleep and computational rules for sensorimotor vocal learning // *Science.* 2000. V. 290 (5492). P. 812–816. DOI: 10.1126/science.290.5492.812
29. *Davidson T. J., Kloosterman F., Wilson M. A.* Hippocampal replay of extended experience // *Neuron.* 2009. V. 63 (4). P. 497–507. DOI: 10.1016/j.neuron.2009.07.027
30. *Denny C.A., Kheirbek M.A., Alba E.L., Tanaka K.F., Brachman R.A., Laughman K.B., Tomm N.K., Turi G.F., Losonczy A., Hen R.* Hippocampal memory traces are differentially modulated by experience, time and adult neurogenesis // *Neuron.* 2014. V. 83 (1). P. 189–201. DOI: 10.1016/j.neuron.2014.05.018
31. *Derdikman D., Moser M.B.* A dual role for hippocampal replay // *Neuron.* 2010. V. 65(5). P. 582–584. DOI: 10.1016/j.neuron.2010.02.022
32. *Diba K., Buzsaki G.* Forward and reverse hippocampal place-cell sequences during ripples // *Nat. Neurosci.* 2007. V. 10 (10). P. 1241–1242. DOI: 10.1038/nn1961
33. *Diekelmann S., Landolt H. P., Lahl O., Born J., Wagner U.* Sleep loss produces false memories // *PLoS One.* 2008. V. 3 (10). e3512. DOI: 10.1371/journal.pone.0003512
34. *Dragoi G., Tonegawa S.* Preplay of future place cell sequences by hippocampal cellular assemblies // *Nature.* 2011. V. 469 (7330). P. 397–401. DOI: 10.1038/nature09633
35. *Drosopoulos S., Wagner U., Born J.* Sleep enhances explicit recollection in recognition memory // *Learn Mem.* 2005. V. 12 (1). P. 44–51. DOI: 10.1101/lm.83805
36. *Dudai Y.* The Restless Engram: Consolidations Never End // *Annu. Rev. Neurosci.* 2012. V. 35. P. 227–247. DOI: 10.1146/annurev-neuro-062111-150500
37. *Dupret D., O'Neill J., Pleydell-Bowyer B., Csicsvari J.* The reorganization and reactivation of hippocampal maps predict spatial memory performance // *Nat. Neurosci.* 2010. V. 13 (8). P. 995–1002. DOI: 10.1038/nn.2599
38. *Ekstrom A.D., Kahana M.J., Caplan J.B., Fields T.A., Isham E.A., Newman E.L., Fried I.* Cellular networks underlying human spatial navigation // *Nature.* 2003. V. 425. P. 184–188. DOI: 10.1038/nature01964
39. *Eldar E., Lievre G., Dayan P., Dolan R.J.* The roles of online and offline replay in planning // *eLife.* 2020. V. 9. P. e56911. DOI: 10.7554/eLife.56911.
40. *Engle-Friedman M.* The effects of sleep loss on capacity and effort // *Sleep Science.* 2014. V. 7. P. 213–224. DOI: 10.1016/j.slsci.2014.11.001
41. *Euston D.R., Tatsuno M., McNaughton B.L.* Fast-forward playback of recent memory sequences in prefrontal cortex during sleep // *Science.* 2007. V. 318 (5853). P. 1147–1150. DOI: 10.1126/science.1148979
42. *Fares J., Bou Diab Z., Nabha S., Fares Y.* Neurogenesis in the adult hippocampus: history, regulation, and prospective roles // *Int J Neurosci.* 2019. V. 129(6). P. 598–611. DOI: 10.1080/00207454.2018.1545771.
43. *Foster D.J., Wilson M.A.* Reverse replay of behavioural sequences in hippocampal place cells during the awake state // *Nature.* 2006. V. 440 (7084). P. 680–683. DOI: 10.1038/nature04587
44. *Furman O., Mendelsohn A., Dudai Y.* The episodic engram transformed: Time reduces retrieval-related brain activity but correlates it with memory accuracy // *Learn Mem.* 2012. V. 19 (12). P. 575–587. DOI: 10.1101/lm.025965.112
45. *Gelbard-Sagiv H., Mukamel R., Harel M., Malach R., Fried I.* Internally generated reactivation of single neurons in human hippocampus during free recall // *Science.* 2008. V. 322. P. 96–101. DOI: 10.1126/science.1164685

