



SUEÑO Y APRENDIZAJE

EUGENIA GUZMAN

Departamento de Psicología
Universidad Nacional de Colombia

Resumen

El presente artículo revisa los principales experimentos que vinculan la etapa de sueño de movimientos oculares rápidos (MOR) con el aprendizaje y la consolidación de recuerdos de eventos biológicamente significativos para el animal o para el humano. El incremento en MOR post-aprendizaje sucede solamente durante ciertas "ventanas" de tiempo post-aprendizaje y depende claramente del grado de aprendizaje real de la tarea y no del mero efecto de exposición a la tarea. La privación selectiva del sueño MOR (inducida conductual o farmacológicamente) entorpece notablemente los procesos de consolidación de memoria. Se presentan algunos de los datos neurofisiológicos más conocidos que vinculan la formación reticular, el hipocampo y la amígdala con los procesos de aprendizaje. Siguen unas breves anotaciones acerca de los resultados de métodos "hipnopédicos", así como su viabilidad práctica y se concluye con la necesidad de consolidar en los modelos tradicionales de memoria, los efectos de consolidación a largo plazo efectuados durante el sueño MOR.

Palabras clave: Sueño, sueño MOR, aprendizaje, ciclo sueño-vigilia.

Abstract

The main experiments relating REM sleep stage, learning and memory consolidation of biologically significant events both for humans and animals are reviewed in this article. Post-learning REM increases can be observed only during certain post-learning time "windows"; also REM augmentation is dependent upon effective learning and is not the result of mere exposure to a task. Behaviorally or pharmacologically induced selective deprivation of REM sleep hinders memory consolidation processes. Certain relevant neurophysiological data relating reticular formation, hippocampal and amygdalar functions to learning processes are reviewed. A few brief comments are made on the subject of "hypnopædia" and its practical feasibility. Conclusions point towards the need of reformulating traditional memory models in that the effects of long term memory consolidations during sleep should be added.

Key words: Sleep, REM sleep, learning, sleep-wake cycle.

Introducción

Jenkins y Dallenbach en 1924 establecieron que el recuerdo de series de palabras aprendidas durante el día era mejor si transcurría una noche de sueño entre el aprendizaje y el recuerdo, que si se les interponía alguna actividad o si el aprendizaje y la retención se

efectuaban ambos por la noche. McGeogh e Irion (1932), basándose en los datos de Ebbinghaus, estimaron que el ahorro en el aprendizaje de listas era cercano al 33% después de dormir. Desde entonces, se ha venido estudiando la estrecha relación entre consolidación de memoria y sueño, en particular, sueño paradójico (SP).

Entre las estrategias utilizadas se puede mencionar la de entrenar al sujeto en determinada tarea, privarlo a continuación de ciertas etapas de sueño y estudiar el efecto de dicha privación sobre la memoria subsiguiente. Otra estrategia es la de entrenar en determinada tarea y posteriormente, realizar registros electroencefalográficos con el fin de investigar qué etapas del sueño y qué parámetros de dichas etapas muestran modificaciones post-aprendizaje, así como la duración y los lapsos en los cuales se presentan dichas modificaciones. Alrededor de estos dos paradigmas -que con frecuencia se combinan- se han estudiado los efectos de ciertos tipos de cambios ambientales (como los experimentos con ambientes enriquecidos) u ontogénicos (como la maduración) y los efectos sobre la memoria de inducir artificialmente algún grado de activación mientras el sujeto duerme. Como corolario de esta revisión, se hacen breves anotaciones acerca del interrogante de la posibilidad de aprender durante el sueño.

En las siguientes páginas nos referiremos a determinados estadios o fases del sueño, que a continuación se detallan. El sueño paradójico (SP) o sueño de movimientos oculares rápidos (MOR) hace referencia al período de sueño durante el cual se presentan brotes de ondas rápidas y movimientos oculares rápidos precedidos por ondas ponto-geniculo-occipitales. El MOR fásico se caracteriza por actividad cortical muy rápida, actividad muscular esporádica (contracciones musculares breves) e irregularidades respiratorias y cardíacas. El MOR tranquilo se caracteriza por la casi total ausencia de actividad muscular. El sueño no-MOR o no paradójico (SNP) se refiere a todas aquellas etapas del sueño durante las cuales el sujeto está dormido pero no presenta movimientos oculares rápidos.

Cambios electroencefalográficos en el sueño durante el aprendizaje

Existen más de 40 informes (ver revisiones de Bloch y cols., 1979; Dujardin y cols., 1990; Fishbein y Gutwein, 1977; Hennevin y Leconte, 1977; Smith, 1985) indicando que después de cierto tipo de aprendizajes se observa un incremento en SP y no en sueño paradójico. Este efecto se ha demostrado utilizando diferentes tareas como los laberintos binarios o múltiples (Leconte y Hennevin, 1981; Lucero, 1970), aprendizaje de discriminación, extinción y adquisición de condicionamiento clásico aversivo (Leconte y cols., 1974; Nakayama y Matsumoto, 1981), condicionamiento operante complejo con presión de barra (Hennevin y cols., 1974; Smith, Lowe y Smith, 1977), aprendizaje secuencial (Smith y Lapp, 1991) y de evitación en cajas de doble vía (Delacour y Brenot, 1975; Hars y cols., 1985; Portell-Cortés y cols., 1989; Smith y Lapp, 1985, 1991; Smith y cols., 1980). En este tipo de tareas, el aumento en el porcentaje de sueño MOR en ratas correlaciona inversamente con el número de shocks recibidos, es decir con el número de respuestas incorrectas (Fishbein y Gutwein, 1977; Fishbein y cols., 1974; Hennevin y Hars, 1986; Leconte y cols., 1973; Portell-Cortés, 1989; Smith y cols., 1974; Smith, 1985). Este efecto se observa también en gatos (Maho, 1977), pollos (Solodkin y cols., 1985), conejos (Denenberg y cols. 1977) y humanos (Buchegger y cols., 1991; Buchegger y Meier-Koll, 1988; Smith y Lapp, 1991; Smith y Kimberly, 1990).

Por su parte el SNP no parece sufrir modificación alguna durante el aprendizaje (Delacour y Brenot, 1975; Hennevin y cols., 1974; Hennevin y Leconte, 1977; Leconte y cols., 1973; Smith y Lapp, 1985; Smith y cols., 1977). Sin embargo, el SNP puede aumentar tras ciertos aprendizajes con sesiones que excedan los 45 minutos de duración (Fishbein y cols., 1974; Smith y cols., 1977), tras tareas que impliquen ejercicio anaeróbico (Buchegger y cols., 1988; 1991)

o numerosos electroshocks (Fishbein y cols., 1974; Leconte y cols., 1973) y dependiendo de otras características del entrenamiento en sí más que del propio aprendizaje (Portell-Cortés y cols., 1989).

