

Motor Memory Consolidation: Neural Processes and Infrastructure; A Narrative Review.

Vaheed Jahedi 

PhD student of Motor Behavior, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran.

Hamidreza Taheri Torbati *

Professor of Motor Behavior Department, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran.

Ehsan Vafaei Noghabi 

PhD student of Motor Behavior, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran.

Mersad Khodashanas 

PhD student of Motor Behavior, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran.

Ensie Nasiri 

Master student of Motor Behavior, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran.

Background and Aim:

Consolidation is a set of neural processes by which a memory both becomes more stable and improves over time. At least two events occur as a result of consolidation: consolidation and enhancement. During consolidation, a new and fragile memory can become strong and stable; this event is called consolidation. During consolidation, a memory may not only be consolidated but also enhanced. Enhancement can also occur offline between training sessions. Such offline learning can often be supported by the passage of time or by a night of sleep. In the neuroscience and behavioral sciences literature, consolidation has two subprocesses; the first process, which occurs in the first minutes and hours, involves changes and exchanges of materials within and between two neurons. These initial changes are referred to as “synaptic consolidation” or rapid and early consolidation. Another type of consolidation takes many hours, days, weeks, or perhaps months. It is believed that this type of consolidation involves the reorganization of brain and systemic circuits over time,

* Corresponding Author: hamidtaheri@um.ac.ir

such this engram can be transferred to new locations in the brain and lose its dependence on the circuits and initial consolidation points. This type of process is called “system consolidation” or delayed consolidation. This review article is based on two research questions. In the first research question, we sought to understand where motor memory consolidation occurs and which brain regions it involves. We then sought to understand how long the process of motor memory consolidation takes. Therefore, in this review article, we seek to examine the neural processes of consolidation in general, and the spatial neural substrates and temporal trends of each of the subprocesses.

Research Method:

This research is a narrative review study. Based on the keyword consolidation, the search for the following terms was started: consolidation, memory consolidation, motor memory, motor memory consolidation. Regarding the types of motor memory consolidation and stages of motor memory consolidation, the terms cognitive consolidation (news), procedural consolidation, motor memory consolidation, offline promotion, synaptic consolidation, and systemic consolidation were searched. In this review study, four databases of English articles were consulted: [Sciencedirect](#), [PubMed](#), [Sage](#), and [Google Scholar](#), and the time period was considered from 1996 to 2024. Persian research was also searched in Irandoc and Jihad Daneshgahi (SID) databases, and the time period was considered from 1375 to 1403. A total of 147 articles related to the above keywords were found. First, the authors eliminated duplicate studies between databases (23 cases). Second, the titles of all 124 remaining articles were read and those that were clearly irrelevant (some of these studies were on computers, artificial intelligence, and robots) were excluded (26 cases). Then, by reading the abstracts of the remaining articles, the authors determined that 53 articles were suitable for full-text review. Finally, by reading the full-text articles, with particular focus on the methodology and results obtained, and based on agreement between the authors of this text, 37 core articles were selected for this review study.

Findings:

There are three physiological explanations for synaptic consolidation in the early minutes (short-term memory). First, many physiologists believe that this consolidation is due to the continuous activity of neural signals that are created around a temporary memory trace and form a circuit of reflex neurons. The second explanation is that synaptic consolidation can be the result of presynaptic facilitation or inhibition. This action occurs in the presynaptic neuron, not the postsynaptic neuron. Neurotransmitters released at such terminals repeatedly and repeatedly cause facilitation or inhibition for several seconds or several minutes. The final explanation is synaptic potentiation, which can strengthen synaptic conduction. After training or acquisition, as more time passes without training, the new memory becomes resistant to all kinds of interference. According to the results of the reported research, the process of synaptic consolidation seems to take its longest time during the first four to six hours after training. It is believed that long-term memory (system consolidation process) results from actual structural changes, rather than mere chemical changes in synapses, and these changes cause the enhancement or suppression of signal conduction. The most important structural changes produced in long-term memory are: 1. An increase in the number of vesicle release sites for transmitter secretion; 2. An increase in the number of released vesicles; 3. An increase in the number of presynaptic terminals; 4. A change in the structure of dendritic spines. Several areas of the brain are responsible for the long-term consolidation of non-novel skills, including the primary motor cortex (M1), parts of the neocortex, the cerebellum and deep nuclei, and the striatum. Offline consolidation of newly learned motor skills is a multi-stage and dynamic process. Many studies on systemic consolidation have reported that improvements are often associated with sleep deprivation, with improvements occurring more significantly if the period of non-practice is accompanied by sleep (especially at intervals of 12 to 24 hours). In general, depending on the type of skill and task, systemic consolidation of a skill requires 24 to 72 hours after acquisition to occur, such as consolidation (12 hours), promotion (24 hours, accompanied by sleep), and spatial transfer (48 to 72 hours).

Discussion and Conclusion:

According to the results of the reported studies and their comparison with each other, it was shown that the temporal and spatial contexts of motor memory consolidation can vary depending on the type of task or training provided. Therefore, the results of this study can be a refutation of the idea that motor memory consolidation, like cognitive memory consolidation, has a single cortical area and a specific duration. According to Newell's constraint-based perspective, the development, control, and learning of a movement should be considered with respect to the three constraints of the individual, the environment, and the task. Therefore, the variability of the spatial and temporal infrastructures of movement consolidation with respect to the type of task can indicate the different post-training needs of different motor skills. Finally, it is suggested that more detailed studies and research be conducted in the future on the spatial and temporal contexts of motor memory consolidation with respect to the constraints of the individual and the environment.

Keywords: motor memory consolidation, synaptic consolidation, system consolidation



تحکیم حافظه حرکتی: فرایندها و زیرساخت‌های عصبی؛ یک مرور روایتی

وحید جاهدی  دانشجوی دکتری رفتار حرکتی، دانشگاه فردوسی مشهد، ایران.

حمیدرضا طاهری تربتی *  استاد گروه رفتار حرکتی، دانشگاه فردوسی مشهد، ایران.

احسان وفایی نوقابی  دانشجوی دکتری رفتار حرکتی، دانشگاه فردوسی مشهد، ایران.

مرصاد خداشناس  دانشجوی دکتری رفتار حرکتی، دانشگاه فردوسی مشهد، ایران.

انسیه نصیری  دانشجوی کارشناسی ارشد رفتار حرکتی، دانشگاه فردوسی مشهد، ایران.

زمینه و هدف

تحکیم مجموعه‌ای از فرایندهای عصبی است که به موجب آن یک حافظه با گذشت زمان هم پایدارتر می‌شود و هم بهبود می‌یابد. دست‌کم دو اتفاق در اثر تحکیم به وجود می‌آید: تثبیت و ارتقا. در طول تحکیم، یک حافظه جدید و شکننده می‌تواند به حافظه قوی و پایدار تبدیل شود؛ به این اتفاق تثبیت می‌گویند. در طول تحکیم ممکن است یک حافظه نه تنها تثبیت شود، بلکه ارتقا یابد. ارتقا می‌تواند به صورت آفلاین بین جلسات تمرین نیز ایجاد شود. چنین یادگیری آفلاین اغلب با گذر زمان یا با یک شب خواب نیز می‌تواند پشتیبانی شود. در ادبیات علوم اعصاب و علوم رفتاری تحکیم دارای دو زیرفرایند است؛ فرایند اول که در دقایق و ساعات ابتدایی اتفاق می‌افتد و شامل تغییر و تبادل مواد در درون و بین دو نورون است. از این تغییرات اولیه به عنوان «تحکیم سیناپسی» یا تحکیم سریع و

اولیه یاد می‌شود. نوع دیگری از تحکیم ساعات متمادی، روزها، هفته‌ها و یا شاید ماه‌ها طول می‌کشد. اعتقاد بر این است که این نوع تحکیم شامل سازماندهی مجدد مدارهای مغزی و سیستمی در طول زمان باشد، به طوری که این رَد عصبی می‌تواند به مکان‌های جدیدی در مغز منتقل شود و وابستگی خود را به مدارها و نقاط اولیه تحکیمی از دست بدهد. به این نوع فرایند «تحکیم سیستمی» یا تحکیم تأخیری گویند. این مقاله مروی بر اساس دو سؤال پژوهشی پایه‌ریزی شده است. در سؤال اول تحقیق به دنبال آن بودیم تا بدانیم تحکیم حافظه حرکتی در کجا اتفاق می‌افتد و کدام یک از مناطق مغزی را درگیر می‌کند. پس از آن در پی آن بودیم تا بفهمیم که فرایند تحکیم حافظه حرکتی چقدر زمان می‌برد. از همین رو در این مقاله مروی به دنبال آن هستیم تا فرایندهای عصبی تحکیم به صورت کلی، و بسترهای عصبی مکانی و روندهای زمانی هریک از زیرفرایندها را بررسی کنیم.