46. Gerrard J.L., Burke S.N., McNaughton B.L., Barnes C.A. Sequence reactivation in the hippocampus is impaired in aged rats // *J. Neurosci.* 2008. V. 28 (31). P. 7883–7890. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.1265-08.2008
47. Getting P.A. Emerging principles governing the operation of neural networks // *Annu Rev Neurosci.* 1989. V. 12. P. 185–204. DOI: 10.1146/annurev.ne.12.030189.001153
48. Girardeau G., Benchenane K., Wiener S.I., Buzsáki G., Zugaro M.B. Selective suppression of hippocampal ripples impairs spatial memory // *Nat. Neurosci.* 2009. V. 12 (10). P. 1222–1223. DOI: 10.1038/nn.2384
49. Grosmark A.D., Buzsáki G. Diversity in neural firing dynamics supports both rigid and learned hippocampal sequences // *Science.* 2016. V. 351(6280). P. 1440–3. DOI: 10.1126/science.aad1935
50. 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. DOI: 10.1016/j.neuron.2010.01.034
51. Harris J.A., Petersen R.S., Diamond M.E. Distribution of tactile learning and its neural basis // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 1999. V. 96. P. 7587–7591. DOI: 10.1073/pnas.96.13.7587
52. Harvey C.D., Coen P., Tank D.W. Choice-specific sequences in parietal cortex during a virtual-navigation decision task // *Nature.* 2012. V. 484(7392). P. 62–8. DOI: 10.1038/nature10918
53. Hassabis D., Kumaran D., Vann S. D., Maguire E. A. Patients with hippocampal amnesia cannot imagine new experiences // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2007. V. 104. P. 1726–1731. DOI: 10.1073/pnas.0610561104
54. Hausser M., Raman I. M., Otis T., Smith S. L., Nelson A., du Lac S., Loewenstein Y., Mahon S., Pennartz C., Cohen I., Yarom Y. The beat goes on: spontaneous firing in mammalian neuronal microcircuits // *J. Neurosci.* 2004. V. 24 (42). P. 9215–9219. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.3375-04.2004
55. Hobson J.A., Pace-Schott E.F. The cognitive neuroscience of sleep: neuronal systems, consciousness and learning // *Nat. Rev. Neurosci.* 2002. V. 3 (9). P. 679–693. DOI: 10.1038/nrn915
56. Jackson J.C., Johnson A., Redish A.D. Hippocampal sharp waves and reactivation during awake states depend on repeated sequential experience // *J. Neurosci.* 2006. V. 26 (48). P. 12415–12426. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.4118-06.2006
57. Jasnów A.M., Cullen P.K., Riccio D.C. Remembering another aspect of forgetting // *Front Psychol.* 2012. V. 3. P. 175. DOI: 10.3389/fpsyg.2012.00175