Existen complejas interacciones neurofisiológicas entre las estructuras de tallo y estructuras límbicas (particularmente hipocampo y amígdala) que intervienen en la relación entre SP y consolidación de memoria (Hobson y Schmajuk, 1988). El grado de alerta en vigilia o de actividad física durante el sueño MOR incrementa la consolidación de los aprendizajes. Así, la traza de memoria se reactivaría durante el SP fisiológico, pero también con activación inducida durante el SP como es la estimulación de la formación reticular (Hennevin y cols., 1989), lo que facilitaría cambios sinápticos a largo plazo. Sometiendo ratas a 42 horas de privación de SP post-aprendizaje en una tarea de evitación de doble vía y estimulando posteriormente la amígdala, se observó que los animales entrenados sometidos a dicha intervención presentaban un aumento de SP y no presentaban déficit en retención, como se esperaría después de privación simple de SP. Por otro lado las ratas no entrenadas no aumentaron su SP con la estimulación de la amígdala (Smith, 1980).

Aunque todavía no se ha aclarado el vínculo neurofisiológico y bioquímico del SP con la consolidación de la memoria, parece que durante el SP hay síntesis de proteínas íntimamente relacionadas con la consolidación de trazas mnésicas. Drogas como la atropina o inhibidores de síntesis de proteínas como la anisomicina tienen el efecto de suprimir selectivamente el SP (dejando intacto el sueño de ondas lentas) y también la capacidad de suprimir trazas mnésicas o, por lo menos, de hacer que su consolidación sea muy difícil (Anzerlack y cols., 1973; Barondes, 1968). La anisomicina disminuye el aprendizaje de evitación en un ensayo y aumenta la desincronización del ritmo theta hipocámpico, que es incompatible con fenómenos de atención selectiva (Fishbein y Gutwein, 1977). Por otro lado, la síntesis de proteínas incrementa el REM y la consolidación de trazas mnésicas. La cantidad de timidina marcada (índice de la síntesis de nuevo DNA) correlaciona inversamente con el SP en las ratas que no pudieron aprender la evitación de doble vía, como si la información que procesaron se descartara con el nuevo DNA (Ambrosini y cols., 1988).

Sueño Paradójico, Tipo de Tarea y Memoria

El aumento de SP disminuye a medida que el aprendizaje progresa y desaparece cuando el sujeto domina la tarea, es decir, cuando la "memorización" se ha ultimado (Bloch y cols., 1979; Destrade y cols., 1978; Hennevin y Leconte, 1977; Hennevin y Hars, 1985; Leconte y cols., 1973; Portell-Cortés y cols., 1989; Smith, 1985; Smith y Wong, 1991). Esta relación se observa sólo con ciertos tipos de aprendizajes complejos y significativos para el individuo (como es escapar de un choque para la rata o aprender algún material "interesante" en el humano), pero si las tareas por aprender no requieren de aprendizajes complejos, es decir, son "no-preparadas" (Seligman, 1970), el sueño MOR parece no tener mayor relación sobre la retención subsiguiente. Tal es el caso con tareas extremadamente fáciles como el entrenamiento en hábitos posicionales y presión simple de una palanca o evitación (Hennevin y Hars, 1985), en las que no se ha podido demostrar incremento en el SP subsiguiente Smith (1981). Se ha constatado además que el pseudo-condicionamiento no incrementa el SP (Hars y cols., 1985; Hennevin y Hars, 1986; Maho y cols., 1991) y que los sujetos que no logran aprender el paradigma de evitación (no extraen "significado" de la situación) tampoco muestran incremento en el SP. Son solamente los sujetos que aprenden, los que incrementan su SP (Hennevin y Hars, 1985); Portell-Cortés y cols., 1989; Smith y Lapp, 1991).

El significado cognoscitivo y/o afectivo de las tareas es más patente aún en humanos. Sin embargo, el diseño de los experimentos de laboratorio utiliza tareas poco relevantes (listas de palabras, equivalencias idiomáticas) y su duración es muy corta (45 minutos) en relación con la duración del período de sueño (6-8 horas) o con las 16-18 horas de actividades realmente significativas afectiva y/o cognoscitivamente. En cuanto a los animales, la tarea de evitación de doble vía tienen valor de supervivencia y las sesiones de 45 minutos adquieren más relevancia respecto al período de sueño de mayor duración (3-4 horas), ya que la mayoría de los animales son polisomnes. Además los registros de animales se prolongan por días mientras que sólo existen dos informes con humanos en que el registro de sueño nocturno se haya realizado durante varios días (Briere y cols., 1978; Smith, 1991). El equipo de Smith (1990; 1991) obvia este problema al realizar el experimento en forma "crónica" con estudiantes sobresalientes a quienes se les registró durante 3 ó 4 noches su EEG nocturno después de los exámenes de Navidad. Estos estudiantes tenían un polisomnograma de control tomado en el período de vacaciones anterior (agosto) y el registro experimental que se realizó 2 ó 3 días después de los exámenes. Se observó un significativo incremento en el número de eventos MOR post-examen y en la densidad de MOR respecto de los controles -estudiantes sobresalientes que no estaban en la universidad- y quienes no evidenciaron diferencias en MOR en ninguna de las dos fechas.

Otros estudios corroboran los hallazgos anteriores aunque con algunos puntos oscuros en cuanto a los parámetros del MOR que suelen verse modificados. Estudiantes angloparlantes sometidos a cursos de inmersión de idioma francés -10 horas diarias- aumentan el porcentaje de eventos fásicos del sueño MOR (De Koninck, 1990; De Koninck y cols., 1989). Curiosamente, aquellos estudiantes que rindieron mejor en el curso fueron los que más aumento mostraron en su porcentaje de MOR mientras que los que obtuvieron notas más bajas no variaron su MOR (De Koninck y cols., 1989).