روش پژوهش

این تحقیق از نوع مطالعه مروی روایی است. با توجه به کلیدواژه تحکیم، جست‌وجوی این عبارات آغاز شد: تحکیم، تحکیم حافظه، حافظه حرکتی، تحکیم حافظه حرکتی. در خصوص انواع تحکیم حافظه حرکتی و مراحل تحکیم حافظه حرکتی عبارت‌های تحکیم شناختی (اخباری)، تحکیم رویه‌ای، تثبیت حافظه حرکتی، ارتقای آفلاین، تحکیم سیناپسی، تحکیم سیستمی تحت جست‌وجو قرار گرفتند. در این مطالعه مروی درباره جست‌وجوی مقالات انگلیسی به چهار پایگاه داده Sage، PubMed، Sciencedirect و Google Scholar مراجعه شد و بازه زمانی سال‌های ۱۹۹۶ تا ۲۰۲۴ مدنظر بود. تحقیقات فارسی نیز در پایگاه‌های ایرانداک و جهاد دانشگاهی (SID) و با توجه به بازه زمانی سال‌های ۱۳۷۵ تا ۱۴۰۳ جست‌وجو شدند. در مجموع ۱۴۷ مقاله مرتبط با کلیدواژه‌های بالا یافت شد. نخست، نویسندگان مطالعات تکراری بین پایگاه‌های داده را حذف کردند (۲۳ مورد)؛ دوم، عناوین تمام ۱۲۴ مقاله باقیمانده خوانده شد و آنهایی که آشکارا نامربوط بودند (برخی از این مطالعات درباره رایانه، هوش مصنوعی و ربات‌ها)، خارج شدند

(۲۶ مورد). سپس با مطالعه چکیده مقالات باقیمانده، نویسندگان تشخیص دادند که ۵۳ مقاله برای بررسی متن کامل تحقیق مناسب‌اند. در نهایت، با مطالعه متن کامل مقالات و با تمرکز ویژه بر روش‌شناسی و نتایج به‌دست‌آمده، و طبق توافق بین نویسندگان این متن، ۳۷ مقاله اصلی برای این مطالعه مروری انتخاب شدند.

یافته‌ها

سه توجیه فیزیولوژیک در خصوص تحکیم سیناپسی در دقایق ابتدایی وجود دارد (حافظه کوتاه‌مدت). نخست، بسیاری از فیزیولوژیست‌ها عقیده دارند که این تحکیم در اثر فعالیت پیوسته سیگنال‌های عصبی است که به دور و اطراف یک رد حافظه‌ای موقت ایجاد می‌شود و مداری از نورون‌های انعکاسی را تشکیل می‌دهد. توجیه دوم آن است که تحکیم سیناپسی می‌تواند نتیجه تسهیل یا مهار پیش‌سیناپسی باشد. این عمل در نورون پیش‌سیناپسی اتفاق می‌افتد، نه نورون پس‌سیناپسی. نروترانسمیترهایی که در این گونه پایانه‌ها آزاد می‌شوند، به دفعات و مکرراً سبب تسهیل یا مهار به مدت چندین ثانیه یا چندین دقیقه می‌شوند. توجیه آخر نیرومندسازی سیناپسی است که می‌تواند هدایت سیناپسی را تقویت کند. پس از تمرین یا اکتساب، با گذشت هرچه بیشتر زمان بی‌تمرینی، حافظه جدید در برابر انواع تداخل مقاوم می‌شود. با توجه به نتایج تحقیقات گزارش شده به نظر می‌رسد که فرایند تحکیم سیناپسی در طولانی‌ترین زمان خود بین چهار تا شش ساعت ابتدایی پس از تمرین زمان می‌برد. اعتقاد بر این است که حافظه بلندمدت (فرایند تحکیم سیستمی) به جای تغییرات شیمیایی صرف در سیناپس‌ها، از تغییرات ساختاری واقعی ناشی شده و این تغییرات سبب افزایش یا سرکوب هدایت سیگنال می‌شود. مهم‌ترین تغییرات ساختاری ایجادشده در حافظه بلندمدت عبارت است از: ۱. افزایش تعداد مکان‌های آزادسازی وزیکول برای ترشح ترانسمیتر؛ ۲. افزایش تعداد وزیکول‌های آزادشده؛ ۳. افزایش تعداد پایانه‌های پیش‌سیناپسی؛ و ۴. تغییر در ساختار خارهای دندریتی. نواحی مختلفی از مغز مسئول تحکیم بلندمدت مهارت‌های غیراخباری هستند، از جمله قشر حرکتی اولیه (M1)، بخش‌هایی از قشر نو، مخچه و هسته‌های عمقی و جسم مخطط. تحکیم آفلاین مهارت‌های

حرکتی اخیراً آموخته شده، فرایندی چندمرحله‌ای و پویاست. در بسیاری از تحقیقات مرتبط با تحکیم سیستمی گزارش شده که بهبودهای به دست آمده اغلب با قید خواب همراه است، به طوری که اگر دوره بی‌تمرینی با خواب همراه باشد (به ویژه در فواصل ۱۲ تا ۲۴ ساعته) پیشرفت‌های رخ داده افزایش معنادارتری دارند. به طور کلی می‌توان گفت که بسته به نوع مهارت و تکلیف، تحکیم سیستمی یک مهارت به ۲۴ تا ۷۲ ساعت پس از اکتساب زمان لازم دارد تا فرایندهایی همچون تثبیت (۱۲ ساعت)، ارتقا (۲۴ ساعت)، همراه با خواب) و انتقال مکانی (۴۸ تا ۷۲ ساعت) رقم بخورد.

بحث و نتیجه‌گیری

با توجه به نتایج پژوهش‌های گزارش شده و مقایسه آنها با یکدیگر، بسترهای زمانی و مکانی تحکیم حافظه حرکتی بسته به نوع تکلیف یا آموزش ارائه شده می‌تواند متفاوت باشد. از همین رو نتایج این تحقیق می‌تواند ردی بر این تفکر باشد که تحکیم حافظه حرکتی نیز همچون تحکیم حافظه شناختی دارای یک منطقه قشری واحد و مدت زمان مشخص است. بر اساس دیدگاه قیدمحور نیوول، رشد، کنترل و یادگیری یک حرکت را باید با توجه به سه قید فرد، محیط و تکلیف در نظر گرفت. از همین رو متغیر بودن زیرسازهای مکانی و زمانی تحکیم حرکت با توجه به نوع تکلیف می‌تواند نشان‌دهنده نیازهای متفاوت پساآموزشی مهارت‌های حرکتی مختلف باشد. در آخر پیشنهاد می‌شود تا در آینده بررسی‌ها و پژوهش‌های دقیق‌تری در زمینه بسترهای مکانی و زمانی تحکیم حافظه حرکتی با توجه به قید فرد و محیط نیز صورت گیرد.

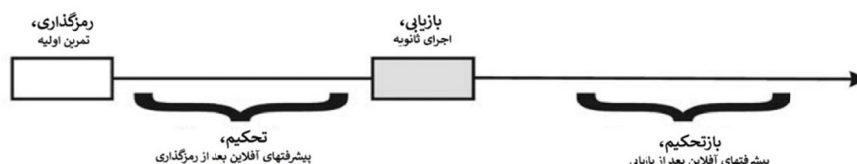
واژه‌های کلیدی: تحکیم حافظه حرکتی، تحکیم سیناپسی، تحکیم سیستمی.

مقدمه

به لحاظ تجربی مشخص شده است که سیستم عصبی می‌تواند مهارت‌های حرکتی آموخته شده را در طولانی مدت حفظ کند؛ برای مثال هرگز شنا کردن، دوچرخه سواری یا رانندگی را فراموش نمی‌کنیم. با این حال، علی‌رغم فراگیر شدن حافظه حرکتی

طولانی مدت در زندگی روزمره، اثبات تجربی چگونگی شکل گیری و حفظ چنین خاطراتی بحث برانگیز است. محققان اغلب فرایند حافظه را به سه مرحله تقسیم می کنند: ۱. رمزگذاری (با مراحل اکتساب و تمرین اولیه در ارتباط است)؛ ۲. تحکیم (با پایان تمرین و زمان بی تمرینی همراه است)؛ ۳. بازیابی (با فراخوانی دوباره در آزمون یادداری در ارتباط است). البته در برخی منابع مرحله دیگری هم به نام باز تحکیم ذکر می شود که منظور تحکیم دوباره همان موضوع بعد از هر بار بازیابی است (۱) (شکل ۱).

شکل ۱. مراحل مختلف شکل گیری حافظه. پس از رمزگذاری اولیه، حافظه در طول تحکیم به پردازش خود ادامه می دهد. به طور مشابه، پس از بازیابی نیز حافظه با تحکیم مجدد پردازش های تکمیلی را طی می کند (آلبرینی، ۲۰۰۵) (۲)



تحکیم مجموعه ای از فرایندهای عصبی است که به موجب آن یک حافظه با گذشت زمان هم پایدارتر می شود و هم بهبود می یابد (۳). دست کم دو اتفاق در اثر تحکیم به وجود می آید: تثبیت^۱ و ارتقا^۲. در طول تحکیم، یک حافظه جدید و شکننده می تواند به حافظه قوی و پایدار تبدیل شود؛ به این اتفاق تثبیت می گویند (۴). در طول تحکیم ممکن است یک حافظه نه تنها تثبیت شود، بلکه ارتقا یابد. به طور معمول، بهبود مهارت با تمرین همراه است. اما همه پیشرفت های مهارتی به تمرین وابسته نیستند. ارتقا می تواند به صورت آفلاین بین جلسات تمرین نیز ایجاد شود. چنین یادگیری آفلاینی اغلب با گذر زمان یا با یک شب خواب نیز می تواند پشتیبانی شود (۵). شرکت کنندگان پس از یک شب خواب، در آزمون یادداری سطح مهارت بالاتری از خود نسبت به آزمون اولیه نشان می دهند. در طول خواب شب، سرعت حرکت افزایش می یابد. در مقابل، زمانی که همان زمان به بیداری سپری

1. stabilization
2. enhancement

شود، حداقل پیشرفت‌ها مشاهده می‌شود. در نتیجه، محرومیت از خواب مانع از پیشرفت عملکرد نمی‌شود، بلکه گسترش پیشرفت‌های آفلاین را محدود می‌کند (۶-۸).

