



Трейси Шорз

СПАСИТЕ НОВЫЕ НЕЙРОНЫ

Возможно, вы видели по телевизору, в журналах или в Интернете рекламу разного рода программ, развивающих интеллект. Они предлагают многочисленные способы зарядки для ума, ежедневно нагружая его разными задачами, начиная с запоминания бессмысленных последовательностей слов и заканчивая подсчетом количества деревьев в парке.

Как бы подозрительно ни звучали подобные рекламные объявления, оказывается, что эффект таких программ имеет нейробиологическое обоснование. Новейшие исследования, правда, в основном на крысах, показывают, что научение повышает способность к выживанию вновь образующихся нейронов взрослого головного мозга. И что еще более удивительно, оно способно подстегнуть появление новых клеток. Причем чем большего включения и интеллектуальных усилий требует задача, тем большее количество нейронов образуется и удерживается в мозге. По-видимому, интеллектуальные нагрузки способны «накачать» мозг подобно тому, как физические упражнения помогают тренировать тело.

Результаты таких исследований важны не только для интеллектуальных ленивцев, мозг которых засиделся и нуждается в нескольких приседаниях, но и для людей с нарушениями когнитивных функций, как при

Каждый день во взрослом мозге возникают новые нервные клетки. Последние исследования показывают, что в этом им помогают сложные задачи, решаемые человеком. И чем больше нейроны нагружены, тем активнее они развиваются

болезни Альцгеймера и других формах деменции. В этом случае зарядка ума, поддерживающая активность мозга, может замедлить снижение интеллектуальных функций.

Новый нейрон родился!

В 1990-х гг. удивительное известие потрясло научный мир: мозг взрослых млекопитающих может образовывать новые нейроны. До этого биологи считали, что нейрогенез — процесс образования новых нейронов — возможен лишь в раннем возрасте, во время интенсивного интеллектуального развития, и по мере взросления полностью прекращается. Но в начале 1990-х гг. Элизабет Гоулд (Elizabeth Gould) из Рокфеллеровского университета удалось продемонстрировать зарождение новых клеток во взрослом мозге, а именно, в области гиппокампа (у морского конька), который участвует в процессах памяти и научения. Вскоре аналогичные результаты были по-

лучены на животных различных видов: от мыши до маргитки. В 1998 г. нейробиологи США и Швеции показали, что нейрогенез осуществляется и в мозге взрослого человека.

Исследования нейрогенеза у грызунов обычно проводится с применением вещества под названием БДУ (бромдезоксисуридин), которое позволяет отличить под микроскопом только что сформированные клетки от более взрослых. Результаты показывают, что в гиппокампе крыс каждый день образуются от 5 до 10 тыс. новых нейронов. (Известно, что и в гиппокампе человека возникают нейроны, но мы все еще не знаем, в каком количестве).

Генерация новых нейронов не настолько предсказуема, как часовой механизм. На интенсивность этого процесса влияют множество средовых факторов. Например, показано, что прием алкоголя замедляет создание новых клеток, а в результате упражнений их количество значи-

ОСНОВНЫЕ ПОЛОЖЕНИЯ

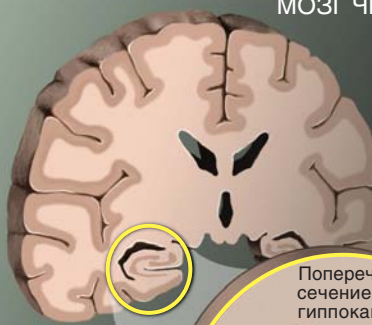
- Каждый день во взрослом мозге появляются тысячи новых клеток, особенно в области гиппокампа — структуры, отвечающей за научение и память.
- Если перед животным не встают задачи, требующие научения, то в течение одной-двух недель большинство новорожденных нейронов умирают. Процесс научения, особенно требующий больших усилий, позволит этим клеткам выжить.
- Новые нейроны не обязательно участвуют в научении, но также могут играть роль в предсказании будущего на основании прошлого опыта. Усиление нейрогенеза может замедлить снижение когнитивных процессов при различных формах деменции, а также поддерживает здоровый мозг в хорошей форме.

