

The Memory Consolidation Function of Sleep

Fei Xin, Hong Yuan*

Department of Psychology, Southwest University, Chongqing
Email: yuanyh@swu.edu.cn

Received: Mar. 17th, 2015; accepted: Apr. 2nd, 2015; published: Apr. 8th, 2015

Copyright © 2015 by authors and Hans Publishers Inc.
This work is licensed under the Creative Commons Attribution International License (CC BY).
<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>



Open Access

Abstract

Sleep has been identified as an off-line state that optimizes the consolidation of newly acquired information in memory. The sleep-dependent memory consolidation effect is related to the type of memory. What's more, the specific sleep stages perhaps contribute differently to memory consolidation. There are two hypotheses attempting to explain the mechanism of sleep-dependent memory consolidation effect, including system consolidation hypothesis and synaptic homeostasis hypothesis.

Keywords

Sleep, Memory Consolidation

睡眠的记忆巩固功能

辛 斐, 袁 宏*

西南大学心理学部, 重庆
Email: yuanyh@swu.edu.cn

收稿日期: 2015年3月17日; 录用日期: 2015年4月2日; 发布日期: 2015年4月8日

摘 要

睡眠有利于记忆巩固。记忆的类型不同, 睡眠依赖的记忆巩固作用可能也有所不同。同时, 睡眠的不同阶段(慢波睡眠和快速眼动睡眠), 对不同记忆类型巩固的影响也是有差异的。近年来出现了两个理论假
*通讯作者。

说，试图解释睡眠对记忆巩固作用的机制，分别是系统巩固假说和突触稳态假说。

关键词

睡眠，记忆巩固

1. 引言

人的一生大约有 1/3 的时间是在睡眠中度过的，良好的睡眠是保证高水平生活质量的重要因素。早期的睡眠功能理论主要强调睡眠是为了简单的使机体恢复和保存能量。最近，睡眠在认知表现中的角色受到了广泛关注，特别是睡眠对记忆的巩固作用。睡眠对于记忆功能的影响是一个古老的研究课题，已有大量的实验结果与临床资料表明，睡眠有助于记忆巩固，如果将睡眠剥夺，尤其是将慢波睡眠剥夺后，人们就会出现记忆力下降。睡眠过程中发生的离线(off-line)记忆再处理过程是人类记忆形成机制中非常重要的组成部分。Walker 等人(2002)研究发现，间隔相同的时间，期间经历睡眠的被试组学习水平的提高显著高于一直保持清醒的被试。由此，这种通过睡眠发生的记忆巩固效应也被称为睡眠依赖性记忆巩固(Sleep-Dependent Memory Consolidation)。

根据脑电图(EEG)、下颌肌电图(EMG)和眼电图(EOG)等生理指标，睡眠可以分为两个不同的阶段：非快速眼动(non-rapid eye movement, NREM)睡眠和 REM (rapid eye movement, REM)睡眠。其中 NREM 睡眠又可进一步分为 I 期至 IV 期。III 期和 IV 期睡眠是整个睡眠过程中睡眠程度最深的状态，这两期睡眠合称为慢波睡眠(slow wave sleep, SWS)，因为此时的脑电波特征是高振幅的慢波(0.5 - 2 HZ)。人类进入睡眠状态后，首先发生的是 NREM 睡眠，随后进入 REM 睡眠阶段。整晚的睡眠是由 NREM 睡眠和 REM 睡眠交替组成的，每个周期(一次 REM 睡眠和一次 NREM 睡眠)约 90 分钟，每晚约 5 到 6 次。夜间睡眠的前半段以 SWS 为主，而后半段则大多数是 REM 睡眠。