جنبه‌ها یا ابعاد مختلفی از یک تکلیف را می‌توان حفظ کرد، به‌طوری‌که هریک از این جنبه‌ها می‌تواند در شبکه‌های عصبی مجزایی رمزگذاری شود. هر جنبه از حافظه می‌تواند در معرض تحکیم قرار گیرد. برای مثال هنگام یادگیری یک مهارت جدید، همزمان هم حرکت (وجه حرکتی) و هم هدف حرکت (وجه شناختی یا اخباری) را یاد می‌گیریم. تحکیم هر بخش ممکن است از قوانین مختلفی پیروی کند، زیرا هر قسمت در مدارهای عصبی مجزایی رمزنگاری می‌شود. به‌جای اینکه یک حافظه را فقط دارای یک بعد واحد بدانیم، ممکن است مفید باشد که بپنداریم که یک حافظه اجزای مختلفی دارد (۹).

در ادبیات علوم اعصاب و علوم رفتاری تحکیم دارای دو زیرفرایند است (۱۰، ۱۱)؛ فرایند اول که در دقایق و ساعات ابتدایی اتفاق می‌افتد و شامل تغییر و تبادل مواد در درون و بین دو نورون است. از این تغییرات اولیه به‌عنوان «تحکیم سیناپسی»^۱ یا تحکیم سریع و اولیه یاد می‌شود. نوع دیگری از تحکیم ساعات متمادی، روزها، هفته‌ها و یا شاید ماه‌ها طول می‌کشد. اعتقاد بر این است که این نوع تحکیم شامل سازماندهی مجدد مدارهای مغزی و سیستمی در طول زمان باشد، به‌طوری‌که این رد عصبی^۲ می‌تواند به مکان‌های جدیدی در مغز منتقل شود و وابستگی خود را به مدارها و نقاط اولیه تحکیمی از دست بدهد. به این نوع فرایند «تحکیم سیستمی»^۳ یا تحکیم تأخیری گویند. هرچند در اینجا اصطلاح «سازماندهی مجدد» را برای تحکیم سیستمی بیان کرده‌ایم، اما باید خاطر نشان کرد که سازماندهی مجدد مغز ممکن است در شرایطی غیر از تحکیم حافظه همچون رشد، پاکسازی مغزی (حذف ارتباطات زائد)، هموستاز و بازتوانی بعد از آسیب نیز رخ دهد (۳، ۱۲، ۱۳). این مقاله مروی بر اساس دو سؤال پژوهشی پایه‌ریزی شده است. در سؤال اول تحقیق به دنبال آن بودیم تا بدانیم تحکیم حافظه حرکتی در کجا اتفاق می‌افتد و کدام یک

1. synaptic consolidation

2. engram

3. systems consolidation

از مناطق مغزی را درگیر می‌کند. بعد از آن در پی آن بودیم تا بفهمیم که فرایند تحکیم حافظه حرکتی چقدر زمان می‌برد. از همین رو در این مقاله مروری به دنبال آن هستیم تا فرایندهای عصبی تحکیم به صورت کلی، و بسترهای عصبی مکانی و روندهای زمانی هریک از زیرفرایندها را بررسی کنیم.

روش

با توجه به کلیدواژه تحکیم، جست‌وجوی این عبارات آغاز شد: تحکیم، تحکیم حافظه، حافظه حرکتی، تحکیم حافظه حرکتی. در خصوص انواع تحکیم حافظه حرکتی و مراحل تحکیم حافظه حرکتی عبارت‌های تحکیم شناختی (اخباری)، تحکیم رویه‌ای، تثبیت حافظه حرکتی، ارتقای آفلاین، تحکیم سیناپسی، تحکیم سیستمی تحت جست‌وجو قرار گرفتند. در این مطالعه مروری درباره جست‌وجوی مقالات انگلیسی به چهار پایگاه داده Sciencedirect، PubMed، Sage و Google Scholar مراجعه شد و بازه زمانی سال‌های ۱۹۹۶ تا ۲۰۲۴ مدنظر بود. تحقیقات فارسی نیز در پایگاه‌های ایرانداک و جهاد دانشگاهی (SID) و با توجه به بازه زمانی سال‌های ۱۳۷۵ تا ۱۴۰۳ جست‌وجو شدند. در مجموع ۱۴۷ مقاله مرتبط با کلیدواژه‌های بالا یافت شد. نخست، نویسندگان مطالعات تکراری بین پایگاه‌های داده را حذف کردند (۲۳ مورد). دوم، عناوین تمام ۱۲۴ مقاله باقیمانده خوانده شد و آنهایی که آشکارا نامربوط بودند (برخی از این مطالعات درباره رایانه، هوش مصنوعی و ربات‌ها)، خارج شدند (۲۶ مورد). سپس با مطالعه چکیده مقالات باقیمانده، نویسندگان تشخیص دادند که ۵۳ مقاله برای بررسی متن کامل تحقیق مناسب‌اند. در نهایت، با مطالعه متن کامل مقالات و با تمرکز ویژه بر روش‌شناسی و نتایج به دست آمده، و طبق توافق بین نویسندگان این متن، ۳۷ مقاله اصلی برای این مطالعه مروری انتخاب شدند.

یافته‌ها

تحکیم سیناپسی

تحکیم سیناپسی واژه‌ای فراگیر است، به طوری که در ادبیات پژوهشی از مضامین و مصادیق

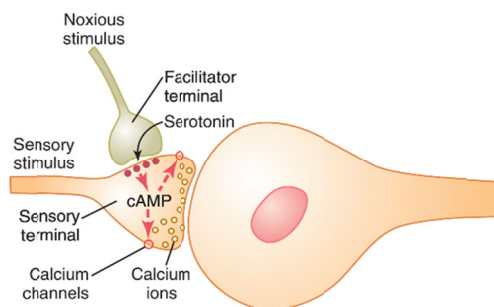
مختلفی می‌توان آن را برداشت کرد. شواهد فراوان نشان می‌دهد که این نوع تحکیم نسبتاً سریع، ابتدا در گره‌ها و مدارهای عصبی که بازنمایی‌های داخلی وابسته به تجربه (مانند حافظه) را رمزگذاری می‌کنند، صورت می‌پذیرد. توجه زیادی به فرایندها و سازوکارهای تحکیم سریع در سیناپس‌ها شده است. اکنون آشکار است که این نوع تحکیم به تعامل بین سیناپس‌ها، بدنه سلول و هسته بستگی دارد (۳، ۱۴). تحکیم سیناپسی در بحث فعلی با این عقیده مطرح است که تغییر شکل یا شکل‌پذیری سیناپسی زیربنای یادگیری و حافظه محسوب می‌شود.

فرایندهای مکانی

سه توجیه فیزیولوژیک در خصوص تحکیم سیناپسی در دقایق ابتدایی وجود دارد (حافظه کوتاه‌مدت). نخست، بسیاری از فیزیولوژیست‌ها عقیده دارند که این تحکیم در اثر فعالیت پیوسته سیگنال‌های عصبی است که به دور و اطراف یک رد حافظه‌ای موقت ایجاد می‌شود و مداری از نورون‌های انعکاسی را تشکیل می‌دهد. توجیه دوم آن است که تحکیم سیناپسی می‌تواند نتیجه تسهیل یا مهار پیش‌سیناپسی باشد. این عمل در نورون پیش‌سیناپسی اتفاق می‌افتد، نه نورون پس‌سیناپسی. نوروترانسمیترهایی که در این گونه پایانه‌ها آزاد می‌شوند به دفعات و مکرراً سبب تسهیل یا مهار به مدت چندین ثانیه یا چندین دقیقه می‌شوند. توجیه آخر نیرومندسازی سیناپسی^۱ است که می‌تواند هدایت سیناپسی را تقویت کند. این عمل در اثر تجمع مقدار زیاد یون کلسیم در پایانه‌های پیش‌سیناپسی است؛ یعنی هنگامی که یک سلسله ایمپالس از پایانه پیش‌سیناپسی عبور می‌کند، مقدار یون‌های کلسیمی که از طریق غشای پیش‌سیناپسی به خود پایانه پیش‌سیناپسی وارد می‌شود، با هر پتانسیل عمل متوالی افزایش می‌یابد. هنگامی که مقدار یون‌های کلسیم از ظرفیت جذب میتوکندری‌ها و شبکه آندوپلاسمی بیشتر شود، کلسیم اضافی سبب آزادسازی بلندمدت‌تر ترانسمیتر در سیناپس می‌شود. این ادامه‌دار شدن آزادسازی کلسیم می‌تواند گویای تحکیم سیناپسی باشد (۱۵).

