

睡眠对婴幼儿学习的记忆巩固作用*

彭芝琳¹ 郑若颖² 胡晓晴² 张丹丹¹

(¹ 四川师范大学脑与心理科学研究院, 成都 610066)

(² 香港大学心理学系, 脑与认知科学国家重点实验室, 香港 999077)

摘要 睡眠依赖性记忆巩固指在睡眠期间, 大脑对新学习的信息或技能进行重新处理和加强, 从而使记忆更加稳定和持久的过程。睡眠在将新习得的信息巩固到稳定的长时记忆的过程中发挥了重要的作用。记忆类型不同, 睡眠依赖性记忆巩固的作用也有所不同。同时, 睡眠的不同阶段和特征对不同类型记忆巩固的影响也有差异。在成人研究的基础上, 近年的婴幼儿研究发现, 即使在个体发展的早期阶段, 睡眠也具有记忆巩固的重要作用。在学习后经历睡眠的婴幼儿与那些没有经历睡眠的控制组相比, 学习效果显著提高、可以更好更快地解决问题。婴幼儿在睡眠时, 海马、内侧颞叶等与记忆有关的脑区会显著激活, 睡眠纺锤波、慢波等脑电特征与婴幼儿记忆巩固效果相关。从陈述性记忆和程序性记忆两种不同的记忆类型入手, 介绍婴幼儿睡眠依赖性记忆巩固的行为和脑研究的进展, 帮助掌握睡眠对婴幼儿学习的记忆巩固作用。

关键词 婴幼儿, 睡眠, 记忆巩固, 睡眠慢波, 睡眠纺锤波

分类号 B844; B845

1 引言

睡眠是人类的主要活动之一, 我们生命的三分之一的时间都在睡觉。睡眠不仅能帮助我们恢复体力、稳定情绪等(Ekinci et al., 2016; Hatzinger et al., 2013, 2014; Przepiórka et al., 2019), 还能巩固记忆和促进学习(Stickgold, 2005)。

成人研究发现, 学习后的睡眠有助于巩固新学到的信息, 从而产生稳定和持久的记忆表征(Schmid et al., 2020; Stickgold, 2005)。记忆的形成包括学习以及随后的两个记忆巩固阶段——记忆稳定和记忆增强(也称为离线学习)(Walker, 2005)。最初的学习以及稳定(维持学习后记忆表征)阶段并不依赖于睡眠, 而增强(在无主动复述情况下提高记忆)阶段则通常发生在睡眠中(Al-Sharman & Siengsukon, 2014; Farhadian et al., 2021; Sugawara et al., 2014; Walker, 2005)。学习之后经历睡眠的

个体其学习效果显著高于一直保持清醒的个体(Walker et al., 2002), 这是由学习后睡眠中出现的记忆重放现象对学习内容进行巩固造成的(Eichenlaub et al., 2020)。这种通过睡眠发生的记忆巩固效应称为睡眠依赖性记忆巩固(Stickgold, 2005)。

成人研究证明睡眠对陈述性和程序性记忆均具有巩固作用(Diekelmann et al., 2009; Schmid et al., 2020): 与始终保持清醒相比, 学习后的睡眠不仅增强了陈述性记忆, 而且提高了程序性记忆的表现(Wang et al., 2021)。但对不同类型的记忆, 睡眠对记忆巩固的脑神经机制可能有所不同(Ackermann & Rasch, 2014)。研究发现, 陈述性记忆巩固会激活海马旁回以及丘脑、内侧颞叶、前额叶和小脑(van Dongen et al., 2012), 而程序性记忆巩固则与纹状体、海马、小脑和运动皮层的激活有关(Albouy et al., 2008; Cousins et al., 2016)。同时研究还发现, 陈述性记忆的巩固主要发生在非快速眼动(non-rapid eye movement, NREM)睡眠阶段(Rasch et al., 2007), 而程序性记忆的巩固则主要发生在快速眼动(rapid eye movement, REM)睡眠阶段(Plihal & Born, 1997; Qian et al., 2022)。

收稿日期: 2023-06-15

* 国家自然科学基金(32271102、31920103009)、国家社会科学基金(20&ZD153)以及深港脑科学创新研究院基金(2022SHIBS0003)资助。

通信作者: 张丹丹, E-mail: zhangdd05@gmail.com

同时成人记忆巩固研究表明,睡眠纺锤波是重要的睡眠脑电指标之一,睡眠纺锤波的出现频率和幅度或能量与大脑对新信息的巩固以及记忆保持密切相关(Ulrich, 2016)。

婴儿是指出生后 1 岁以内的孩子(包括新生儿期,即出生后 28 天以内的婴儿);幼儿是指 1 岁到 3 岁的孩子(有时也泛指 1 到 6 岁的孩子)。婴幼儿研究同样提示了睡眠对记忆巩固的促进作用。行为学研究表明,睡眠能提高婴幼儿的学习能力(Berger & Scher, 2017; Seehagen et al., 2015),后者主要指婴幼儿在发育过程获取新知识和技能的能力,例如运动技能学习(爬行、坐立、站立和行走等)、感知觉学习(识别颜色和数量等)(Veldman et al., 2019)。神经影像学研究发现,在婴幼儿最初学习中被激活的脑区会在随后的睡眠中被重新激活(Johnson et al., 2020)。脑电研究显示了婴幼儿特定类型的睡眠依赖性记忆巩固与睡眠结构特征之间的联系(Friedrich et al., 2019; Satomaa et al., 2020)。然而需要注意的是,人类的睡眠在生命的最初几年经历了快速发展(Iglowstein et al., 2003; Jenni et al., 2007),婴幼儿的睡眠模式与成人存在很大差异。在生命早期,新生儿就表现出了多相睡眠模式,包括 3 种睡眠类型:主动睡眠、安静睡眠和不确定睡眠(Ednick et al., 2009)。从出生后第 2 个月开始,主动睡眠逐渐演变成 REM 睡眠,安静睡眠演变成 NREM 睡眠(Jenni et al., 2004; Kurth et al., 2015)。成人的 NREM 睡眠和 REM 睡眠整晚交替进行,大约 90 分钟一个周期(McCarley, 2007);3 月龄婴儿的这两种睡眠循环大约每 60 分钟发生一次(Davis et al., 2004)。在生命的第一年中,睡眠纺锤波的密度、持续时间和频率等在额叶和顶叶均持续增加并达到整个生命的峰值(D'Atri et al., 2018; Jenni et al., 2004)。睡眠纺锤波在婴儿 1~2 月龄时出现(Grigg-Damberger et al., 2007),而 12~30 月龄时睡眠纺锤波的功率、密度和持续时间开始下降(D'Atri et al., 2018; Page et al., 2018),并在整个生命周期中持续下降(Clawson et al., 2016; Lokhandwala & Spencer, 2022)。睡眠慢波可在 2~4 月龄婴儿中观察到(Fattinger et al., 2014),该脑电波在生命最初几年逐渐增加,并在青春期前后开始减少(Campbell & Feinberg, 2009)。婴儿期丰富的睡眠纺锤波和睡眠慢波对早期记忆的编码和巩固都有重要作用。

此外与成人不同,白天睡眠(即小睡)是婴幼儿期睡眠的常见组成部分(Galland et al., 2012; Iglowstein et al., 2003),对生命早期记忆的发展至关重要(Horváth & Plunkett, 2018)。首先,白天睡眠可以帮助婴幼儿巩固和提取白天学习的新信息,增强记忆的稳定性和持久性。有研究发现,6 月龄和 12 月龄的婴儿在学习后 4 小时内进行 30 分钟以上的小睡可使记忆保存得更久(Seehagen et al., 2015)。其次,白天睡眠可以强化婴幼儿的学习效果。研究显示,婴幼儿在学习新技能后如果紧接着睡一觉,其技能水平会显著提高(Berger & Scher, 2017)。这说明白天睡眠可以增强婴幼儿学习过程中形成的新记忆。

综上,由于婴幼儿和成人在睡眠的结构和生理机制等诸多方面均有显著不同,因此成人睡眠依赖性记忆巩固的发现不能直接推广到婴幼儿中。同时,由于婴幼儿大脑的极强可塑性及其特殊的睡眠特征,考察婴幼儿睡眠对记忆巩固的作用可进一步加深我们对睡眠依赖性记忆巩固脑机制的理解。本文就睡眠在婴幼儿记忆巩固过程中的作用进行综述,分别从陈述性记忆和程序性记忆的睡眠巩固作用两个方面进行总结,为深入了解睡眠对婴幼儿神经发育、认知发展、运动发展的影响提供理论基础。