58. Jeannerod M., Decety J. Mental motor imagery: a window into the representational stages of action // *Curr Opin Neurobiol.* 1995. V. 5 (6). P. 727–732. DOI: 10.1016/0959-4388(95)80099-9
59. Jiang X., Shamie I., Doyle W., Friedman D., Dugan P., Devinsky O., Eskandar E., Cash S.S., Thesen T., Halgren E. Replay of large-scale spatio-temporal patterns from waking during subsequent NREM sleep in human cortex // *Sci Rep.* 2017. V. 7(1). P. 17380. DOI: 10.1038/s41598-017-17469-w
60. Karlsson M.P., Frank L.M. Awake replay of remote experiences in the hippocampus // *Nat. Neurosci.* 2009. V. 12 (7). P. 913–918. DOI: 10.1038/nn.2344
61. Killingsworth M.A., Gilbert D.T. A wandering mind is an unhappy mind // *Science.* 2010. V. 330 (6006). DOI: 10.1126/science.1192439
62. Konishi Y., Lindholm K., Yang L.B., Li R., Shen Y. Isolation of living neurons from human elderly brains using the immunomagnetic sorting DNA-linker system // *Am. J. Pathol.* 2002. V. 161 (5). P. 1567–1576. DOI: 10.1016/S0002-9440(10)64435-5
63. Kudrimoti H.S., Barnes C.A., McNaughton B.L. Reactivation of hippocampal cell assemblies: effects of behavioral state, experience, and EEG dynamics // *J. Neurosci.* 1999. V. 19 (10). P. 4090–4101. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.19-10-04090.1999
64. Kumar D., Koyanagi I., Carrier-Ruiz A., Vergara P., Srinivasan S., Sugaya Y., Kasuya M., Yu T.S., Vogt K.E., Muratani M., Ohnishi T., Singh S., Teixeira C.M., Chérasse Y., Naoi T., Wang S.H., Nondhalee P., Osman B.A.H., Kaneko N., Sawamoto K., Kernie S.G., Sakurai T., McHugh T.J., Kano M., Yanagisawa M., Sakaguchi M. Sparse Activity of Hippocampal Adult-Born Neurons during REM Sleep Is Necessary for Memory Consolidation // *Neuron.* 2020. V. 107(3). P. 552–565.e10. DOI: 10.1016/j.neuron.2020.05.008
65. Kuriyama K., Stickgold R., Walker M. P. Sleep-dependent learning and motor- skill complexity // *Learn Mem.* 2004. V. 11 (6). P. 705–713. DOI: 10.1101/lm.76304
66. Lee A.K., Wilson M.A. Memory of sequential experience in the hippocampus during slow wave sleep // *Neuron.* 2002. V. 36 (6). P. 1183–1194. DOI: 10.1016/s0896-6273(02)01096-6
67. Louie K., Wilson M.A. Temporally structured replay of awake hippocampal ensemble activity during rapid eye movement sleep // *Neuron.* 2001. V. 29 (1). P. 145–156. DOI: 10.1016/s0896-6273(01)00186-6