1. synaptic potentiation

شکل ۵. سیستم حافظه‌ای که در حلزون آپلیزیا کشف شده است. شکل برگرفته از متن انگلیسی کتاب فیزیولوژی گایتون (۲۰۱۶) (۱۵)



این تغییرات سیناپسی می‌تواند به ساعت‌های بعدی نیز گسترش یابد و موجب تغییرات موقت شیمیایی یا فیزیکی یا هر دو آنها در پایانه‌های پیش سیناپسی یا غشای پس سیناپسی شود. شکل ۵ مکانیسمی از حافظه را نشان می‌دهد که می‌تواند سبب ایجاد خاطراتی از چند دقیقه تا سه هفته در حلزون بزرگ آپلیزیا شود. در شکل ۵، دو پایانه سیناپسی وجود دارد. یک پایانه که از یک نورون ورودی حسی است، به‌طور مستقیم به سطح نورونی که قرار است تحریک شود ختم می‌شود و پایانه حسی نامیده می‌شود. پایانه دیگر، یک پایانه پیش سیناپسی است که روی سطح پایانه حسی قرار دارد و پایانه تسهیل‌کننده نامیده می‌شود. هنگامی که پایانه حسی به‌طور مکرر اما بدون تحریک پایانه تسهیل‌کننده تحریک شود، انتقال سیگنال در ابتدا زیاد است، اما با ادامه تحریک شدت آن کم و کمتر می‌شود تا زمانی که انتقال تقریباً متوقف شود. تحریک پایانه پیش سیناپسی تسهیل‌کننده همزمان با تحریک پایانه حسی سبب ترشح سروتونین در سیناپس تسهیل‌کننده در سطح پایانه حسی می‌شود. ترشح سروتونین آغازگر فرایندی است که به تغییراتی در نقل و انتقال پتاسیم غشای پیش سیناپسی منجر می‌شود. جریان یون‌های پتاسیم به خارج از پایانه برای بازیابی سریع از پتانسیل عمل و بازگشت به سطح استراحتی ضروری است. پتانسیل عمل طولانی‌مدت سبب فعال شدن طولانی‌مدت کانال‌های کلسیم می‌شود و به مقادیر عظیمی از یون‌های کلسیم اجازه ورود به پایانه سیناپسی حسی را می‌دهد. این یون‌های کلسیم سبب افزایش آزادسازی فرستنده توسط سیناپس می‌شوند و در نتیجه به‌طور چشمگیری انتقال

سیناپسی به نورون بعدی را تسهیل می کنند (۱۵).

یادگیری و حافظه توسط مدارهای عصبی بسیار به هم پیوسته مشخص می شوند. این اتصالات از طریق سیناپس هایی انجام می شود که نورون را قادر می سازد سیگنال الکتریکی یا شیمیایی را به نورون دیگر منتقل کند. کارایی سیناپس با گذشت زمان تقویت یا تضعیف می شود. به واقع تحکیم سیناپسی صورت گرفته در سطح نورون به عنوان یک بستر سلولی مهم برای یادگیری و حافظه فرض می شود که می تواند در سیناپس های نورونی نواحی مختلف مغزی تحریک شده مرتبط با یادگیری از جمله هیپوکامپ، قشر مخ، مخچه، آمیگدال و جسم مخطط روی دهد. هریک از این مناطق بسته به نوع مهارت کسب شده فعال می شود (۱۶-۱۸). برای مثال فرایند تحکیم برای مهارت های شناختی (اطلاعات خبری) به طور معمول به لوب گیجگاهی داخلی (MTL) به ویژه بخش هیپوکامپ وابسته بوده (۱۶)، و در عوض مهارت های روبه ای یا حرکتی در زمان های ابتدایی اغلب به قشر حرکتی اولیه (M1) متکی اند (۱۹). شاید بهتر باشد درگیری سیناپسی مناطق مغزی را بسته به نوع مهارت (شناختی یا حرکتی) روی پیوستاری در نظر بگیریم، به طوری که در یک انتهای آن مهارت های شناختی و MTL و در انتهای دیگر آن مهارت های حرکتی و M1 قرار دارد. در میانه این پیوستار نیز دیگر مناطق مغزی با توجه به درصد شناختی یا حرکتی آن مهارت فعالیت می کنند. با توجه به نتایج و روش کار مقالات گزارش شده همچون بسیاری از مقالات مروری، می توان گفت مدارهای عصبی که در دقایق ابتدایی به صورت مستمر و متناوب تحریک می شوند، مدتی دچار نوعی نشست مواد داخل نورونی در پایانه های نورون پیش سیناپسی و پس سیناپسی می شوند، که این ماندگاری مواد می تواند گویای تحکیم سیناپسی باشد. به عبارت دیگر تحکیم سیناپسی در اتصالات نورونی همان مناطقی از سیستم عصبی صورت می گیرد که در دقایق و ساعات ابتدایی بعد از تمرین تحریک و فعال شده اند.

فرایندهای زمانی

پس از تمرین یا اکتساب، با گذشت هرچه بیشتر زمان بی تمرینی، حافظه جدید در برابر

انواع تداخل مقاوم می‌شود. تداخل‌ها یا مسدودکننده‌ها می‌توانند شامل انواع حواس پرتی‌ها، داروها، آشفتگی‌های مغناطیسی، ضایعات آناتومیک و ... باشند. پنجره زمانی حساس به تداخل، بسته به نوع تکلیف و نوع تداخل، از ثانیه و دقیقه (مانند شوک الکتریکی در شرطی‌سازی) (۲۰) تا ساعت‌ها (تکالیف حواس پرتی در مهارت‌های حرکتی، مهار سنتز ماکرومولکولی در بسیاری از تکالیف) (۲۱) متغیر است. تحقیقات نشان داده که استفاده از مهارکننده‌های سنتز پروتئین (RNA) در طول تمرین یا بلافاصله پس از تمرین، شکل‌گیری سیناپس‌های جدید یا همان تحکیم سیناپسی را مسدود می‌کند (۲۲).

پژوهش‌ها نشان داده است حیواناتی که تزریق موسیمول به قشر مخچه را در پنج تا ۴۵ دقیقه پس از اکتساب پاسخ شرطی دریافت می‌کنند، هیچ بهبودی در نمره صرفه‌جویی (منظور نرخ سریع‌تر یادگیری مجدد در مقایسه با نرخ یادگیری اولیه) نشان نمی‌دهند. در مقابل، حیوانات کنترل و حیواناتی که موسیمول را پس از ۹۰ دقیقه دریافت کرده بودند، نمره صرفه‌جویی مشابه با گروه کنترل داشتند (۲۰، ۲۳). در تحقیقی دیگر، ایجاد ضایعه در ناحیه فلوکوندلور مخچه از رفتارهای سازگارانه VOR (بازتاب دهلیزی چشمی) افقی جلوگیری می‌کند و اختلال در این ناحیه از مخچه طی یک تا سه ساعت اولیه بعد از اکتساب مانع از یادداری ایجاد می‌شود. باز هم نتایج نشان می‌دهد که رفتار آموخته‌شده حرکتی در ابتدا به سیناپس‌های اصلاح‌شده در قشر مخچه بستگی دارد، اما با گذشت زمان مکان حافظه تغییر می‌کند (۲۴، ۲۵). این موضوع بیانگر آن است که بلافاصله پس از اتمام تمرین، سازگاری رفتاری به شدت به شکل‌پذیری سیناپسی در قشر مخچه بستگی دارد. اما با گذشت زمان این وابستگی کاهش می‌یابد یا از بین می‌برد.

در تحقیقی تحریک مغناطیسی مکرر فراجمجه‌ای یک‌هرتزی (rTMS) برای بررسی نقش قشر حرکتی اولیه (M1) در حفظ یک تکلیف ساده تقابل انگشتی استفاده شد. آزمودنی‌های کنترل پس از تمرین در اولین جلسه تمرین، با شرکت در جلسه دوم به فاصله ۱۵ دقیقه بعد، توانستند در شتاب حرکت و نمره صرفه‌جویی پیشرفت‌های خوبی را نشان دهند. اما زمانی که گروه آزمایش rTMS در فاصله ۱۵ دقیقه‌ای بین دو جلسه تمرین را تجربه کردند، نمره صرفه‌جویی در جلسه دوم به‌طور کامل حذف شد. در مقابل،

هنگامی که rTMS به بیش از شش ساعت پس از پایان جلسه اول تمرین تعویق افتاد، این تحریک سبب افت معنادار نمره صرفه جویی نشد (۲۶، ۲۷). در آزمایشی به همراه تحریک الکتریکی فراجمجمه ای (TMS)، اثر TMS بر ارتقای آفلاین هم از نظر مکانی و هم از نظر زمانی مورد توجه قرار گرفت. پیشرفت‌ها تنها زمانی محدود شدند که TMS روی قشر حرکتی اولیه (M1) اعمال می‌شد. اعمال TMS ۲۵ میلی‌متر جلوتر از M1 تأثیر کم و بسیار ناچیزی بر یادگیری آفلاین داشت. پیشرفت‌ها نیز تنها هنگامی محدود می‌شدند که TMS بلافاصله پس از کسب مهارت به کار گرفته می‌شد. پیشرفت‌های آفلاین هنگامی که دو ساعت بین کسب مهارت و استفاده از TMS فاصله وجود داشت، تقریباً بدون تغییر باقی ماند. از این رو می‌توان نتیجه گرفت که M1 جزء حیاتی از مدار عصبی است که برای پشتیبانی از یادگیری آفلاین در چند ساعت اول تحکیم درگیر است. با این حال، پژوهش‌ها نشان داده است که پیشرفت‌های آفلاین از دو ساعت فراتر بوده و تا چهار ساعت نیز طول می‌کشد. بر اساس نتایج تحقیقات M1 بعد از گذشت دو ساعت دیگر نقش مهمی را ایفا نمی‌کند، و سایر نواحی مغز درگیر این کار می‌شوند. برای مثال ناحیه حرکتی مکمل ممکن است دو تا چهار ساعت پس از کسب مهارت، پشتیبانی مهمی را برای یادگیری آفلاین ارائه دهد (۵).

