

**ФИЗИОЛОГИЯ ВЫСШЕЙ НЕРВНОЙ
(ПСИХИЧЕСКОЙ) ДЕЯТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕКА**

УДК 612.822.3+612.825.54

**ВЛИЯНИЕ ДНЕВНОГО СНА НА КОНСОЛИДАЦИЮ ДЕКЛАРАТИВНОЙ
ПАМЯТИ У ЧЕЛОВЕКА**

© 2011 г. Ю. В. Украинцева, В. Б. Дорохов

Учреждение Российской академии наук

Институт высшей нервной деятельности и нейрофизиологии РАН, Москва,

e-mail: ukraintseva@yandex.ru

Поступила в редакцию 23.12.2009 г.

Принята в печать 03.03.2010 г.

Исследовалось влияние дневного сна, содержавшего только ортодоксальную фазу, на консолидацию декларативной памяти и на общее функциональное состояние человека. Кроме того, оценивалось влияние сна на память в зависимости от прочности усвоения информации. В начале каждого эксперимента испытуемому давали задание на декларативную память: запоминание 60 семантически несвязанных пар слов, причем 30 из них заучивались 1 раз, и 30—2 раза, в конце эксперимента оценивалась прочность запоминания. Каждый испытуемый участвовал в двух экспериментах: в основном, в котором после обучения следовал сон, и в контрольном, с просмотром видеофильмов вместо сна. Полученные результаты показывают, что дневной сон облегчал воспроизведение декларативной информации. При этом он способствовал припоминанию 30 пар слов, которые заучивались 1 раз, и не влиял на 30 пар слов, заучивавшихся 2 раза. Динамика времени простой сенсомоторной реакции и субъективных оценок самочувствия, активности и настроения в экспериментах со сном и без сна была сходной, и значимые различия между двумя типами экспериментов выявлены не были.

Ключевые слова: дневной сон, обучение, декларативная память, ортодоксальная фаза сна, функциональное состояние.

Effect of Daytime Nap on Consolidation of Declarative Memory in Humans

Yu. V. Ukraintseva, V. B. Dorokhov

Institute of Higher Nervous Activity and Neurophysiology, Russian Academy of Sciences, Moscow,

e-mail: ukraintseva@yandex.ru

We studied effects of a daytime nap (1 hour) with including only NREM sleep on performance of declarative memory task (60 semantically unrelated word pairs) and general functional state. During training, procedure of learning of 30 word pairs was presented once, and that of the other 30 pairs was repeated twice. Strength of the task acquisition was tested. Subjects participated in two experiments: basic and control one. After learning participants either took a nap (basic experiment) or kept awake looking movies (control experiment). In 4.5 hours after the training session all the subjects were retested. As compared to the subjects who stayed awake during the training-retesting interval, subjects who had a NREM nap demonstrated enhanced performance. Concerning the strength of task acquisition, sleep-dependent performance was observed only for the word pairs learned once. Naps did not affect the functional state assessed by the reaction time dynamics and psychological testing.

Key words: sleep, nap, declarative, memory, learning, NREM sleep, functional state.

Под консолидацией памяти обычно подразумевают процессы, которые по прохождении некоторого времени, в отсутствие дальнейшей тренировки, делают память устойчивой к интерференции со стороны конкурирующих

или разрушающих факторов [14]. Иначе говоря, в результате память становится более стабильной. Исследования последних лет расширили понятие о консолидации. В частности, консолидация может не только стаби-

лизировать память, но и улучшать ее [27]. Показано, что стабилизирующая фаза консолидации, как правило, имеет место во время бодрствования [28]. Улучшающую фазу консолидации связывают прежде всего, если не исключительно, со сном: показано восстановление прежде утраченной памяти во сне [6], а также закрепление после сна, без дальнейшей тренировки, полученных накануне навыков [9, 24]. Таким образом, консолидация, вероятно, включает в себя как минимум две различные фазы обработки следа памяти, причем для каждой фазы требуется определенное состояние мозга, например бодрствование или сон, либо даже определенная фаза сна [24, 27, 28].

