UNIVERSITE DES SCIENCES ET TECHNIQUES DE LILLE

50376
1974
51

50376
1974
51

THESE DE TROISIEME CYCLE

PHYSIOLOGIE ANIMALE

(Psychophysiologie)

présentée par

Francine CIANCIA

ETUDE, CHEZ LE CHAT, DE LA REACTIVITE AUX STIMULI SONORES EN FONCTION DES NIVEAUX DE VIGILANCE: ROLE DE LA SIGNIFICATION

BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE Section de SCIENCES LILLE

UNIVERSITE DES SC. ET TECHN. BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE LILLE

Soutenue le 24 Mai 1974

devant la Commission d'Examen

MM.	COQUERY	Président
	BLOCH	Rapporteur
	PERTUZON	Examinateur
	ROY	Examinateur

Travail réalisé au Laboratoire de Psychophysiologie

Université des Sciences et Techniques, Lille.

Monsieur le Professeur BLOCH a bien voulu m'accueillir dans son laboratoire et c'est sous sa direction que j'ai entrepris ce travail. Je le remercie sincèrement des facilités qu'il m'a accordées tout au long de mes recherches et de la bienveillance dont il ne s'est jamais départi à mon égard.

Avec beaucoup de patience et de gentillesse, Marie-Claire LEISINGER-TRIGONA m'a initiée aux techniques d'opération et d'enregistrement du chat en préparation chronique. Elle a consenti à ce que les résultats de recherches communes encore inédits, figurent dans ces pages. Qu'elle trouve ici l'expression de ma profonde sympathie.

Monsieur le Professeur COQUERY m'a apporté une aide précieuse lors de l'élaboration finale de ce mémoire et notamment pour la discussion des résultats, leur formulation et leur mise en pages. J'ai pu apprécier sa compétence efficace et sa disponibilité de tous les instants. Qu'il me soit permis de lui exprimer toute ma gratitude.

Jean-Claude ROY m'a accordé le soutien amical de ses critiques et de ses conseils. Je l'en remercie vivement.

Je tiens aussi à remercier Monsieur PERTUZON qui a bien voulu examiner et juger cette thèse.

Je ne pouvais, de même, présenter ce travail sans remercier particulièrement :

Alain BRADEFER, qui a toujours mis à ma disposition cette poigne... d'acier qui lui permet de dompter gentiment les animaux les plus rebelles. Sans lui, le conditionnement de certains chats eût sans doute été impossible.

Gérard DUTRIEUX qui a mis au point une partie de l'appareillage utilisé et qui a souvent interrompu, de bonne grâce, le cours de son travail lorsqu'un incident technique impromptu venait entraver le déroulement de mes expériences.

Monique BECUE et Christine COUSSEMAEKER qui n'ont ménagé ni leur temps ni leurs soins à l'illustration et la dactylographie de ce mémoire.

Bernard DELERM, Christine DESCAMPS et Gérard SCHMALTZ qui m'ont entourée constamment de leur sympathie.

SOMMAIRE

page

INTRODUCTION 1

I ETUDES CHEZ L'HOMME 1

A - Le problème des stimuli éveillants. 1

B - Les possibilités de conditionnement au cours du sommeil. 4

II ETUDES CHEZ L'ANIMAL 8

A - Le conditionnement au cours du sommeil 8

B - Le devenir dans le sommeil de la signification attachée à un stimulus durant la veille. 10