En otras ocasiones el aumento se evidencia en la relación de movimientos oculares de alta frecuencia o eventos fásicos (Spreux y cols., 1982) y no en la duración del MOR, especialmente en el hombre. Estudiantes de lenguajes de computador, que debían aprender a transcribir ecuaciones complejas en un nuevo lenguaje de computación también mostraron aumento de eventos MOR de alta frecuencia versus eventos MOR de baja frecuencia (Spreux y cols., 1982). A su vez Vershoor y Holdstock (1984) demostraron que el MOR aumentaba en sujetos sometidos a aprendizajes complejos visuales y auditivos, pero que el aumento era mayor después del aprendizaje visual y que ello se reflejaba en un aumento de la actividad oculomotora.

Los niños superdotados (que probablemente durante el día graban mayor número de eventos "interesantes") muestran un porcentaje de MOR superior que los niños normales y, por su parte, los deficientes mentales muestran un MOR significativamente reducido (Grubar, 1978; 1985). La densidad del MOR en niños prematuros se incrementa con estimulación sensorial (ver revisión de Dujardin y cols., 1988). Los recién nacidos, por su parte, tienen un altísimo porcentaje de MOR probablemente por el bombardeo de estímulos a que se hallan sometidos y que deben consolidar en su memoria (Fagen y Rovee-Collier, 1983). Paul y Dittrichova (1975) muestran cómo en recién nacidos el MOR aumenta después de paradigmas de condicionamiento clásico. Además, el número de tormentas MOR y la prontitud con que éstas aparezcan indican el nivel subsiguiente de desarrollo mental del niño (Becker y Thoman, 1981). Estos hallazgos se hacen extensibles al campo neuropsicológico donde se ha determinado que pacientes afásicos incrementan el porcentaje de MOR en los períodos de recuperación del lenguaje (Greenberg y Dewan, 1969).

En cuanto a los aprendizajes motores, las evidencias señalan el mismo efecto de aprendizajes "preparado" por oposición al no preparado. El ejercicio físico basado en patrones de movimientos habituales o los ejercicios aneróbicos no tienen relación significativa con la

cantidad de SP posterior, aunque ciertos autores apuntan un ligero decremento (Torsvall y cols., 1984) y en cambio si correlacionan con el sueño lento y el sueño 2 (Buchegger y cols., 1991). Por su parte el ejercicio aeróbico parece no tener efecto sobre ningún parámetro de sueño (Trinder y cols., 1985). Sin embargo, paradigmas de aprendizaje motor que implican un cambio radical en las coordenadas y en los ejes de orientación intrapersonales (y que por tanto pueden calificarse de no preparados) pueden afectar la cantidad de SP subsiguiente. Por ejemplo, Buchegger y cols., (1988; 1991) entrenaron a estudiantes universitarios en saltos de trampolín. Después de las sesiones (una práctica intensiva por semana) se observó un notable incremento en la relación MOR/no MOR por ciclo de sueño aunque únicamente para los sujetos que tuvieron éxito en aprender las acrobacias aéreas requeridas. De hecho, no se observaron cambios en los eventos MOR de los sujetos más dotados (que probablemente encontraron el entrenamiento muy fácil y por consiguiente tendrían pocos datos que "reprocesar" durante su SP) ni tampoco en los sujetos que no lograron aprender los giros y las habilidades básicas del trampolín.

Respecto a la memoria a corto plazo, inicialmente se pensó que el SP mediaba su consolidación, ya que éste manifiesta un incremento ente los 30 minutos y las 3 horas subsiguientes al aprendizaje (Fishbein y Gutwein, 1977; Leconte y Hennevin, 1981; Leconte y cols., 1973; Lucero, 1970). Pero estudios más recientes que registran el EEG continuamente durante 6 días o más indican que la relación entre SP y consolidación mnésica se refiere más a eventos a largo plazo, ya que el incremento en SP va más allá de las 72 horas post-aprendizaje. Ahora bien, los períodos de SP relacionados directamente con el aprendizaje no son indiscriminados. Existen "ventanas" durante las cuales la presencia de SP efectivamente incrementa la consolidación de la memoria y la privación de SP promueve claramente el olvido y otros períodos en los que el SP no parece esencial en relación con la memoria. Para detectar la presencia de estas "ventanas" se requieren registros con una duración de 48 a 72 horas o incluso más (Smith y Pirolli, 1989), ya que en otros lapsos el SP no parece jugar un papel crítico en la consolidación mnésica. Además, las especificaciones cuantitativas y cualitativas de dichas ventanas dependen en gran medida de la cepa y tipo de animal. así como del tipo de tarea y del número de ensayos de entrenamiento por sesión (Smith y Kelly, 1988). El aumento en SP depende de tres ventanas de tiempo que en ratas, se sitúa entre las 9-12 horas, las 17-20 horas y las 48-72 horas post-aprendizaje e incluso los 6 días posteriores (Smith y Lapp, 1985;1991).

El incremento en SP depende además del tipo de práctica a que se someta el animal. En experimentos de aprendizaje de evitación de doble vía, la práctica masiva en la que la rata ejecuta 100 ensayos en 24 horas resulta en una aumento de SP en los 6 días subsiguientes. Pero si el animal es sometido a práctica distribuída y ejecuta 100 ensayos durante 6 días (20 ensayos/día) entonces se ve un aumento en SP a las 10 horas de cada práctica. Además, en el experimento con práctica masiva, se observa claramente que los incrementos en SP son cíclicos y obedecen a los lapsos correspondientes a las mencionadas "ventanas" (Smith y cols., 1980).

La duración del incremento en SP post-aprendizaje puede homologarse al paradigma de estimulación temprana, que ocasiona incrementos en SP y en menor medida en el sueño lento (Smith, 1985). Este efecto se observa tanto en animales como en humanos recién nacidos (Becker y cols., 1981; Fagen y Rave-Collier, 1983) y puede extenderse hasta 4 semanas después del aprendizaje (Sinton y Jouvet, 1983; Tagney, 1973).

Privación o Inducción de ciertas etapas de sueño y aprendizaje

La privación selectiva del Sp post-aprendizaje implica un elevado grado de estrés físico y comportamental, por lo que cualquier cambio conductual posterior a la privación de sueño

puede deberse a efectos de estrés (ver revisión de Fishbein y Wutwein, 1977). Sin embargo, con instrumentación y horarios en los que se intenta reducir al máximo el estrés físico, se ha reportado que el decremento en aprendizaje se presenta sólo si hay privación de SP. Si se priva al animal de otras etapas del sueño (sueño ligero o sueño de ondas lentas) la retención no se afecta sustancialmente, demostrándose así que el déficit en ejecución no se debe a efectos inespecíficos de estrés sino a la deprivación de SP (Dujardin y cols., 1990; Fishbein y Wutwein, 1977; Hennevin y Hars, 1985).

