

Латентные изменения состояния системы памяти о навыке

О.Е. Сварник

Институт психологии РАН, Москва

Известно, что после формирования нового поведенческого навыка память об этом навыке претерпевает изменения. Причем эти изменения могут происходить в латентный период, т.е. в течение периода, когда сформированный навык не используется. В настоящее время накоплено большое количество фактов, касающихся улучшения параметров выполнения тех или иных навыков через 24 часа и более после формирования этих навыков без их реального выполнения в этот промежуток времени, т.е. в латентный период или период неактивности этого навыка. Такой период, как правило, включает состояние сна организма. На поведенческом уровне такое явление было продемонстрировано для разных форм памяти: декларативной [1], перцептивной [2], моторной [3]. В некоторых исследованиях, наоборот, не обнаруживается достоверного изменения параметров выполнения заданий во время отсроченного теста по сравнению с тестом, следующим непосредственно после обучения [4]. Однако было установлено, что позитивным (с точки зрения успешности поведения) реорганизациям подвергается тот опыт, вероятность использования которого в будущем выше [5].

Нейронное обеспечение реализации приобретенного опыта меняется с течением времени. Так, например, было показано, что амплитуда вызванных потенциалов мозга человека различается при реализации опыта в первый и второй день после формирования декларативной памяти [6]. Характеристики нейронной импульсной активности также различаются, например, при реализации пищедобывательного навыка у животных в течение первой недели после формирования навыка и в течение второй недели [7]. В то же время известно, что реализация навыка приводит к его реконсолидации, т.е. консолидация памяти никогда не бывает окончательной [8]. Напоминание животным о ранее приобретенном опыте путем, например, помещения животного в частично совпадающую с ситуацией обучения обстановку также приводит к реконсолидации [9]. Такие процессы изменений систем более раннего опыта при формировании нового были названы аккомодационной реконсолидацией [10].

Ранее нами было показано, что формирование второго навыка, даже не связанного напрямую с первым навыком, и без воспроизведения первого навыка приводит к реактивации его нейронного обеспечения, т.е., возможно, к процессам реорганизации прошлого опыта [11].

Можно предположить, что введение латентного периода для приобретенных навыков будет приводить к изменению их реорганизации в про-

цессе приобретения последующих навыков, при этом выраженность реактивации систем памяти первого навыка может зависеть от истории обучения первому навыку.

Для уточнения этих вопросов мы последовательно обучали животных (крысы Long-Evans) двум пищедобывательным навыкам, выполняемым на первой и второй стороне инструментальной клетки. Причем между формированием первого и второго навыка был введен латентный период, т.е. период неиспользования первого навыка, длительностью 2 недели, а обучение первому навыку у двух групп животных проводилось либо поэтапно (группа «многоэтапное предварительное обучение»), либо сразу в один этап (группа «одноэтапное предварительное обучение»). Пищедобывательное поведение заключалось в нажатии на педаль для получения пищи в клетке, содержащей кормушку и педаль на правой стороне и кормушку и педаль на левой стороне.

Многоэтапное обучение первому навыку проводилось в течение 5 дней и включало следующие этапы. В первую 30-минутную экспериментальную сессию (первый день) животные получали пищу за нахождение рядом с кормушкой, во второй день – за поворот головы в сторону педали, в третью экспериментальную сессию – за отход от кормушки, далее, на четвертый день, – за подход к педали, затем, на пятый, – за нажатие на педаль. Одноэтапное обучение проводилось также в течение 5 дней, однако на протяжении всего этого времени животные получали пищу лишь в случае нажатия на педаль.

Сразу после завершения последней сессии животные обеих групп помещались в домашние клетки, где находились на протяжении 2 недель. Животные имели свободный доступ к пище и воде. Спустя 2 недели производилось обучение животных обеих групп второму навыку: пищедобывательному инструментальному навыку нажатия на педаль на второй, противоположной, левой стороне клетки за одну сессию (правая педаль и правая кормушка были отключены). После обучения проводился анализ экспрессии *c-Fos* в ретроспленальной коре (которая содержит большое число нейронов, связанных с данным поведением) головного мозга животных обеих групп, а также животных группы контроля из домашней клетки для оценки выраженности процессов аккомодационной реконсолидации.

Было обнаружено, что животные, обучавшиеся предварительно в один или несколько этапов, демонстрируют при втором обучении после латентного периода схожие паттерны поведения (рис. 1 и 2 соответственно).