Пока нет единого мнения относительно того, какие конкретно процессы лежат в основе консолидации памяти. До сих пор не ясно, каковы механизмы благотворного влияния сна на память. Существуют две основные теории, объясняющие влияние сна на разные системы памяти. В соответствии с первой [19, 20] разные фазы (ортодоксальный или медленноволновый сон и парадоксальный сон) и стадии (1–4-я стадии ортодоксальной фазы) сна действуют по-разному на следы памяти, в зависимости от того, к каким системам последние относятся. Это касается прежде всего глубоких стадий сна – стадий 3–4, или дельта-сна, преобладающего во время первых часов ночи, и парадоксального сна, преобладающего соответственно во время последних часов ночи. Дельта-сон связывают с консолидацией информации в системе декларативной памяти, а консолидация недеklarативной информации зависит от парадоксального сна. В частности, сравнение воспроизведения заученной информации после первых 3–4 ч ночного сна с воспроизведением после последних 3–4 ч сна показало, что ранний сон облегчает припоминание декларативной информации, тогда как поздний сон улучшает выполнение заданий, требующих участия процедурной памяти [19]. Вторая теория подчеркивает важность в процессах консолидации правильного чередования ортодоксального и парадоксального сна [10], т.е. обе фазы сна являются обязательными для консолидации, вне зависимости от того, к какой системе относится след памяти. С этой точки зрения ортодоксальный и парадоксальный сон дополняют друг друга, а последовательность стадий сна отражает разные этапы перевода лабильного следа памяти в более стабильную

и долговременную форму. Эти две теории не противоречат друг другу, и если даже обе фазы сна, и медленноволновая и парадоксальная, вовлечены в консолидацию конкретного вида памяти, какая-то одна фаза или стадия может быть более важной, чем остальные.

Декларативная память, для формирования которой необходимо участие гиппокампа и структур медиальных височных отделов полушарий мозга, состоит в основном из памяти на события и факты. В ряде работ было показано, что для консолидации этого вида памяти наиболее важна ортодоксальная фаза сна [19, 20]. Кроме того, есть данные, свидетельствующие о том, что обучение, требующее участия декларативной памяти, в свою очередь влияет на последующий медленноволновый сон. В частности, показано, что выполнение заданий на запоминание декларативной информации приводит к увеличению количества сонных веретен во время последующего сна [8], а также к усилению когерентности медленноволновой активности в полисомнограмме [16]. Таким образом, обучение, основанное на декларативной памяти, влияло на электрофизиологические корреляты именно медленноволновой фазы сна. Этот эффект был наиболее выражен в начале ночи, во время первых 90 мин сна [8].

Чем конкретно обуславливается позитивное влияние сна на консолидацию декларативной памяти, до сих пор не ясно. Ранние ночные часы характеризуются самым низким уровнем гормона стресса кортизола в крови. Концентрация в крови гормона стресса кортизола в начале ночи находится на своем самом низком уровне, и инъекции кортизола в это время суток сводят на нет позитивный эффект сна на запоминание пар слов [21]. Кроме того, ранней ночью отмечается и наиболее низкий уровень ацетилхолина, при этом известно, что ингибиторы холинэстеразы, которые повышают содержание ацетилхолина, блокируют консолидацию [7]. Другие исследования выявили положительную корреляцию между объемом воспроизведения заученной накануне информации и выраженностью сонных веретен во время ночного сна, который следовал после обучения [4]. Некоторые авторы считают, что роль сна в процессах памяти исключительно пассивна, и благотворное влияние сна на память объясняется единственно отсутствием интерферирующих стимулов во время глубоких стадий сна [29]. Тем не менее авторы работы

[18] показали, что прогресс в гиппокамп-зависимой пространственной памяти (запоминание маршрутов в виртуальном городе) после ночного сна положительно коррелировал с уровнем активации гиппокампа во время медленноволнового сна. Эти данные указывают на активную роль сна в процессах консолидации памяти.

Однако существенный недостаток работ, в которых исследовалось влияние на память отдельных фаз ночного сна, заключается в том, что как ранний ночной сон содержит какое-то количество парадоксальной фазы, так и в предутренние часы может иметь место медленноволновый сон. Кроме того, в ряде ночных исследований [5, 19, 20] контрольная группа подвергалась частичной либо полной депривации сна, что не могло не отразиться на работоспособности испытуемых. В других работах [11, 24], чтобы избежать депривации, обучение и тестирование памяти в экспериментальной и контрольной группах проводилось в различное время суток: например, контрольная (“неспящая”) группа обучалась утром, а тестировалась поздно вечером, а “спящая” группа – наоборот. В итоге на результаты исследований влиял либо стресс, вызванный депривацией сна, либо циркадианный фактор.

С этой точки зрения дневной сон является более удобной экспериментальной моделью, кроме того, короткий дневной сон, как правило, включает только стадии 1–4, без парадоксальной фазы, и таким образом позволяет изучать исключительно эффекты ортодоксального сна.