记忆是人脑对获取的信息编码、存储和提取(再现)的过程，是人类赖以生存的基本机能。记忆巩固是对记忆储存阶段的进一步划分。当信息完成编码之后，其在大脑中的初级表征是一种不稳定的、暂时的状态，容易受到其他信息的干扰，如新学习的相似的信息、强烈的新异刺激等。记忆巩固就是将初级表征转化为一种更为稳定的状态的过程，这一过程的生理基础十分复杂，包括一系列分子和细胞水平上的改变、基因的调控和神经元的重组等。有些信息在编码过后，经历了记忆巩固阶段，从而能以一种较稳定的形式被大脑长期储存起来，而有些编码后的信息未能经历记忆巩固阶段，这部分信息就会逐渐消退，而被个体遗忘。在个体提取了某些储存的信息之后，这信息在大脑中的表征又会转变为一种相对不稳定的状态。记忆的再巩固，是指将这些处于不稳定状态的信息重新转化为稳定状态的过程。

1924 年, Jenkins 和 Dallenbach 进行了第一个较为系统的睡眠和记忆关系的研究,用以检验 Ebbinghaus 的记忆衰减理论(Jenkins & Dallenbach, 1924)。该研究以健康成人为实验对象,在上午十点让受试者记住无意义音节字表,要求达到一次能正确背诵的程度,之后把受试者分为睡眠组和清醒组,分别在 1、2、4、8 小时后,让被试回忆学习过的材料。结果显示:睡眠组的记忆保持优于清醒组,证明睡眠有益于维持记忆。这个发现具有划时代的意义,但是研究者并未对实验结果进一步研究。他们认为日常活动干扰抑制了对原先学习材料的回忆,人在睡眠期间受到的外界刺激信息较少,记忆受到的干扰少,所以不容易遗忘。这种解释被称为“干扰抑制说”,认为遗忘是由于在学习和回忆之间受到其他刺激干扰的结果,一旦排除了这些干扰,记忆就能够恢复。但是后来研究发现,睡眠不仅可以维持记忆,还能强化记忆,睡眠和记忆的强化和稳定密切相关,这是“干扰抑制说”无法解释的。睡眠如何对记忆巩固做出贡献并

非一个崭新的命题，早在公元一世纪，古罗马伟大的教育家昆体良(Quintilianus)就注意到睡眠的作用，他在《演说术原理》中写下这样的话：经历一段时间后，最初无法复述的内容反而能够轻松出现在脑海中，很多人认为睡眠导致了遗忘，实际上它却可以强化记忆。近年来，依赖睡眠的学习与记忆巩固方面的研究不断出现。大量研究发现，睡觉的受试者再次进行测试时，成绩提高很多，而睡眠剥夺组的受试者成绩则没有提高(Stickgold, 2005)。这些结果表明，睡眠不是维持受试者的记忆，而是增强记忆。

根据有无意识参与可以将记忆分为陈述性记忆(declarative memory)和非陈述性记忆(non-declarative memory) (Squire & Zola, 1996)，如图 1 所示。陈述性记忆的特征是，对事件、事实情景以及他们之间相互联系的记忆能够用语言来描述，与颞叶皮层的海马有关(Eichenbaum, 2001)。陈述性记忆可以又被进一步细分为：情境记忆和语义记忆。非陈述性记忆则是无法用语言表达，只能通过行为间接地表现出来的记忆信息，通常与基底核和小脑等结构有关；非陈述性记忆可以分为：程序性记忆和条件反射等(Squire, 1992)。

1953 年，睡眠被划分为 NREM 睡眠和 REM 睡眠后，针对睡眠的不同阶段和记忆关系的研究开始兴起。众多研究发现睡眠对陈述性记忆和非陈述性记忆的巩固均有积极的作用(Walker & Stickgold, 2004; Stickgold, 2005)，但是，睡眠的不同阶段(SWS 和 REM 睡眠)，亦即不同睡眠结构，对不同记忆类型巩固的影响似乎是有差异的。有研究证明，陈述性记忆的巩固主要在 SWS 阶段完成(Rasch et al., 2007)，对非陈述性记忆的巩固则在 REM 睡眠阶段发生(Peigneux et al., 2003)。而其他研究则发现，NREM 睡眠同样有利于非陈述性记忆中程序性记忆的巩固(Aeschbach et al., 2008)，REM 睡眠也能促进陈述性记忆的巩固(Fogel et al., 2007)。