2 睡眠对婴幼儿陈述性记忆的巩固

在整个婴幼儿期,白天的小睡被认为在巩固陈述性记忆方面发挥着重要的作用(Mason et al., 2021)。陈述性记忆包括情景记忆(与时间或空间背景相关的自传式记忆)和语义记忆(对一般知识的记忆)。需要指出的是,由于婴幼儿还没有完全发展出语义理解和概念化等语言能力,因此在语义记忆部分,我们将重点介绍睡眠对婴幼儿语言和概念泛化能力的影响。

2.1 睡眠对婴幼儿情景记忆的巩固

在婴幼儿睡眠的情景记忆研究中,Horváth 等(2018)使用视觉配对比较任务考察了 3 月龄婴儿的睡眠依赖性记忆巩固,发现只有学习后经过小睡(1.5 小时)的婴儿才能记住学习过的卡通人脸,并且婴儿学习的速度与睡眠脑电指标相关:婴儿对卡通人脸产生习惯化(habituation)所花的时间与额叶睡眠纺锤波的密度成反比。美国 Spencer 课题组使用两种不同的陈述性记忆任务考察了睡

眠对 3~6 岁幼儿情景记忆的影响。第一项研究(Kurziel et al., 2013)采用视觉空间学习任务,发现经历小睡的幼儿对卡通图片位置的回忆准确率高于未经历小睡的幼儿,且这种差异在 24 小时后仍然显著,睡眠纺锤波的密度与回忆正确率成正比。第二项研究(Lokhandwala & Spencer, 2021)采用卡通图片序列记忆任务,同样发现学习后睡眠组幼儿在延迟测试中的回忆正确率高于清醒组幼儿,且组间差异在 24 小时后仍然显著,回忆正确率与慢波睡眠时间呈正相关。Spencer 的两项研究表明,睡眠的不同特征对幼儿期的不同情景性记忆有独特的贡献:空间记忆可能更依赖于睡眠纺锤波,而情景序列记忆可能更多依赖于睡眠慢波。

延迟模仿(deferred imitation)是一种被广泛认可的情景记忆的测量方法(McDonough et al., 1995),该任务让被试对一段时间之前观看过的他人行为进行模仿。德国 Seehagen 课题组在 3 项研究中采用延迟模仿范式,让婴儿面对面观看和学习记忆实验者手工操作玩具的过程(开小车、为玩偶更换手套等),进而考察小睡对婴儿动作模仿记忆的作用。第一项研究(Seehagen et al., 2015)发现在动作模仿学习之后经过小睡,6 月龄和 12 月龄婴儿对所学动作的记忆数量和准确率均高于学习后未小睡的同年龄婴儿,且这种组间差异能保持至少 24 小时。该研究提供了支持睡眠对一岁以内婴儿陈述性记忆巩固作用的首项实验证据。Seehagen 课题组的第二项研究(Konrad, Herbert, et al., 2016)发现,在动作模仿学习之后经过小睡,12 月龄婴儿不但对所学动作的记忆数量明显高于未经历小睡的婴儿,而且能从呈现的新刺激中提取出之前的学习要点,这表明睡眠能帮助婴儿将最近获得的知识应用到新环境中。Seehagen 课题组的第三项研究(Konrad, Seehagen, et al., 2016)进一步将 12 月龄婴儿分为学习后睡眠组、清醒组和基线组(未经历学习),且学习和测试阶段使用了颜色不同的玩具(例如将学习过的红色小鼠玩偶在测试阶段换成粉色的小鼠玩偶),以考察学习和记忆的灵活性。结果发现睡眠组表现出对所学动作更高的记忆数量,且比清醒组更快地执行首个学过的动作,该实验表明睡眠可促进婴儿将已学知识灵活应用于类似线索的记忆检索。综上,Seehagen 课题组的 3 项研究均表明睡眠对婴儿记忆编码和记忆巩固具有重要作用(Seehagen et al.,

2019)。此外, Konrad 等(2019)在另一项动作模仿研究中考察了幼儿的选择性睡眠记忆巩固。研究者在学习阶段按照一定顺序向 15 月龄和 24 月龄幼儿展示了手工操作 4 个玩具的相关动作(例如移除玩具车前的障碍让车驶下斜坡)和不相关动作(例如移除玩具车后的障碍,车仍静止)共 8 个动作序列,发现在学习后未经历睡眠的幼儿大脑仍保留了之前学习过的 8 个动作序列的信息,而经历了睡眠的幼儿并没有表现出此种有序回忆的模式:他们只对 4 个玩具相关动作有明确的记忆。该研究首次证明了幼儿的选择性睡眠记忆巩固,即睡眠可帮助幼儿有选择地“抛弃”在学习过程中他们认为对未来无用或不相关的信息。

目标记忆重激活(targeted memory reactivation, TMR)是考察睡眠依赖性记忆巩固神经机制的重要范式(Hu et al., 2020)。成人研究发现陈述性记忆的 TMR 过程显著激活海马旁回、丘脑和内侧颞叶等记忆相关脑区(van Dongen et al., 2012)。美国 Ghetti 课题组采用 TMR 范式分别考察了 2 岁幼儿的睡眠对情景记忆和语义记忆巩固的神经机制。在第一项情景记忆研究中(Prabhakar et al., 2018),实验者让幼儿在特定房间与特定玩偶玩耍并收听目标歌曲,然后在学习后一周的自然夜间睡眠时,播放目标歌曲和新异歌曲并采集功能磁共振信号。结果发现,当在睡眠中播放与情景记忆相关的记忆线索时(目标歌曲,正常播放和逆时序播放两种条件),与播放新异歌曲相比,幼儿双侧海马的激活增加,且右侧海马的激活与幼儿对目标歌曲与房间位置和玩偶的关联记忆准确度呈正相关。该研究提示了海马在早期发育过程中对情景记忆巩固的重要作用。Ghetti 课题组的第二项情景记忆研究(Mooney et al., 2021)让幼儿按照先后顺序学习 3 个人物与 3 个地点的配对(首先医生去了学校,接着消防员去了滑梯,最后宇航员去了校园巴士),一旦幼儿能按时间顺序成功配对出 3 对人物-空间关系,实验程序就为幼儿播放一首奖励性歌曲(目标歌曲)。结果发现幼儿在学习后延迟一周的测试中仍能较好地记住空间位置信息,但对时间顺序的记忆成绩较差。学习一周后在睡眠期间播放目标歌曲,发现目标歌曲(与新异歌曲相比)激活的右侧海马神经活动水平与幼儿的时间顺序记忆准确度呈正相关,而与空间位置记忆成绩无显著相关,这揭示了海马与时间顺序记忆

之间的紧密联系。上述两项研究的海马激活结果在空间记忆条件不一致,这可能是研究所采用的记忆任务不同引起的。第一项研究使用了单一的空间位置配对任务,第二项研究由于同时考察空间位置记忆和时间顺序记忆,使用了更复杂的序列记忆任务。两项研究的学习任务有差异,可能导致记忆巩固的神经机制有所不同。我们建议未来能有更多的 TMR 实验进一步考察海马与时间顺序记忆以及空间位置记忆之间的关系。

总之,上述研究发现,睡眠能提高婴幼儿对卡通人脸、玩具操作、空间位置和时间顺序等不同类型的情景记忆的记忆数量和准确率,且睡眠的不同特征(如纺锤波和慢波)对不同情景记忆有独特的贡献。此外,睡眠还能促进婴幼儿的选择性记忆巩固和知识迁移,同时激活海马等与记忆相关脑区。这些研究为探索睡眠对早期发育过程中情景记忆的神经机制提供了有价值的信息。

2.2 睡眠对婴幼儿语义记忆及泛化能力的影响

与情景记忆类似,白天的小睡对婴幼儿语义记忆巩固的作用也非常重要。在一项观察性研究中(Horváth & Plunkett, 2016),研究者通过让家长填写睡眠日记来收集并记录 8~36 月龄婴幼儿的白天和夜间睡眠模式。结果发现婴幼儿白天小睡的次数以及夜间睡眠效率与 4 个月幼儿产出性词汇(指学习者在口语或书面语表达中能自主使用的词汇)和接受性词汇(指学习者能理解其最基本词义的词汇)的增长均呈正相关,而夜间睡眠的长度不提供词汇增长的预测信息。