Respecto de las "ventanas" de incrementos de SP se ha demostrado que tras de un aprendizaje de evitación, la privación de SP deprime la retención de una tarea previamente adquirida, solamente si se aplica en las 9-12 horas o 17-20 subsiguientes al entrenamiento. Ello indica que éstas son las ventanas críticas para que haya consolidación de memoria y efectos sobre la memoria a largo plazo (Smith, 1985; Smith y Butler, 1982; Smith y Lapp, 1988). Además, la privación de sueño en la primera ventana de incremento de SP es más crítica para alterar los recuerdos aunque si se permite que el animal duerma en su totalidad la segunda ventana -período de 17-20 horas post-aprendizaje -se compensa la pérdida en ejecución tras haber privado de SP en la primera ventana. Si sólo se deja dormir a las ratas SP en las 9-12 horas y en las 17-24 post-aprendizaje (Ambrosini y cols., 1988) la retención puede considerarse a nivel de control, a pesar de la severa privación de sueño total y SP que conlleva (Smith, 1982). Por otro lado, la tercera ventana situada hacia las 48-72 post-aprendizaje parece también crítica ya que la privación de Sp en dicho período retarda la retención (Smith y Kelli, 1988). Este efecto deletéreo de privar al animal de SP en estas ventanas se observa solamente para las ratas que lograron dominar la tarea. Aquellas que no pudieron aprenderla a nivel criterio no mostraban cambios en su ejecución con la privación selectiva de SP. En cuanto a la privación de SP antes del aprendizaje, de los 15 estudios revisados por Smith (1985), ninguno permite concluir que ésta interfiera la retención subsiguiente.

Los estudios de privación selectiva de SP en humanos, en general, muestran resultados análogos a los de animales. Si se despierta a los sujetos antes de un período MOR, se les presenta el material por aprender, se les deja dormir de nuevo y a algunos de ellos se les despierta *antes* de que se presente el primer período MOR mientras que a otros se les despierta *después* de un período MOR, la retención es muy superior para los que pudieron dormir un período de MOR. De hecho, si sólo se durmió un período de sueño lento, la retención tiende a ser muy inferior (Dillon, 1970; Dillon y Bowles, 1975; Scrima, 1984; Tilley, 1979; 1981; Vershoor y Holdstock, 1984). Tilley (1979) halla tras privación de SP la retención para historias es pero que después de la privación de sueño de ondas lentas. En una tarea de aprendizaje de lógica compleja, el privar a los estudiantes en las 48-72 horas después del aprendizaje conlleva notorios déficits cuando la retención se mide una semana después de haber aprendido la tarea (Lapp y Smith, 1986; Smith y Kelly, 1988; Smith y Pirolli, 1989; Smith y Whittaker, 1987). Así mismo, el alcohol -potente inhibidor del SP- tiene el mismo efecto que la privación de SP en la retención subsecuente de la misma tarea de lógica compleja del experimento anterior. Sandys-Wunsch y Smith (1991) hallaron que la memoria decrecía en un 20-30% respecto de los controles que se hallaban sin alcohol y sin privación de SP.

Todo lo anterior parece indicar que, tanto en animales como en humanos el sistema visual (y probablemente también el auditivo) barre los datos aprendidos durante el día (o días anteriores) mediante una doble acción. La primera sería la de borrar trazas cuya consolidación en vigilia es muy precaria (Benson y Zarcone, 1979; Crick y Mitchison, 1983; Dewson y cols., 1965; Scrima, 1984). Es decir, durante el sueño MOR habría un inicial debilitamiento de las sinapsis menos "fuertes" que daría cuenta del olvido de muchos de los hechos del día tras una noche de sueño (Bierman y Winter, 1989). Por otro lado, la segunda acción que se realizaría durante el sueño MOR es la de consolidar y acceder al almacén de largo plazo los datos que quedaron

del barrio inicial. Especulando un poco, podría pensarse que los ciclos polisomnes de la mayoría de los animales obedecen, en parte, a que al tener sistemas corticales menos poderosos que los del humano deben hacer este registro varias veces al día, lo cual coincidiría con los numerosos ciclos de sueño en 24 horas.

Aprendizaje durante el sueño

Las anteriores observaciones llevan directamente a la pregunta de si es posible algún aprendizaje cuantificable durante el sueño. Esta es un área de interés científico y comercial puesto que un enorme potencial económico se invierte anualmente en los llamados métodos hipnopédicos que han tenido gran popularidad para el aprendizaje de idiomas extranjeros durante el sueño. Esta corriente investigadora tuvo su auge en la Unión Soviética en los años 60 pero después el interés -aunque no el éxito comercial- pareció desvanecerse.

El interrogante del posible efecto de aprendizaje durante el sueño puede dividirse en dos grandes cuestiones. La primera hace referencia a la posibilidad de potencial la consolidación del recuerdo de material sencillo al cual el animal o el humano fueron sometidos durante el mismo sueño o bien previamente. La segunda consiste en la posibilidad de aprendizajes complejos durante el sueño, como sería un idioma extranjero o códigos de computación. Este último es el aspecto en el que se centraron los soviéticos y que posteriormente se comercializó en Occidente.

La primera cuestión valora si ciertos estímulos externos logran "penetrar" la barrera sensorial durante el sueño y grabarse de alguna forma en la memoria. Algunos resultados de estudios con animales parecen indicar que durante el SP es posible reactivar la traza mnésica mediante estimulación externa. La aplicación del estímulo condicionado durante el SP incrementa la ejecución posterior (Hars y cols., 1985; Hennevin y Hars, 1985; Maho y cols., 1991), e igual efecto se halla al utilizar estimulación contextual (estímulos adjuntos al condicionamiento propiamente dicho). Al presentar las mismas claves contextuales que acompañaban la situación de aprendizaje durante el SP, tanto el porcentaje de SP como la ejecución posterior se incrementa (Hennevin y Hars, 1986). Sin embargo, el aumento en SP se relaciona más con la duración de los períodos de SP que con el número de períodos y este incremento no disminuye tras la finalización del entrenamiento. Además, la aplicación de dichas claves contextuales durante el sueño lento decrece la ejecución posterior y curiosamente, el mismo estímulo condicionado en vigilia no tiene efectos marginales (Hars y Hennevin, 1987). En cambio, la presentación de un estímulo pseudo-condicionado no tiene ningún efecto, lo que demuestra que no se trata de un efecto inespecífico de alerta inducida (Maho y cols., 1991) o activación sino de un reprocesamiento activo de la información auténticamente significativa para el sujeto.