ГДЕ ОБРАЗУЮТСЯ НОВЫЕ НЕЙРОНЫ

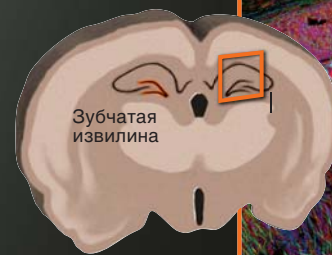
Во взрослом мозге новые нейроны появляются в гиппокампе — структуре, участвующей в обучении и памяти. Несмотря на то что нейрогенез во взрослом организме был изначально открыт у грызунов, позже новые клетки также были обнаружены в мозге человека. Точнее говоря, новые нейроны образуются в части гиппокампа, которая называется зубчатой извилиной (выделена цветом на илл. справа)



МОЗГ ЧЕЛОВЕКА



МОЗГ ГРЫЗУНА



На микроснимке справа показан гиппокамп мыши, окрашенный по методике *Brainbow*, когда нейроны производят белки разного цвета



тельно возрастает. Крысы и мыши, которые проводят много времени в колесе активности, по количеству новых клеток вдвое опережают тех, что ведут сидячий образ жизни. Даже употребляемая в пищу черника способна подстегнуть генерацию новых клеток в гиппокампе крысы.

Используй или потеряешь

Упражнения и другие действия помогают стимулировать производство дополнительных нервных клеток. Но новые клетки не всегда остаются там, где возникли. Многие из них, если не большинство, исчезают в течение нескольких недель после нейрогенеза. Естественно, и другие клетки организма не живут вечно. Поэтому сам факт, что нейроны погибают, — не новость. Столь быстрая их смерть ставит в тупик: зачем моз-

Те задачи, решению которых сложнее научиться, спасают больше нейронов

гу осуществлять сложный процесс создания новых клеток, чтобы они вскорости бесследно исчезли?

Результаты наших исследований показывают, что новые клетки создаются «на всякий случай». Если перед животным встают сложные задачи, то новообетенные нейроны останутся в мозге, если нет — погибнут. В 1999 г. мы вместе с Гоулд, которая в настоящее время работает в Принстонском университете, совершили открытие, проводя серию экспериментов по изучению влияния научения на выживаемость новорожденных нейронов в гиппокампе мозга крысы.

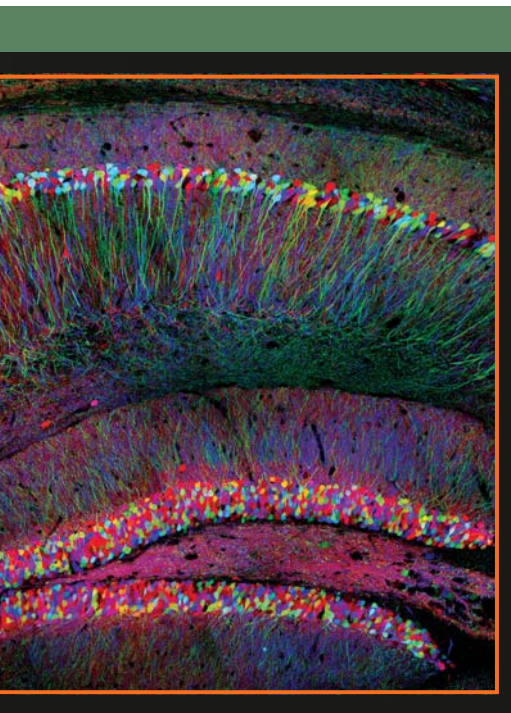
Задача, которую мы использовали, называется отсроченным обусловли-

ванием мигательного рефлекса (*врезка на стр. 50*). Она во многом напоминает эксперименты И.П. Павлова, в которых у собаки начинала выделяться слюна, когда она слышала звук, связанный с доставкой обеда. В случае с обуславливанием мигательного рефлекса животное слышит звук, а затем через некоторый заданный период времени (обычно 500 миллисекунд, т.е. половину секунды) в его глаз подается воздух или производится мягкая стимуляция века другим способом, в результате чего животное моргает.