在婴幼儿语言学习的实验室研究中,美国的 Nadel 课题组在两项实验中采用习惯化-转头偏好范式,考察了睡眠对 15 月龄幼儿语言学习的影响。研究者让幼儿先学习按特定拼读规则生成的 24 个人工“伪词”的语音,然后在幼儿小睡后测试他们对所学单词的记忆。第一项研究(Gómez et al., 2006)发现,学习之后的小睡有助于幼儿从已学习的单词范例中抽提出拼读规则,并将此规则灵活应用于没有学习过的单词。第二项研究(Hupbach et al., 2009)发现,幼儿只有在学习后进行了小睡,才能在学习语音范例 24 小时后仍保持对拼读规则的记忆。以上两项研究结果表明睡眠对幼儿语言学习和记忆具有重要影响。此外,Simon 等(2017)也采用习惯化-转头偏好范式考察了睡眠对 6.5 月龄婴儿单词概率学习的影响,发现只有学习后经

过小睡的婴儿才能记住语言的统计规律,并且记忆巩固的效果与脑电节律的 alpha 和 theta 能量以及额-中央区的慢波能量均呈正相关。除了习惯化范式,Williams 和 Horst (2014)采用故事阅读任务考察了睡眠对 3 岁幼儿单词学习的影响。研究者让一组幼儿阅读同一个故事 3 遍而另一组幼儿阅读 3 个不同的故事,目的是学习故事中出现的新单词,之后再对两个阅读组进行二次分组,让一半幼儿进行小睡,另一半幼儿保持清醒。最后在学习后的 2.5 小时、24 小时和一周后进行 3 次记忆测试。结果在两个阅读组别中均发现睡眠组幼儿对新单词的记忆准确度显著高于清醒组,说明睡眠对单词学习具有记忆巩固作用;此外重复阅读相同故事的幼儿比阅读不同故事的幼儿对单词的学习和记忆效果更好。

物体-类别任务是考察婴幼儿语义学习和泛化能力的最常用范式。德国的 Friedrich 课题组利用该范式并结合脑电指标(N400 和纺锤波),在系列研究中考察了睡眠对婴儿从语言感知到语义学习阶段的记忆重组和泛化作用。第一项研究(Friedrich et al., 2015)发现,9~16 月龄婴幼儿的小睡(约 1.5 小时)可以重组记忆并产生新的语义知识,并且这种语义泛化效应(给新物体贴上学习过的类别标签)与额、顶、中央区睡眠纺锤波的幅度呈正相关。第二项研究(Friedrich et al., 2017)发现,6~8 月龄婴儿在学习了物体-类别配对之后,只有经历了 NREM 睡眠才能产生语义泛化效应,且该效应与 NREM 阶段的时长和睡眠纺锤波的幅度均呈正相关;而浅睡(未经历 NREM 睡眠阶段)婴儿只能巩固语音感知相关的记忆。随后该课题组采用物体-类别范式并结合脑电的 N400 指标考察了 14~17 月龄幼儿睡眠中语义记忆和情景记忆的相互关系(Friedrich et al., 2020)。N400 是大脑中央-顶区的负向波形,由语义期待的违背所诱发。Friedrich 等(2020)首先让幼儿学习物体与正确类别标签配对(先后呈现物体和类别标签),这个过程形成了情景语境。接着让一组幼儿小睡而另一组保持清醒,最后在测试阶段向幼儿呈现学习过的物体(旧物体)和新物体,每个物体分别呈现两次,一次与正确类别标签配对,另一次与错误类别标签配对。结果发现,新物体-错误类别标签在所有幼儿大脑诱发了 N400(与正确配对条件相比),表明幼儿通过语义学习形成了语义记忆。旧物体-

错误类别标签仅在清醒组(而不是睡眠组)幼儿大脑诱发了 N400(与正确配对条件相比); 而旧物体-正确标签配对在睡眠组幼儿的额-颞区诱发了比旧物体-错误标签配对幅度更大负波(反映了情景记忆效应), 且该脑电成分的幅度与额叶睡眠纺锤波的幅度呈正比。上述结果表明, 幼儿同时进行情景和语义学习后, 睡眠可以巩固情景记忆并保护精确的情景记忆暂时性地免受语义记忆的干扰。此外, 还有研究(Spanò et al., 2018)采用物体-类别范式考察 REM 睡眠对典型发育和唐氏综合症幼儿单词语义学习的影响。结果发现典型发育的 1~4 岁幼儿只有经历过小睡才能在记忆后测中表现出较高的准确率, 且睡眠的记忆巩固效应能至少保持 24 小时; 同时 REM 阶段的时长与单词学习准确率呈正相关。相反, 唐氏综合症患儿在经历小睡后单词语义学习的准确率与学习后保持清醒组相比有所下降, 且学习效果与 REM 阶段的时长无关。这是目前少有的将 REM 睡眠与陈述性记忆巩固联系起来的证据, 其结论的可靠性还需要后续研究的检验。

物体命名学习任务(又称为快速映射范式)与物体-类别任务相似, 指被试将特定物体与一个新词(名称)相联系的过程。Horst 在英国和澳大利亚的课题组采用物体命名学习任务考察小睡对 2.5 岁幼儿语义学习的影响。第一项研究(Axelsson et al., 2018)通过向幼儿呈现新物体图片和新单词音频, 让幼儿将新物体和新单词进行配对来学习单词。在测试阶段让幼儿根据学习过的物体名称音频在屏幕上指出对应的物体图片。结果发现, 学习后睡眠组幼儿在学习后 4 小时和 24 小时的记忆测试中均表现出较高的、稳定的回忆准确率, 而清醒组幼儿在两次测试中的回忆准确率均显著低于睡眠组幼儿, 且学习后 24 小时的测试成绩比学习后 4 小时测试时明显降低。该研究表明小睡有助于维持并巩固幼儿对物体命名学习的记忆。该课题组第二项研究(Axelsson et al., 2021)在学习阶段增加了记忆强化环节, 即每轮物体-名称快速映射学习重复进行两次。研究结果与前一项研究相似, 且发现增加了记忆强化环节的幼儿在两次延迟测试(学习后 4 小时和 24 小时)中的成绩均高于学习后即时测试的成绩, 该发现突出了小睡对物体命名学习的记忆增强作用。

同样是物体命名学习任务, 但在测试时不让

幼儿根据名称的语音在屏幕上指出对应的物体, 而是在听到名称时观测他们对目标物体和分心物体的注视时间, 这个指标被称为跨模态注视偏好(intermodal preferential looking, IPL; Golinkoff et al., 1987)。英国的 Horváth 课题组采用 IPL 指标在两项研究中考察了 16 月龄幼儿对新单词的学习情况。第一项研究(Horváth et al., 2015)在学习阶段让幼儿记住两个物体的语音标签。学习结束后将幼儿随机分为睡眠组和清醒组, 并在学习后立即和 2 小时延迟后进行两次测试。结果发现在学习后立即测试时两组幼儿的表现无差异, 而在睡眠组经历小睡后的第二次测试中, 睡眠组幼儿在听到名称标签后对目标物体的注视时间比清醒组幼儿更长。该课题组的第二项研究(Horváth et al., 2016)考察了小睡对幼儿词义泛化能力的影响。幼儿在学习阶段熟悉两个物体及其语音标签, 随后进行即刻的记忆测试。之后将幼儿随机分为睡眠组和清醒组, 在 1.5 小时后再次测试记忆。在两次测试中, 实验者向幼儿呈现两个旧物体的泛化形式(即与学习时颜色不同但形状相同的物体)以及未学习过的新物体。结果在 IPL 指标上发现了睡眠组别和测试次数的交互作用: 睡眠组在小睡后听到标签时对目标物体的注视时间显著增加(与学习后立即测试相比), 而清醒组对目标物体的注视时间在两次测试中差异不显著。该研究表明了小睡对幼儿语义泛化能力的作用, 即小睡是一个提取和保留语义概念关键特征的主动的语言表征增强过程。

