

Le sommeil favorise la consolidation des souvenirs en permettant une réactivation des neurones qui ont été sollicités lors de l'acquisition d'une information. La qualité du sommeil qui suit cette première acquisition est essentielle à la mémorisation à long terme du souvenir.

Dormir pour se souvenir

Pierre MAQUET

La mémoire se définit comme la modification du comportement en fonction de l'expérience. Elle se développe en trois étapes. La première est l'exposition à un stimulus nouveau et l'apprentissage d'une information nouvelle. L'apprentissage laisse dans le cerveau une trace – la trace mnésique –, qui se manifeste par des modifications du fonctionnement ou de la structure du tissu cérébral. Les premières sont celles des synapses – les connexions entre neurones – et des réponses des neurones. Quant aux modifications de la structure du tissu cérébral, elles se manifestent par une augmentation du nombre de récepteurs, mais aussi du nombre de synapses. Une trace mnésique peut être altérée par l'acquisition ultérieure d'une autre information (on parle alors d'interférences) ou par des manipulations expérimentales, par exemple un traitement pharmacologique ou une stimulation magnétique ou électrique du cerveau.

Afin d'être utilisable à long terme, une trace mnésique fraîche (un souvenir que l'on vient tout juste d'acquérir) subit un processus de consolidation. Cette consolidation constitue la deuxième étape de la mémorisation et inclut des phénomènes moléculaires, cellulaires et cérébraux. Ces phénomènes – encore mal connus – se déroulent sur des intervalles de temps variant de quelques heures à plusieurs mois, voire plusieurs années. Au terme de cette phase de consolidation, l'information est gravée, accessible de façon robuste et fiable ; la phase de rappel forme la troisième étape principale de la mémoire.

Toutes ces phases sont essentielles à la construction de souvenirs bien ancrés et pertinents. Parmi

les étapes qui assurent une mémoire fiable, la phase de consolidation est essentielle. Celle-ci prend du temps, certainement plus d'une nuit. Or le fonctionnement cérébral varie avec l'alternance de l'éveil et du sommeil. Le sommeil apparaît comme une situation idéale pour la consolidation mnésique, car le cerveau, isolé du monde extérieur, aurait tout le loisir de travailler ses acquis récents. Il est donc logique de proposer que la mémorisation d'informations récemment apprises soit facilitée par le sommeil. Ce qui n'était encore, il y a peu, qu'une hypothèse a maintenant reçu l'appui de nombreux résultats expérimentaux, dont nous résumerons ici certains aspects sous la forme de réponses à six questions. Commençons par les faits qui suggèrent l'influence du sommeil sur la consolidation mnésique.

Quels sont les indices de l'influence du sommeil ?

La première observation d'un effet du sommeil sur la mémorisation est due au psychologue allemand Hermann Ebbinghaus (1850-1909). Il avait constaté avec étonnement et incrédulité que des listes de monosyllabes sans signification sont mieux remémorées si elles sont encodées – enregistrées – le soir, avant une période de sommeil, que le matin, avant une période d'éveil. Cette observation sera répétée plusieurs fois dans des protocoles expérimentaux qui tiennent compte du fait que la qualité de l'encodage et du rappel varierait entre le matin et le soir. L'amélioration



du rappel après une phase de sommeil a deux conséquences sur la mémorisation : non seulement les sujets se souviennent mieux des éléments de la liste, mais également de l'ordre dans lequel ils les ont appris.

Le sommeil renforcerait la trace mnésique et la rendrait résistante aux interférences. Ainsi la mémorisation d'une liste de mots est détériorée si, avant le rappel, une deuxième liste doit être apprise après 12 heures d'éveil. En revanche, la mémorisation de la première liste reste intacte si la deuxième liste est présentée après un délai de 12 heures incluant une période de sommeil nocturne. Ces résultats suggèrent que le sommeil consolide la trace mnésique initiale, la rendant résistante à une interférence. Quand les sujets refont la même expérience en restant éveillés tout le temps, la mémoire initiale n'est pas consolidée et reste sensible à la deuxième liste interférente.

Les souvenirs associés à une émotion forte sont souvent mieux remémorés que des événements neutres. La mémoire émotionnelle est également favorisée par le sommeil. Après l'encodage d'un événement ayant une connotation émotionnelle importante (une histoire dramatique), une privation de sommeil en fin de nuit en détériore le rappel quelques heures après. Cet effet persiste même lorsque le matériel est remémoré plusieurs années après l'événement, ce qui indique que la qualité du sommeil durant la nuit qui suit l'événement est essentielle pour l'encodage à long terme, et donc la remémoration.