Experimentos semejantes en humanos demuestran que la estimulación durante el sueño actúa como un reforzador de la traza de memoria aunque no se guarde memoria ulterior a la estimulación. Así, la presentación -durante el SP- de los nombres equivalentes a dibujos antes de irse a dormir incrementa el recuerdo de la lista de dibujos al día siguiente (Tilley, 1979; 1983). Bierman y Winter (1989) confirman que, si existe una leve probabilidad de que un estímulo se perciba durante el sueño (sin despertar simultáneo), ésta se hallará en la etapa MOR y en las primeras etapas de sueño ligero. Además, el efecto de presentar claves o estímulos adjuntivos durante el aprendizaje de una tarea y durante el SP parece ser tan efectivo en humanos como en animales. Smith y Wong (1991) sometieron a dos grupos de estudiantes a aprender una tarea de lógica compleja con clicks de fondo (que actuaban como estimulación adjunta). A uno de estos grupos se le aplicaron clicks durante el MOR fásico y al otro grupo se le aplicaron clicks en MOR tranquilo. En el primer grupo se constató un incremento en su

ejecución del 23% mientras que en el segundo sólo se registró un incremento del 8%, diferencia que no resultó significativa respecto de los sujetos controles (que habían estudiado sin clicks). Mandai y cols. (1989) y Guerrien y cols. (1989) utilizando aprendices de morse constatan exactamente el mismo efecto benéfico de la estimulación adjuntiva con clicks durante los eventos fásicos del SP.

La segunda cuestión analiza la posibilidad de aprendizajes complejos durante el sueño y su abordaje debe considerar los experimentos que intentan demostrar que existe aprendizaje de material desconocido en vigilia presentado durante el sueño y aquellos que intentan demostrar que hay incremento en la retención de material complejo previamente conocido. En los años 60 se publican 12 trabajos soviéticos en un libro editado por Rubin (1968) en inglés, las experiencias recogidas son concluyentes en cuanto a las bondades del aprendizaje durante el sueño o hipnopedía. En cambio, la mayor parte de los estudios occidentales coinciden en la imposibilidad de que exista aprendizaje durante el sueño, ya que en general sólo es posible obtener un escaso porcentaje de aciertos en tareas de reconocimiento y el recuerdo explícito del material presentado durante el sueño usualmente es nulo (Eich, 1988; Johnson, 1972; Lasaga y Lasaga, 1973; Levy y cols., 1972).

Según las dos principales revisiones críticas a los estudios soviéticos (Aarons, 1976; Eich, 1988), existen profundas diferencias metodológicas entre éstos y los trabajos occidentales que explican las divergencias radicales de sus resultados. Basándonos en la revisión de Aarons podemos resumir las diferencias metodológicas así: uso de hipnosis en sujetos previamente seleccionados por su hipnotizabilidad o sugestionabilidad en los soviéticos (sin ser muy explícitos en los criterios de selección) contra sujetos sin previa sugestión o hipnosis entre los occidentales; ausencia de registro electroencefalográfico que hace imposible saber si los sujetos dormían o no entre los soviéticos contra minuciosos registros analizados por computador entre los occidentales; método de medir el aprendizaje difícil de reproducir entre los soviéticos y altamente cuantificado en los occidentales; duración del experimento de semanas e incluso meses entre los soviéticos, contra una o dos noches entre los occidentales; familiaridad con el material en los soviéticos mientras que entre los occidentales éste es desconocido. En tales condiciones, los investigadores soviéticos y este-europeos encontraron un fértil terreno para aseverar las bondades y ventajas del aprendizaje de idiomas durante el sueño (Hoskovek, 1966; Rubin, 1968).

En Occidente ya Simon y Emmons (1956) concluyeron que el aprendizaje durante el sueño *no es posible*. En los años 60-70 y bajo las condiciones de experimentación mencionadas se demuestra que si el sujeto está realmente dormido cuando se presenta el estímulo (palabra o texto), el aprendizaje complejo -medido por el método de reconocimiento- no es posible sino en el estado 1 de sueño o somnolencia (Lasaga y Lasaga, 1973). Durante el sueño profundo el aprendizaje es nulo o tan distorsionado que no tiene efectos prácticos, como por ejemplo ni tan siquiera reconocer el idioma en que se habló (Dittborn, 1968) o reaccionar mínimamente ante una palabra previamente condicionada (Campbell y cols., 1978). Incluso después de 5 noches de presentaciones de pares asociados en las cuales sólo se analizan los ensayos en los que no se presentaron intrusiones de ritmo alfa se constata un 10-15% de reconocimiento entre 6 alternativas (Levy y cols., 1972), cifra realmente baja y que permite concluir la no existencia de un recuerdo significativo de los estímulos. Además, la duración de la memoria para frases leídas a los sujetos mientras dormían era función de la duración del alfa inducido por dichos estímulos la cual debe producirse dentro de los 30 segundos siguientes al estímulo (Koukkou y Lehman, 1983).

Estos resultados en su conjunto indican que la repetición de un material previamente conocido durante el sueño no incrementa los índices de recuerdo propiamente dicho (usualmente éstos son nulos) pero no es inocua ya que actúa como estimulador de los procesos

de consolidación mnésica durante el SP. En este sentido Eich (1988) propone que durante el SP sería posible incrementar algunos aspectos de la memoria implícita, pero que tales efectos serían altamente dependientes del estado de alerta. Nótese que estos efectos no se producen sobre la memoria explícita, que es lo que propugnan los comercializadores de los métodos de hipnopedia. El efecto de presentar el estímulo y su posterior memorización durante SP hace posible observar respuestas condicionadas, aunque de ellas no quede recuerdo explícito durante la vigilia (Evans, 1972; Evans y Orchard, 1969). Ahora bien, la inmensa mayoría de estudios coinciden en que, si bien el porcentaje de reconocimiento posterior a las presentaciones durante el sueño es algo superior al azar, el recuerdo explícito del material es nulo (Eich, 1988). El hecho de que exista una discrepancia extremadamente importante entre el recuerdo en vigilia del material aprendido o repasado en vigilia frente al material aprendido o repasado durante el sueño nos indica efectos de aprendizaje disociativo o aprendizaje según el estado. Parece ser pues, que durante el SP es posible reconocer los estímulos comportamentales relevantes. Sin embargo también parece que se trata de un efecto altamente dependiente del estado, ya que ni animales ni humanos guardan trazas durante la vigilia de dicha estimulación.