Исследования, в которых изучалось влияние дневного сна на декларативную память, немногочисленны и результаты их неоднозначны. В работах [1] и [25] исследовалось влияние дневного сна на запоминание 40 пар слов. Но если во второй работе было показано статистически значимое положительное влияние сна на декларативную память, то в первой никаких различий между бодрствовавшей и спавшей группами в воспроизведении заученных пар слов выявлено не было. Одной из причин подобного несходства результатов может быть различное количество медленноволнового сна: при примерно одинаковом общем времени сна у испытуемых в эксперименте [1] на глубокий сон (3-я и 4-я стадии) приходилось в среднем по группе только 8.7 мин, тогда как в работе [25] медленноволновый сон занимал 22.4 мин. Разде-

ление спавших субъектов на две группы в соответствии с глубиной сна и сравнение прочности запоминания у субъектов, у которых регистрировался медленноволновый сон, и у субъектов, у которых была отмечена только 2-я стадия сна, в этих двух исследованиях также показали различные результаты. Авторы первой из этих двух работ обнаружили лучшее припоминание в группе с глубоким сном, тогда как авторы второй работы не выявили зависимости между консолидацией памяти и временем, проведенным в медленноволновом сне.

В работе О. Лала с соавт. [12] изучалось влияние общего времени дневного сна на вербальную декларативную память. Оценивалось запоминание 30 слов после 60-минутного перерыва, в течение которого одна группа испытуемых спала (долгий сон), вторая группа тоже спала, но испытуемых будили после того, как длительность их сна достигала 6 мин (короткий сон), третья группа бодрствовала. Результаты показали, что количество правильно воспроизведенных слов было значимо больше у спавших испытуемых, причем наилучшее припоминание отмечалось после долгого сна, и несколько хуже, но все равно значимо лучше, чем у бодрствовавшей группы, были результаты субъектов, которым давали поспать только 6 мин. Авторы делают вывод, что только включение сна уже обеспечивает значительное облегчение консолидации.

Однако есть также данные о положительном влиянии дневного сна на функциональное состояние и работоспособность. В частности, А. Брукс и Л. Лак [2] показали, что после короткого дневного сна различной длительности (от 10 до 30 мин) наступает улучшение как самочувствия, так и когнитивных функций: снижается время реакции, повышается устойчивость внимания. А поскольку в немногочисленных исследованиях, посвященных влиянию дневного сна на консолидацию декларативной памяти, не отслеживались изменения работоспособности в ходе эксперимента, не вполне ясно, чем определялось лучшее припоминание информации после сна: облегчением консолидации памяти или всего лишь улучшением общего функционального состояния.

Существует также представление о том, что влияние сна на декларативную память может зависеть от метода заучивания информации и индивидуального успеха в обучении.

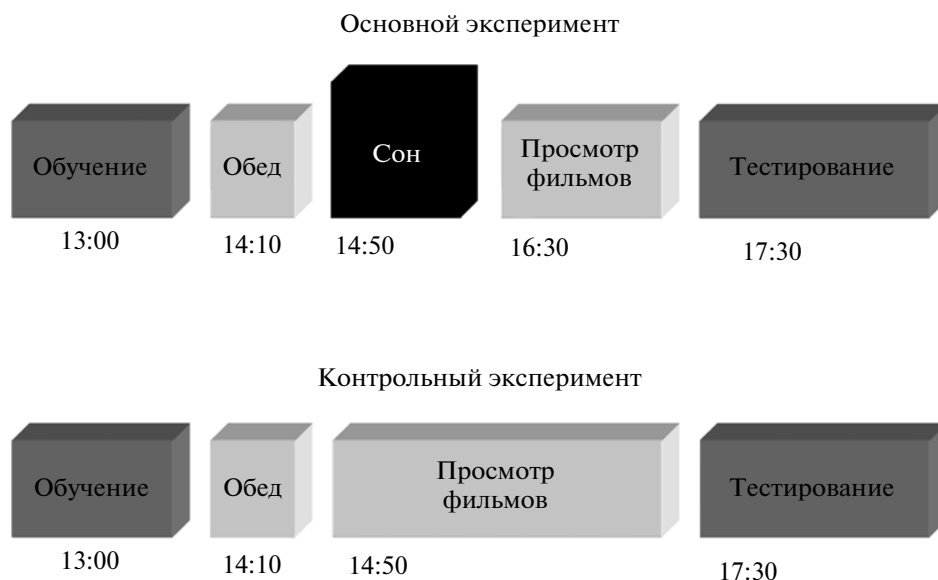


Рис. 1. Схема эксперимента. Объяснение в тексте.

Fig. 1. Study timeline. Explanations see in the text.