68. MacDonald C.J., Carrow S., Place R., Eichenbaum H. Distinct hippocampal time cell sequences represent odor memories in immobilized rats // *J. Neurosci.* 2013. V. 33 (36). P. 14607–14616. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.1537-13.2013
69. MacDonald C.J., Lepage K.Q., Eden U.T., Eichenbaum H. Hippocampal “time cells” bridge the gap in memory for discontinuous events // *Neuron.* 2011. V. 71 (4). P. 737–749. DOI: 10.1016/j.neuron.2011.07.012
70. Maguire E.A., Frackowiak R.S., Frith C.D. Recalling routes around London: activation of the right hippocampus in taxi drivers // *J. Neurosci.* 1997. V. 17 (18). P. 7103–7110. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.17-18-07103.1997
71. Maquet P., Laureys S., Peigneux P., Fuchs S., Petiau C., Phillips C., Aerts J., Del Fiore G., Degueldre C., Meulemans T., Luxen A., Franck G., Van Der Linden M., Smith C., Cleeremans A. Experience-dependent changes in cerebral activation during human REM sleep // *Nat. Neurosci.* 2000. V. 3 (8). P. 831–836. DOI: 10.1038/77744
72. McKenzie S., Eichenbaum H. Consolidation and reconsolidation: two lives of memories? // *Neuron.* 2011. V. 71 (2). P. 224–233. DOI: 10.1016/j.neuron.2011.06.037
73. Miller J.F., Neufang M., Solway A., Brandt A., Trippel M., Mader I., Hefft S., Merkow M., Polyn S.M., Jacobs J., Kahana M.J., Schulze-Bonhage A. Neural activity in human hippocampal formation reveals the spatial context of retrieved memories // *Science.* 2013. V. 342(6162). P. 1111–4. DOI: 10.1126/science.1244056
74. Nakashiba T., Buhl D. L., McHugh T.J., Tonegawa S. Hippocampal CA3 output is crucial for ripple-associated reactivation and consolidation of memory // *Neuron.* 2009. V. 62 (6). P. 781–787. DOI: 10.1016/j.neuron.2009.05.013
75. O’Keefe J. Place units in the hippocampus of the freely moving rat // *Exp. Neurol.* 1976. V. 51. P. 78–109. DOI: 10.1016/0014-4886(76)90055-8
76. 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. P. 171–175. DOI: 10.1016/0006-8993(71)90358-1
77. Olafsdottir H.F., Barry C., Saleem A.B., Hassabis D., Spiers H.J. Hippocampal place cells construct reward related sequences through unexplored space // *Elife.* 2015. V. 4. P. e06063. DOI: 10.7554/eLife.06063
78. Olafsdottir H.F., Bush D., Barry C. The Role of Hippocampal Replay in Memory and Planning // *Curr Biol.* 2018. V. 28(1). P. R37–R50. DOI: 10.1016/j.cub.2017.10.073
79. O’Neill J., Senior T.J., Allen K., Huxter J.R., Csicsvari J. Reactivation of experience-dependent cell assembly patterns in the hippocampus // *Nat. Neurosci.* 2008. V. 11 (2). P. 209–215. DOI: 10.1038/nn2037
80. Pastalkova E., Itskov V., Amarasingham A., Buzsaki G. Internally generated cell assembly sequences in the rat hippocampus // *Science.* 2008. V. 321. P. 1322–1327. DOI: 10.1126/science.1159775
81. Pavlides C., Winson J. Influences of hippocampal place cell firing in the awake state on the activity of these cells during subsequent sleep episodes // *J. Neurosci.* 1989. V. 9 (8). P. 2907–2918. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.09-08-02907.1989
82. Peigneux P., Laureys S., Fuchs S., Destrebecqz A., Collette F., Delbeuck X., Phillips C., Aerts J., Del Fiore G., Degueldre C. et al. Learned material content and acquisition level modulate cerebral reactivation during posttraining rapid-eye-movements sleep // *Neuroimage.* 2003. V. 20. P. 125–134. DOI: 10.1016/s1053-8119(03)00278-7
83. Peigneux P., Laureys S., Fuchs S., Collette F., Perrin F., Reggers J., Phillips C., Degueldre C., Del Fiore G., Aerts J., Luxen A., Maquet P. Are spatial memories strengthened in the human hippocampus during slow wave sleep? // *Neuron.* 2004. V. 44 (3). P. 535–545. DOI: 10.1016/j.neuron.2004.10.007
84. Peyrache A., Khamassi M., Benchenane K., Wiener S.I., Battaglia F.P. Replay of rule-learning related neural patterns in the prefrontal cortex during sleep // *Nat. Neurosci.* 2009. V. 12 (7). P. 919–926. DOI: 10.1038/nn.2337
85. Quiroga R.Q., Reddy L., Kreiman G., Koch C., Fried I. Invariant visual representation by single neurons in the human brain // *Nature.* 2005. V. 435 (7045). P. 1102–1107. DOI: 10.1038/nature03687
86. Ranck J.B. Studies on single neurons in dorsal hippocampal formation and septum in unrestrained rats. I. Behavioural correlates and firing repertoires // *Exp Neurol.* 1973. V. 41. P. 461–531. DOI: 10.1016/0014-4886(73)90290-2. DOI: 10.1016/0014-4886(73)90290-2
87. Rasch B., Buechel C., Gais S., Born J. Odor cues during slow-wave sleep prompt declarative memory consolidation // *Science.* 2007. V. 315. P. 1426–1429. DOI: 10.1126/science.1138581