Conclusiones

Las estructuras anatómicas básicas implicadas en el sueño y sus manifestaciones electrofisiológicas se hallan bien descritas, aunque todavía faltan muchos detalles por descubrir en el alambrado telencefálico de las diversas etapas del sueño y en particular del sueño MOR. Esta etapa, con su correlación en humanos de un estado de conciencia muy particular se ha prestado a múltiples especulaciones bien poco científicas. Sin embargo, estudios como los que se mencionan en la presente revisión parecen abrir por fin una brecha en el misterioso lazo que une la experiencia del individuo con la etapa de sueño MOR. Todos los estudios parecen indicar que entre las posibles funciones del SP, una de las más aparentes es la de reprocessar activamente y consolidar trazas de memoria de aprendizajes realizados en los días o semanas anteriores durante períodos muy definidos.

La presencia de una estrecha relación entre el aprendizaje y su ulterior recuerdo con el sueño MOR indica la necesidad de un replanteamiento neuropsicológico de los modelos tradicionales de la memoria. Es obvio que el papel del circuito hipocampo-mamilo-talámico no puede limitarse a los efectos de transferencia de memoria a corto plazo en memoria a largo plazo conocidos, puesto que el MOR interviene sobre trazas muy posteriores a la duración que tanto la psicología experimental como la neuropsicología prestan a estos términos y el SP parece tener una influencia real -todavía no bien delimitada- sobre la activación hipocámpica. Además, es necesario integrar los datos de patrones particulares de activación telencefálica durante el sueño MOR con el papel que tienen estas mismas estructuras neuroanatómicas en la grabación o consolidación de trazas mnésicas durante la vigilia. Se abre así un muy amplio campo de estudio tanto para la neurofisiología del sueño y del aprendizaje como para la neuropsicología de las lesiones cerebrales que afectan la memoria y que en algunos casos, seguramente afectan ciertos parámetros del sueño MOR. Probablemente ello nos llevará a la frontera de la neuroanatomía con la bioquímica. Cabe esperar que un futuro inmediato la neuropsicología experimental integre los datos de los cambios bioquímicos a largo plazo que suceden después de la grabación y ensayo de una tarea con los modelos neuroanatómicos y neurofisiológicos de los circuitos de memoria hasta ahora conocidos ya que posiblemente las mismas estructuras sufren cambios bioquímicos a largo plazo que modifican, borran y consolidan trazas mnésicas. Una misma estructura serviría para múltiples funciones aumentando así la capacidad operativa.

Referencias

- Aarons, L. (1976). Sleep-assisted instruction. *Psychological Bulletin*, 83, 1-40.
- Ambrosini, M.V.; Sadile, A.G.; Carnevale, G.; Mattiaccio y Giuditta, A. (1988). The sequential hypothesis on sleep function: II. A correlative study between sleep variables and newly synthesized brain DNA. *Physiology and Behavior*, 43, 339-350.
- Anzerlak, B.W.; Crow, T.J. y Greenway, A.P. (1973). Impaired learning and decreased cortical norepinephrine after bilateral locus coeruleus lesions. *Science*, 181, 682-684.
- Barondes, S.H. (1968). Effects of inhibitory cerebral protein synthesis on "long-term" memory in mice. En D.H. Efron (Ed.) *Psychopharmacology: a review of progress, 1957-1967*, pp. 905-908. Washington: Public Health Service Publication, n° 1836.
- Becker, P.T. y Thoman (1981). Rapid eye movement storms in infants: rate of occurrence at 6 months predicts mental development at 1 year. *Science*, 212, 1415-1416.
- Benson, K., Zarcone, V.P. (1979). Phasic events of REM sleep: phenomenology of middle ear muscle activity and periorbital integrated potentials in the same normal population. *Sleep*, 2, 199-213.
- Bierman, D. y Winter, O. (1989). Learning during sleep: an indirect test of the erasure theory of dreaming. *Perceptual and Motor Skills*, 69, 139-144.
- Bloch, V., Hennevin, E. y Leconte, P. (1979). Relationship between paradoxical sleep and memory processes. En Brazier, M.A.B. (ed.) *Brain Mechanisms in Memory and Learning: from the Single Neuron to Man*. pp.329-343. Nueva York: Raven.
- Briere, J., Koulack, D., y Dushenko, T. (1978). Ph. D. candidacy examinations as a stressful stimulus effects on REM sleep parameters in a single subject. *Sleep Research*, 7, 168.
- Buchegger, J., Fritsch, R., Meier-Koll, A. y Riehle, H. (1991). Does trampolining and anaerobic physical fitness affects sleep? *Perceptual and Motor Skills*, 73, 243-252.
- Buchegger, J. y Meier-Koll, A. (1988). Motor learning and ultradian sleep cycle: an electroencephalographic study of trampoliners. *Perceptual and Motor Skills*, 67, 635-645.
- Campbell, W.P., Evans, F.J., O'Connell, D.N, Orne, E.M., y Orne, M.T. (1978). Behavioral response to verbal stimuli administered and tested during REM sleep: a further investigation. *Waking and Sleeping*, 2, 35-42.
- Crick, F. y Mitchison, G. (1983). The function of dream sleep. *Nature*, 304, 11-114.
- De Koninck, J. (1990). Language learning efficiency, dreams and REM sleep. Sixth Annual Int. Conference of the Asso., for the study of dreams. *Psychiatric Journal of the University of Ottawa*, 15, 91-92.
- De Koninck, J., Lorrain, D., Christ, G., Proulx, G. y Coulombe, D. (1989). Intensive language learning and increases in rapid eye movement sleep: evidence of a performance factor. *International Journal of Psychophysiology*, 8, 43-47.
- Delacour, J., y Brenot, J. (1975). Sleep patterns and avoidance conditioning in the rat. *Physiology and Behavior*, 14, 329-335.
- Denenberg, V.M., Desantis, D., Waite, S. y Thoman, E.B. (1977). The effects of handling in infancy on behavioral states in the rabbit. *Physiology and Behavior*, 18, 553-557.
- Destrade, C., Hennevin, E., Leconte, P. y Soumireau-Mourat, B. (1978). Relationship between paradoxical sleep and time-dependent improvement of performance in balb/c mice. *Neuroscience Letters*, 7, 239-244.
- Dewson, J.H., Dement, W. y Simmonds, F.B. (1965). Middle ear muscle activity in cats during sleep. *Experimental Neurology*, 12, 1-8.
- Dillon, D.J. (1970)*. Interferin activity and the retention of meaningful verbal material. *Psychon. Sc.*, 19, 369-365.
- Dillon, D.J. y Bowles, E.G. (1975). The learning of meaningful verbal material following presentation during either REM or non-REM sleep the previous night. *Research Communications in Psychiatry and Behavior*, 1, 315-326.
- Dittborn, J. (1968). Hypnopompic distortion of repeatedly heard verbal material. *APSS Meeting*, 5, 222.
- Dujardin, K., Guerrien, A. y Leconte, P. (1990). Sleep, brain activation and cognition. *Physiology and Behavior*, 47, 1271-1278.
- Dujardin, K., Guerrien, A., Mandai, O., Socjeel, P. y Leconte, P. (1988). Facilitation mnésique para stimulation auditive au cours du sommeil paradoxal chez l'Homme. *Comptes Rendus de l'Académie de Sciences (III)*, 307, 653-656.
- Eich, E. (1988). Learning during sleep. En R.R., Bootzin, J.F., Kihlstrom y D.L., Schachter (eds.) *Sleep and Cognition* (pp. 89-108). Washington: American Psychological Association.
- Evans, F.J. (1972). Hypnosis and sleep: Techniques for exploring cognitive activity during sleep. En E. Fromm y R.E. Shor (eds.) *Hypnosis: Research developments and perspective* (pp. 43-83). Chicago, Aldine.
- Evans, F., y Orchard, W. (1969). Sleep learning: the successful waking recall of material presented during sleep. *Psychophysiology*, 6, 269.
- Fagen, J.W. y Rovee-Collier, C. (1983). Memory retrieval: a time-locked process in infancy. *Science*, 222, 1349-1351.
- Fishbein, W., Kastaniotis, C. y Chattman, D. (1974). Paradoxical sleep: prolonged augmentation following learning. *Brain Research*, 79, 61-75.
- Fishbein, W. y Gutein, B.M. (1977). Paradoxical sleep and memory storage processes. *Behavioral Biology*, 19, 425-464.
- Greenberg, R. y Dewan, E. (1969). Aphasia and REM sleep. *Nature*, 223, 183-184.
- Grubar, J.C. (1978). Le sommeil paradoxal des débiles mentaux. *Enfance*, 2-3, 165-173.
- Grubar, J.C. (1985). Sleep and mental efficiency. En J. Freeman (Ed.) *The Psychology of Gifted Children*. New York: Wiley and sons.
- Guerrien, A., Dujardin, K., Mandai, O., Socjeel, P. y Leconte, P. (1989). Enhancement of memory by auditory