В исследовании [26] позитивное влияние сна на запоминание пар слов было отмечено только у тех субъектов, которые “хорошо учились” – во время обучения они показали лучший результат. Кроме того, сон улучшал воспроизведение тех пар слов, которые во время обучения были лучше заучены. И вместе с тем существуют прямо противоположные данные о влиянии сна на следы памяти разной степени прочности. В частности в работе [5] было показано, что сон улучшает воспроизведение только слабых следов памяти – информации, которая была хуже заучена или которая сразу после заучивания подверглась влиянию интерференции со стороны конкурирующих событий.

Целью настоящего исследования было изучение влияния дневного сна не только на консолидацию декларативной памяти, но и на работоспособность и общее функциональное состояние человека: если после сна улучшение воспроизведения заученного материала наблюдается на фоне выраженного улучшения функционального состояния, следует говорить прежде всего не о влиянии сна на память, а о влиянии сна на работоспособность. Также нашей задачей было оценить, зависит ли влияние сна на память от степени “заученности” материала (двукратное и однократное заучивание) и зависит ли влияние сна на память от глубины и длительности сна.

МЕТОДИКА

В экспериментах приняли участие 14 человек в возрасте от 20 до 40 лет, 6 женщин и 8 мужчин. Каждый испытуемый участвовал в двух экспериментах: в основном и в контрольном. Схемы экспериментов представлены на рис.1. В начале каждого эксперимента, в 13:00, испытуемому давали задание на запоминание, требующее участия декларативной памяти, в конце эксперимента оценивалась прочность запоминания. В основном эксперименте испытуемого после обучения кормили обедом, после чего он спал в течение 1 ч в звукоизолированной камере. С момента пробуждения до итогового тестирования прочности запоминания материала испытуемый смотрел видеофильмы про природу (любые 2 серии по выбору из 11 серий документального фильма телеканала ВВС “Планета Земля”). Просмотр видеофильмов был выбран как пассивный вид активности, позволяющий контролировать поступление новой информации, которая могла бы интерферировать с полученной в процессе обучения. Итоговое тестирование проводилось в 17:30, таким образом, между обучающей фазой эксперимента и итоговым тестированием проходило 4.5 ч. Контрольный эксперимент отличался от основного только отсутствием дневного сна, вместо него испытуемый все время от обеда до итогового тестирования смотрел видеофильмы.

Интервал между основным и контрольным экспериментами составлял одну неделю. Половина испытуемых начинала с основного эксперимента (со сном) и через неделю приходила на эксперимент без сна, для другой половины первым был эксперимент без сна, а через неделю — эксперимент со сном.

Мы использовали тест на декларативную память, который широко используется в подобных исследованиях [23], — так называемый метод парных ассоциаций (word-pair associates). Во время обучения с экрана компьютера предъявлялись 60 семантически несвязанных пар слов, например “крокодил — сигара”. Каждая пара высвечивалась на 5 с с межстимульным интервалом 100 мс.

Сразу после предъявления 60 пар слов проводилось тестирование и повторное заучивание 30 пар, в случайном порядке взятых из этих 60: показывалось первое слово пары, требовалось назвать второе слово, после чего высвечивался правильный ответ. Таким образом, во-первых, во время обучения проводилось пробное тестирование памяти и, во-вторых, половина стимулов 2 раза предъявлялась для заучивания.

В конце эксперимента, во время итогового тестирования, в случайном порядке проверялась прочность запоминания всех 60 пар: показывалось первое слово пары, требовалось назвать второе слово. Помимо результата для всех 60 пар слов отдельно подсчитывалось число правильных ответов для 30 пар, которые заучивались 2 раза и 30 пар, которые заучивались 1 раз. Далее результаты итогового тестирования нормировались: количество правильных ответов для всех 60 пар, а также отдельно для дважды и единожды заученных 30 пар делилось на результат, полученный при обучении во время пробного тестирования. Это нормирование проводилось в целях минимизации влияния случайных факторов (формирование навыка запоминания несвязанных пар слов ко второму эксперименту, колебания уровня внимания испытуемого от эксперимента к эксперименту) на результаты исследования. В двух экспериментах в заданиях на запоминание использовались разные пары слов.

Для оценки функционального состояния на обучающей и тестирующей стадии каждого эксперимента определялось время простой сенсомоторной реакции и предъявлялся опросник САН (самочувствие, активность, настроение).

Для определения глубины сна регистрировалась полисомнограмма: записывались электроокулограмма, миограмма подбородочных мышц и ЭЭГ по системе 10-20 от шести отведений: *F3, F4, C3, C4, O1, O2*. Референтом служил объединенный мастоидный электрод. Для регистрации этих показателей использовали многоканальный компьютерный полиграф “ПолиСон” производства фирмы НЕЙРОКОМ, Россия. Частота квантования сигнала — 200 Гц. Стадии сна определялись по стандартным критериям [22], слепым методом по отношению к результатам выполнения тестов.