در پژوهشی دیگر، تعدادی آزمودنی حرکت دسترسی طی یک میدان نیرو در جهت عقربه‌های ساعت (B1) را تمرین کردند. آزمودنی‌ها در فاصله یادداری چندساعته یا چندروزه بی‌تمرینی، نمره یادداری مناسبی را از خود نشان دادند. با این حال، اگر بلافاصله پس از یادگیری B1، آزمودنی‌ها با یک میدان خلاف جهت عقربه‌های ساعت (B2) تمرین داده می‌شدند، دیگر نمره یادداری ابتدایی حاصل نمی‌شد. مهم‌تر آنکه اگر فاصله زمانی بین دو تمرین بیشتر از چهار تا شش ساعت بود، B2 دیگر با نمره یادداری در B1 تداخلی به وجود نمی‌آورد (۲۸، ۲۹). در مجموع و با توجه به نتایج تحقیقات گزارش شده به نظر می‌رسد که فرایند تحکیم سیناپسی در طولانی‌ترین زمان خود بین چهار تا شش ساعت ابتدایی بعد از تمرین زمان می‌برد. از همین رو به نظر نمی‌رسد که پس از این زمان در سطح سیناپس فعل و انفعالات جدیدی رخ دهد.

تحکیم سیستمی

شواهد زیادی در خصوص تحکیم سیستمی هم از مطالعات انسانی و هم حیوانی وجود دارد. با تقویت پیوندهای سیناپسی بین نورون‌ها در گذر زمان، شکل‌گیری حافظه از لحاظ فیزیولوژیک تکمیل می‌شود. اعتقاد بر این است که حافظه بلندمدت (فرایند تحکیم سیستمی) به جای تغییرات شیمیایی صرف در سیناپس‌ها، از تغییرات ساختاری واقعی ناشی شده و این تغییرات سبب افزایش یا سرکوب هدایت سیگنال می‌شود. مهم‌ترین تغییرات ساختاری ایجادشده در حافظه بلندمدت عبارت است از: ۱. افزایش تعداد مکان‌های آزادسازی وزیکول برای ترشح ماده ترانسمیتر؛ ۲. افزایش تعداد وزیکول‌های ترانسمیترهای آزادشده؛ ۳. افزایش تعداد پایانه‌های پیش‌سیناپسی؛ ۴. تغییر در ساختار خارهای دندریتی که امکان انتقال سیگنال‌های قوی‌تر را فراهم می‌کند (۳۰-۳۲).

فرایندهای مکانی

نواحی مختلفی از مغز مسئول تحکیم بلندمدت مهارت‌های غیراخباری هستند، از جمله قشر حرکتی اولیه (M1)، بخش‌هایی از قشر نو، مخچه و هسته‌های عمقی، و جسم مخطط. با این حال، فرایندهای زیربنایی تحکیم حافظه در سیستم‌های حرکتی به‌طور کامل درک نشده است. در برخی موارد، یکپارچه‌سازی ممکن است شامل تغییراتی در مکان حافظه باشد (تجمیع سیستم‌ها)، اما وجود بسیاری از مکان‌های ذخیره‌سازی احتمالی مانع از درک این موضوع شده است. پژوهش‌ها نشان داده‌اند که بهبود مهارت‌های حرکتی مرتبط با تحکیم به فعالیت و تعاملات عملکردی بین بخش‌های هیپوکامپی-قشری، مخطوطی-قشری و مخچه‌ای-قشری وابسته است (۳۳-۳۵).

همل و همکاران (۲۰۱۷) نشان دادند که M1 در تثبیت خاطرات حرکتی زمانی که عملکرد حرکتی به سطح مجانبی می‌رسد، نه در مرحله اکتساب، کمک کرد (۳۶). بارادوک و همکاران (۲۰۰۴) دریافتند که تکالیف بالستیک و تکالیف دینامیک مربوط به بخش‌های مختلفی از حافظه حرکتی‌اند، زیرا به‌طور متفاوتی تحت تأثیر تحریک مغناطیسی مکرر فراجمجمه‌ای (rTMS)، تحریک غیرتهاجمی مغز) روی M1 (قشر حرکتی اولیه) قرار

می گیرند. اعمال rTMS روی M1 هیچ تأثیری بر تحکیم تکالیف دینامیک نداشت، اما همان تحریک موجب شد تا تحکیم حرکات بالستیک انگشتان به شدت کاهش یابد. پژوهشگران به این نتیجه رسیدند که حافظه حرکتی برای تکالیف پویا ممکن است در مناطق دیگری خارج از M1 ذخیره شوند (۳۷). سازمان‌دهی مجدد مغز در یادگیری حرکات متوالی انگشتی نیز به وسیله fMRI نیز بررسی شد. در تحقیق آنجریلدر و همکاران (۲۰۰۲) تغییرات در قشر حرکتی اولیه (M1) در اوایل یادگیری، به موازات تغییرات سریع فعالیت در مخچه، جسم مخطط و سایر قشرهای مرتبط با حرکت شناسایی شد، که با سازمان‌دهی مجدد آهسته M1 در طول هفته‌ها آتی دنبال شد (۳۸).

از آنجایی که یافته‌های مربوط به دخالت قشر حرکتی اولیه (M1) در تحکیم حافظه تا حدودی متفاوت بود، کومار و همکاران (۲۰۱۹) مشارکت قشر حسی-پیکری را پیشنهاد کردند. آنها قشر حسی-پیکری را بر اساس این فرض آزمایش کردند که حافظه حرکتی شامل تحکیم شکل‌پذیری مرتبط با یادگیری در قشر حسی-پیکری از حالات حسی به‌روزرسانی شده است. به‌طور کلی تحقیق آنها نشان داد به‌هنگام یادگیری یک مهارت به‌صورت پنهان (ضمنی)، قشر حسی-پیکری نقش بسیار مهم‌تری را نسبت به قشر حرکتی در تحکیم ایفا می‌کند. نویسندگان تحقیق همچنین بیان کردند که ممکن است قشر حرکتی در تحکیم یادگیری مهارت‌های حرکتی آشکار (مانند یادگیری یک توالی) دخالت بیشتری داشته باشد (۳۹، ۴۰). نتایج تحقیق اوهاشی و همکاران (۲۰۱۹) نشان داد که در تحکیم مهارت‌های حرکتی، تغییرات تحریک‌پذیری قشر حسی-پیکری زودتر از تغییرات در قشر حرکتی رخ می‌دهد. این نتایج بیانگر آن است که بخشی از فرایند تحکیم در مهارت‌های حرکتی ناشی از فعالیت در قشر حسی-پیکری است (۴۱).

در پژوهش دیگری افراد مبتلا به ضایعات قشر مخچه در دو نوع مختلف تکالیف شرطی‌سازی حرکتی بررسی شدند: شرطی‌سازی پلک زدن با صدا، و شرطی‌سازی پلک زدن با یک تهدید حرکتی (که آزمودنی‌ها آن را قبل از آسیب به قشر مخچه‌شان آموخته بودند). افراد نمی‌توانستند کار شرطی‌سازی جدید (شرطی‌سازی پلک زدن با صدا) را بیاموزند، که این ایده را تأیید می‌کرد که کسب تکلیف جدید پلک زدن به قشر مخچه

بستگی دارد. اما با کمال تعجب، آنها پاسخ کار قدیمی (شرطی سازی پلک زدن با یک تهدید حرکتی) را حفظ کردند. این نشان می‌دهد که در انسان، مخچه برای کسب یک پاسخ شرطی جدید حرکتی مورد نیاز است، اما نه برای حفظ طولانی مدت آن (۴۲). به طور کلی می‌توان گفت که درگیری مخچه برای تحکیم فعالیت‌های شرطی حرکتی و انطباق‌های حرکتی اهمیت بسزایی دارد.

همان‌طور که ذکر شد، هر جزء حافظه ممکن است وقایع، رویدادها یا مهارت‌های مشابهی را رمزگذاری کند، اما این اطلاعات در چارچوب‌های مختصات متعدد، متمایز و اضافی بازنمایی می‌شوند. در میانه تحکیم سریع (سیناپسی) و تحکیم آهسته (سیستمی)، تعادل رقابتی بین راهبردهای حرکتی دگرمحور^۱ هیپوکامپی-قشری و راهبردهای حرکتی خودمحور^۲ مخططی-قشری وجود دارد که توسط قشر پیش‌پیشانی مدیریت می‌شود (۴۳). برخی پژوهشگران بین نحوه انجام یک حرکت (جزء حرکتی) و هدف حرکت (جزء شناختی) تمایز قائل شده‌اند. روانشناسان با استفاده از انتقال بین‌دستی (تعویض دست) توانستند به طور تجربی بین این دو جزء مهارتی تمایز به وجود آورند. از طرفی نیز شواهد نشان داده است که قشر آهیانه‌ای و فرونتال از یادگیری مبتنی بر هدف پشتیبانی می‌کنند، درحالی که M1 و ناحیه حرکتی مکمل (SMA) از یادگیری مبتنی بر حرکت پشتیبانی می‌کنند (۳). بنابراین با توجه به نتایج پژوهشی و بسته به نوع مهارت و یادگیری، تحکیم سیستمی به مناطق مختلفی از مغز منتقل می‌شود.

فرایندهای زمانی

یک مهارت حرکتی آنی و به یکباره فرا گرفته نمی‌شود، بلکه طی مراحل متوالی هم در طول تمرین واقعی و هم در زمان پس از آموزش توسعه می‌یابد (۴۴). تحکیم آفلاین مهارت‌های حرکتی اخیراً آموخته شده، فرایندی چندمرحله‌ای و پویاست. عملکرد حرکتی پس از تمرین به طور معمول ابتدا با تحکیم اولیه سیناپسی همراه بوده (از پنج دقیقه تا شش

1. allocentric

2. egocentric

ساعت)، و در ادامه نیز با یک تحکیم سیستمی (شش تا ۷۲ ساعت) که موجب می‌شود اجرا به‌طور شایان توجهی بهبود یابد. علاوه بر این تحقیقات نشان داده که بهبودهای اولیه عملکرد می‌تواند پیش‌بینی‌کننده سطوح عملکردی باشد که در ۴۸ ساعت آتی به‌دست خواهد آمد (۴۵-۴۷). در همین زمینه هوترمانس و همکاران (۲۰۰۶) در پژوهش خود ارتباط کارکردی مثبتی بین دوره‌های فوری پس از آموزش (تحکیم سیناپسی) و فرایندهای تثبیت حافظه طولانی‌مدت (تحکیم سیستمی) پیدا کردند (۴۸).