2. 睡眠对于不同记忆类型的影响

很多研究证实睡眠对陈述性和程序性记忆均具有巩固作用。与一段时间的清醒相比，学习后睡眠促进了陈述性记忆的保持，并且提高了程序性记忆的表现。此外，相比于中性信息，睡眠对情绪性信息的记忆具有更好的巩固作用。

2.1. 陈述性记忆和程序性记忆

目前，睡眠与记忆关系的研究大多集中在“非陈述性记忆”中的“程序性记忆”，特别是动作技能

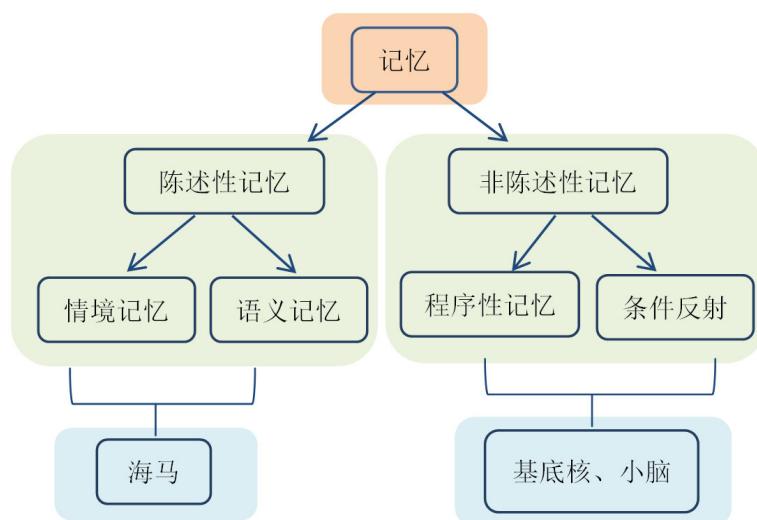


Figure 1. Forms of memory

图 1. 记忆系统的分类

的学习领域，多数研究得到了较为一致的结果，即睡眠对非陈述性记忆巩固的影响主要为增强和稳固(Stickgold, 2005)。例如，视觉分辨任务、视觉搜索任务、手指序列敲击任务和序列反应时任务等研究都发现，训练后经过一段相同的时间间隔，睡眠组被试成绩较睡眠前有所提高，而清醒组被试的两次测试成绩却没有显著性差异(Karni et al., 1994; Fischer et al., 2002; Walker et al., 2002; Fischer et al., 2006; Mednick et al., 2009)。而且，对于非陈述性记忆，一晚上睡眠剥夺诱发的效应会较长时间地持续。Stickgold等人(2000)研究发现，视觉分类任务的表现最初训练 48 到 96 小时后显示出最大的提高，即使中间没有练习，然而，如果被试在学习一项视觉分类任务后被剥夺了一晚上睡眠，即使经历了两整晚恢复性睡眠使警觉性恢复到正常水平，他们的表现较第一次测试也不会有所提高。

词语配对联想学习任务经常被用来检测睡眠对陈述性记忆的巩固效应。这些任务要求被试学习一系列关联的词对，在一段时间的睡眠或者清醒之后，根据所给的线索回忆。通常，在这些研究中，学习后睡觉的被试比清醒的被试记忆保持更好(Barrett & Ekstrand, 1972; Plihal & Born, 1997)。在其他的陈述性材料中，也发现较强的睡眠对记忆的巩固效应，例如，无意义音节(Jenkins & Dallenbach, 1924)、物体位置(Rasch et al., 2007)等。陈述性记忆痕迹容易消退和遗忘，会抵消睡眠产生的记忆巩固作用。因此，睡眠对陈述性记忆的巩固作用，通常看作在随后的提取测验中表现为较小的遗忘。睡眠对陈述性记忆的巩固被认为是依赖一个系统巩固的加工，包括海马旁回中最初不稳定的记忆痕迹的再激活，以及不稳定记忆痕迹从海马转移到新皮层进行长期存储(Alger et al., 2014)。