Оценку взаимосвязей между показателями проводили с помощью корреляционных матриц Пирсона, оценку значимости межгрупповых различий и изменений показателей от ситуации к ситуации осуществляли с помощью непараметрического критерия Вилкоксона для парных измерений. При проведении статистического анализа применяли пакет программ Statistica for Windows 7.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Анализ полисомнограмм показал, что у 4 испытуемых регистрировался только поверхностный сон (первая и вторая стадии), а у 10 человек отмечался также глубокий сон — третья, и у некоторых (у 4 человек) — даже четвертая стадия. При этом ни у кого не была отмечена парадоксальная фаза сна. Общее время сна в среднем по группе составляло 40.85 мин, средняя продолжительность первой стадии — 10.46 мин, второй стадии — 22.59, третьей — 7.92, четвертой — 4.23 мин; средняя продолжительность дельта-сна (третья + четвертая стадии) — 9.61 мин.

В соответствии с усредненными результатами пробного тестирования сразу после обучения испытуемые из 30 пар правильно называли 15.43 пары в эксперименте без сна и 13.29 пары в эксперименте со сном, различия между двумя типами экспериментов недостоверны.

Усредненные результаты итогового тестирования показали, что из 60 пар слов в конце эксперимента без сна правильно воспроизводилось 25.29 пары, а в конце эксперимента со сном — 23.79 пары. Достоверные различия между двумя типами экспериментов выявлены для результатов итогового тестирования, нормированных относительно результатов пробного тестирования: оказалось, что в конце экспериментов со сном испытуемые правильно воспроизводили достоверно большее

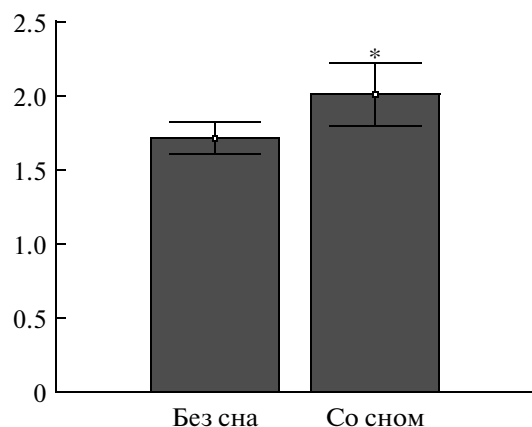


Рис. 2. Количество правильных ответов (в условных единицах) по результатам итогового тестирования 60 пар слов в эксперименте без сна и в эксперименте со сном. На гистограмме приведена ошибка среднего. * — $p < 0.05$.

Fig. 2. 60 word-pair associates performance for the experiment with nap and the same without nap. Performance index was calculated as a raw number of correct recalls at retesting divided by number of correct recalls at baseline training. Bars represent the means \pm SEMs. * — $p < 0.05$.

количество пар слов, чем в экспериментах без сна, при $p < 0.047$ (рис. 2).

Далее анализировалось число правильных ответов для пар слов разной степени заученности. Из 30 пар слов, которые заучивались 2 раза, в конце эксперимента без сна правильно воспроизводилось 18.85 пары, а в конце эксперимента со сном — 16.71 пары; из 30 пар слов, которые заучивались 1 раз, без сна правильно воспроизводилось 6.42 пары, а после сна — 7.07 пары. Для дважды заученных пар слов значимые различия между экспериментами не были выявлены (рис. 3, 3А). Достоверные различия между двумя типами экспериментов выявлены для нормированных значений по 30 парам, заучивавшимся 1 раз: в конце экспериментов со сном испытуемые правильно воспроизводили достоверно большее число пар слов, чем в экспериментах без сна, при $p < 0.035$ (рис. 3, 3Б).

Проводился корреляционный анализ между общим временем сна, длительностями четырех стадий сна, длительностью дельта-сна (3-я + 4-я стадии) и количеством правильно воспроизведенных пар слов в конце эксперимента с дневным сном. Однако значимые корреляционные связи между характеристиками сна и числом правильных ответов не были выявлены.