- stimulation during post-learning REM sleep in humans. *Physiology and Behavior*, 45, 947-950.
- Hars, B. y Hennevin, E. (1983). Reminder abolishes impairment of learning induced by paradoxical sleep retardation. *Physiology and Behavior*, 30, 831-836.
- Hars, B. y Hennevin, E. (1987). Impairment of learning by cueing during postlearning slow-wave sleep in rats. *Neuroscience Letters*, 79, 290-294.
- Hars, B. y Hennevin, E. (1990). Reactivation of an old memory during sleep and wakefulness. *Animal Learning and Behavior*, 18, 365-376.
- Hars, B., Hennevin, E. y Pasques, P. (1985). Improvement of learning by cueing during postlearning paradoxical sleep. *Behavioral Brain Research*, 18, 241-250.
- Hennevin, E. y Hars, B. (1986). Is increase in post-learning paradoxical sleep modified by cueing? *Behavioral Brain Research*, 24, 243-249.
- Hennevin, E. y Hars, B. (1985). Post-learning paradoxical sleep: a critical period when new memory is reactivated?. En B.E. Will, P. Schmitt, J.C., Dalrymple-Alford (eds.). *Brain Plasticity, Learning and Memory*. (pp. 193-203). Plenum Press, N.Y.
- Hennevin, E., Hars, B. y Bloch, V. (1989). Improvement of learning by mesencephalic reticular stimulation during postlearning paradoxical sleep. *Behavioral and Neural Biology*, 51, 291-306.
- Hennevin, E. y Leconte, P. (1977). Theoretical review: étude des relations entre le sommeil paradoxal et les processus d'acquisition. *Physiology and Behavior*, 18, 307-319.
- Hennevin, E. y Leconte, P., Bloch, V. (1974). Augmentation du sommeil paradoxal provoquée par l'acquisition, l'extinction et la réacquisition d'un apprentissage à renforcement positif. *Brain Research*, 70, 43-54.
- Hobson, J.A. y Schmajuk, N.A. (1988)*. Brain state and plasticity: an integration of the reciprocal interaction model of sleep cycle oscillation with attentional models of hippocampal function. *Archives Italiennes de Biologie*, 125, 209-224.
- Hoskovec, J. (1966). Hypnopedia in the Soviet Union: a critical review of recent major experiments. *The International Journal of Clinical Experimental Hypnosis*, 14, 308-315.
- Jenkins, J. y Dallenbach, K. (1924)*. Oblivescence during sleep and waking. *American Journal of Psychiatry*, 35, 605-612.
- Johnson, W.H. (1972). Suggestibility, time, stage of sleep and the effects upon subsequent learning of hearing paired associates during sleep. *Dissertation Abstracts*, 5018.
- Koukkou, M. y Lehman, D. (1983). Dreaming: the Functional state shift-hypothesis. A neurophysiological model. *British Journal of Psychiatry*, 142, 221-231.
- Lapp, L. y Smith, C. (1986). The effects of one night's sleep loss on learning and memory in humans. *Sleep Research*, 15, 73.
- Lasaga, J.I. y Lasaga, A.M. (1973). Sleep learning and progressive blurring of perception during sleep. *Perceptual and Motor Skills*, 37, 51-62.
- Leconte, P. y Hennevin, E. (1981). Post-learning paradoxical sleep, reticular activation and noradrenergic activity. *Physiology and Behavior*, 26, 587-594.
- Leconte, P., Hennevin, E. y Bloch, V. (1973). Analyse des effets d'un apprentissage et de son niveau d'acquisition sur le sommeil paradoxal consécutif. *Brain Research*, 49, 367-379.
- Leconte, P., Hennevin, E. y Bloch, V. (1974). Duration of paradoxical sleep necessary for the acquisition of conditioned avoidance in the rat. *Physiology and Behavior*, 13, 675-681.
- Levy, M.C., Coolidge, F.L. y Staab, L.C. (1972). Paired associate learning during EEG-defined sleep: a preliminary study. *Australian Journal of Psychology*, 24, 219-225.
- Lucero, M. (1970). Lengthening of REM sleep duration consecutive to learning in the rat. *Brain Research*, 20, 319-322.
- Maho, C. (1977). Physiological concomitants of learning and paradoxical sleep in the cat. *Physiology & Behavior*, 18, 431-438.
- Maho, C., Hennevin, E., Hars, B. y Poincheval, S. (1991). Evocation in paradoxical sleep of a hippocampal conditioned cellular response acquired during waking. *Psychobiology*, 19, 193-205.
- Mandai, O., Guerrien, A., Sockeel, P., Dujardin, K. y Leconte, P. (1989). REM sleep modifications following a Morse code learning session in humans. *Physiology and Behavior*, 46, 639-642.
- McGeogh, J.A. y Irion, A.L. (1932). *The Psychology of Human Learning*. Nueva York: Longmans.
- Nakayama, K. y Matsumoto, J. (1981). Types of nervous system and sleep in rats: relationship between excitatory-inhibition in the higher nervous activity and sleep. *Neuroscience*, 7, 177-188.
- Paul, K. y Dittrichova, J. (1975). Sleep patterns following learning in infants. En P. Levin y W.D. Koella (eds.) *Sleep*, Second European Congress on Sleep Research (pp. 388-390), Basilea: Karger.
- Portell-Cortés, I., Martí-Nocolovius, M., Segura-Torres, P. y Morgado-Bernal, I. (1989). Correlations between paradoxical sleep and shuttle-box conditioning in rats. *Behavioral Neuroscience*, 103, 984-990.
- Rubin, F. (1968). *Current Research in Hypnopaedia*. New York: Elsevier.
- Sandys-Wunsh, H. y Smith, C. (1991). The effects of alcohol consumption on sleep and memory. *Sleep Research*, 20, 419.
- Scrima, L. (1984). Dream sleep and memory: new findings with diverse implications. *Integrative Psychiatry*, 211-217.
- Seligman, M.E.P. (1970). On the generality of the laws of learning. *Psychological Review*, 77, 406-418.
- Simon, C.W. y Emmons, W.H. (1956). Responses to material presented during various levels of sleep. (1956). *Journal Experimental Psychology*, 51, 89-97.
- Sinton, C.M. y Jouvet, M. (1983). Paradoxical sleep and coping with environmental change. *Behavioral and Brain Research*, 9, 151-163.
- Smith, C. (1980). Reverse of paradoxical sleep deprivation by amygdaloid stimulation during learning. *Physiology and Behavior*, 24, 1035-1039.
- Smith, C. (1981). Learning and sleeping states in the rat.