88. *Schacter D.L., Slotnick S.D.* The cognitive neuroscience of memory distortion // *Neuron*. 2004. V. 44(1). P. 149–160. DOI: 10.1016/j.neuron.2004.08.017
89. *Singer A.C., Carr M.F., Karlsson M.P., Frank L.M.* Hippocampal SWR activity predicts correct decisions during the initial learning of an alternation task // *Neuron*. 2013. V. 77 (6). P. 1163–1173. DOI: 10.1016/j.neuron.2013.01.027
90. *Sterpenich V., Schmidt C., Albouy G., Matarazzo L., Vanhaudenhuyse A., Boveroux P., Degueldre C., Leclercq Y., Balteau E., Collette F., Luxen A., Phillips C., Maquet P.* Memory reactivation during rapid eye movement sleep promotes its generalization and integration in cortical stores // *Sleep*. 2014. V. 37 (6). P. 1061–1075, 1075A-1075B. DOI: 10.5665/sleep.3762
91. *Stickgold R., Malia A., Maguire D., Roddenberry D., O'Connor M.* Replaying the game: hypnagogic images in normals and amnesics // *Science*. 2000a. V. 290 (5490). P. 350–353. DOI: 10.1126/science.290.5490.350
92. *Stickgold R., Whidbee D., Schirmer B., Patel V., Hobson J.A.* Visual discrimination task improvement: A multistep process occurring during sleep // *J. Cogn. Neurosci.* 2000b. V. 12 (2). P. 246–254. DOI: 10.1162/089892900562075
93. *Tyler A.L., Mahoney J.M., Richard G.R., Holmes G.L., Lenck-Santini P.P., Scott R.C.* Functional network changes in hippocampal CA1 after status epilepticus predict spatial memory deficits in rats // *J. Neurosci.* 2012. V. 32 (33). P. 11365–11376. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.1516-12.2012
94. *van der Meer M.A., Redish A.D.* Expectancies in decision making, reinforcement learning and ventral striatum // *Front Neurosci.* 2010. V. 4. P. 6. DOI: 10.3389/neuro.01.006.2010
95. *Wegner D.M., Schneider D.J., Carter S.R. 3rd, White T.L.* Paradoxical effects of thought suppression // *J Pers Soc Psychol.* 1987. V. 53(1). P. 5–13. DOI: 10.1037//0022-3514.53.1.5. DOI: 10.1037//0022-3514.53.1.5
96. *Wilson D.A.* Single-unit activity in piriform cortex during slow-wave state is shaped by recent odor experience // *J Neurosci.* 2010. V. 30(5). P. 1760–1765. DOI: 10.1523/JNEUROSCI.5636-09.2010
97. *Wilson M.A., McNaughton B.L.* Reactivation of hippocampal ensemble memories during sleep // *Science*. 1994. V. 265 (5172). P. 676–679. DOI: 10.1126/science.8036517
98. *Wimmer G.E., Liu Y., Vehar N., Behrens T.E.J., Dolan R.J.* Episodic memory retrieval success is associated with rapid replay of episode content // *Nat Neurosci.* 2020. V. 23(8). P. 1025–1033. DOI: 10.1038/s41593-020-0649-z
99. *Wood E.R., Dudchenko P.A., Robitsek R.J., Eichenbaum H.* Hippocampal neurons encode information about different types of memory episodes occurring in the same location // *Neuron*. 2000. V. 27(3). P. 623–33. DOI: 10.1016/s0896-6273(00)00071-4
100. *Yuste R., MacLean J.N., Smith J., Lansner A.* The cortex as a central pattern generator // *Nat Rev Neurosci.* 2005. V. 6(6). P. 477–83. DOI: 10.1038/nrn1686.
101. *Zhang K., Ginzburg I., McNaughton B.L., Sejnowski T.J.* Interpreting neuronal population activity by reconstruction: unified framework with application to hippocampal place cells // *J. Neurophysiol.* 1998. V. 79 (2). P. 1017–1044. DOI: 10.1152/jn.1998.79.2.1017

### **Информация об авторах**

*Сварник Ольга Евгеньевна*, кандидат психологических наук, ведущий научный сотрудник, Институт психологии РАН (ФГБОУН «ИП РАН»), г. Москва, Российская Федерация, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0439-4532>, e-mail: [svarnikoe@ipran.ru](mailto:svarnikoe@ipran.ru)

### **Information about the authors**

*Olga E. Svarnik*, PhD in Psychology, Leading Scientist, Institute of Psychology RAS, Moscow, Russia, ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-0439-4532>, e-mail: [svarnikoe@ipran.ru](mailto:svarnikoe@ipran.ru)

Получена 27.08.2021

Received 27.08.2021

Принята в печать 01.03.2022

Accepted 01.03.2022