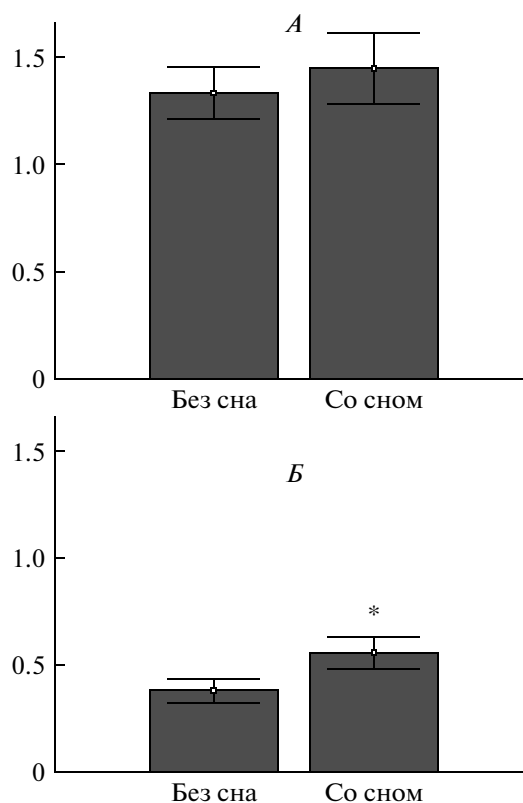


Рис. 3. Количество правильных ответов (в условных единицах) по результатам итогового тестирования в эксперименте без сна и в эксперименте со сном. А — для 30 пар слов, которые при обучении заучивались 2 раза, Б — для 30 пар слов, которые при обучении заучивались 1 раз. Обозначения как на рис. 2.

Fig. 3. Word-pair associates performance for the experiment with nap and the same without nap: А — twice learned 30 word-pair, Б — once learned 30 word-pair. Performance index was calculated as a raw number of correct recalls at retesting divided by number of correct recalls at baseline training. Designations as in Fig. 2.

По данным опросника САН анализировались субъективные оценки функционального состояния на обучающей и тестирующей стадии каждого эксперимента. Значимые изменения функционального состояния ни в течение экспериментов со сном, ни в течение экспериментов без сна не были выявлены. Различия между двумя типами экспериментов по данным САН также оказались не достоверными.

Время простой сенсомоторной реакции (рис. 4) к концу эксперимента со сном несколько удлинялось, но эти сдвиги не достигали уровня значимости. Достоверные разли-

чия между двумя типами экспериментов также выявлены не были.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты показывают, что дневной сон, следовавший после обучения и состоявший только из медленноволновой фазы, облегчал запоминание декларативной информации. При этом сон способствовал припоминанию 30 пар слов, которые заучивались 1 раз, и не влиял на воспроизведение 30 пар слов, заучивавшихся 2 раза.

Динамика времени простой сенсомоторной реакции и субъективных оценок самочувствия, активности и настроения в экспериментах со сном и без сна была сходной, и значимые различия между двумя типами экспериментов выявлены не были. Соответственно можно заключить, что лучшее припоминание в экспериментах со сном не объясняется только влиянием сна на функциональное состояние.

Данные литературы свидетельствуют о том, что медленноволновый сон может обуславливать состояние, в котором свежие следы памяти, временно хранящиеся в гиппокампе, переносятся в неокортекс для интеграции в долговременную память [3, 15]. Считается, что сон облегчает консолидацию памяти путем скрытой реактивации недавно полученных образов [13, 15]. В частности, в процессе формирования декларативной памяти, тесно связанной с работой гиппокампа, во время следовавшего за сеансом обучения медленноволнового сна наблюдалась повторная активация тех популяций гиппокампальных нейронов, которые были активны во время обучения [17, 18]. Таким образом, представление об активной роли сна в консолидации памяти основывается на том факте, что во сне имеет место реактивация нейронных ансамблей, которые участвовали в восприятии. Иначе говоря, это аналог повторного проигрывания информации, полученной наяву. Возможно, в нашем эксперименте этот повтор был критичен для слов, которые при обучении предъявлялись 1 раз, а дважды заученные слова уже в нем не нуждались. В итоге сон повлиял на воспроизведение слабых следов памяти — только тех слов, которые заучивались 1 раз.

Однако поскольку мы не получили значимых связей между улучшением воспроизведения заученного после сна и конкретными характеристиками сна, мы не можем утвер-

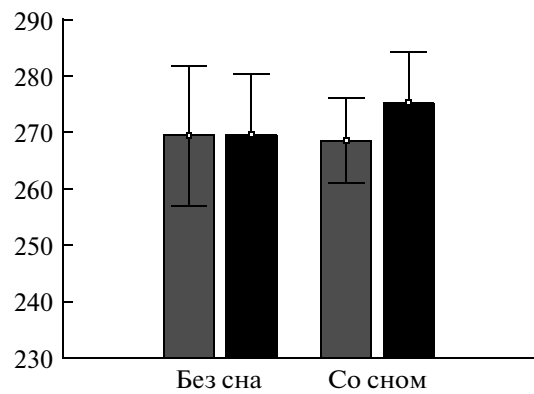


Рис. 4. Время простой сенсомоторной реакции во время обучения (серый столбик) и во время тестирования (темный столбик) в эксперименте без сна и в эксперименте со сном.