前文提及的目标记忆重激活(TMR)范式也可用于考察语义记忆巩固的神经机制。除了情景记忆, Ghetti 课题组也采用 TMR 范式考察了 2 岁幼儿的大脑是如何在睡眠中巩固新学到的单词(Johnson et al., 2021)。研究先让幼儿通过物体-标签任务学习单词(即物体命名的学习), 并在学习后立即以及一周后对学过的单词进行记忆测试。结果显示, 幼儿学会了新单词, 并在一周后仍能保持对新学单词的记忆。在一周后的自然夜间睡眠时播放记忆线索(学习过的单词)时, 幼儿左侧海马和左侧前内侧颞叶被激活(与未学过的新单词相比), 且这些脑区的激活水平与幼儿对学过单词的记忆准确度和 3 岁的词汇产出量均呈正相关。该研究证明了以海马为核心的内侧颞叶在语义记忆巩固中的作用。

综上,已有研究发现表明,学习后及时的小睡可巩固和增强婴幼儿的陈述性记忆(Mason et al., 2021)。睡眠期间记忆相关脑区的激活(海马、内侧颞叶等)以及睡眠脑电指标(纺锤波、慢

波幅度等)在婴幼儿陈述性记忆的巩固中发挥了重要的积极作用。最后,本文将睡眠对婴幼儿陈述性记忆的巩固作用的实验研究进行了梳理(表 1)。

表 1 睡眠对婴幼儿陈述性记忆的巩固

论文信息	设计类型及样本量	被试年龄	实验任务	记忆测试时间	睡眠类型	主要发现
Axelsson et al., <i>First Language</i> , 2018	混合设计, 40	2.5 岁	快速映射	即时、4 小时延迟、24 小时延迟	白天小睡、夜间睡眠	回忆正确率: 睡眠组>清醒组
Axelsson et al., <i>Brain Sciences</i> , 2021	混合设计, 40	2.5 岁	快速映射	即时、5 小时延迟、24 小时延迟	白天小睡、夜间睡眠	回忆正确率: 睡眠组>清醒组
Friedrich et al., <i>Nature Communications</i> , 2015	混合设计, 90	16、19 月	物体-类别	1.5 小时延迟	白天小睡	睡眠组出现 N400、N200-500
Friedrich et al., <i>Current Biology</i> , 2017	混合设计, 107	6~8 月	物体-类别	1 小时延迟	白天小睡	浅睡组出现晚期正成分、深睡组出现 N400
Friedrich et al., <i>Nature Communications</i> , 2020	混合设计, 60	14~17 月	物体-类别	1 小时延迟	白天小睡	睡眠组 N400 消失, 出现 FTMR
Gómez et al., <i>Psychological Science</i> , 2006	混合设计, 48	15 月	习惯化-转头偏好	4 小时延迟	白天小睡	注视时间: 睡眠组<控制组<清醒组
Hupbach et al., <i>Developmental Science</i> , 2009	组内设计, 两个实验各 24	15 月	习惯化-转头偏好	24 小时延迟	实验 1: 白天小睡, 实验 2: 夜间睡眠	注视时间: 睡眠组<清醒组
Horváth et al., <i>Journal of Sleep Research</i> , 2015	混合设计, 31	16 月	跨模态注视偏好	即时、2 小时延迟	白天小睡	注视时间: 睡眠组<清醒组
Horváth et al., <i>Sleep</i> , 2016	混合设计, 28	16 月	跨模态注视偏好	即时、1.5 小时延迟	白天小睡	注视时间: 睡眠组<清醒组
Horváth et al., <i>Developmental Science</i> , 2018	组间设计, 45	3 月	视觉配对比较	1.5 小时延迟	白天小睡	注视时间: 睡眠组<清醒组
Johnson et al., <i>Current Biology</i> , 2021	组内设计, 28	2 岁	目标记忆重激活	即时、一周后延迟	夜间睡眠	左侧海马、左侧前内侧颞叶激活: 目标单词>新异单词
Kurdziel et al., <i>PANS</i> , 2013	混合设计, 40	3~6 岁	视觉空间学习	即时、5 小时延迟、24 小时延迟	白天小睡、夜间睡眠	回忆正确率: 睡眠组>清醒组
Konrad et al., <i>Neurobiology of Learning and Memory</i> , 2016	混合设计, 60	12 月	延迟模仿	4 小时延迟、24 小时延迟	白天小睡、夜间睡眠	回忆正确率: 睡眠组>清醒组>基线组
Konrad et al., <i>Developmental Psychobiology</i> , 2016	混合设计, 48	12 月	延迟模仿	4 小时延迟	白天小睡、夜间睡眠	回忆正确率: 睡眠组>清醒组>基线组
Konrad et al., <i>Journal of Sleep Research</i> , 2019	混合设计, 96	15、24 月	延迟模仿	24 小时延迟	白天小睡、夜间睡眠	无关动作回忆正确率: 基线组<睡眠组<清醒组
Lokhandwala & Spencer, <i>Developmental Science</i> , 2021	混合设计, 22	3~6 岁	卡通图片序列记忆	即时、4 小时延迟、24 小时延迟	白天小睡、夜间睡眠	回忆正确率: 睡眠组>清醒组

续表

论文信息	设计类型及样本量	被试年龄	实验任务	记忆测试时间	睡眠类型	主要发现
Mooney et al., <i>Developmental Cognitive Neuroscience</i> , 2021	组内设计, 48	2 岁	目标记忆重激活	一周后延迟	夜间睡眠	右侧海马激活: 目标歌曲>新异歌曲
Prabhakar et al., <i>PNAS</i> , 2018	组内设计, 22	2 岁	目标记忆重激活	一周后延迟	夜间睡眠	双侧海马激活: 目标歌曲>新异歌曲
Seehagen et al., <i>PNAS</i> , 2015	组间设计, 实验 1 和 2 为 120 和 96	6、12 月	延迟模仿	实验 1: 4 小时延迟; 实验 2: 24 小时延迟	实验 1: 白天小睡, 实验 2: 夜间睡眠	回忆正确率: 睡眠组>清醒组>基线组
Simon et al., <i>Brain Language</i> , 2017	混合设计, 37	6.5 月	习惯化-转头偏好	1 小时延迟	白天小睡	注视时间: 睡眠组<控制组<清醒组
Spanò et al. <i>PNAS</i> , 2018	混合设计, 50	1~4 岁	物体-类别	1 小时延迟	白天小睡	睡眠组 N400 消失, 出现 FTMR
Williams & Horst, <i>Frontiers in Psychology</i> , 2014	混合设计, 48	3 岁	故事阅读	即时、2.5 小时延迟、24 小时延迟、一周后延迟	白天小睡、夜间睡眠	回忆正确率: 睡眠组>清醒组

3 睡眠对婴幼儿程序性记忆的巩固

程序性记忆也称为技能记忆,指我们对技巧、习惯和行为的记忆,这些技能来自于学习和经验,不一定能被有意识地回忆起来。研究程序性学习在婴幼儿期是具有挑战性的,因为婴幼儿的运动能力尚处于发展阶段。目前关于婴幼儿睡眠与程序性记忆巩固的研究较少,下文分别介绍。

最早的一项研究(Fagen & Rovee-Collier, 1983)训练 3 月龄婴儿通过踢腿的动作来移动婴儿床上方的手机。两周后再次展示手机,发现踢腿率(即踢腿动作的保留概率)与婴儿在这两周期间的睡眠时间呈正相关。Gibson 等(2011)考察了睡眠对 12 月龄婴儿运动发展的影响,通过活动记录仪、睡眠日记和简明婴幼儿睡眠问卷来记录婴儿连续一周的睡眠状况,并通过年龄和发育阶段问卷(ages and stages questionnaire, ASQ)来衡量婴儿的发展情况。结果发现,婴儿夜间睡眠效率与 ASQ 问卷中解决问题技能和精细运动能力的得分均呈正相关,表明睡眠可促进婴儿的技巧和运动发展。DeMasi 等(2023)将 10~19 月龄的婴幼儿分为高低行走经验两组,并通过佩戴活动记录仪来测量他们睡眠期间的身体活动。结果发现,高行走经验组婴儿在睡眠期间有更多不规律的运动,且身体活动次数逐小时递增。该研究表明婴儿夜间睡眠期间身体活动随着运动技能的学习而发生

变化,行走经验对婴儿睡眠和睡眠期间的运动有显著的影响。因此,婴幼儿睡眠与运动是相互影响、相互促进的,这对处于发展早期个体的认知发展有重要作用。在脑观测指标上,婴幼儿程序性记忆的研究还很少,但有初步证据表明睡眠纺锤波和慢波睡眠活动与精细运动能力的学习和巩固有关。例如 Satomaa 等(2020)发现在 8 月龄婴儿的夜间睡眠中,左侧额叶和枕叶的睡眠慢波与精细运动能力呈正相关;Page 等(2018)发现 12~30 月龄婴幼儿的精细运动能力与 NREM 睡眠中 theta 节律活动呈正相关,与 delta 节律呈负相关。