در تحقیقات مربوط به تحکیم سیناپسی اغلب نشان داده شده است که فارغ از نوع بی‌تمرینی، تغییرات سیناپسی و مولکولی در دقایق یا ساعات ابتدایی حادث می‌شود و بهبودهایی به‌دست می‌آید. اما در بسیاری از تحقیقات مرتبط با تحکیم سیستمی گزارش شده که بهبودهای به‌دست آمده اغلب با قید خواب همراه است، به‌طوری‌که اگر دوره بی‌تمرینی با خواب همراه باشد (به‌ویژه در فواصل ۱۲ تا ۲۴ ساعته) پیشرفت‌های رخ داده افزایش معنادارتری دارند (۴۹-۵۱). افزون بر این پژوهش‌های مربوط نشان داده‌اند که علاوه بر تأثیر خواب بر فرایندهای تحکیمی، بین انواع مختلف یادگیری مهارت‌های حرکتی نیز تفاوت وجود دارد. برای مثال واکر و همکاران (۲۰۰۵) تغییرات معناداری در نواحی مختلف قشر مغز (مخچه و عقده‌های قاعده‌ای) ۱۲ تا ۷۲ ساعت پس از یک جلسه آموزش در یک تکلیف توالی حرکتی گزارش دادند (۵۲). همچنین داده‌های رفتاری اخیر نشان می‌دهد که تحکیم حافظه یک توالی حرکتی به‌شدت به خواب شبانه وابسته است، به‌خصوص وقتی که یادگیری توالی به تداعی‌های زمینه‌ای نیاز داشته باشد (فرایندی که فرض می‌شود متکی بر تشکیل هیپوکامپ است) (۵۳).

آلبوی و همکاران (۲۰۰۸) طی تحقیقی نشان دادند که هیپوکامپ و جسم مخطط در تحکیم توالی‌های چشمی-حرکتی نقش مهمی ایفا می‌کنند. آنها پس از یک جلسه آموزش یک تکلیف توالی چشمی-حرکتی، فعالیت مغزی برخی از نواحی قشری آزمودنی‌ها را به‌وسیله fMRI در سه فاصله زمانی ۳۰ دقیقه، ۵ ساعت و ۲۴ ساعت ارزیابی کردند. نتایج آنها نشان داد که پردازش حافظه آفلاین که با تأخیرهای بیش از پنج ساعت و احتمالاً در طول خواب انجام می‌شود، می‌تواند تعاملات عملکردی بین هیپوکامپ و جسم

مخطط را تغيير دهد. به عبارت ديگر، فعاليت هيپو كامپ و جسم مخطط در ۲۴ ساعت بعد از آموزش، فعاليت بيشترى را نسبت به ۳۰ دقيقه و پنج ساعت از خود نشان داد (۵۴). هوترمانس و همكاران (۲۰۰۶) نيز طى تحقيقى به بررسى دوره زمانى تحكيم پرداختند. آنها ابتدا يك تكليف توالى انگشتى به شركت كنندگان آموزش دادند، سپس در پنج فاصله زمانى پنج دقيقه، ۳۰ دقيقه، چهار ساعت، ۲۴ ساعت و ۴۸ ساعت پس از تمرين اوليه، دوباره سطح عملكردى آنها را ارزيابى كردند. در سه فاصله زمانى اول افراد بيدار بودند و دو بازه زمانى آخر با خواب همراه بود. نتايج نشان داد كه سطح عملكردى افراد در دو دوره زمانى بعد از تمرين افزايش معنادار داشت؛ يكي بين پنج تا ۳۰ دقيقه (تحكيم سيناپسى)، و ديگرى بين ۲۴ تا ۴۸ ساعت (تحكيم سيستمى). در فاصله ياددارى چهارساعته افراد بهبود معنادارى را در عملكرد خود نشان ندادند (۴۸). در همين زمينه دباس و همكاران (۲۰۱۰) نيز در مقاله‌اى به بررسى فرايند تحكيم آهسته (سيستمى) در دو نوع مهارت حركتى، ۱. توالى‌هاى حركتى انگشتى و ۲. انطباق‌هاى حركتى پرداختند. نتايج نشان داد كه اگر ۱۲ ساعت ابتدايى پس از آموزش توالى‌هاى حركتى به خواب شبانه متصل شود، پيشرفت‌هاى به دست آمده افزايش معنادارى خواهند داشت. اين در حالى بود كه اگر اين ۱۲ ساعت با بيدارى همراه باشد، ممكن است ارتقاى معنادارى در عملكرد به وجود نيايد و تنها اجرا در همان سطح پايان آموزش ثابت باقى بماند. در عوض در انطباق‌هاى حركتى نشان داده شد كه بهبودهاى حاصل فارغ از خواب يا بيدارى، افزايش معنادارى به نسبت پايان آموزش در برداشت (۵۵).

همان‌طور كه پيشتر ذكر شد، بسيارى از پژوهشگران بين نحوه انجام يك حركت (جزء حركتى) و هدف حركت (جزء شناختى) تمايز قائل‌اند. بر اساس نتايج تحقيقات بهبودهاى مبتنى بر هدف بايد به‌طور انحصارى در خواب ايجاد شده و از طريق نواحى آهيانه‌اى - فرونتالى پشتيبانى شوند. در حالى كه بهبودهاى مبتنى بر حركت، كه توسط SMA و M1 پشتيبانى مى‌شوند، ممكن است به خواب وابسته نباشند و در بيدارى نيز تحكيم شوند. به عبارت ديگر، مى‌توان گفت بهبودهاى مبتنى بر هدف (آگاهى اخبارى) منحصر به خواب شبانه بوده، اما پيشرفت‌هاى مبتنى بر حركت (آگاهى رويه‌اى) تنها منحصر به گذشت زمان

است (۵۶). در تحقیقات دیگر نشان داده شد که برای حافظه اخباری، به نظر می‌رسد که تأثیر مفید خواب بر تحکیم جفت کلمه‌ها زمانی که خواب در کمتر از سه ساعت بعد از یادگیری صورت می‌گیرد، در مقایسه با تأخیرهای طولانی‌تر (بیش از ۱۰ ساعت) بیشتر باشد؛ یعنی در حافظه اخباری خواب فوری مؤثرتر از خواب با تأخیر است. در عوض، در یک توالی انگشتی (حافظه رویه‌ای)، بهبود مهارت پس از خواب فوری از نظر کمی با خواب تأخیری (۱۰ تا ۱۲ ساعت) تفاوت معناداری نداشت. هرچند باید خاطر نشان کرد، زمانی که تأخیر در خواب به بیش از ۲۴ ساعت به تعویق می‌افتاد، تنها پیشرفت‌های جزئی در مهارت دیده شد، که نشان می‌دهد ظهور پیشرفت‌های آفلاین در مهارت رویه‌ای نیز نیاز به خواب در همان روز تمرین دارد (۵۷).

لاگاسی و همکاران (۲۰۱۸) به بررسی فرایندهای زمانی تحکیم سیستمی برای مهارت‌های پیچیده پرداختند. در این تحقیق برای بررسی یادگیری مهارت‌های حرکتی پیچیده، شرکت کنندگان مبتدی مهارت پیچیده‌ای را آموختند که به حرکات ظریف نیاز داشت. آنها دو بار، یکی بعد از ۱۲ ساعت، و دیگری پس از گذشت ۲۴ ساعت از اکتساب، آزمون یادداری را انجام دادند. از آنجایی که شرکت کنندگان از هدف تکلیف آگاه بودند، مانند کارهای حرکتی آشکار ساده، فرض محققان بر این بود که تحکیم مهارت‌های پیچیده وابسته به خواب است و عملکرد بهتری را هنگام آزمایش مجدد پس از خواب نشان می‌دهد. در مجموع نتایج بر وجود یک فرایند تحکیم تأخیری برای مهارت‌های حرکتی پیچیده شهادت داد، که تنها پس از ۲۴ ساعت از کسب مهارت مشهود است. نتایج نشان می‌دهد که فرایند تحکیم (تثبیت+ارتقا) در مهارت‌های حرکتی پیچیده نمی‌تواند پس از یک فاصله ۱۲ ساعته کوتاه چه به صورت بیداری و چه به صورت خواب حادث شود (۵۸). به طور کلی می‌توان گفت که بسته به نوع مهارت و تکلیف، تحکیم سیستمی یک مهارت به ۲۴ تا ۷۲ ساعت پس از اکتساب زمام لازم دارد تا فرایندهایی همچون تثبیت (۱۲ ساعت)، ارتقا (۲۴ ساعت، همراه با خواب) و انتقال مکانی (۴۸ تا ۷۲ ساعت) رقم بخورد.