После нескольких проб, обычно около сотни, животное устанавливает связь между звуком и раздражением века: оно научается предугадывать, когда возникнет стимул, и моргать, прежде чем это происходит на самом деле. Такой «условный» ответ показывает, что животное научилось связывать во времени два события. Подобная способность крыс может показаться заурядной, но на самом деле она позволяет измерить готовность животного к «антиципации» —

ОБ АВТОРАХ

Трейси Шорз (Tracey J. Shors) — профессор факультета психологии и Междисциплинарного центра нейронаук в Университете Рутгерса. Вот уже много лет ее научные интересы лежат в области нейробиологии научения и памяти. Шорз сотрудничала с Элизабет Гоулд (Elizabeth Gould) из Принстонского университета. В их совместной работе была показана связь научения и выживания вновь образовавшихся нейронов гиппокампа, а также роль этих клеток в процессах научения. Десять лет спустя Шорз все еще пытается разрешить вопрос о связи нейрогенеза и научения.



предсказанию будущего на основании того, что происходило с ним в прошлом.

Прежде чем начать эксперименты, животным вводили БДУ, чтобы изучить связь между научением и нейрогенезом. Через неделю половина крыс проходила через процедуру отсроченного обусловливания мигательного рефлекса, остальные же оставались в своих жилищах. После четырех-пяти дней обучения мы обнаружили, что у крыс, научившихся связывать моргание со звуком, было больше клеток, меченных БДУ, чем у тех, что оставались в домиках. Мы сделали вывод, что научение помогло сохранить нейроны, которые иначе бы погибли. У животных, не подвергавшихся процедуре обусловливания, лишь немногие меченные БДУ клетки дожили до конца исследования. Причем чем лучше обучалось животное, тем больше новых нейронов мы фиксировали по окончании процедуры. Такие же процессы происходят, когда крысы учатся ориентироваться в лабиринте.

В самом начале наших исследований в конце 1990-х гг. мы исследовали крыс, которым обучение давалось легко: тех, кто научался моргать за

50 миллисекунд до реальной стимуляции века и делал это более чем в 60% проб. Позже мы задались вопросом: сохраняются ли новые клетки у тех животных, которые не способны к научению или хуже учатся? Оказалось, что не сохраняются. В исследовании, результаты которого были опубликованы в 2007 г., у крыс, которые через 800 проб не смогли научиться предвидеть раздражение века, фиксировались всего несколько новых нейронов, как и у тех животных, что оставались в своих клетках.

Мы также провели эксперименты, в которых жестко ограничили возможности обусловливания. На этот раз мы дали крысам на то, чтобы научиться все делать правильно, всего один день — 200 проб. В такой ситуации некоторые животные научились антиципировать появление стимула, а другие — нет. И снова, несмотря на то что все прошли через одно и то же испытание, крысы, которые научились, сохранили больше нейронов, чем те, что не смогли. Эти результаты показывают, что новообретенные нейроны выживают в ситуации реального научения, а не просто упражнения, перемещения из одной клетки в другую или каких-либо еще рутинных действий.

Без труда не выловишь и рыбку из пруда

Несмотря на то что новый опыт помогает продлить жизнь новообретенным клеткам гиппокампа, не все виды научения равно эффективны. Например, если животное учится плыть до платформы, которая видна в бассейне, то его тренировка не повышает выживаемости нейронов. То же самое происходит в случае с обусловливанием мигания звуковым сигналом, если два стимула подаются почти одновременно.

Мы предполагаем, что причина неэффективности таких заданий для сохранения новых клеток — то, что для их решения не нужно думать. Крыса, в принципе, всегда готова доплыть до видимой платформы. Кроме того, она банально не хочет утонуть. И если стимуляция века совпадает

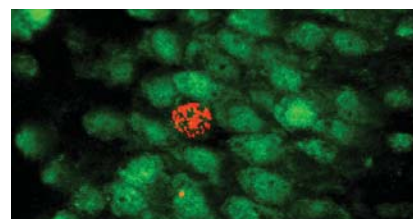
по времени со звуком, животному не нужно запоминать событие, которое произошло в прошлом, т.е. формировать след памяти, на основании которого оно будет предсказывать появление раздражителя века. Оно просто реагирует, когда слышит звук.