- En W. Fishbein (ed.). *Dreams and Memory*. Advances in Sleep Research, 6, (pp. 19-35). New York: Spectrum Publications.
- Smith, C. (1985). Sleep states and learning: a review of the animal literature. *Neuroscience and Behavioral Reviews*, 9, 157-168.
- Smith, C. y Butler, S. (1982). Paradoxical sleep at selective times following training is necessary for learning. *Physiology and Behavior*, 29, 469-473.
- Smith, C. y Kelly, G. (1988). Paradoxical sleep deprivation applied two days after end of training retards learning. *Physiology and Behavior*, 43, 213-216.
- Smith, C. y Kimberly, W. (1990). Post training REMS coincident auditory stimulation enhances memory in humans. *Psychiatric Journal of the University of Ottawa*, 15, 85-90.
- Smith, C. y Kitahama, K., Valatx, J.L. (1974). Increased paradoxical sleep in mice during acquisition of a shock avoidance task. *Brain Research*, 77, 221-230.
- Smith, C. y Lapp, L. (1985). Prolonged increases in both PS and number of REMS following a shuttle avoidance task. *Physiology and Behavior*, 36, 1053-1057.
- Smith, C. y Lapp, L. (1991). Increases in number of REMS and Rem density in humans following an intensive learning period. *Sleep*, 14, 325-330.
- Smith, C., Lowe, D. y Moroud, S. (1977). Increases in paradoxical and slow wave sleep during acquisition of an appetitive task in rats. *Physiological Psychology*, 5, 364-372.
- Smith, C., Lowe, D. y Smith, J. (1977). Increases in paradoxical and slow sleep acquisition of an appetitive task in rats. *Physiology and Behavior*, 24, 364-372.
- Smith, C. y Pirolli, A. (1989). Learning deficits following REM sleep deprivation of either the first two or the last two REM periods of the night. *Sleep Research*, 18, 377.
- Smith, C. y Whittaker, M. (1987). Effects of total sleep deprivation in humans on the ability to solve a logic task. *Sleep Research*, 16, 536.
- Smith, C. y Wong, P.T.P. (1991). Paradoxical sleep increases predict successful learning in a complex operant task. *Behavioral Neurosciences*, 105, 282-288.
- Smith, C., Young, J. y Young, W. (1980). Prolonged increases in paradoxical sleep during and after avoidance-task acquisition. *Sleep*, 3, 67-81.
- Solodkin, M., Cardona, A. y Corsi-Cabrera, M. (1985). Paradoxical sleep augmentation after imprinting in the domestic chick. *Physiology and Behavior*, 35, 343-348.
- Spreux, F., Lambert, C. Chevalier, B. Meriaux, H., Freixa, E., Grubar, J.C., Lancry, A. y Leconte, P. (1982). Modification des caractéristiques du sommeil paradoxal consécutif à un apprentissage chez l'homme. *Cahiers de Psychologie*, 2, 327-334.
- Tagney, J. (1973). Sleep patterns related to rearing rats in enriched and impoverished environments. *Brain Research*, 53, 353-361.
- Tilley, A.J. (1979). Sleep learning during stage 2 and REM sleep. *Biological Psychology*, 9, 155-161.
- Tilley, A.J. (1981). Retention over a period of REM or non-REM sleep. *British Journal of Psychology*, 72, 241-248.
- Torsvall, A., Akerstedt, T. y Linbeck, G. (1984). Effects on sleep stages and EEG power density of different degrees of exercise in fit subjects. *Electroencephalography and Clinical Neurophysiology*, 57, 347-353.
- Trinder, J., Paxton, S.J., Montgomery, I. y Fraser, G. (1985). Endurance as opposed to power training: their effect on sleep. *Psychobiology*, 19, 89-93.
- Verschoor, G.J. y Holdstock, T.L. (1984). REM bursts and REM sleep during visual and auditory learning. *South African Journal of Psychology*, 14, 69-74.