بحث و نتیجه گیری

این بررسی ناشی از نبود جمع‌بندی علمی دربارهٔ بسترهای عصبی مکانی و زمانی تحکیم حافظهٔ حرکتی انسان به زبان فارسی است. تا حدودی به دلیل تفاوت روش‌های پژوهش و نوع حرکت موردنظر در مقالات، نتیجه‌گیری قطعی از یافته‌ها اندکی دشوار است. اما در مجموع و با توجه به شواهد جمع‌آوری شده می‌توان گفت که تحکیم یک مهارت حرکتی نیازمند زمان بوده و دارای یک سلسله مراحل پیوسته است. به‌طوری‌که با گذشت زمان، نواحی درگیر در تحکیم حرکت دچار تغییر شکل نوروئی و جابه‌جایی منطقه‌ای در مغز می‌شوند. تحقیقات نشان می‌دهد (۳، ۱۵) که پس از اتمام تمرین (پایان اکتساب) و در سطح سلولی، در ثانیه‌ها و دقایق ابتدایی با انباشت مواد در پایانه‌های نوروئی مواجهیم. به مرور زمان و با رسوب این مواد در نوروئ عصبی تحریک‌شده، تغییراتی در بدنهٔ سلول عصبی به وجود خواهد آمد (۱۷، ۱۸). این تغییرات می‌تواند هم در سیستم عصبی محیطی (نوروئ‌های آوران و وایران حرکتی) و هم در سیستم عصبی مرکزی (شبکهٔ عصبی نوروئ‌های واسطه در بخش‌های مختلف مغز) به وجود آید. از آنجایی که این فعل و انفعالات و تغییرات به وجود آمده اغلب در محل تقاطعات عصبی و پیوندهای نوروئی رخ می‌دهد، از آن به عنوان نروپلاستیسته سیناپسی یا تحکیم سیناپسی یاد می‌شود. همان‌طور که ذکر شد، مدت زمان تکمیل تحکیم سیناپسی از یک مهارت به مهارت دیگر متفاوت است، به‌صورتی که برای برخی مهارت‌های ساده و شرطی گونه ۹۰ دقیقه، برای مهارت‌های سازگارانه تا سه ساعت و برای مهارت‌های ظریف انگشتی چهار تا شش ساعت طول می‌کشد. به نظر می‌رسد که هرچه سطح مهارت پیچیده‌تر شود، مدت زمان تحکیم سیناپسی هم بیشتر خواهد بود. اما با توجه به بررسی‌های صورت گرفته می‌توان گفت که بخش اعظم این تغییرات سیناپسی اغلب در چهار تا شش ساعت ابتدایی پس از تمرین به پایان می‌رسد. پس از تحکیم سیناپسی صورت گرفته، و با کمک دستگاه‌های تحریکی و نظارتی مغز همچون EEG، TMS و fMRI در مقالات متعدد مشاهده شد که پس از اکتساب، نقش نواحی مغزی درگیر در ساعات ابتدایی پس از تمرین به تدریج کم‌رنگ‌تر می‌شود و مناطق دیگری از مغز فعالیت بیشتری پیدا می‌کنند. این جابه‌جایی قشری در ادبیات تحقیقی به

تحکیم سیستمی معروف است، زیرا شبکه‌مداری تحکیم در مغز از یک سیستم سطحی (مغز جدید) به یک سیستم عمقی (مغز قدیم) تغییر مسیر می‌دهد (۵۴، ۵۵). از آنجایی که حرکات اجراشده، نوع آموزش، دستگاه‌ها و روش‌شناسی در مقالات مربوط به تحکیم حافظه حرکتی (رویه‌ای) بسیار متفاوت از هم بود، از همین رو بسیار سخت است تا مانند تحکیم حافظه اخباری بتوان یک منطقه خاص را برای تحکیم سیستمی در نظر گرفت. برای مثال در اکتساب آشکار یک حرکت نشان داده شده که هر اندازه وجه شناختی مهارت بیشتر باشد، مسیر قشر پیشانی-هیپوکامپی فعال‌تر است و هر اندازه که وجه حرکتی مهارت بیشتر باشد، مسیر قشر حرکتی-مخچه‌ای یا قشر حرکتی-مخططی فعالیت بالاتری خواهند داشت (۵۶، ۵۷). از طرف دیگر در حرکات انطباقی به نظر می‌رسد جابه‌جایی‌ها از لایه‌های سطحی مخچه به لایه‌های عمیق‌تر صورت می‌گیرد (۴۲). از همین رو با توجه به نوع حرکت آموخته، جابه‌جایی‌های قشری (تحکیم سیستمی) می‌تواند متفاوت باشد. در خصوص مدت زمان این فرایند سیستمی می‌تواند اذعان کرد سیستم عصبی یک مدت زمان تقریباً ۱۲ ساعته برای تثبیت حافظه حرکتی، و با توجه به نوع مهارت در حدود ۲۴ تا ۷۲ ساعت برای ارتقای آفلاین حافظه حرکتی لازم دارد. البته عواملی همچون خواب می‌توانند کیفیت و اثربخشی این ارتقا را چندین برابر کنند، به‌طوری‌که اگر ۲۴ ساعت ابتدایی پس از تمرین با خواب مناسب شبانه همراه باشد، روند تحکیم سیستمی سرعت بیشتری پیدا خواهد کرد.

نتیجه‌گیری

هدف از این تحقیق مروری، بررسی فرایندهای زمانی و زیرساخت‌های مکانی تحکیم حافظه حرکتی بود. با توجه به نتایج پژوهش‌های گزارش‌شده همچون بارادوک و همکاران (۲۰۰۴)، آتول و همکاران (۲۰۰۲)، شادمهر و همکاران (۱۹۹۷)، رابرتسون (۲۰۰۵)، واکر و همکاران (۲۰۰۵)، دباس و همکاران (۲۰۱۰)، لوگاسی و همکاران (۲۰۱۸) و مقایسه آنها با یکدیگر نشان داد که بسترهای زمانی و مکانی تحکیم حافظه حرکتی بسته به نوع تکلیف یا آموزش ارائه‌شده می‌تواند متفاوت باشد. برای مثال برخی

تحقیقات روی تکالیف حرکتی بالستیک و برخی دیگر روی تکالیف دینامیک، بعضی تکالیف انطباقی یا شرطی گونه مانند VOR، برخی دیگر مهارت‌های ساده و مجرد همچون حرکات تقابلی انگشتان، برخی یادگیری پنهان داشته و برخی یادگیری آشکار را بررسی کرده بودند. از همین رو نتایج این تحقیق می‌تواند ردی بر این تفکر باشد که تحکیم حافظه حرکتی نیز همچون تحکیم حافظه شناختی دارای یک منطقه قشری واحد و یک مدت زمان مشخص است. بر اساس دیدگاه قیدمحور نیول، رشد، کنترل و یادگیری یک حرکت را باید با توجه به سه قید فرد، محیط و تکلیف در نظر گرفت. از همین رو متغیر بودن زیرسازهای مکانی و زمانی تحکیم حرکت با توجه به نوع تکلیف می‌تواند نشان‌دهنده نیازهای متفاوت پساآموزشی مهارت‌های حرکتی مختلف باشد. در آخر پیشنهاد می‌شود تا در آینده بررسی‌ها و پژوهش‌های دقیق‌تری در زمینه بسترهای مکانی و زمانی تحکیم حافظه حرکتی با توجه به قید فرد و محیط نیز صورت گیرد.

تشکر و قدردانی

از حمایت‌های عاطفی و صبوری خانواده‌های نویسندگان، که قوت قلبی در جهت انجام این پژوهش بود، سپاسگزاریم.

حامیان مالی

این پژوهش هیچ‌گونه حمایت مالی و پشتیبانی از نهادها و سازمان‌های دولتی و غیردولتی دریافت نکرده است.

مشارکت نویسندگان

به‌جز نویسندگان این تحقیق مروری اشخاص حقیقی یا حقوقی دیگر در آن مشارکت نداشتند.

تعارض منافع

هیچ‌گونه تعارض منافع توسط نویسندگان بیان نشده است.

منابع

- 1- Lee JL, Everitt BJ, Thomas KL. Independent cellular processes for hippocampal memory consolidation and reconsolidation. *Science*. 2004;304(5672):839-43.
- 2- Alberini CM. Mechanisms of memory stabilization: are consolidation and reconsolidation similar or distinct processes? *Trends in neurosciences*. 2005;28(1):51-6.
- 3- Dudai Y. The neurobiology of consolidations, or, how stable is the engram? *Annu Rev Psychol*. 2004;55(1):51-86.
- 4- Walker MP, Brakefield T, Hobson JA, Stickgold R. Dissociable stages of human memory consolidation and reconsolidation. *Nature*. 2003;425(6958):616-20.
- 5- Robertson EM, Press DZ, Pascual-Leone A. Off-line learning and the primary motor cortex. *J Neurosci*. 2005;25(27):6372-8.
- 6- Fischer S, Nitschke MF, Melchert UH, Erdmann C, Born J. Motor memory consolidation in sleep shapes more effective neuronal representations. *J Neurosci*. 2005;25(49):11248-55.
- 7- Walker MP, Brakefield T, Morgan A, Hobson JA, Stickgold R. Practice with sleep makes perfect: sleep-dependent motor skill learning. *Neuron*. 2002;35(1):205-11.
- 8- Iranmanesh H, Saberi Kakhki A, Taheri H, Shea CH, Fazilat Pour M. The Role of Sleep in Children's Motor Memory Consolidation in a Motor Sequence Task. *Cognitive Psychology Journal*. 2020;8(2):17-32.
- 9- Cohen DA, Pascual-Leone A, Press DZ, Robertson EM. Off-line learning of motor skill memory: a double dissociation of goal and movement. *Proc Natl Acad Sci U S A*. 2005;102(50):18237-41.
- 10- Dudai Y. Consolidation: fragility on the road to the engram. *Neuron*. 1996;17(3):367-70.
- 11- Dudai Y, Morris RG. To consolidate or not to consolidate: what are the questions? Brain, perception, memory: *Advances in cognitive neuroscience*. 2000:149-62.
- 12- Goto A. Synaptic plasticity during systems memory consolidation. *Neurosci Res*. 2022;183:1-6.
- 13- Klinzing JG, Niethard N, Born J. Mechanisms of systems memory consolidation during sleep. *Nat Neurosci*. 2019;22(10):1598-610.
- 14- Hwang FJ, Roth RH, Wu YW, Sun Y, Kwon DK, Liu Y, et al. Motor learning selectively strengthens cortical and striatal synapses of motor engram neurons. *Neuron*. 2022;110(17):2790-801.e5.
- 15- Hall JE, Hall ME, Guyton AC. Guyton and Hall textbook of medical physiology. 14th edition ed. *Philadelphia, PA: Elsevier*; 2021.
- 16- Frankland PW, Bontempi B. The organization of recent and remote memories. *Nat Rev Neurosci*. 2005;6(2):119-30.