隧道任务为考察婴幼儿的运动问题解决能力提供了一个很好的范式(Brawn et al., 2008)。在此任务中,婴儿被放置在一条隧道前,他们需要改变身体姿势(从站立变成爬行)才能进入隧道。婴儿在训练阶段通过非言语提示(在隧道另一端通过玩具吸引婴儿注意)学会爬行通过隧道。婴幼儿的运动表现可通过在任务中的姿势切换次数、通过隧道的时间以及需要提示的数量来测量。美国的 Berger 课题组在 3 项研究中采用该任务考察了睡眠对婴儿运动学习的影响。第一项研究(Berger & Scher, 2017)让 9~16 月龄的婴幼儿学习隧道任务,比较学习后经历和未经历小睡的婴幼儿对运动问题的解决,发现睡眠组比清醒组需要更少的提示就能通过隧道。第二项研究(DeMasi et al., 2021)将 10~19 月龄的婴幼儿分为两组,其中一组在学

表 2 睡眠对婴幼儿程序性记忆的巩固

论文信息	设计类型及样本量	被试年龄	实验任务	记忆测试时间	睡眠类型	主要发现
Berger & Scher, <i>Journal of Experimental Child Psychology</i> , 2017	混合设计, 28	9~16 月	隧道任务	即时、6 小时延迟	白天小睡	提示数量: 睡眠组<清醒组
Csábi et al., <i>Frontiers in Human Neuroscience</i> , 2016	混合设计, 32	8~11 岁	序列反应时	即时、12 小时延迟	夜间睡眠	回忆正确率: 睡眠组>清醒组; 反应时: 睡眠组<清醒组
DeMasi et al., <i>Infant Behavior & Development</i> , 2021	混合设计, 29	10~19 月	隧道任务	6 小时延迟	白天小睡	提示数量: 立即小睡组<延迟小睡组; 姿势切换数量: 立即小睡组<延迟小睡组
DeMasi et al., <i>Infancy</i> , 2023	被试间设计, 78	10~19 月	无	无	夜间睡眠	不规律的运动数量: 高行走经验组>低行走经验组
Desrochers et al., <i>Experimental Brain Research</i> , 2016	混合设计, 36	3~6 岁	序列反应时	即时、5 小时延迟、24 小时延迟	白天小睡、夜间睡眠	反应时: 睡眠组<清醒组
Fagen & Rovee-Collier, <i>Science</i> , 1983	被试内设计, 16	3 月	踢腿任务	连续两周	夜间睡眠	踢腿率与睡眠时间呈正相关
Gibson et al., <i>Sleep and Biological Rhythms</i> , 2011	被试内设计, 52	12 月	无	连续一周	夜间睡眠	夜间睡眠效率与解决问题技能和精细运动能力呈正相关
Wilhelm et al., <i>Developmental Science</i> , 2012	混合设计, 35	4~6 岁	序列反应时	30 分钟延迟、2 小时延迟	白天小睡	反应时: 睡眠组<清醒组
Satooma et al., <i>Sleep</i> , 2020	混合设计, 36	8 月	无	无	夜间睡眠	左侧额叶和枕叶的睡眠慢波与精细运动能力呈正相关
Page et al., <i>Sleep</i> , 2018	混合设计, 36	12~30 月	无	无	夜间睡眠	精细运动能力与 theta 节律呈正相关, 与 delta 节律呈负相关

习后立即小睡, 另一组在学习后延迟 4 小时再进行小睡, 发现在学习后 6 小时的测试中, 立即小睡组比延迟小睡组需要更少的提示和时间就能通过隧道, 且进入隧道前的姿势切换次数更少, 这凸显了学习后及时睡眠对婴幼儿程序性记忆巩固的重要作用。第三项研究(Horger et al., 2023)将 10~19 月龄的婴幼儿随机分为 3 组: 学习和首次测试之间小睡组, 学习和首次测试之间保持清醒组和学习后立即测试组, 3 组被试都在经历自然夜间睡眠后再次测试。结果发现, 学习和首次测试之间小睡组和清醒组在第一次测试中的隧道前姿势切换次数差异不显著, 但第二次测试时睡眠组的姿势切换次数显著低于清醒组, 表明只有动作学习后立即小睡的婴幼儿, 才能进一步通过自然夜间睡眠巩固程序性记忆从而提高他们在运动任务中的表现。此外, 本研究分别考察了白天小睡和夜间睡眠对婴幼儿程序性记忆的作用, 为后续

研究提供了很好的借鉴思路。

序列反应时任务(serial reaction time task, SRT)是研究运动学习能力的经典范式, 该任务要求被试学习按照一定的顺序迅速按下若干按钮。Wilhelm 等(2012)采用 SRT 考察睡眠对 4~6 岁婴幼儿程序性记忆的巩固作用。首先将幼儿分为高低强度学习两组(分别接受 10 次和 30 次训练), 所有幼儿在学习后经历两次测试(30 分钟延迟测试、2 小时延迟测试), 并在两次测试之间进行小睡或保持清醒。结果发现只有经过高强度学习后, 小睡组幼儿在 2 小时延迟测试中的反应时才显著低于清醒组幼儿; 而睡眠对 SRT 反应时的影响在低强度学习条件下不显著。该研究表明睡眠对程序性记忆的巩固作用还受到睡前幼儿程序性学习水平的影响。Desrochers 等(2016)采用 SRT 考察不同类型睡眠对 3~6 岁婴幼儿程序性记忆的影响, 所有幼儿在学习后经历 3 次测试(学习后即刻、5 小时

延迟测试、24小时延迟测试)。结果发现在5小时延迟测试中,小睡组幼儿的反应时和正确率改善与学习后即刻测试时没有显著差异,但在24小时后(经历了夜间睡眠),基于反应时和正确率测量的行为能力显著提高。与 Horger 等(2023)的发现一致,本研究也提示程序性学习必须要通过夜间睡眠才能形成稳定的记忆表征。此外,有研究采用 SRT 及其变式以考察睡眠障碍对 8~11 岁儿童的程序性记忆巩固的影响(Csábi et al., 2016),结果发现与健康儿童相似,睡眠呼吸暂停综合征患儿在程序性学习后经过自然夜间睡眠,显著改善了序列按键的反应时和正确率,这表明睡眠对患有睡眠障碍儿童的程序性记忆巩固也具有积极作用。

综上,虽然目前关于婴幼儿睡眠与程序性记忆巩固的研究较少,但上述研究已表明了睡眠对婴幼儿程序性记忆巩固的积极作用。睡眠和运动技能关系的研究还需要大量开展,特别是目前婴幼儿研究还未涉及 REM 睡眠,而成人研究已充分表明了 REM 睡眠对程序性记忆巩固的重要性(Plihal & Born, 1997; Qian et al., 2022)。最后,本文将睡眠对婴幼儿程序性记忆的巩固作用的实验研究进行了梳理(表 2)。

4 总结与展望

通过对已有文献的回顾,我们发现睡眠对婴幼儿陈述性和程序性记忆均有重要的巩固作用,其中白天小睡能显著帮助陈述性记忆的巩固;而相比于陈述性记忆,程序性记忆巩固对夜间睡眠的依赖程度似乎更高。婴幼儿在睡眠时,与记忆有关的脑区(如海马、内侧颞叶等)会被激活,同时纺锤波、慢波振幅等睡眠脑电特征的变化也与婴幼儿记忆巩固效果相关。尽管如此,目前该领域仍有一些问题未解决,我们建议未来围绕以下几个问题开展研究:

第一,睡眠对新生儿是否也有记忆巩固作用?目前关于睡眠记忆巩固的研究多集中在成人和儿童青少年(Mason et al., 2021; Schmid et al., 2020),至今报道的睡眠依赖性记忆巩固发生的最小年龄为 3 月龄(Fagen & Rovee-Collier, 1983; Horváth et al., 2018),还未有研究考察过睡眠对新生儿学习的记忆巩固作用。已知年龄越小,大脑的可塑性越强。新生儿刚刚脱离母体来到全新的世界,他们每天都在接收周围环境中的信息,并