一般认为，陈述性记忆系统与程序性记忆系统与不同的脑结构相关联，除了新皮层之外，前者以海马为核心，而后者则依赖纹状体和小脑。然而，越来越多的证据显示这些记忆系统并非独立的体系，学习任务不会只引起某一个记忆系统的激活。在学习发生的最初阶段，程序性学习任务中的海马组织也会被激活。2007年，Brown和Robertson(2007)的研究显示，当在序列反应时任务(程序性学习材料)后紧跟着进行的词汇联想配对任务(陈述记忆学习材料)时，在觉醒状态下，后者会影响被试序列学习的记忆巩固水平，而在经历睡眠的情况下则没有影响。一方面，通过两个系统之间的干扰，说明两个系统并非独立存在，另外，暗示了睡眠和清醒状态下的工作机制可能有所不同，两个记忆系统之间的关系值得进一步探究。

2.2. 情绪性记忆和中性记忆

相对于中性事件，人类对情绪性事件的记忆有着更好的准确性与生动性。睡眠对于情绪性记忆的巩固作用也更加明显。Wagner等人(2006)发现在完成记忆任务后经历3小时睡眠的被试，在4年后的记忆检测试验中相较于对照组，情绪性记忆仍然能够得到更加准确的提取，而中性记忆的提取在两组被试间无显著差异。Hu等人(2006)发现了类似的睡眠更有助于情感记忆巩固的现象。Payne等人(2008)研究发现睡眠对于情感记忆的巩固具有选择性，即经历睡眠使得混合图片中负性材料得到了更加牢固的记忆，提示睡眠对中性记忆和负性记忆巩固机制不同。这种选择性对负性记忆巩固加工的机制，对人类及时辨别并牢固记住危险刺激、适应生存环境有着积极的作用。目前认为情绪性事件可调节杏仁核与海马等记忆相关脑区的神经活动。Yoo等人(2007)研究发现35小时的睡眠剥夺会使杏仁核活动强度明显增加，而杏仁核与内侧前额叶皮质的功能连接则显著降低，暗示睡眠通过调节杏仁核的神经活动，从而调控情绪性记忆的神经活动。Walker等人(2009)通过早-晚期睡眠比较研究范式，发现REM阶段在情感记忆巩固过程中发挥重要作用，提示剥夺REM阶段睡眠，会影响人情感记忆的形成，理论上对创伤后应激障碍患者(post-traumatic stress disorder, PTSD)提供了一种可行的治疗方法。

3. 睡眠各阶段对于记忆巩固的影响

关于睡眠阶段对记忆巩固的作用，目前主要存在两种理论：双重加工假说(Dual Process Hypothesis)

和序列假说(Sequential Hypothesis)。双重加工假说假定特定睡眠阶段促进不同类型的记忆巩固, SWS 有助于陈述性记忆巩固(Plihal & Born, 1997), 而 REM 睡眠有助程序性记忆巩固(Plihal & Born, 1997; Smith, 2001)。序列假说理论认为, 睡眠是以周期的、连续的包含 SWS 与 REM 睡眠的方式最佳地促进记忆的, 只有在 NREM 阶段后紧跟 REM 阶段才能发生记忆巩固的效应, NREM 阶段和 REM 阶段合作来共同支持记忆巩固(Giuditta et al., 1995)。

双重加工假说得到的支持主要是基于早-晚睡眠比较。Plihal 等人(1997)的研究表明, 富含 SWS 的早期睡眠支持海马依赖的陈述性记忆巩固, 而 REM 睡眠促进非陈述性记忆类型。然而, 这种两分法, 即简单的一对一的联系(REM——程序性记忆, NREM——陈述性记忆)并不能解释所有结果。一些研究发现, NREM 睡眠中的 SWS, 同样能够提高被试的非陈述性记忆(Walker et al., 2002; Aeschbach et al., 2008), 而 REM 睡眠在一些任务中也能提高被试的陈述性记忆(Fogel et al., 2007)。这些研究对双重加工假说发起了挑战。