Нам кажется, что лучше всего помогают в сохранении новообретенных клеток те задачи, которым сложнее обучаться, для решения которых требуется больше интеллектуальных усилий. Чтобы проверить эту гипотезу, мы взяли простейшую задачу и чуть-чуть ее усложнили. Мы начали с процедуры обусловливания мигания, в которой звук предшествовал и перекрывался по времени со стимуляцией века. Как было сказано выше, такое научение не способствует сохранению новых нейронов. Затем мы усложнили задачу, продлив звучание настолько, чтобы стимул появлялся лишь в завершение продолжительного звука.

В такой ситуации сложнее понять, когда необходимо моргать. Здесь нужно, как спортсмену, не сорваться с места по команде «На старт!» — иначе это будет неверным решением. Такая задача сложнее даже процедуры с обусловливанием, отсроченным на 500 миллисекунд, т.к. животное не может использовать окончание звучания как сигнал «Внимание!». Вместо этого крысе нужно отследить точ-

ВЫЯВЛЕНИЕ НОВООБРЕТЕННЫХ НЕЙРОНОВ

Вещество БДУ скапливается в клетках, которые появились после его введения в организм. На изображении внизу выделена новорожденная клетка: клетки с БДУ отмечены красным, а другие клетки, идентифицированные как нейроны, — зеленым. Новую клетку окружают зрелые нейроны



ный момент времени, когда начался звук, и оценить период до начала стимуляции века. Это непростая задача для всех животных, включая человека. Мы обнаружили, что такое научение помогает спасти столько же, а то и больше клеток, чем стандартная процедура отсроченного обусловливания мигательного рефлекса.

Также интересно, что больше нейронов выживало у тех животных, участвовавших в процедуре обусловливания, которые обучались чуть медленнее, т.е. нуждались в большем количестве проб, прежде чем начали реагировать правильно. Значит, можно предположить, что новые нейроны гиппокампа больше вовлекаются при научении, которое требует концентрации усилий.

Отсчет пошел

Сегодня пока не ясно, почему столь эффективно именно научение, требующее дополнительных усилий. Существует теория, что задачи, требующие больше размышлений или больше времени для освоения, заставляют более интенсивно работать нервные сети гиппокампа, в том числе включенные в них новообращенные нейроны. Дополнительная ак-

тивация этих клеток и есть решение. Эта гипотеза нравится мне по двум причинам.

Во-первых, в ряде исследований было показано, что задачи на обучение, такие как классическое обусловливание мигательного рефлекса, увеличивают возбудимость нейронов гиппокампа, в результате чего они становятся более активными. Более того, активация гиппокампа идет рука об руку с процессами научения: животные, у которых фиксируется большее возбуждение, лучше решают экспериментальные задачи.

Во-вторых, по-видимому, существует критический период времени, в который научение может спасти новообращенные клетки. У грызунов он составляет около одной-двух недель с момента появления нейрона. Например, в одном из последних исследований было показано, что научение способно спасти клетки в возрасте семи-десяти дней. Позже обучение уже неэффективно — нейроны все равно погибают. Более раннее обучение также не дает результата. Это временное окно готовности к научению совпа-

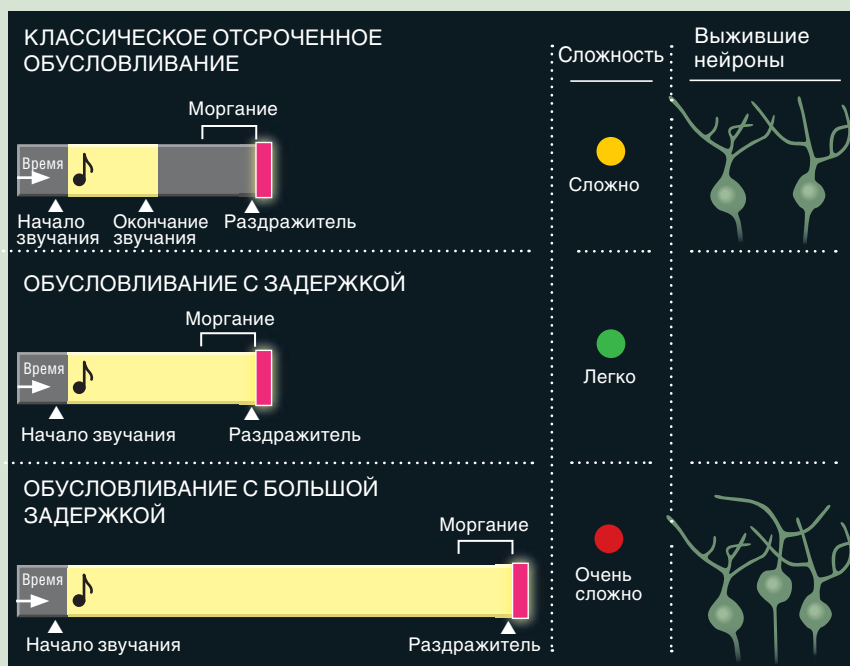
дает с периодом дифференциации неспециализированных новорожденных клеток и превращения их в нейроны. В это время клетки отращивают дендриты — отростки, принимающие сигналы, по которым они получают импульсы из других отделов мозга, — и аксоны, несущие сообщения к соседним областям гиппокампа, например к полю СА3. Приблизительно в это же время нейроны начинают отвечать на определенные нейротрансмиттеры — вещества, которые участвуют в передаче информации от клетки к клетке.