且通过学习建立大量突触连接,形成陈述性和程序性记忆表征。睡眠在这一过程中是否以及起到了什么作用?新生儿虽然表现出了成人睡眠周期的雏形,但尚未发展出 NREM 和 REM 等不同睡眠阶段。我们建议未来利用脑电、近红外等技术实时监测新生儿睡眠状态,并结合 TMR 范式考察睡眠和相应的神经活动对新生儿学习的记忆巩固作用。

第二,婴幼儿和成人的睡眠依赖性记忆巩固有何异同?睡眠可以促进大脑产生新的突触以形成稳定的记忆表征(Yang et al., 2014)。突触数量的变化是大脑对经验进行学习和适应的过程,也是记忆巩固的重要机制之一。人类个体从出生开始,大脑神经元突触的数量会经历先增加后减少的发展变化趋势,具体的,1岁以前是突触数量发展的关键时期,3岁时突触数量达到顶峰(大约是成人的两倍),之后逐渐开始修剪,青春期16岁左右突触数量达到稳定。婴幼儿和成人在突触数量以及发育阶段的不同,可能会导致二者睡眠依赖性记忆巩固的机制也有所不同,因此不能简单地将成人的研究结论推广至婴幼儿。目前在成人的研究中对于睡眠与记忆巩固关系的解释,主要包括突触稳态理论、系统巩固假说(Squire & Alvarez, 1995)和记忆片段重演重叠理论(Lewis & Durrant, 2011)。研究婴幼儿的睡眠与记忆巩固关系,不仅可以帮助我们了解婴幼儿的认知发展和学习能力,也可以为成人的理论提供新的视角和证据。例如,婴幼儿睡眠是否也存在海马和新皮层之间的信息交流?婴幼儿的突触是否也会在睡眠中进行优化和删减?婴幼儿的记忆片段是否也会在睡眠中重演?这些问题都值得进一步探索。考虑到目前成人研究的大部分实验范式都无法在婴幼儿被试中使用,未来研究需要探索新的适合婴幼儿的实验范式,从而在新范式中对比婴幼儿和成人的睡眠依赖性记忆巩固机制。例如,我们建议选用对婴幼儿简单且便于他们行为输出的学习和记忆测试任务,包括但不限于视觉辨别学习任务(可考察眼动指标),双耳竞争性语音学习任务(可考察转头偏好等),或者采用 oddball 范式结合脑电 MMR 指标等,直接利用脑神经指标评估婴幼儿被试的记忆表现。

第三,进一步系统考察睡眠对婴幼儿社会和语言学习有何促进作用?与儿童青少年和成人要进行大量的陈述性和程序性学习(例如知识,技能)

不同, 婴幼儿阶段最主要的任务是进行社会学习(包括安全依恋、人际互动、情绪、心理理论)和语言学习(母语, 语音语调, 词汇等) (Bremner & Fogel, 2004; Slot et al., 2020; Tomasello, 2001)。尽管已有研究探讨了睡眠对婴幼儿语音、语义、卡通人脸等学习记忆的影响, 但还有许多社会和语言学习的方面没有涉及。例如, 不少研究强调动物和人类早期经验的重要性, 生物学家甚至提出了印刻的观点(Robledo et al., 2022)。那么婴幼儿睡眠对于社会学习的形成有何促进作用? 哪些学习经验会优先被睡眠巩固加工, 从而形成知识图式, 进而影响之后的认知和社会发展? 又如, 有成人研究发现睡眠能降低负性情绪的强度, 甚至能增强正性情绪体验, 以及提高对他人面孔、情绪的回忆(Tempesta et al., 2018; Walker & van der Helm, 2009)。那么, 睡眠对婴幼儿的情绪和社会记忆(社会性微笑、陌生人焦虑、分离焦虑等)是否也有特别的作用? 我们建议未来研究采用适合于婴幼儿的社会和语言学习的实验范式, 考察睡眠对婴幼儿社会和语言记忆(例如对母亲和陌生人面孔、声调和语调的记忆)的巩固作用。

第四, 婴幼儿睡眠的类型、时长和睡眠的时间点等是否对记忆巩固有不同的贡献? 目前的研究表明, 白天小睡对婴幼儿的陈述性记忆有促进作用, 程序性记忆巩固对夜间睡眠的依赖程度较高, 然而仍缺乏对睡眠类型进行直接比较的研究。白天小睡和夜间睡眠是否对不同记忆类型有特异性的影响? 进一步的, 白天小睡和夜间睡眠对记忆的不同影响是否源于 NREM/REM 在两种睡眠中的占比不同? 此外, 睡眠的时长(例如 2 小时和 5 小时的小睡相比)以及睡眠开始的时间(例如学习后即刻入睡和学习后 2 小时再入睡相比)对记忆巩固的影响如何? 这些都是值得探讨的问题。

参考文献

- Ackermann, S., & Rasch, B. (2014). Differential effects of non-REM and REM sleep on memory consolidation? *Current Neurology and Neuroscience Reports*, 14(2), 430.
- Al-Sharman, A., & Siengsukon, C. F. (2014). Time rather than sleep appears to enhance off-line learning and transfer of learning of an implicit continuous task. *Nature and Science of Sleep*, 6, 27–36.
- Albouy, G., Sterpenich, V., Baeteau, E., Vandewalle, G., Desseilles, M., Dang-Vu, T., ... Maquet, P. (2008). Both the hippocampus and striatum are involved in consolidation of motor sequence memory. *Neuron*, 58(2), 261–272.
- Axelsson, E. L., Swinton, J., Jiang, I. Y., Parker, E. V., & Horst, J. S. (2021). Prior exposure and toddlers' sleep-related memory for novel words. *Brain Sciences*, 11(10), 1366.
- Axelsson, E. L., Swinton, J., Winiger, A. I., & Horst, J. S. (2018). Napping and toddlers' memory for fast-mapped words. *First Language*, 38(6), 582–595.
- Berger, S. E., & Scher, A. (2017). Naps improve new walkers' locomotor problem solving. *Journal of Experimental Child Psychology*, 162, 292–300.
- Brawn, T. P., Fenn, K. M., Nusbaum, H. C., & Margoliash, D. (2008). Consolidation of sensorimotor learning during sleep. *Learning & Memory*, 15(11), 815–819.
- Bremner, G., & Fogel, A. (Eds.). (2004). *Blackwell handbook of infant development*. Blackwell Publishing.
- Campbell, I. G., & Feinberg, I. (2009). Longitudinal trajectories of non-rapid eye movement delta and theta EEG as indicators of adolescent brain maturation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 106(13), 5177–5180.
- Clawson, B. C., Durkin, J., & Aton, S. J. (2016). Form and function of sleep spindles across the lifespan. *Neural Plasticity*, 2016, 6936381.
- Cousins, J. N., El-Deredey, W., Parkes, L. M., Hennies, N., & Lewis, P. A. (2016). Cued reactivation of motor learning during sleep leads to overnight changes in functional brain activity and connectivity. *PLoS Biology*, 14(5), e1002451.
- Csábi, E., Benedek, P., Janacsek, K., Zavecz, Z., Katona, G., & Nemeth, D. (2016). Declarative and non-declarative memory consolidation in children with sleep disorder. *Frontiers in Human Neuroscience*, 9, 709.
- D'Atri, A., Novelli, L., Ferrara, M., Bruni, O., & De Gennaro, L. (2018). Different maturational changes of fast and slow sleep spindles in the first four years of life. *Sleep Medicine*, 42, 73–82.
- Davis, K. F., Parker, K. P., & Montgomery, G. L. (2004). Sleep in infants and young children: Part one: Normal sleep. *Journal of Pediatric Health Care*, 18(2), 65–71.
- DeMasi, A., Horger, M. N., Allia, A. M., Scher, A., & Berger, S. E. (2021). Nap timing makes a difference: Sleeping sooner rather than later after learning improves infants' locomotor problem solving. *Infant Behavior & Development*, 65, 101652.
- DeMasi, A., Horger, M. N., Scher, A., & Berger, S. E. (2023). Infant motor development predicts the dynamics of movement during sleep. *Infancy*, 28(2), 367–387.
- Desrochers, P. C., Kurdziel, L. B., & Spencer, R. M. (2016). Delayed benefit of naps on motor learning in preschool children. *Experimental Brain Research*, 234(3), 763–772.
- Diekelmann, S., Wilhelm, I., & Born, J. (2009). The whats and whens of sleep-dependent memory consolidation. *Sleep Medicine Reviews*, 13(5), 309–321.
- Ednick, M., Cohen, A. P., McPhail, G. L., Beebe, D., Simakajornboon, N., & Amin, R. S. (2009). A review of