Fig. 4. Simple visual reaction time task for the experiment with nap and the same without nap. Light column — reaction time during learning, dark column — reaction time during retesting.

ждать, что в нашем исследовании сон активно влиял на запоминание информации. Но отсутствие достоверных корреляций, возможно, связано с тем, что наша выборка оказалась неоднородной по качеству сна: у части испытуемых не был зарегистрирован глубокий сон (3-я и 4-я стадии). В дальнейшем мы планируем провести анализ взаимосвязей между глубиной и длительностью сна и влиянием сна на память отдельно для глубокого сна и для поверхностного (1-я и 2-я стадии).

Существует также представление о том, что влияние сна на память может зависеть от успешности испытуемого в овладении задачей [11, 26] и от метода заучивания информации [26]. В частности, для моторной памяти показано, что лучшее усвоение двигательной задачи во время обучения сопровождалось значительным повышением медленной активности во время последующего сна, и это усиление медленной активности в свою очередь коррелировало со степенью улучшения выполнения задачи после сна [11]. В работе [26] выраженный прогресс в выполнении заданий на декларативную память после сна наблюдался только у “отличников” — у тех испытуемых, которые при обучении показали лучшие результаты. Таким образом, индивидуальный успех в овладении задачей может быть еще одним фактором, влияющим на зависимость от сна консолидацию памяти. Кроме того, М. Такер и В. Фишбейн в задаче на запоминание семантически несвязанных пар

слов показали значимое влияние сна для тех пар слов, для заучивания которых были созданы лучшие условия [26]. В их работе во время обучения все пары слов дважды предъявлялись для заучивания, но часть из них после первого заучивания тестировалась, что увеличивало прочность их усвоения.

Наши результаты не подтвердили эти представления. Но в настоящей работе использовался иной протокол эксперимента: половина материала для запоминания предъявлялась 1 раз (т.е. условия для запоминания были хуже, чем для нетестируемых пар в работе [26]), а половина при обучении тестировалась с немедленным высвечиванием правильного ответа (поэтому условия для запоминания были лучше, чем для тестируемых пар в исследовании [26]). Возможно, несходство результатов объясняется различиями в заданиях на запоминание. Следует отметить, что наличие промежуточного тестирования во время обучения влияет на усвоение информации, в этом случае процесс запоминания может быть качественно другим, нежели при пассивном заучивании, без “проверки”.

В итоге наши данные подтверждают результаты исследования [5], которое показало, что сон улучшает воспроизведение слабых следов памяти, которые были хуже заучены либо были повреждены вследствие интерференции, и при этом не влияет на припоминание хорошо усвоенной информации. Авторы работы [5] считают, что подобное избирательное влияние сна на память свидетельствует о его активной роли в консолидации. Поскольку если бы роль сна была пассивной и ограничивалась бы только защитой свежих и потому еще хрупких следов памяти от интерференции, то он, по их мнению, в равной степени улучшал бы воспроизведение всего материала — и хорошо и плохо заученного.

ВЫВОДЫ

1. Дневной сон, следовавший после обучения и состоявший только из медленноволновой фазы, облегчал воспроизведение декларативной информации.

2. Сон способствовал воспроизведению информации, которая заучивалась 1 раз, и не влиял на воспроизведение информации, заучивавшейся 2 раза.

3. Динамика времени простой сенсомоторной реакции и субъективных оценок самочув-

ствия, активности и настроения в экспериментах со сном и без сна была сходной, и значимые различия между двумя типами экспериментов выявлены не были. Соответственно можно заключить, что лучшее припоминание в экспериментах со сном не объясняется только влиянием сна на функциональное состояние.

4. Корреляционный анализ между прочностью запоминания и характеристиками сна — общей длительностью сна и длительностью отдельных стадий — не выявил значимых взаимосвязей между качеством сна и его влиянием на обучение.