III CONSERVATION DE LA SIGNIFICATION D'UN STIMULUS AU COURS DU SOMMEIL : NOUVELLE APPROCHE DU PROBLEME 12

CHAPITRE I

TECHNIQUES

I POPULATION EXPERIMENTALE 13

II IMPLANTATION DES ELECTRODES 13

III ENREGISTREMENT 14

IV STIMULATIONS 15

CHAPITRE II

EVOLUTION DES SEUILS DE DECLENCHEMENT DES RED PAR UN STIMULUS SONORE AU COURS DU CYCLE VEILLE - SOMMEIL

I RAPPELS HISTORIQUES 17

II METHODES 20

A - Critères de réponse. 20

B - Détermination du seuil. 20

C - Comparaison des seuils. 22

III RESULTATS 22

A - Définition des stades de vigilance. 22

a) La veille. 22

b) La somnolence. 24

c) Le sommeil lent. 24

d) Le sommeil paradoxal 24

B - Seuils de déclenchement des RED par stimulation sonore. 24

IV DISCUSSION 28

A - L'élévation des seuils au cours du SP. 28

B - La variabilité des seuils instantanés. 30

a) Durant la veille. 30

b) Durant le SP. 31

CHAPITRE III

MODIFICATION DE L'EFFICACITE D'UN STIMULUS SONORE AU COURS DU SOMMEIL PAR CONDITIONNEMENT PREALABLE DANS LA VEILLE

I INTRODUCTION 35

II METHODES 36

A - Détermination du seuil de déclenchement des RED dans la veille. 36

B - Habituation et désensibilisation. 37

C - Le conditionnement. 38

D - La différenciation. 43

E - Définition des stades de vigilance. 43

F - Traitement des résultats. 44

III RESULTATS 44

A - Habituation et désensibilisation. 44

B - Conditionnement. 44

C - Discrimination. 46

a) Fréquence globale des réponses à S^+ et S^-. 46

b) L'évolution temporelle de la discrimination. 50

IV DISCUSSION 61

A - Variabilité interindividuelle des résultats. 62

a) La durée de la phase d'habituation et de désensibilisation. 62

1 - L'intensité du stimulus sonore. 62

2 - L'introduction du choc électrique dans la série des stimulus sonores. 63

b) Les variations individuelles de la durée de la phase d'habituation. 63

c) Relations entre la durée de l'habituation et la durée du conditionnement. 64

d) La différenciation. 64

1 - Evolution dans la veille du pourcentage de réponses à S^-. 64

2 - Différences individuelles du pouvoir discriminatif dans le sommeil. 66

B - Constance interindividuelle des résultats. 67

a) Conditionnement et seuils d'évocation des RED à S^+. 68

b) Conditionnement et seuils d'évocation des RED à S^- 69

CHAPITRE IV

DISCUSSION ET CONCLUSIONS GENERALES

I RAPPEL DES PRINCIPAUX RESULTATS 71

II HABITUATION ET REACTIVITE RETICULAIRE 73

III MODIFICATIONS DES POTENTIELS EVOQUES DURANT LE CONDITIONNEMENT 74

IV LA TRANSMISSION SENSORIELLE DANS LES VOIES AUDITIVES 75

A - Modulation des informations auditives dans la veille attentive. 76

B - Modulation des informations auditives dans le SII et le SP. 77

V LA REACTIVITE DE LA FORMATION RETICULAIRE AUX MESSAGES AUDITIFS 78

A - Activité des unités réticulaires au cours du cycle veille - sommeil. 78

B - Réactivité réticulaire au cours du cycle veille - sommeil. 79

RESUME 83

BIBLIOGRAPHIE 85

INTRODUCTION

I ETUDES CHEZ L'HOMME

A - Le problème des stimuli éveillants.

Dès 1830, le physiologiste Burdach faisait remarquer que, pendant son sommeil, l'homme est capable de classer en importantes et non importantes les stimulations de son environnement : "Le psychisme s'isole pendant le sommeil ... toutefois ... nous ne sommes pas éveillés par la simple intensité de l'impression, mais par sa relation au psychisme ; un mot quelconque ne tire pas le dormeur de son sommeil, mais appelé par son nom ce dernier s'éveille ... La mère est réveillée par le plus léger bruit de son enfant ... ainsi le psychisme différencie les sensations pendant le sommeil ... Nous pouvons être éveillés par l'absence d'un stimulus sensoriel si une signification importante lui est attachée : le meunier s'éveille quand le moulin s'arrête". (cité par Oswald et al. , 1960).

En utilisant l'électroencéphalogramme (EEG), Oswald (1958) a pu montrer chez l'homme qu'un son de 690 Hz, rendu significatif par conditionnement, provoque durant le sommeil l'apparition de complexes K tandis qu'à intensité égale, des sons de fréquence différente, non renforcés durant le veille, ne perturbent pas le tracé.

Les expériences ultérieures de Granda et Hammack (1961) et de Beh et Barrat (1965) vinrent confirmer les résultats d'Oswald.

Beh et Barrat donnent dans la veille une signification à un son neutre de 500 Hz en l'associant à un choc électrique. Ils le présentent en alternance avec un son de 300 Hz jamais renforcé. En prenant comme réponse positive l'apparition d'un complexe K dans le stade II du sommeil, ils montrent que les réponses aux sons de 500 Hz sont plus nombreuses que pour des sons de 300 Hz.
Les sujets de Granda et Hammack apprennent à éviter un choc électrique en pressant une clef. La réponse motrice est obtenue dans tous les stades du sommeil, plus facilement cependant durant le stade I ; les auteurs ne font pas mention du sommeil paradoxal (SP).