Ambrosini 和 Giuditta 的团队对大鼠实施了一系列实验, 关注睡眠和清醒状态的顺序, 提出了序列假说(Giuditta et al., 1995; Ambrosini & Giuditta, 2001)。支持序列假说的证据主要来自于从 REM 睡眠中唤醒的方法来中断自然周期序列的 SWS 与 REM 睡眠的研究。这些研究表明, 周期性的中断损害记忆保持, 但如 REM 睡眠剥夺一样, 基于这种程序所诱发的与压力相关的混淆, 使睡眠周期的中断受到质疑。尽管如此, 采用相关分析而未扰乱睡眠的研究表明, 当学习后的睡眠以 SWS 加上 REM 睡眠相继发生时, 隔夜的程序性视觉判别任务的绩效提高最大。Stickgold 等人(2000)研究发现, 对于视觉表面特征分辨任务, 整晚的睡眠比单个 REM 或者 SWS 对任务表现有利。另外, Stickgold 等人(2000)观察到, 训练过视觉搜索任务的被试, 早上任务表现的提高与第一个 1/4 的 NREM 睡眠和第三个 1/4 的 REM 睡眠的量都高度相关。Franken 等人(2002)指出, 保持 REM 睡眠和 NREM 睡眠在睡眠周期中的交互, 确保行为在睡眠的时候都充分表达。Ficca 等人(2004)进一步提出假设, 睡眠中的记忆巩固可能与睡眠组织(sleep organization), 即 NREM-REM 循环的规律出现, 而不是每个睡眠阶段本身, 紧密联系。REM 和 NREM 通过睡眠周期内部的规律交替对记忆巩固起到互补的功能(Ficca et al., 2000)。

4. 睡眠对记忆巩固的可能假说

近年来出现了两个理论假设, 试图解释睡眠对记忆巩固作用的机制, 分别是系统巩固假说(System Consolidation Hypothesis)和突触稳态假说(Synaptic Homeostasis Hypothesis)。

4.1. 系统巩固假说

根据该假说, 人类感知到的信息暂时储存于海马, 并逐渐转移至新皮质以利于长期储存(Diekelmann & Born, 2010; Rasch & Born, 2013)。睡眠不仅仅是被动地来避免新获得信息受到外界干扰, 而且是一个积极的系统巩固的过程。学习时激活的神经元在睡眠中会发生离线重演, 睡眠中的记忆巩固是记忆痕迹选择性再活化的结果。该假说源于为陈述性记忆提出的标准两级巩固模型, 即在脑内存在两个相对独立的学习记忆系统: 快速学习、短时存储系统(对应于海马)和慢速学习、长时存储系统(对应于新皮质)。觉醒时皮层网络和海马平行地对信息进行编码, 在随后的 SWS 过程中, 同时在短时和长时存储区, 记忆的巩固系统对新编码的信息重复激活。此过程促使新的记忆与现存的长时记忆网络进行重组、整合(Rasch & Born, 2007)。

该假说认为, 记忆的重复激活对记忆的保持至关重要, 睡眠期间海马中新编码的信息会自发地重复激活, 海马信息向新皮质转移, 选择性地使新皮质网络中编码新信息的突触产生长时程可塑性改变, 使新获得的信息能和现存的长时记忆逐步整合。例如, Ji 等人(2007)记录了大鼠走迷宫及睡眠时的视觉皮层

和海马的动作电位活动,发现大鼠走迷宫时动作电位放电模式在 SWS 期间的视觉皮层和海马重演,这两个脑区的重演与觉醒时的经历一致。在人类被试身上也得到了类似的结果, Rasch 等人(2007)用气味线索分别作为陈述性记忆的学习背景以及睡眠时的操作条件,实验为视觉-空间记忆任务(卡片-位置的配对),练习过程中对被试释放玫瑰花香作为学习背景。在其后的 SWS 和 REM 睡眠阶段,释放同样的玫瑰花香。结果发现,仅在 SWS 时呈现“学习背景”,才能提高被试再测成绩, fMRI 数据显示,学习后的 SWS 期间香味的释放激活了左侧海马。另外,功能核磁共振结果表明,相对于学习后觉醒,学习后睡眠导致学习 48 小时后的回忆测验时海马与内侧前额皮层之间功能性连接的增强,以及 6 个月后的回忆测验时内侧前额皮层与枕骨皮层的活动增强,由此加强了这些陈述性记忆的新皮层的表征。研究者认为,实验中香味起到了线索的作用,使得在海马编码的位置信息网络得到重复激活,强化了记忆的线索。