Ainsi, le sommeil consolide la mémoire des éléments appris, mais ce n'est pas tout : certains

résultats expérimentaux indiquent que le sommeil favoriserait certains raisonnements, notamment la généralisation des acquis. Ainsi, l'apprentissage de règles simples (A est plus grand que B, B est plus grand que C, C est plus grand que D, D est plus grand que E) permet d'établir des inférences (B est plus grand que D ou B est plus grand que E) ; les inférences sont plus nombreuses après une période de sommeil qu'après une période équivalente d'éveil. De même, confrontés à la résolution d'un problème, des volontaires ont deux fois plus de chances de trouver la solution 12 heures après, à condition que cet intervalle de temps contienne une période de sommeil (comparés à des sujets qui n'auront pas pu dormir).

Une amélioration des savoir-faire

L'effet bénéfique du sommeil se manifeste également pour des apprentissages perceptifs ou moteurs. Dans ces deux cas, le sommeil améliore les savoir-faire nouvellement acquis lors d'un entraînement initial, sans pratique ultérieure. Ainsi, l'apprentissage de séquences motrices est une composante fondamentale d'activités très diverses comme écrire, dactylographier, jouer d'un instrument de musique, patiner, rouler à vélo, etc. La répétition d'une séquence digitale avec la main non dominante (par exemple 41324, 1 figurant l'index et 4 l'auriculaire) entraîne une accélération de l'exécution de la séquence lors de l'apprentissage initial. Après un délai de 12 heures (sans pratique durant ce

Une sieste, même de courte durée, permet de consolider les souvenirs acquis lors d'un apprentissage, par exemple, comme le montrent de nombreuses expériences réalisées auprès de sujets à qui l'on demande, notamment, de... dormir !

temps), la rapidité d'exécution s'accroît, si cet intervalle contient une phase de sommeil. Le même intervalle sans sommeil, qu'il survienne de nuit ou de jour, ne s'accompagne d'aucune amélioration de la performance. Le gain de performance observé après le sommeil suggère que la trace mnésique motrice a été traitée et améliorée durant le sommeil.

Après avoir résumé les résultats indiquant le rôle du sommeil dans la consolidation des souvenirs, abordons la deuxième question : les différentes phases de sommeil participent-elles à parts égales à la consolidation mnésique ?

Consolidation des souvenirs de « bonne qualité »

La question reste débattue. D'après les résultats les plus récents (parfois en contradiction avec d'autres plus anciens), le gain de performance observé après le sommeil pour certains apprentissages dits visuo-moteurs (on apprend certains nouveaux mouvements en observant quelqu'un faire ces mouvements) est proportionnel à la profondeur du sommeil lent. Rappelons que le sommeil est constitué de plusieurs phases, le sommeil lent (qui peut être léger ou profond) et le sommeil paradoxal. Le sommeil lent profond est caractérisé par des ondes cérébrales de grande amplitude et de basses fréquences.

Selon la théorie généralement admise, même si elle n'est pas encore démontrée, une succession ordonnée des phases de sommeil lent et paradoxal est requise pour une consolidation mnésique optimale. Par exemple, il suffit d'une sieste de 90 minutes pour observer un gain de performance lors d'une tâche d'apprentissage perceptif visuel. Le gain est plus important si la sieste comporte à la fois des phases de sommeil lent et des phases de sommeil paradoxal.

Ces résultats soulèvent la troisième question : est-il indispensable de dormir pour se souvenir ? Ce n'est pas ce que l'expérience nous enseigne : les insomniaques ne sont heureusement pas de grands amnésiques, bien que l'on ait récemment démontré que la qualité de leurs souvenirs est moins bonne que celles des bons dormeurs. À cet égard, il ne faut pas surestimer le rôle du sommeil dans les phénomènes de mémorisation. D'une part, pour des raisons qui nous échappent encore, il semble que la performance à certaines tâches ne nécessite aucune période de sommeil, un intervalle équivalent d'éveil s'accompagnant d'un gain de performance similaire. C'est le cas de tâches motrices simples, qui sont semble-t-il consolidées après quelques heures d'éveil.

D'autre part, les phénomènes de consolidation commencent à l'éveil, dès après l'apprentissage, avant que le sommeil ne survienne. On a montré par neuro-imagerie fonctionnelle qu'une trace mnésique se modifie déjà dans l'heure qui suit l'apprentissage d'un labyrinthe virtuel ou d'une séquence de mouvements. Ces phénomènes de consolidation à l'éveil sont encore à l'étude et leur importance ne doit pas être sous-estimée.