En 1967, Mordkoff d'une part, Schicht et al. d'autre part, dans des expériences similaires, enregistrent en outre la réponse électrodermale (RED), le rythme cardiaque, la réponse pléthysmographique et la respiration.
Le premier auteur ne trouve aucune réponse conditionnée dans les stades IV et paradoxal. Dans le stade II, le pourcentage des réponses aux sons neutre ou significatif n'est différent que chez quatre des sept sujets.
Schicht et al. ne relèvent aucune différence significative entre les réponses au stimulus conditionnel (SC) ou au stimulus neutre (SN) dans les stades II et paradoxal ; dans le stade IV au contraire, la discrimination est conservée.
Enfin Williams et al. (1966) relevant le pourcentage de réponses motrices à un stimulus sonore signifiant le trouvent sensiblement égal dans le stade paradoxal au pourcentage recueilli lors du sommeil à ondes lentes.

A l'inverse des expériences précédentes, les travaux de Oswald et al. (1960) et de Frazier et al. (1968) ne s'appuient pas sur un conditionnement préalable dans la veille pour donner une signification à un stimulus ; ils testent directement dans le sommeil des stimuli dits signifiants ou neutres.

Recherchant chez des sujets endormis la capacité différentielle à répondre à leur prénom introduit dans une liste d'autres prénoms, ces auteurs n'arrivent pas aux mêmes conclusions. Oswald trouve que ses sujets respectent la consigne donnée dans la veille (fermer le poing à la perception de leur prénom), et que même si la réponse motrice est absente, le complexe K enregistré est toujours plus ample que celui qu'entraine la présentation des autres prénoms. Frazier ne rapporte aucune différence entre les complexes K. Toutefois, il note que les réponses cardiovasculaires du sujet sont constamment plus grandes lorsque le prénom présenté est le sien.

Parallèlement à ces recherches sur la conservation du pouvoir discriminatif d'un sujet vis-à-vis d'un stimulus à charge émotionnelle, il faut rappeler les travaux consacrés aux effets éveillants d'un stimulus nouveau.

Sans présenter de résultats qui la confirment ou l'infirment, Loomis et al. (1937) émettent l'hypothèse que le pouvoir éveillant d'un stimulus tient dans sa nouveauté plus que dans sa signification biologique ou conditionnée. Zung et Wilson (1961) se sont attachés à tester cette affirmation. Ils montrent que des bruits peu répandus (bruits de gongs chinois, de cornemuses, de rugissements de lion, de tirs d'artillerie) n'ont pas plus d'effets sur le sujet que d'autres bruits plus familiers (démarrage de voiture, sonnerie de téléphone, passage d'avion), et cela dans tous les stades de sommeil (I à IV). Mais ils démontrent à nouveau que des sujets motivés par simple recommandation, dans la veille, à prêter attention à tel stimulus plutôt qu'à tel autre, discriminent mieux le stimulus pertinent que le stimulus non pertinent. Toutefois, dans le stade IV, la discrimination ne se fait plus : la fréquence des réponses à l'un et à l'autre est comparable.

Tous ces résultats établissent sans aucun doute que lors de certains stades de sommeil, sur lesquels l'unanimité n'est pas faite, l'Homme filtre les informations en provenance de l'extérieur et ne

répond qu'aux plus significatives pour lui à ce moment là. Il ressort également de ces études que les mécanismes qui continuent pendant le sommeil d'opérer le tri des informations ont été développés lors de la veille.

Les auteurs dont les résultats viennent d'être exposés pensent donc implicitement que le système perceptif qui agit pendant le sommeil est resté efficace parce qu'il a été préalablement conditionné dans la veille (Svyadoshch, 1940, cité par Williams, 1973). D'autres auteurs, par contre, font l'hypothèse que tous les processus d'information (entrée, codage, transmission, stockage) peuvent se développer dans le sommeil : c'est donc à l'établissement d'un conditionnement chez l'organisme endormi qu'ils s'intéressent.

B - Les possibilités de conditionnement au cours du sommeil.

On peut partager en deux époques les études sur le conditionnement dans le sommeil chez l'Homme.

La première est antérieure à la revue critique "Learning during sleep" de Simon et Emmons (1955) dans laquelle ces deux auteurs montrent sans peine que tous les résultats considérés comme positifs à cette date, ou bien ne sont que publicitaires, ou bien ne résistent pas, en tout cas, à une critique élaborée. Ils reprochent, à juste titre, aux auteurs de ces "conditionnements" de ne pas avoir utilisé de groupe contrôle, d'avoir eu peu de sujets et de s'être contentés d'observations cliniques. Mais la critique méthodologique la plus importante qu'ils leur adressent s'appuie sur l'absence de critères du sommeil. En effet, se contenter de demander aux sujets, après l'expérience, s'ils étaient réveillés pendant la session expérimentale, c'est faire confiance à leur seule introspection. Leur donner pour consigne d'appuyer sur un bouton quand ils se réveillent, c'est faire l'hypothèse que la

perception qui peut avoir lieu dans un sommeil léger ira de pair avec la réponse motrice prescrite. Enfin prendre comme critère d'éveil les mouvements du sujet, c'est établir un parallèle constant mais inadéquat entre la veille et le mouvement d'une part, le sommeil et l'immobilité d'autre part. Seul le critère EEG permet donc la validation des expérimentations menées pendant le sommeil et leur prise en considération.