На основании этих наблюдений можно выдвинуть предположение: чтобы нейроны могли принимать участие в научении, они должны в некоторой степени созреть и включиться в нейронные сети. Если обучение проходит трудно, то нейроны



ЧТО ПОКАЗЫВАЮТ ИССЛЕДОВАНИЯ НА КРЫСАХ

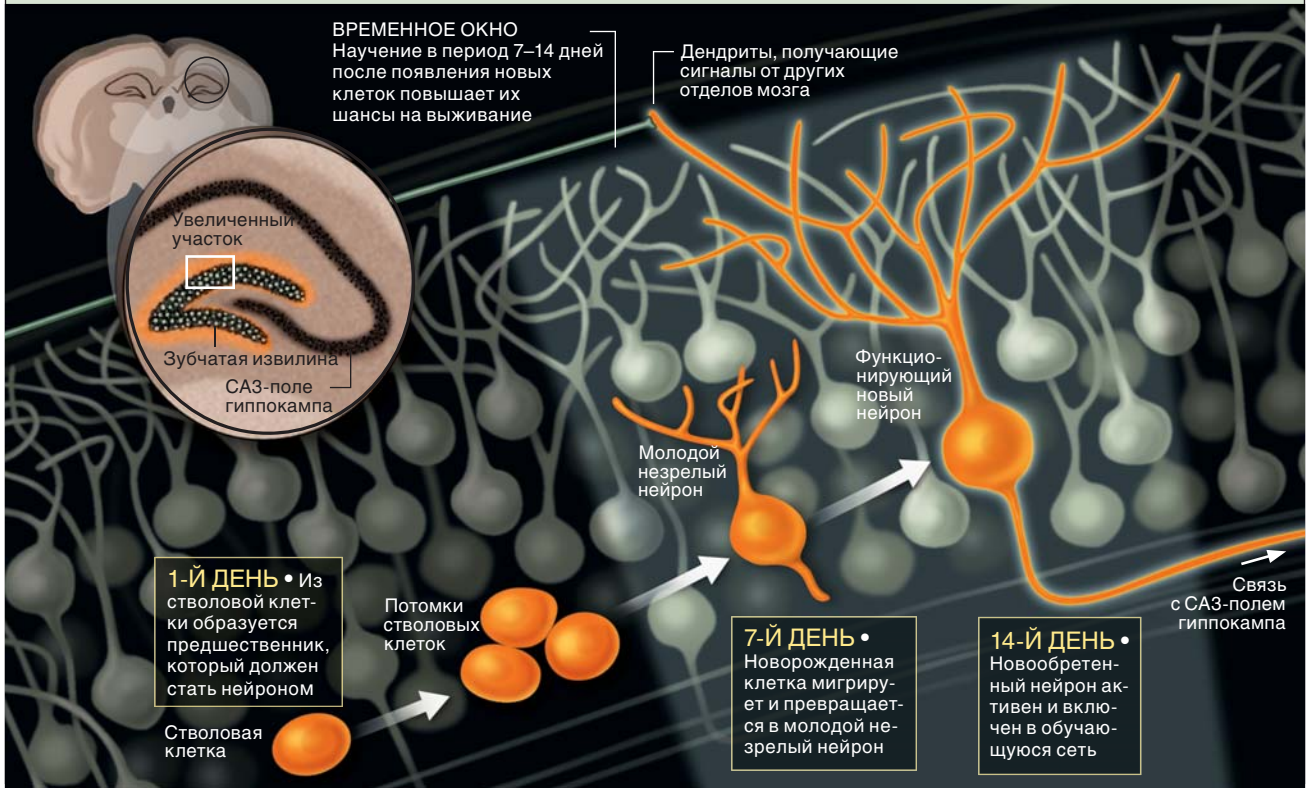
Автор статьи и ее коллеги решили воспользоваться процедурой отсроченного обусловливания мигательного рефлекса, чтобы показать влияние сложных заданий на выживаемость нейронов. Эксперименты начались с классического сценария (схема вверху), в котором животное слышит звук и через полсекунды происходит раздражение века, которое вызывает моргание. После примерно сотни проб животные научаются моргать до реального раздражения века. Поскольку звуковой сигнал и воздействие, вызывающее моргание, разнесены во времени, животному сложно определить, когда нужно моргать. Такая задача позволяет сохранить больше новорожденных клеток. Крысы легко справляются с более простой задачей — когда раздражение перекрывается по времени с подачей звука (схема в середине). Решение этой задачи не повышает выживаемости новообращенных нейронов. В последней серии задание было усложнено до предела. Крыса дольше ожидала раздражения (схема внизу), и в результате спасала от смерти гораздо больше своих клеток, чем при любой другой форме обучения