- the effects of sleep during the first year of life on cognitive, psychomotor, and temperament development. *Sleep*, 32(11), 1449–1458.
- Eichenlaub, J. B., Jarosiewicz, B., Saab, J., Franco, B., Kelemen, J., Halgren, E., Hochberg, L. R., & Cash, S. S. (2020). Replay of learned neural firing sequences during rest in human motor cortex. *Cell Reports*, 31(5), 107581.
- Ekinci, O., Isik, U., Gunes, S., & Ekinci, N. (2016). Understanding sleep problems in children with epilepsy: Associations with quality of life, Attention-Deficit Hyperactivity Disorder and maternal emotional symptoms. *Seizure*, 40, 108–113.
- Fagen, J. W., & Rovee-Collier, C. (1983). Memory retrieval: A time-locked process in infancy. *Science*, 222(4630), 1349–1351.
- Farhadian, N., Khazaie, H., Nami, M., & Khazaie, S. (2021). The role of daytime napping in declarative memory performance: A systematic review. *Sleep Medicine*, 84, 134–141.
- Fattinger, S., Jenni, O. G., Schmitt, B., Achermann, P., & Huber, R. (2014). Overnight changes in the slope of sleep slow waves during infancy. *Sleep*, 37(2), 245–253.
- Friedrich, M., Mölle, M., Friederici, A. D., & Born, J. (2019). The reciprocal relation between sleep and memory in infancy: Memory-dependent adjustment of sleep spindles and spindle-dependent improvement of memories. *Developmental Science*, 22(2), e12743.
- Friedrich, M., Mölle, M., Friederici, A. D., & Born, J. (2020). Sleep-dependent memory consolidation in infants protects new episodic memories from existing semantic memories. *Nature Communications*, 11(1), 1298.
- Friedrich, M., Wilhelm, I., Born, J., & Friederici, A. D. (2015). Generalization of word meanings during infant sleep. *Nature Communications*, 6, 6004.
- Friedrich, M., Wilhelm, I., Mölle, M., Born, J., & Friederici, A. D. (2017). The sleeping infant brain anticipates development. *Current Biology*, 27(15), 2374–2380.e3.
- Galland, B. C., Taylor, B. J., Elder, D. E., & Herbison, P. (2012). Normal sleep patterns in infants and children: A systematic review of observational studies. *Sleep Medicine Reviews*, 16(3), 213–222.
- Gibson, R., Elder, D., & Gander, P. (2011). Actigraphic sleep and developmental progress of one-year-old infants. *Sleep and Biological Rhythms*, 10(2), 77–83.
- Golinkoff, R. M., Hirsh-Pasek, K., Cauley, K. M., & Gordon, L. (1987). The eyes have it: Lexical and syntactic comprehension in a new paradigm. *Journal of Child Language*, 14(1), 23–45.
- Gómez, R. L., Bootzin, R. R., & Nadel, L. (2006). Naps promote abstraction in language-learning infants. *Psychological Science*, 17(8), 670–674.
- Grigg-Damberger, M., Gozal, D., Marcus, C. L., Quan, S. F., Rosen, C. L., Chervin, R. D., ... Iber, C. (2007). The visual scoring of sleep and arousal in infants and children. *Journal of Clinical Sleep Medicine*, 3(2), 201–240.
- Hatzinger, M., Brand, S., Perren, S., von Wyl, A., Stadelmann, S., von Klitzing, K., & Holsboer-Trachsler, E. (2013). In pre-school children, sleep objectively assessed via sleep-EEGs remains stable over 12 months and is related to psychological functioning, but not to cortisol secretion. *Journal of Psychiatric Research*, 47(11), 1809–1814.
- Hatzinger, M., Brand, S., Perren, S., von Wyl, A., Stadelmann, S., von Klitzing, K., & Holsboer-Trachsler, E. (2014). In pre-school children, sleep objectively assessed via actigraphy remains stable over 12 months and is related to psychological functioning, but not to cortisol secretion. *Journal of Psychiatric Research*, 55, 22–28.
- Horger, M. N., DeMasi, A., Allia, A. M., Scher, A., & Berger, S. E. (2023). The unique contributions of day and night sleep to infant motor problem solving. *Journal of Experimental Child Psychology*, 226, 105536.
- Horváth, K., Hannon, B., Ujma, P. P., Gombos, F., & Plunkett, K. (2018). Memory in 3-month-old infants benefits from a short nap. *Developmental Science*, 21(3), e12587.
- Horváth, K., Liu, S., & Plunkett, K. (2016). A daytime nap facilitates generalization of word meanings in young toddlers. *Sleep*, 39(1), 203–207.
- Horváth, K., Myers, K., Foster, R., & Plunkett, K. (2015). Napping facilitates word learning in early lexical development. *Journal of Sleep Research*, 24(5), 503–509.
- Horváth, K., & Plunkett, K. (2016). Frequent daytime naps predict vocabulary growth in early childhood. *Journal of Child Psychology and Psychiatry, and Allied Disciplines*, 57(9), 1008–1017.
- Horváth, K., & Plunkett, K. (2018). Spotlight on daytime napping during early childhood. *Nature and Science of Sleep*, 10, 97–104.
- Hu, X., Cheng, L. Y., Chiu, M. H., & Paller, K. A. (2020). Promoting memory consolidation during sleep: A meta-analysis of targeted memory reactivation. *Psychological Bulletin*, 146(3), 218–244.
- Hupbach, A., Gomez, R. L., Bootzin, R. R., & Nadel, L. (2009). Nap-dependent learning in infants. *Developmental Science*, 12(6), 1007–1012.
- Iglowstein, I., Jenni, O. G., Molinari, L., & Largo, R. H. (2003). Sleep duration from infancy to adolescence: Reference values and generational trends. *Pediatrics*, 111(2), 302–307.
- Jenni, O. G., Borbély, A. A., & Achermann, P. (2004). Development of the nocturnal sleep electroencephalogram in human infants. *American Journal of Physiology. Regulatory, Integrative and Comparative Physiology*, 286(3), R528–538.
- Jenni, O. G., Molinari, L., Cafilisch, J. A., & Largo, R. H. (2007). Sleep duration from ages 1 to 10 years: Variability and stability in comparison with growth. *Pediatrics*, 120(4), e769–776.
- Johnson, E. G., Mooney, L., Graf Estes, K., Nordahl, C. W., & Ghetti, S. (2021). Activation for newly learned words in left medial-temporal lobe during toddlers' sleep is associated with memory for words. *Current Biology*, 31(24), 5429–5438.e5.
- Johnson, E. G., Prabhakar, J., Mooney, L. N., & Ghetti, S.