Работа выполнена при поддержке Российского гуманитарного научного фонда (проект № 08 06 00 412а) и Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 09-04-01633а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Backhaus J., Junghanns K.* Daytime naps improve procedural motor memory. *Sleep Med.* 2006. 7: 508–512.
2. *Brooks A., Lack L.* A brief afternoon nap following nocturnal sleep restriction: which nap duration is most recuperative? *Sleep.* 2006. 29(6): 831–840.
3. *Buzsa'ki G.* Two-stage model of memory trace formation: a role for “noisy” brain states. *Neuroscience.* 1989. 31: 551–570.
4. *Clemens Z., Fabo D., Halasz P.* Overnight verbal memory retention correlates with the number of sleep spindles. *Neuroscience.* 2005. 132: 529–535.
5. *Drosopoulos S., Schulze C., Fischer S., Born J.* Sleep's function in the spontaneous recovery and consolidation of memories. *J. Exp. Psychol. Gen.* 2007. 136(2): 169–183.
6. *Fenn K.M., Nusbaum H.C., Margoliash D.* Consolidation during sleep of perceptual learning of spoken language. *Nature.* 2003. 425: 614–616.
7. *Gais S., Born J.* Low acetylcholine during slow-wave sleep is critical for declarative memory consolidation. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2004. 101: 2140–2144.
8. *Gais S., Molle M., Helms K., Born J.* Learning-dependent increases in sleep spindle density. *J. Neurosci.* 2002. 22: 6830–6834.
9. *Gais S., Plihal W., Wagner U., Born J.* Early sleep triggers memory for early visual discrimination skills. *Nat. Neurosci.* 2000. 3: 1335–1339.
10. *Giuditta A., Ambrosini M.V., Montagnese P., Mandile P., Cotugno M., Grassi Zucconi G., Vecchia S.* The sequential hypothesis of the function of sleep. *Behav. Brain Res.* 1995. 69: 157–166.
11. *Huber R., Ghilardi M.F., Massimini M., Tononi G.* Local sleep and learning. *Nature.* 2004. 430: 78–81.

12. *Lahl O., Wispel C., Willigens B., Pietrowsky R.* An ultra short episode of sleep is sufficient to promote declarative memory performance. *J. Sleep Res.* 2008. 17: 3–10.
13. *Maquet P.* The role of sleep in learning and memory. *Science.* 2001. 294: 1048–1052.
14. *McGaugh J.L.* Memory – a century of consolidation. *Science.* 2000. 287: 248–251.
15. *McNaughton B.L., Barnes C.A., Battaglia F.P., Bower M.R., Cowen S.L., Ekstrom A.D., Gerrard J.L., Hoffman F.P., Houston F.P., Karten Y., Lipa P., Penartz C.M.A., Sutherland G.R.* Off-line reprocessing of recent memory and its role in memory consolidation: a progress report. *Sleep and Brain Plasticity.* Eds Maquet P., Smith C., Stickgold R. N.Y.: Oxford U.P. 2003: 225–246.
16. *Molle M., Marshall L., Gais S., Born J.* Learning increases human electroencephalographic coherence during subsequent slow sleep oscillations. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA.* 2004. 101: 13963–13968.
17. *Nadasdy Z., Hirase H., Czurko A., Csicsvari J., Buzsa'ki G.* Replay and time compression of recurring spike sequences in the hippocampus. *J. Neurosci.* 1999. 19: 9497–9507.
18. *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. 44: 535–545.
19. *Plihal W., Born J.* Effects of early and late nocturnal sleep on declarative and procedural memory. *J. Cogn. Neurosci.* 1997. 9: 534–547.
20. *Plihal W., Born J.* Effects of early and late nocturnal sleep on priming and spatial memory. *Psychophysiology.* 1999a. 36: 571–582.
21. *Plihal W., Born J.* Memory consolidation in human sleep depends on inhibition of glucocorticoid release. *Neuroreport.* 1999b. 10: 2741–2747.
22. *Rechtschaffen A., Kales A.* A manual of standardized terminology, techniques and scoring system for sleep stages of human subjects. Washington, D.C.: U.S. Government Printing Office. 1968. 65 p.
23. *Smith C.* Sleep states and memory processes in humans: procedural versus declarative memory systems. *Sleep Med. Rev.* 2001. 5: 491–506.
24. *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. 12: 246–254.
25. *Tucker M.A., Hirota Y., Wamsley E.J., Lau H., Chaklader A., Fishbein W.* A daytime nap containing solely non-REM sleep enhances declarative but not procedural memory. *Neurobiol. Learn. Mem.* 2006. 8: 241–247.
26. *Tucker M.A., Fishbein W.* Enhancement of declarative memory performance following a daytime nap is contingent on strength of initial task acquisition. *Sleep.* 2008. 31(2): 197–203.
27. *Walker M.P.* A refined model of sleep and the time course of memory formation. *Behav. Brain Sci.* 2005. 28: 51–104.
28. *Walker M.P., Brakefield T., Hobson J.A., Stickgold R.* Dissociable stages of human memory consolidation and reconsolidation. *Nature.* 2003. 425: 616–620.
29. *Wixted J.T.* The psychology and neuroscience of forgetting. *Annu. Rev. Psychol.* 2004. 55: 235–269.