S'il n'est pas nécessaire de dormir pour se souvenir, est-ce suffisant ? Pour répondre à cette quatrième question, commençons par rappeler que les phénomènes de consolidation qui surviennent pendant le sommeil ne peuvent évidemment conduire à une trace mnésique robuste que si cette dernière est initialement de bonne qualité. Ainsi, certains volontaires soumis à l'apprentissage d'une séquence motrice ne parviennent pas à apprendre la tâche rapidement et n'atteignent pas le niveau de performance habituellement observé en fin d'entraînement. Dans ce cas, aucun gain de performance n'est observé après le sommeil. Ces résultats rappellent l'importance d'un bon encodage dans la création d'un souvenir. La répétition des phases d'entraînement et un encodage en profondeur du matériel sont, à l'instar d'une bonne hygiène des rythmes de veille et de sommeil, des gages d'une mémoire à long terme de bonne qualité.

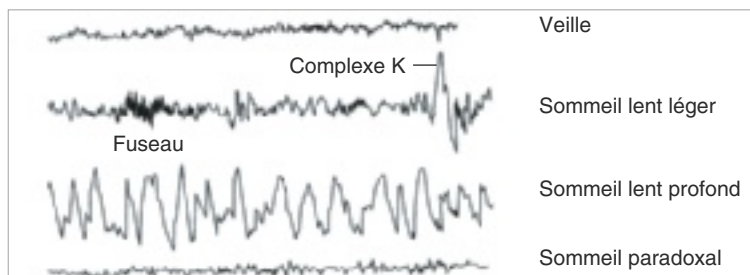
Le sommeil étant constitué de phases de sommeil lent, de sommeil paradoxal, mais aussi de rêves, se pose la cinquième question : les souvenirs apparaissent-ils dans les rêves ?

Le contenu des rêves n'est constitué que de matériel mémorisé, puisque pour produire la trame onirique, le cerveau ne peut utiliser que ce qu'il a préalablement encodé. On observe souvent que le contenu des rêves rassemble avant tout des représentations mentales évoquées la veille. Cependant, ces éléments apparaissent de manière disparate. Ils ne forment pas un rappel épisodique complet associant les faits à leur contexte comme c'est le cas durant l'éveil. À ce titre, le rêve ne peut être

Les différentes phases du sommeil

Le sommeil humain se compose de deux phases de sommeil principales, le sommeil lent et le sommeil paradoxal. Le sommeil lent est lui-même composé de sommeil lent léger et de sommeil lent profond, encore nommé sommeil à ondes lentes. Le sommeil lent léger se caractérise par des tracés électroencéphalographiques spécifiques (notamment des complexes K et des fuseaux). Les complexes K consistent en ondes de grande amplitude et annoncent les ondes lentes du sommeil profond. Les fuseaux se définissent comme des trains d'ondes dont l'enveloppe leur donne l'aspect de fuseaux. Le sommeil lent profond est caractérisé par la succession d'ondes de grande amplitude et de basses fréquences. Ces dernières sont un indicateur fiable du besoin de sommeil accumulé durant la veille.

Le sommeil paradoxal est caractérisé sur les tracés électroencéphalographiques par des rythmes rapides assez proches de ceux observés à l'éveil et par des mouvements oculaires rapides. Ces derniers lui ont valu le nom anglosaxon de REM sleep (*rapid eye movement sleep* ou sommeil à mouvements rapides des yeux). Ce stade de sommeil est aussi caractérisé par une atonie musculaire importante (les muscles sont relâchés), interrompue par de brusques sursauts musculaires. Le sommeil lent précède le sommeil paradoxal. Le cycle associant une phase de sommeil lent et de sommeil paradoxal se répète quatre à six fois au cours de la nuit. À mesure que la nuit avance, le sommeil lent s'allège alors que les phases de sommeil paradoxal s'allongent.



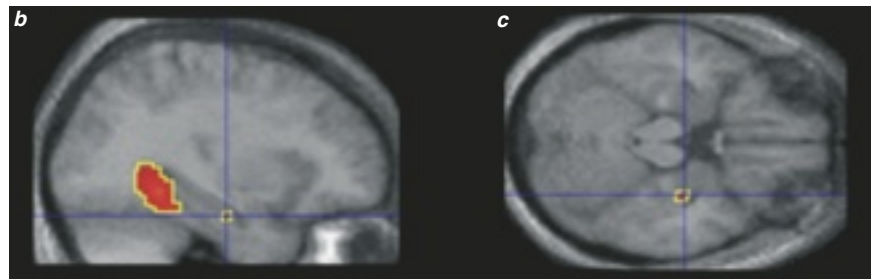
Observer la consolidation des souvenirs

Des volontaires s'entraînent à naviguer dans un labyrinthe virtuel et à y repérer des endroits spécifiques (a). Puis leur activité cérébrale est mesurée pendant le sommeil qui suit l'exploration. L'activité est enregistrée par tomographie par émission de positons. On constate une

activation du girus parahippocampique (en rouge) et de l'hippocampe (sous la croix) sur la vue de profil (b) et de dessus (c). L'hippocampe joue un rôle essentiel dans la mémoire.