- 17- Lüscher C, Malenka RC. NMDA receptor-dependent long-term potentiation and long-term depression (LTP/LTD). *Cold Spring Harb Perspect Biol.* 2012;4.(۶)
- 18- Tonegawa S, Morrissey MD, Kitamura T. The role of engram cells in the systems consolidation of memory. *Nat Rev Neurosci.* 2018;19(8):485-98.
- 19- Kreitzer AC. Physiology and pharmacology of striatal neurons. *Annu Rev Neurosci.* 2009;32:127-47.
- 20- Attwell PJ, Cooke SF, Yeo CH. Cerebellar function in consolidation of a motor memory. *Neuron.* 2002;34(6):1011-20.
- 21- Shadmehr R, Holcomb HH. Neural correlates of motor memory consolidation. *Science.* 1997;277(5327):821-5.
- 22- Sudhakaran IP, Ramaswami M. Long-term memory consolidation: The role of RNA-binding proteins with prion-like domains. *RNA Biol.* 2017;14(5):568-86.
- 23- Cooke SF, Attwell PJ, Yeo CH. Temporal properties of cerebellar-dependent memory consolidation. *J Neurosci.* 2004;24(12):2934-41.
- 24- McElligott JG, Beeton P, Polk J. Effect of cerebellar inactivation by lidocaine microdialysis on the vestibuloocular reflex in goldfish. *J Neurophysiol.* 1998;79(3):1286-94.
- 25- Kassardjian CD, Tan YF, Chung JY, Heskin R, Peterson MJ, Broussard DM. The site of a motor memory shifts with consolidation. *J Neurosci.* 2005;25(35):7979-85.
- 26- Muellbacher W, Ziemann U, Wissel J, Dang N, Kofler M, Facchini S, et al. Early consolidation in human primary motor cortex. *Nature.* 2002;415(6872):640-4.
- 27- Classen J, Liepert J, Wise SP, Hallett M, Cohen LG. Rapid plasticity of human cortical movement representation induced by practice. *J Neurophysiol.* 1998;79(2):1117-23.
- 28- Criscimagna-Hemminger SE, Shadmehr R. Consolidation patterns of human motor memory. *J Neurosci.* 2008;28(39):9610-8.
- 29- Keisler A, Shadmehr R. A shared resource between declarative memory and motor memory. *J Neurosci.* 2010;30(44):14817-23.
- 30- Dudai Y, Karni A, Born J. The Consolidation and Transformation of Memory. *Neuron.* 2015;88(1):20-32.
- 31- Reyes-Resina I, Samer S, Kreutz MR, Oelschlegel AM. Molecular Mechanisms of Memory Consolidation That Operate During Sleep. *Front Mol Neurosci.* 2021;14:767384.
- 32- Hayashi Y, Majewska AK. Dendritic spine geometry: functional implication and regulation. *Neuron.* 2005;46(4):529-32.
- 33- Doyon J, Gahitov E, Vahdat S, Lungu O, Boutin A. Current issues related to motor sequence learning in humans. *Current Opinion in*

- Behavioral Sciences*. 2018;20:89-97.
- 34- Hardwick RM, Rottschy C, Miall RC, Eickhoff SB. A quantitative meta-analysis and review of motor learning in the human brain. *Neuroimage*. 2013;67:283-97.
 - 35- Janacsek K, Shattuck KF, Tagarelli KM, Lum JAG, Turkeltaub PE, Ullman MT. Sequence learning in the human brain: A functional neuroanatomical meta-analysis of serial reaction time studies. *Neuroimage*. 2020;20.۷:۱۱۶۳۸۷
 - 36- Hamel R, Trempe M, Bernier PM. Disruption of M1 Activity during Performance Plateau Impairs Consolidation of Motor Memories. *J Neurosci*. 2017;37(38):9197-206.
 - 37- Baraduc P, Lang N, Rothwell JC, Wolpert DM. Consolidation of dynamic motor learning is not disrupted by rTMS of primary motor cortex. *Curr Biol*. 2004;14(3):252-6.
 - 38- Ungerleider LG, Doyon J, Karni A. Imaging brain plasticity during motor skill learning. *Neurobiol Learn Mem*. 2002;78(3):553-64.
 - 39- Kumar N, Manning TF, Ostry DJ. Somatosensory cortex participates in the consolidation of human motor memory. *PLoS Biol*. 2019;17(10):e3000469.
 - 40- Wali M. Role of the somatosensory cortex in motor memory consolidation. *J Neurophysiol*. 2020;124(3):648-51.
 - 41- Ohashi H, Gribble PL, Ostry DJ. Somatosensory cortical excitability changes precede those in motor cortex during human motor learning. *J Neurophysiol*. 2019;122(4):1397-405.
 - 42- Bracha V, Zhao L, Irwin KB, Bloedel JR. The human cerebellum and associative learning: dissociation between the acquisition, retention and extinction of conditioned eyeblinks. *Brain Res*. 2000;860(1-2):87-94.
 - 43- Albouy G, Sterpenich V, Vandewalle G, Darsaud A, Gais S, Rauchs G, et al. Interaction between hippocampal and striatal systems predicts subsequent consolidation of motor sequence memory. *PLoS One*. 2013;8(3):e59490.
 - 44- Karni A, Meyer G, Rey-Hipolito C, Jezard P, Adams MM, Turner R, et al. The acquisition of skilled motor performance: fast and slow experience-driven changes in primary motor cortex. *Proc Natl Acad Sci USA*. 1998;95(3):861-8.
 - 45- Albouy G, Ruby P, Phillips C, Luxen A, Peigneux P, Maquet P. Implicit oculomotor sequence learning in humans: Time course of offline processing. *Brain Res*. 2006;1090(1):163-71.
 - 46- Schmitz R, Schabus M, Perrin F, Luxen A, Maquet P, Peigneux P. Recurrent boosting effects of short inactivity delays on performance: an ERPs study. *BMC Res Notes*. 2009;2:170.
 - 47- Borragán G, Urbain C, Schmitz R, Mary A, Peigneux P. Sleep and

- memory consolidation: motor performance and proactive interference effects in sequence learning. *Brain Cogn.* 2015;95:54-61.
- 48- Hotermans C, Peigneux P, Maertens de Noordhout A, Moonen G, Maquet P. Early boost and slow consolidation in motor skill learning. *Learn Mem.* 2006;13(5):580-3.
 - 49- Diekelmann S, Born J. The memory function of sleep. *Nat Rev Neurosci.* 2010;11(2):114-26.
 - 50- Fischer S, Hallschmid M, Elsner AL, Born J. Sleep forms memory for finger skills. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2002;99(18):11987-91.
 - 51- Korman M, Raz N, Flash T, Karni A. Multiple shifts in the representation of a motor sequence during the acquisition of skilled performance. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2003;100(21):12492-7.
 - 52- Walker MP, Stickgold R, Alsop D, Gaab N, Schlaug G. Sleep-dependent motor memory plasticity in the human brain. *Neuroscience.* 2005;133(4):911-7.
 - 53- Spencer RM, Sunm M, Ivry RB. Sleep-dependent consolidation of contextual learning. *Curr Biol.* 2006;16(10):1001-5.
 - 54- Albouy G, Sterpenich V, Balteau E, Vandewalle G, Desseilles M, Dang-Vu T, et al. Both the hippocampus and striatum are involved in consolidation of motor sequence memory. *Neuron.* 2008;58(2):261-72.
 - 55- Debas K, Carrier J, Orban P, Barakat M, Lungu O, Vandewalle G, et al. Brain plasticity related to the consolidation of motor sequence learning and motor adaptation. *Proc Natl Acad Sci U S A.* 2010;107(41):17839-44.
 - 56- Robertson EM, Cohen DA. Understanding consolidation through the architecture of memories. *Neuroscientist.* 2006;12(3):261-71.
 - 57- Diekelmann S, Wilhelm I, Born J. The whats and whens of sleep-dependent memory consolidation. *Sleep Med Rev.* 2009;13(5):309-21.
 - 58- Lugassy D, Herszage J, Pilo R, Brosh T, Censor N. Consolidation of complex motor skill learning: evidence for a delayed offline process. *Sleep.* 2018;41(9).

استاد به این مقاله: جاهدی، وحید؛ طاهری تربتی، حمیدرضا؛ وفايي نوقابی، احسان؛ خداشناس، مرصاد؛ نصیری، انسیه (۱۴۰۴)، تحکیم حافظه حرکتی: فرایندها و زیرساخت‌های عصبی؛ یک مرور روایتی، دوفصلنامه مطالعات مروری علوم ورزشی و تندرستی، دوره اول، شماره اول، ۲۵-۵۴

DOI: 10.22054/JSHSR.2025.82285.1003



Biannual Journal of Sport and Health Sciences Reviews is Licensed Under a Creative Commons Attribution-Noncommercial 4.0 International License