此外,该假说认为睡眠中的记忆巩固具有选择性,尽管清醒时有大量信息被编码,但只有一部分信息被储存进长时记忆。睡眠,特别是 SWS 阶段,优先巩固跟个体未来行为和目标相关的记忆,这个选择性加工的潜在机制目前还不是很清楚。最后,睡眠能使记忆表征产生质的改变。这个功能特别有趣的一个方面是,睡眠可以使内隐学习的信息转换成外显知识被提取出来。也就是说,清醒时没被意识到的信息经过一段睡眠后进入了意识中,从而使无意间获得的信息转换成明确的、有意识的知识提取出来。Ellenbogen 等人(2007)利用关联记忆任务以及 Fischer 和 Born 等人(2006)利用序列反应时任务都发现内隐学到的关于规则和模式的知识可以通过睡眠转换成外显的知识。虽然最近的一些发现已经证实了系统巩固假说的基本方面,但仍有很多问题有待解决(Born & Wilhelm, 2012)。

4.2. 突触稳态假说

Tononi 等人(2003)提出的突触稳态假说,认为觉醒持续一定时间后,与学习记忆有关的突触通路会出现突触数量增多、体积增大、膜上受体过多等突触权重增加现象。这些变化可能进一步占有有限的脑空间、增加能耗,从而使突触传递效率下降。长时间觉醒致使突触权重持续增加,大脑就会到达一个饱和点,存储的能量和空间无法再供给突触的活动,学习能力、成长空间等条件也渐渐饱和。例如, Yoo 等人(2007)发现,与正常睡眠的对照组相比,剥夺一晚睡眠后的被试在情节记忆编码过程中海马活动明显减弱,学习能力也下降。觉醒时间越长,大脑功能和学习能力下降越多。通过一定的睡眠过程,特别是 NREM 中的 SWS,移去觉醒期膜上增加的受体,减小突触体积,恢复突触权重,即恢复到觉醒初始状态的水平,保证突触稳态,突触传递效率因此增加。

该理论认为睡眠中的记忆巩固是突触活性整体下调的副产物,睡眠时,突触会重新正常化或者下调,下调的目的是为了抵抗觉醒状态下连续学习引发的能量消耗增加和学习能力饱和。这种下调可能会引起信噪比的增加,和新近学习任务无关的局部突触强度降低至阈值以下,促进学习记忆。但是,突触稳态假说也存在一定的问题。众所周知,睡眠过程不仅包括 SWS,还包括 REM,而该假说仅仅探讨了 NREM 睡眠中慢波活动的影响,缺乏其他阶段对其理论的有力支持。此外,在 SWS 中还有一些脑区的脑电波并不表现为慢波活动。

5. 小结与展望

综上所述,睡眠与记忆关系的研究为证明睡眠的记忆巩固假说提供了有力证据,随着研究方法和技术的改进,我们对睡眠巩固记忆的探究也越来越精细,发现睡眠的不同阶段对不同记忆类型的巩固作用似乎是有差异的,并且提出理论假设,来解释睡眠对记忆巩固作用的机制。尽管如此,目前仍有很多问题未解决,未来可以从如下几个方面进行深入研究。

一、白天睡眠和夜晚睡眠是否对记忆巩固产生同样的作用,白天清醒意识下的静息态活动对夜晚睡

眠巩固的意义和作用。

二、睡眠依赖的记忆巩固机制究竟是什么，系统巩固假说和突触稳态假说是各自独立运行的还是并行存在的等有待深入探讨。

三、睡眠对记忆的长期效应。通常的睡眠剥夺实验流程是，被试在一段睡眠或者清醒阶段前学习一些材料，随后要求复述这些材料。保留时间间隔的持续时间通常位于1和24小时之间。通常，保持阶段睡眠和保持阶段清醒直接比较。这样的设计带来一定的问题。首先，在睡眠对先前记忆的巩固和随后记忆的提取之间很难区分，因为一晚上睡眠剥夺后产生急性的疲劳，也许会破坏记忆的提取功能。包含恢复性睡眠的实验设计可以较好解决这一问题，恢复性睡眠的主要目的是避免睡眠剥夺产生的急性疲劳效应。因此，检测睡眠对记忆的长期效应有助于全面认识长期的巩固加工机制和其神经动态。