- (2020). Neuroimaging the sleeping brain: Insight on memory functioning in infants and toddlers. *Infant Behavior & Development*, 58, 101427.
- Konrad, C., Dirks, N. D., Warmuth, A., Herbert, J. S., Schneider, S., & Seehagen, S. (2019). Sleep-dependent selective imitation in infants. *Journal of Sleep Research*, 28(1), e12777.
- Konrad, C., Herbert, J. S., Schneider, S., & Seehagen, S. (2016). Gist extraction and sleep in 12-month-old infants. *Neurobiology of Learning and Memory*, 134(Pt B), 216–220.
- Konrad, C., Seehagen, S., Schneider, S., & Herbert, J. S. (2016). Naps promote flexible memory retrieval in 12-month-old infants. *Developmental Psychobiology*, 58(7), 866–874.
- Kurziel, L., Duclos, K., & Spencer, R. M. (2013). Sleep spindles in midday naps enhance learning in preschool children. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110(43), 17267–17272.
- Kurth, S., Olini, N., Huber, R., & LeBourgeois, M. (2015). Sleep and early cortical development. *Current Sleep Medicine Reports*, 1(1), 64–73.
- Lewis, P. A., & Durrant, S. J. (2011). Overlapping memory replay during sleep builds cognitive schemata. *Trends in cognitive sciences*, 15(8), 343–351.
- Lokhandwala, S., & Spencer, R. M. C. (2021). Slow wave sleep in naps supports episodic memories in early childhood. *Developmental Science*, 24(2), e13035.
- Lokhandwala, S., & Spencer, R. M. C. (2022). Relations between sleep patterns early in life and brain development: A review. *Developmental Cognitive Neuroscience*, 56, 101130.
- Mason, G. M., Lokhandwala, S., Riggins, T., & Spencer, R. M. C. (2021). Sleep and human cognitive development. *Sleep Medicine Reviews*, 57, 101472.
- McCarley, R. W. (2007). Neurobiology of REM and NREM sleep. *Sleep Medicine*, 8(4), 302–330.
- McDonough, L., Mandler, J. M., McKee, R. D., & Squire, L. R. (1995). The deferred imitation task as a nonverbal measure of declarative memory. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 92(16), 7580–7584.
- Mooney, L. N., Johnson, E. G., Prabhakar, J., & Ghetti, S. (2021). Memory-related hippocampal activation during sleep and temporal memory in toddlers. *Developmental Cognitive Neuroscience*, 47, 100908.
- Page, J., Lustenberger, C., & Fröhlich, F. (2018). Social, motor, and cognitive development through the lens of sleep network dynamics in infants and toddlers between 12 and 30 months of age. *Sleep*, 41(4), zsy024.
- Plihal, W., & Born, J. (1997). Effects of early and late nocturnal sleep on declarative and procedural memory. *Journal of Cognitive Neuroscience*, 9(4), 534–547.
- Prabhakar, J., Johnson, E. G., Nordahl, C. W., & Ghetti, S. (2018). Memory-related hippocampal activation in the sleeping toddler. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(25), 6500–6505.
- Przepiórka, A., Błachnio, A., & Siu, N. Y. (2019). The relationships between self-efficacy, self-control, chronotype, procrastination and sleep problems in young adults. *Chronobiology International*, 36(8), 1025–1035.
- Qian, L., Ru, T., He, M., Li, S., & Zhou, G. (2022). Effects of a brief afternoon nap on declarative and procedural memory. *Neurobiology of Learning and Memory*, 194, 107662.
- Rasch, B., Büchel, C., Gais, S., & Born, J. (2007). Odor cues during slow-wave sleep prompt declarative memory consolidation. *Science*, 315(5817), 1426–1429.
- Robledo, J. P., Cross, I., Boada-Bayona, L., & Demogeot, N. (2022). Back to basics: Are-evaluation of the relevance of imprinting in the genesis of Bowlby's attachment theory. *Frontiers in Psychology*, 13, 1033746.
- Satoomaa, A. L., Mäkelä, T., Saarenpää-Heikkilä, O., Kylliäinen, A., Huupponen, E., & Himanen, S. L. (2020). Slow-wave activity and sigma activities are associated with psychomotor development at 8 months of age. *Sleep*, 43(9), zsa061.
- Schmid, D., Erlacher, D., Klostermann, A., Kredel, R., & Hossner, E. J. (2020). Sleep-dependent motor memory consolidation in healthy adults: A meta-analysis. *Neuroscience and Biobehavioral Reviews*, 118, 270–281.
- Seehagen, S., Konrad, C., Herbert, J. S., & Schneider, S. (2015). Timely sleep facilitates declarative memory consolidation in infants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 112(5), 1625–1629.
- Seehagen, S., Zmyj, N., & Herbert, J. S. (2019). Remembering in the context of internal states: The role of sleep for infant memory. *Child Development Perspectives*, 13(2), 110–115.
- Simon, K. N. S., Werchan, D., Goldstein, M. R., Sweeney, L., Bootzin, R. R., Nadel, L., & Gómez, R. L. (2017). Sleep confers a benefit for retention of statistical language learning in 6.5 month old infants. *Brain and Language*, 167, 3–12.
- Slot, P. L., Bleses, D., & Jensen, P. (2020). Infants' and toddlers' language, math and socio-emotional development: Evidence for reciprocal relations and differential gender and age effects. *Frontiers in Psychology*, 11, 580297.
- Spanò, G., Gómez, R. L., Demara, B. I., Alt, M., Cowen, S. L., & Edgin, J. O. (2018). REM sleep in naps differentially relates to memory consolidation in typical preschoolers and children with Down syndrome. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 115(46), 11844–11849.
- Squire, L. R., & Alvarez, P. (1995). Retrograde amnesia and memory consolidation: A neurobiological perspective. *Current Opinion in Neurobiology*, 5(2), 169–177.
- Stickgold, R. (2005). Sleep-dependent memory consolidation. *Nature*, 437(7063), 1272–1278.
- Sugawara, S. K., Tanaka, S., Tanaka, D., Seki, A., Uchiyama, H. T., Okazaki, S., Koeda, T., & Sadato, N. (2014). Sleep

- is associated with offline improvement of motor sequence skill in children. *PLoS One*, 9(11), e111635.
- Tempesta, D., Socci, V., de Gennaro, L., & Ferrara, M. (2018). Sleep and emotional processing. *Sleep Medicine Reviews*, 40, 183–195.
- Tomasello, M. (2001). Cultural transmission: A view from chimpanzees and human infants. *Journal of Cross-Cultural Psychology*, 32(2), 135–146.
- Ulrich, D. (2016). Sleep spindles as facilitators of memory formation and learning. *Neural Plasticity*, 2016, 1796715.
- van Dongen, E. V., Takashima, A., Barth, M., Zapp, J., Schad, L. R., Paller, K. A., & Fernández, G. (2012). Memory stabilization with targeted reactivation during human slow-wave sleep. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 109(26), 10575–10580.
- Veldman, S. L. C., Santos, R., Jones, R. A., Sousa-Sá, E., & Okely, A. D. (2019). Associations between gross motor skills and cognitive development in toddlers. *Early Human Development*, 132, 39–44.
- Walker, M. P. (2005). A refined model of sleep and the time course of memory formation. *The Behavioral and Brain Sciences*, 28(1), 51–64.
- 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(1), 205–211.
- Walker, M. P., & van der Helm, E. (2009). Overnight therapy? The role of sleep in emotional brain processing. *Psychological Bulletin*, 135(5), 731–748.
- Wang, S. Y., Baker, K. C., Culbreth, J. L., Tracy, O., Arora, M., Liu, T., ... Wamsley, E. J. (2021). 'Sleep-dependent' memory consolidation? Brief periods of post-training rest and sleep provide an equivalent benefit for both declarative and procedural memory. *Learning & Memory*, 28(6), 195–203.
- Wilhelm, I., Metzkw-Mészáros, M., Knapp, S., & Born, J. (2012). Sleep-dependent consolidation of procedural motor memories in children and adults: The pre-sleep level of performance matters. *Developmental Science*, 15(4), 506–515.
- Williams, S. E., & Horst, J. S. (2014). Goodnight book: Sleep consolidation improves word learning via storybooks. *Frontiers in Psychology*, 5, 184.
- Yang, G., Lai, C. S., Cichon, J., Ma, L., Li, W., & Gan, W. B. (2014). Sleep promotes branch-specific formation of dendritic spines after learning. *Science*, 344(6188), 1173–1178.

The role of sleep in consolidating memory of learning in infants and toddlers

PENG Zhilin¹, ZHENG Ruoying², HU Xiaoqing², ZHANG Dandan¹

¹ Institute of Brain and Psychological Sciences, Sichuan Normal University, Chengdu 610066, China

² Department of Psychology, The University of Hong Kong, State Key Laboratory of Brain and Cognitive Sciences, Hong Kong, China

Abstract: Sleep-dependent memory consolidation is the process by which the brain reprocesses and reinforces newly learned information or skills during sleep, making memories more stable and lasting. Sleep is essential for transforming newly learned short-term memory into more stable and lasting long-term memory. The role of sleep in consolidating memory depends on the type of memory. Furthermore, different stages and characteristics of sleep have different effects on different types of memory consolidation. Changes in the EEG characteristics of sleep (such as spindle wave, slow wave amplitude, etc.) maybe related to the effect of memory consolidation in infants and toddlers. Based on adult studies, recent studies on infants and toddlers have found that sleep plays a vital role in consolidating memory even in the early stages of individual development. Infants and toddlers who sleep after learning show significantly better learning outcomes and can solve problems more effectively and quickly than those who do not sleep in the control group. Based on two different types of memory, declarative memory and procedural memory, this paper introduces the behavior of sleep-dependent memory consolidation in infants and the progress of brain research, so as to help grasp the effect of sleep on memory consolidation in infants and toddlers.

Keywords: infants and toddlers, sleep, memory consolidation, sleep slow waves, sleep spindles