ПОЧЕМУ НАУЧЕНИЕ СПАСАЕТ НОВЫЕ НЕЙРОНЫ?

В течение первой недели своего существования новорожденные нейроны гиппокампа мигрируют от края зубчатой извилины в более глубокие области, где они созревают и образуют связи с другими нейронами. Научение помогает клеткам выжить, если происходит в первые недели их жизни.

Возможно, оно стимулирует существующие нейроны, которые начинают посылать сигналы новым, способствуя таким образом их созреванию. Если во время созревания научения не происходит, большинство новообращенных клеток гиппокампа погибнут.



гиппокампа, в том числе новообращенные, полностью включены в работу. Но если перед животным не стоит никаких важных задач, новообращенные нейроны получают недостаточно стимулов, которых не хватает, чтобы выжить. В результате они просто отмирают.

Чем занимаются новые клетки?

Итак, в гиппокампе каждый день рождаются тысячи новых клеток. И если перед животным стоит задача научиться чему-то, то эти клетки выживают и остаются на месте. Но каковы их функции? Естественно, они не могут сразу включиться в процесс научения, т.к. в большинстве случаев он происходит практически мгновенно (в течение секунд, если не меньше). Сталкиваясь с новой задачей, мозг просто не может подождать

неделю-другую, пока новые нейроны народятся, созреют и включатся в рабочие сети, и лишь потом начать учиться. Мы с коллегами предположили, что запас новых клеток должен каким-то образом влиять на параметры научения в будущем.

Чтобы проверить наше предположение, мы решили удалить у крысы несколько новообращенных клеток, предположив, что если они играют важную роль в научении, то животные, у которых их меньше, будут не столь успешны в нем. Поскольку удалить отдельные клетки живого мозга невозможно, мы не давали им родиться. Для этого несколько недель животным вводили вещество под названием МАМ, которое препятствует делению клеток. Затем животных отправляли на обучение.

Животные, получавшие МАМ, оказались плохими учениками при

классической процедуре обусловливания мигательного рефлекса с отсрочкой в 500 миллисекунд. Им было очень сложно научиться предсказывать раздражение. В то же время они хорошо справлялись со многими другими задачами, опирающимися на работу гиппокампа, например с водным лабиринтом Морриса. В этом задании крыс погружали в бассейн с непрозрачной жидкостью. Они должны были доплыть до погруженной в воду платформы. На стены бассейна были нанесены пространственные ориентиры, которые помогали крысам найти дорогу. Крысы, лишенные новых нейронов, справились с этой задачей так же быстро, как их собратья, не подвергавшиеся действию МАМ.

Грызуны после введения МАМ по-прежнему могли запоминать место, в котором с ними происходили эмо-

ЧТО ПОЛЕЗНО, ЧТО ВРЕДНО

Научение способствует выживанию новых нейронов, но не влияет на их производство. Было показано, что на генерацию нейронов у грызунов влияют другие факторы

Стимулируют

Физические упражнения



Антидепрессанты



Черника



Блокируют

Алкоголь



Никотин



ЧТО ДАЛЬШЕ?