四、睡眠对情绪性记忆的作用机制。对于遭受巨大精神创伤的人，睡眠对负性记忆的巩固会带来更多痛苦，在受创时干扰某个睡眠阶段也许有助于减少负性记忆。对睡眠功能的进一步探索不仅有助于对精神障碍机制的理解，也有助于开发出可能的治疗方法。但需要注意的是，睡眠剥夺会带来疲劳、降低注意力等负面效应，如何开发最有力的治疗方案仍需进一步研究。

参考文献 (References)

- Aeschbach, D., Cutler, A. J., & Ronda, J. M. (2008). A role for non-rapid-eye-movement sleep homeostasis in perceptual learning. *Journal of Neuroscience*, *28*, 2766-2772.
- Alger, S. E., Chambers, A. M., Cunningham, T., & Payne, J. D. (2014). *The role of sleep in human declarative memory consolidation*. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg.
- Ambrosini, M. V., & Giuditta, A. (2001). Learning and sleep: The sequential hypothesis. *Sleep Medicine Reviews*, *5*, 477-490.
- Barrett, T. R., & Ekstrand, B. R. (1972). Effect of sleep on memory: III. Controlling for time-of-day effects. *Journal of Experimental Psychology*, *96*, 321.
- Born, J., & Wilhelm, I. (2012). System consolidation of memory during sleep. *Psychological Research*, *76*, 192-203.
- Brown, R. M., & Robertson, E. M. (2007). Inducing motor skill improvements with a declarative task. *Nature Neuroscience*, *10*, 148-149.
- Dielkmann, S., & Born, J. (2010). The memory function of sleep. *Nature Reviews Neuroscience*, *11*, 114-126.
- Eichenbaum, H. (2001). The hippocampus and declarative memory: Cognitive mechanisms and neural codes. *Behavioural Brain Research*, *127*, 199-207.
- Ellenbogen, J. M., Hu, P. T., Payne, J. D., Titone, D., & Walker, M. P. (2007). Human relational memory requires time and sleep. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA*, *104*, 7723-7728.
- Ficca, G., & Salzarulo, P. (2004). What in sleep is for memory. *Sleep Medicine*, *5*, 225-230.
- Ficca, G., Lombardo, P., Rossi, L., & Salzarulo, P. (2000). Morning recall of verbal material depends on prior sleep organization. *Behavioural Brain Research*, *112*, 159-163.
- Fischer, S., Drosopoulos, S., Tsen, J., & Born, J. (2006). Implicit learning—Explicit knowing: A role for sleep in memory system interaction. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *18*, 311-319.
- Fischer, S., Hallschmid, M., Elsner, A. L., & Born, J. (2002). Sleep forms memory for finger skills. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *99*, 11987-11991.
- Fogel, S. M., Smith, C. T., & Cote, K. A. (2007). Dissociable learning-dependent changes in REM and non-REM sleep in declarative and procedural memory systems. *Behavioural Brain Research*, *180*, 48-61.
- Franken, P. (2002). Long-term vs. short-term processes regulating REM sleep. *Journal of Sleep Research*, *11*, 17-28.
- Giuditta, A., Ambrosini, M. V., Montagnese, P., Mandile, P., Cotugno, M., Zucconi, G. G., & Vescia, S. (1995). The sequential hypothesis of the function of sleep. *Behavioural Brain Research*, *69*, 157-166.
- Hu, P., Stylos-Allan, M., & Walker, M. P. (2006). Sleep facilitates consolidation of emotional declarative memory. *Psychological Science*, *17*, 891-898.
- Jenkins, J. G., & Dallenbach, K. M. (1924). Obliviscence during sleep and waking. *The American Journal of Psychology*, *35*, 605-612.