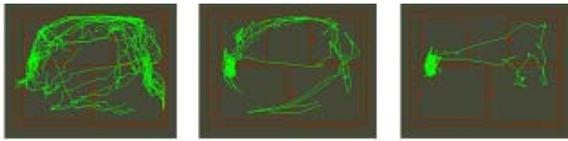


Рис. 1. Видеотреки поведения репрезентативного животного группы «одноэтапное предварительное обучение» во время сессии формирования второго навыка на второй стороне (1'-10', 11'-20' и 21'-30' периоды сессии соответственно)

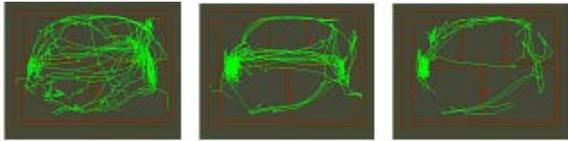


Рис. 2. Видеотреки поведения репрезентативного животного группы «многоэтапное предварительное обучение» во время сессии формирования второго навыка на второй стороне (1'-10', 11'-20' и 21'-30' периоды сессии соответственно)

Животные двух групп не различались по эффективности формирования второго навыка: число входов в зону эффективной кормушки у них было одинаковым за последнюю сессию. Однако по другим поведенческим параметрам (скорости передвижения, длине трека и числу входов в зону неэффективной педали) можно было сделать заключение, что животные группы «многоэтапное предварительное обучение» после латентного периода лучше помнили свой предыдущий, первый, опыт. По этим параметрам животные этой группы были сходны с животными, обучавшимися второму навыку на второй стороне сразу после формирования первого навыка на первой стороне [12].

В целом, животные, обучавшиеся второму навыку после латентного периода, посещали неэффективную педаль меньше, чем животные, обучавшиеся второму навыку непосредственно после обучения первому. При этом достоверных отличий между числом Fos-положительных нейронов в группах «одноэтапного предварительного обучения» и «многоэтапного предварительного обучения» при формировании второго навыка после латентного периода не обнаружилось. То есть у группы «одноэтапного предварительного обучения» после латентного периода число таких клеток снижалось по сравнению с ситуацией обучения второму навыку без латентного периода, т.е. сразу после первого [12]. Обе группы животных, обучавшиеся второму навыку после латентного периода, демонстрировали экспрессию c-Fos в меньшем числе нейронов по сравнению с обеими группами, обучавшимися второму навыку непосредственно после обучения предшествующему (рис. 3).

Ранее нами было показано, что реактивацию нейронных групп первого навыка при формировании второго навыка можно продемонстрировать, если первый навык опосредуется активностью нейронов, локализация которых легко осуществима [11]. В качестве первого навыка использовался

навык касания вибриссной подушкой (либо левой, либо правой) рычага для получения капли воды, а известно, что «вибриссное» поведение опосредуется активностью нейронов бочонковых полей соматосенсорной коры. В качестве второго навыка использовалось уже описанное пищедобывательное поведение – нажатие на педаль. Было показано, что при формировании второго «невибриссного» навыка число Fos-положительных нейронов в бочонковом поле соматосенсорной коры, контралатеральном к стороне ранее (при реализации первого навыка) используемой вибриссной подушки, достоверно больше, чем в ипсилатеральном бочонковом поле (рис. 4).

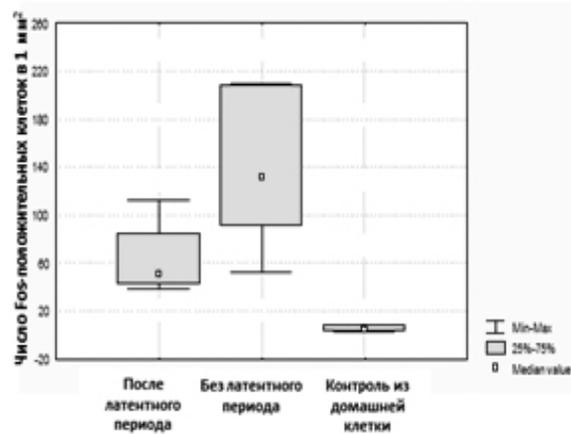


Рис. 3. Число Fos-положительных нейронов в ретросплениальной коре животных группы «с латентным периодом», группы «без латентного периода» и группы «контроль»)

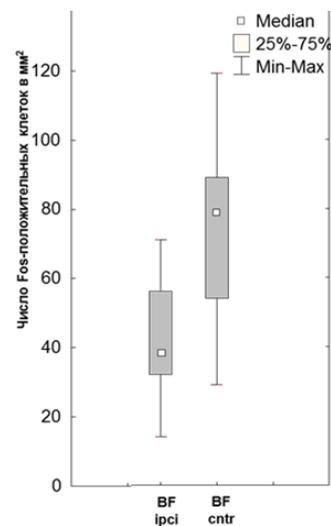


Рис. 4. Число Fos-положительных нейронов в бочонковом поле соматосенсорной коры у животных, обучавшихся второму пищевому навыку после первого питьевого, осуществляемого с помощью вибрисс (модифицировано из [11])

Введение латентного периода длительностью две недели между обучениями этим навыкам привело к отсутствию различий между разнополушарными бочонковыми полями по числу Fos-положительных нейронов (рис. 5).