Мы еще много не знаем о том, как именно научение влияет на выживание новых нейронов в гиппокампе. Прежде всего интересны молекулярные механизмы, лежащие в основе выбора задач, которые помогают сохранять новые клетки. Какие нейротрансмиттеры принимают участие в этих процессах? Какие белки-рецепторы? И в какой именно момент срабатывают эти механизмы? Помогает ли новым клеткам научение включиться в нейронные сети или лишь поддерживает те, которым уже удалось образовать связи? И, наконец, каким образом производимые зрелым мозгом нейроны участвуют в процессе получения знаний?

Подобные исследования проводятся на животных, но также хотелось бы больше узнать о нейрогенезе в человеческом мозге — как у здоровых индивидов, так и у людей с такими заболеваниями, как болезнь Альцгеймера.

Чтобы провести подобные исследования, необходимы способы неинвазивной фиксации рождения и смерти новых нейронов в мозге человека. Вооружившись такими методами, мы могли бы обратиться к интересным вопросам: например, как протекает нейрогенез в мозге здорового человека и человека с болезнью Альцгеймера. В конечном счете мы могли бы также выяснить, удастся ли повысить количество новых нейронов в гиппокампе при помощи генотерапии и помогут ли им закрепиться на новом месте специальные упражнения для мозга

ционально значимые события. Например, животные, которые подвергались неприятной стимуляции в одной из клеток, замирали, когда их помещали туда повторно. Такой тип эмоционального научения — контекстное обусловливание страха — тоже зависит от функционирования гиппокампа, но не вызывает труда у животных без новых клеток мозга.

Перечисленные виды научения оказались незатронутыми при введении крысам МАМ. Трудности у них возникали при установлении более сложных ассоциаций: например, всегда ли звук предшествует на полсекунды раздражению века. Поэтому мы предположили, что если новые клетки не необходимы для любых видов научения, то, возможно, они нужны лишь в определенных ситуациях, в которых требуются интеллектуальные усилия.

С точки зрения биологии такая специализация выглядит логичной: животное не полагается на производство и развитие поколений новых клеток в ситуациях, определяющих выживание здесь и сейчас. Поэтому дополнительные клетки, раз уж они созрели, используются для точной настройки или поддержки навыков принятия решений, которые уже сформированы. В психологических терминах эту функцию можно назвать «научение учению».

А как насчет моего мозга?

Описанные выше исследования проводились на лабораторных животных, мышах или крысах. Что происходит с человеком, у которого гиппокамп не производит новые нейроны? К сожалению, современная медицина в избытке поставляет нам испытываемых для исследований, например раковых больных, проходящих химиотерапию. Как и МАМ, химиотерапия снижает способность клеток к делению, без чего не появится новых нейронов. Вряд ли можно считать совпадением, что пациенты, проходящие химиотерапию, жалуются на сложности в обучении и запоминании. В разговорной речи даже появилось слово, описывающее этот синдром: «химиомозги» (*chemobrain*).

Во многом наблюдение за такими пациентами дает картину, схожую с поведением крыс, получавших МАМ. Как и грызуны, люди, проходящие химиотерапию, справляются с большинством задач. Они одеваются, ходят на работу, готовят пищу, общаются с друзьями и близкими, так или иначе продолжают жить своей жизнью. Это логично. В лабораторных условиях и у животных также не наблюдалось сильного снижения когнитивных функций, которое бы охватывало все сферы жизни. Поэтому у подобных пациентов логичнее ожидать селективных нарушений в более сложных типах научения, а именно, в тех вещах, которые многим людям даются нелегко, например в многозадачности, позволяющей усваивать новую информацию при работе сразу с несколькими проектами.

Чтобы исследовать роль нейрогенеза в научении человека, необходимо разработать новые неинвазивные методы, которые позволят определять новые нейроны в живом мозге, а также обратимо препятствовать делению и созреванию клеток в период обучения. Первые уже находятся в разработке, появления же вторых, видимо, придется подождать некоторое время.