- Ji, D., & Wilson, M. A. (2007). Coordinated memory replay in the visual cortex and hippocampus during sleep. *Nature Neuroscience*, *10*, 100-107.
- Karni, A., Tanne, D., Rubenstein, B. S., Askenasy, J. J., & Sagi, D. (1994). Dependence on REM sleep of overnight improvement of a perceptual skill. *Science*, *265*, 679-682.
- Mednick, S. C., Makovski, T., Cai, D. J., & Jiang, Y. V. (2009). Sleep and rest facilitate implicit memory in a visual search task. *Vision Research*, *49*, 2557-2565.
- Payne, J. D., Stickgold, R., Swanberg, K., & Kensinger, E. A. (2008). Sleep preferentially enhances memory for emotional components of scenes. *Psychological Science*, *19*, 781-788.
- Peigneux, P., Laureys, S., Fuchs, S., Destrebecqz, A., Collette, F., Delbeuck, X., Phillips, C., Aerts, J., Del Fiore, G., Degueldre, C., Luxen, A., Cleeremans, A., & Maquet, P. (2003). Learned material content and acquisition level modulate cerebral reactivation during posttraining rapid-eye-movements sleep. *NeuroImage*, *20*, 125-134.
- Plihal, W., & Born, J. (1997). Effects of early and late nocturnal sleep on declarative and procedural memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *9*, 534-547.
- Rasch, B., & Born, J. (2007). Maintaining memories by reactivation. *Current Opinion in Neurobiology*, *17*, 698-703.
- Rasch, B., & Born, J. (2013). About sleep's role in memory. *Physiological Reviews*, *93*, 681-766.
- Rasch, B., Buchel, C., Gais, S., & Born, J. (2007). Odor cues during slow-wave sleep prompt declarative memory consolidation. *Science*, *315*, 1426-1429.
- Smith, C. (2001). Sleep states and memory processes in humans: Procedural versus declarative memory systems. *Sleep Medicine Reviews*, *5*, 491-506.
- Squire, L. R. (1992). Declarative and nondeclarative memory: Multiple brain systems supporting learning and memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *4*, 232-243.
- Squire, L. R., & Zola, S. M. (1996). Structure and function of declarative and nondeclarative memory systems. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *93*, 13515-13522.
- Stickgold, R. (2005). Sleep-dependent memory consolidation. *Nature*, *437*, 1272-1278.
- Stickgold, R., James, L., & Hobson, J. A. (2000a). Visual discrimination learning requires sleep after training. *Nature Neuroscience*, *3*, 1237-1238.
- Stickgold, R., Whidbee, D., Schirmer, B., Patel, V., & Hobson, J. A. (2000b). Visual discrimination task improvement: A multi-step process occurring during sleep. *Journal of Cognitive Neuroscience*, *12*, 246-254.
- Tononi, G., & Cirelli, C. (2003). Sleep and synaptic homeostasis: A hypothesis. *Brain Research Bulletin*, *62*, 143-150.
- Wagner, U., Hallschmid, M., Rasch, B., & Born, J. (2006). Brief sleep after learning keeps emotional memories alive for years. *Biological Psychiatry*, *60*, 788-790.
- Walker, M. P., & Stickgold, R. (2004). Sleep-dependent learning and memory consolidation. *Neuron*, *44*, 121-133.
- Walker, M. P., & van Der Helm, E. (2009). Overnight therapy? The role of sleep in emotional brain processing. *Psychological Bulletin*, *135*, 731-748.
- Walker, M. P., Brakefield, T., Morgan, A., Hobson, J. A., & Stickgold, R. (2002). Practice with sleep makes perfect: Sleep-dependent motor skill learning. *Neuron*, *35*, 205-211.
- Yoo, S. S., Gujar, N., Hu, P., Jolesz, F. A., & Walker, M. P. (2007). The human emotional brain without sleep—A prefrontal amygdala disconnect. *Current Biology*, *17*, R877-R878.