Le lendemain, les expérimentateurs testent la capacité de navigation des sujets,

afin de s'assurer de la mémorisation du labyrinthe : plus l'activité de l'hippocampe pendant le sommeil qui suit l'entraînement spatial a été importante, meilleur est le gain de performance du sujet qui doit naviguer dans le labyrinthe après l'entraînement.



P. Maquet et al.

comparé au rappel d'un souvenir et ne semble pas intervenir dans la consolidation.

Enfin, abordons la sixième question : quels sont les mécanismes cellulaires de la consolidation pendant le sommeil ? Si l'influence bénéfique du sommeil sur la consolidation mnésique ne fait plus de doute, les mécanismes cellulaires qui expliquent ces effets restent débattus. Deux hypothèses principales sont actuellement avancées. Selon la première, des séquences de décharges neuronales similaires à celles observées lors de l'apprentissage sont répétées pendant le sommeil. Ces décharges neuronales spontanées, respectant un décours temporel et une séquence précise, renforceraient les connexions inter-neuronales et participeraient à engrammer profondément le souvenir dans les circuits corticaux.

La force des synapses recalibrée par le cerveau

Chez le rat, des séquences complètes de décharges ont été effectivement observées pendant le sommeil dans des populations neuronales de l'hippocampe et des cortex visuel et frontal. Elles reproduisent les activités enregistrées pendant un entraînement spatial préalable. Chez l'homme, on a montré que des régions cérébrales recrutées lors d'un apprentissage sont réactivées spontanément durant le sommeil qui suit. Ces répétitions de décharges participeraient à la consolidation progressive du souvenir dans les territoires corticaux, comme l'indiquent de récentes études d'imagerie chez l'homme (voir l'encadré ci-dessus). En effet, des régions hippocampiques et corticales ne sont recrutées lors du rappel de souvenirs que si les volontaires ont pu dormir normalement durant la nuit qui suit l'encodage. Les répétitions de séquences surviendraient préférentiellement durant le sommeil lent dont deux activités caractéristiques, les fuseaux et les ondes lentes, sont intimement associées aux phénomènes mnésiques. Par exemple, la densité des fuseaux du sommeil (voir l'encadré page ci-contre) augmente

après un apprentissage de listes de mots, et l'induction d'ondes lentes par stimulation électrique transcrânienne améliore leur mémorisation.

L'autre hypothèse repose sur des phénomènes de recalibration synaptique. L'apprentissage s'accompagnerait d'une potentialisation synaptique, c'est-à-dire d'un renforcement de certaines synapses. Le maintien à long terme d'un grand nombre de synapses renforcées, dites potentialisées, serait trop coûteux en termes de ressources énergétiques pour le cerveau, ce qui réduirait les ressources disponibles pour l'apprentissage. Le sommeil, en particulier le sommeil lent profond, s'accompagnerait d'un « recalibrage » de la « puissance synaptique » moyenne. En termes simplistes, imaginons que la « puissance » d'une synapse au repos soit égale à 100. Quand elle subit un renforcement à cause d'un apprentissage, elle passe à 120, tandis que la synapse voisine qui n'a pas été concernée par l'apprentissage reste à 100.

Le sommeil recalibrerait les puissances synaptiques de sorte que la puissance de la synapse renforcée passerait à 110, celle de la seconde synapse passant à 90. Une façon d'éviter une surconsommation d'énergie tout en gardant la trace de ce qui a été appris. En accord avec ces hypothèses, des éléments expérimentaux montrent qu'un apprentissage est effectivement associé à un sommeil localement plus profond dans des régions qui ont été soumises à un apprentissage. À l'inverse, quand on bloque un membre, le condamnant à un repos forcé, on constate un allègement du sommeil dans les aires cérébrales sensorimotrices correspondantes, c'est-à-dire impliquées dans le mouvement de ce membre et les sensations qui lui sont associées.

Loin d'être une période de quiescence cérébrale, le sommeil favorise le traitement des traces mnésiques fraîches et participe à leur consolidation. Ces données expérimentales devraient nous convaincre de considérer avec prudence la réduction du temps de sommeil que nous nous imposons trop volontiers par des activités professionnelles ou de loisir. ◆

Bibliographie

- J. BORN, B. RASCH et S. GAIS, *Sleep to remember*, in *Neuroscientist*, vol. 12, pp. 410-424, 2006.
- G. TONONI et C. CIRELLI, *Sleep function and synaptic homeostasis*, in *Sleep Med. Rev.*, vol. 10, pp. 49-62, 2006.
- Sleep and Brain Plasticity*, sous la direction de P. MAQUET, C. SMITH, et R. STICKGOLD, Oxford University Press, 2003.

Pierre MAQUET est directeur de recherches FNRS, au Centre de recherches du cyclotron, Université de Liège, Belgique.