Представим на мгновение, что постоянная поддержка новых нейронов помогает мозгу сохранять интеллектуальную гибкость. Можно ли в таком случае использовать нейрогенез для предотвращения и лечения заболеваний, приводящих к снижению когнитивных функций?

Рассмотрим болезнь Альцгеймера, при которой дегенерация нейронов гиппокампа приводит к прогрессирующей потере памяти и снижению способности к обучению. У таких пациентов мозг продолжает производить новые клетки, однако похоже, что многие из них не доживают до зрелости. Возможно, у пациентов нарушаются процессы нейрогенеза и созревания нервных клеток, или же новые клетки не выживают, поскольку болезнь не позволяет мозгу учиться.

Последние исследования вселяют надежду — по крайней мере если на-

чать воздействие на ранней стадии деменции. Как было сказано выше, исследования на здоровых животных и людях показывают, что такие простые действия, как, например, аэробные упражнения, могут стимулировать производство новых нейронов. Кроме того, эффективными модуляторами нейрогенеза оказались антидепрессанты. В 2007 г. было показано, что длительная терапия при помощи антидепрессантов улучшает самочувствие и жизнедеятельность пациентов с болезнью Альцгеймера. Возможно, такой эффект обусловлен тем, что антидепрессанты стимулируют производство новых нейронов и помогают им выжить.

В некоторых случаях пациентам может помочь интенсивное обучение.



Говорят, старую собаку не обучить новым командам, и, конечно, взрослым людям научение чему-то принципиально новому дается тяжело. Но если мы хотим поддерживать наш мозг в хорошей форме, нам не повредит выучить еще один язык, освоить новый танец или сыграть в динамичную игру на видеоприставке. Более того, это даже полезно

Недавно на круглом столе, посвященном болезни Альцгеймера и другим формам деменции, я читала доклад о наших результатах, полученных на животных. Медиков крайне заинтересовала идея, что усилия, вкладываемые в научение, помогают сохранять только что родившиеся клетки. Они рассказали, что не раз наблюдали, как такое напряжение приводило к улучшениям у их пациентов, и отметили, что у больных, которые полностью включаются в когнитивную деятельность, может замедлиться развитие столь разрушительных для разума заболеваний.

Часто можно услышать, что глупо надеяться, будто бы интеллектуальные нагрузки в сочетании с антидепрессантами или физическими

упражнениями могут полностью обратить вспять разрушение нервной ткани, вызванное такими тяжелыми заболеваниями, как болезнь Альцгеймера, когда мозг теряет больше клеток, чем может создать новых. Вероятно, это так. Однако подобные действия могут притормозить снижение когнитивных функций у людей, пораженных дегенеративными заболеваниями, а также, возможно, естественные изменения в мозге любого человека, которые происходят с возрастом.

Говорят, старую собаку не обучить новым командам, и, конечно, взрослым людям научение чему-то принципиально новому дается тяжело. Но если мы хотим поддерживать наш мозг в хорошей форме, нам не повре-

Чем более сложна когнитивная задача, тем больше новорожденных нейронов можно сохранить — если результаты исследований грызунов верны и для человека

дит выучить еще один язык, освоить новый танец или сыграть в динамичную игру на видеоприставке. Более того, это даже полезно.

Чем сложнее познавательная задача, тем больше новообращенных нейронов в мозге выживет, если, конечно, на нас распространяются результаты исследований, проведенных на грызунах. ■

Перевод: Т.Н. Лапшина

ДОПОЛНИТЕЛЬНАЯ ЛИТЕРАТУРА

- Learning Enhances Adult Neurogenesis in the Hippocampal Formation. Elizabeth Gould, Anna Beylin, Patima Tanapat, Allison Reeves and Tracey J. Shors in *Nature Neuroscience*, Vol. 2, No. 3, pages 260–265; March 1999.
- Neurogenesis in the Adult is Involved in the Formation of Trace Memories. Tracey J. Shors, George Miesegaes, Anna Beylin, Mingrui Zhao, Tracy Rydel and Elizabeth Gould in *Nature*, Vol. 410, pages 372–376; March 15, 2001.
- Neurogenesis, Learning and Associative Strength. Jaylyn Waddell and Tracey J. Shors in *European Journal of Neuroscience*, Vol. 27, No. 11, pages 3020–3028; June 2008.