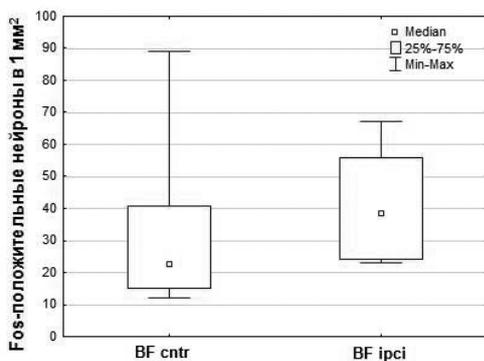


Рис. 5. Число Fos-положительных нейронов в бочонковом поле соматосенсорной коры у животных, обучавшихся после 2-недельного латентного периода второму пищевому навыку после первого питьевого, осуществляемого с помощью вибрисс. (BF – бочонковое поле, cntr – контралатеральная сторона по отношению к стороне используемой вибриссной подушки, ipsi – ипсилатеральное полушарие по отношению к стороне используемой подушки)

Таким образом, полученные данные показывают, что навык, приобретенный первым, претерпевает изменения за время неиспользования, что приводит к меньшей выраженности процессов его реорганизации при формировании второго навыка. Причем этот эффект не зависит от того, насколько разными являются два последовательно формируемых навыка: оба навыка являются пищевыми, осуществляемыми на разных сторонах клетки, или навыки являются разными (питьевым и пищевым), осуществляемыми в разных поведенческих клетках.

Исследование поддержано грантом РФФИ № 14-06-00155а.

Литература

1. *Drosopoulos S., Wagner U., Born J.* Sleep enhances explicit recollection in recognition memory // *Learn. Mem.* 2005. V. 12, № 1. P. 44–51.
2. *Stickgold R., Whidbee D., Schirmer B., Patel V., Hobson J.A.* Visual discrimination task improvement:

A multi-step process occurring during sleep // *J. Cogn. Neurosci.* 2000. V. 12, № 2. P. 246–254.

3. *Kuriyama K., Stickgold R., Walker M.P.* Sleep-dependent learning and motor-skill complexity // *Learn. Mem.* 2004. V. 11, № 6. P. 705–713.

4. *Diekelmann S., Wilhelm I., Born J.* The whats and whens of sleep-dependent memory consolidation // *Sleep Med. Rev.* 2009. V. 13, № 5. P. 309–321.

5. *Wilhelm I., Diekelmann S., Molzow I., Ayoub A., Mölle M., Born J.* Sleep selectively enhances memory expected to be of future relevance // *J. Neurosci.* 2011. V. 31, № 5. P. 1563–1569.

6. *Palmer S.D., Havelka J., van Hooff J.C.* Changes in Recognition Memory over Time: An ERP Investigation into Vocabulary Learning // *PLoS One.* 2013. V. 8, № 9. P. e72870.

7. *Созинов А.А.* Изучение реорганизации опыта индивида при научении по показателям мозгового обеспечения дефинитивного поведения // Развитие психологии в системе комплексного человекознания. Ч. 2 / отв. ред. А.Л. Журавлев, В.А. Кольцова. М.: Институт психологии РАН, 2012. С. 688–691.

8. *Dudai Y.* The restless engram: consolidations never end // *Annu. Rev. Neurosci.* 2012. V. 35. P. 227–247.

9. *Амельченко Е.М., Зворыкина С.В., Безряднов Д.В., Чехов С.А., Анохин К.В.* Восстановление нарушенной памяти и экспрессия гена c-fos в мозге амнестичных животных в ответ на напоминающие воздействия // Бюллетень экспериментальной биологии и медицины. 2012. Т. 153, № 5. С. 698–702.

10. *Alexandrov Yu.I., Grinchenko Yu.V., Shevchenko D.G., Averkin R.G., Matz V.N., Laukka S., Korpusova A.V.* A subset of cingulate cortical neurons is specifically activated during alcohol-acquisition behavior // *Acta Physiol. Scand.* 2001. V. 171. P. 87–97.

11. *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. Т. 63, № 6. С. 77–81.

12. *Svarnik O.E., Bulava A.I., Alexandrov Yu.I.* Expression of c-Fos in the rat retrosplenial cortex during instrumental re-learning of appetitive bar-pressing depends on the number of stages of previous training // *Frontiers in Behavioral Neuroscience.* 2013. V. 7. P. 78.