Cette critique radicale de Simon et Emmons fut définitive ; aussi Beh et Barrat (1965) puis Weinberg (1966) utilisent-ils l'EEG lors de leurs recherches sur le conditionnement dans le sommeil.

Beh et Barrat rapportent, trop brièvement à notre avis, une expérience de conditionnement dans la phase II d'un sommeil provoqué par injection d'hydrate de chloral : les sujets semblent acquérir, dans le sommeil, une réponse K conditionnée à un son. Dans la veille, ils répondent à ce même stimulus par un blocage du rythme alpha. Cette réponse est pour les auteurs l'assurance qu'un conditionnement a bien été établi dans le sommeil. Nous pensons toutefois qu'elle peut être tout simplement le reflet du rétablissement dans la veille d'une réponse d'orientation inconditionnée.

Les sujets de Weinberg apprennent, dans les stades II à IV, une discrimination simple. Ils doivent presser une clef à la présentation d'un stimulus sonore pour recevoir une somme d'environ un demi-dollar, tandis qu'on leur demande de ne pas bouger lors d'un autre son. Si la discrimination semble acquise, il faut remarquer avec McDonald (1966) que les sujets mettent un à trois mois à raison de deux à quatre nuits par semaine pour la maîtriser et qu'aucun contrôle, qu'aucune information, ne sont fournis sur l'activité des sujets en dehors des expériences. De plus, Weinberg donne à ses sujets, dans la veille, des consignes très précises. Il leur fait entendre la fréquence sonore à laquelle ils devront répondre sous peine non seulement de ne pas recevoir

d'argent, mais encore d'être soumis à une sonnerie très forte donc aversive (cette sonnerie est aussi présentée dans la veille). Aussi nous pouvons légitimement admettre que l'association stimulus sonore - non réponse - sonnerie s'est faite dans la veille et que les réponses des sujets dans le sommeil sont, de fait, des réponses à un stimulus déjà signifiant. Les résultats de Weinberg montrent d'ailleurs que deux sujets sur cinq réussissent la discrimination dès les dix premiers essais.

Excepté ces deux expériences, qui prêtent à de nombreuses critiques, la possibilité de l'acquisition d'un conditionnement dans le sommeil n'a jamais pu être démontrée. Bien au contraire, des recherches récentes mettent l'accent, comme Emmons et Simon en 1956, sur la corrélation positive entre l'acquisition d'un conditionnement et le pourcentage de rythme alpha enregistré sur l'EEG.

En effet, les stimuli verbaux présentés par Tani et Yoshii (1970) ou par Bruce et al. (1970) à des sujets dont l'EEG présente les signes d'un sommeil profond (stade IV), ne sont pas appris. Par contre, si le rythme alpha est induit par la stimulation ou si les mots sont répétés durant l'apparition de l'alpha, un conditionnement est distinctement observé.

Lehmann et Koukkou (1971) notent également que des phrases prononcées à des sujets en phase IV sont d'autant mieux évoquées lors de la veille qu'elles ont été suivies plus longuement d'une activation de l'électroencéphalogramme, c'est-à-dire d'un retour du rythme alpha.

Enfin, McDonald (1966) ne contredit pas les auteurs précédents quand il montre que dans le sommeil léger (stade I), les sujets n'apprennent pas un conditionnement classique simple.

Nous venons de voir que le conditionnement et sa conservation donnent lieu, chez l'Homme, à deux thèses qui s'affrontent depuis des années et essaient de prouver, l'une que le conditionnement dans le

sommeil est possible, l'autre, qui compte le plus d'adeptes, qu'il ne l'est pas.

Un troisième abord du problème risque de mettre les protagonistes d'accord. Il tend à montrer, et semble y parvenir, qu'un conditionnement peut prendre place dans un stade de sommeil, mais qu'il n'est pas possible de le tester dans la veille, puisque le transfert ne s'opère pas entre les deux stades. Les auteurs de ces recherches parlent, comme Overton (1973) de phénomène de dissociation ("state-dependent effect") semblable à celui que présente l'individu qui, sous drogue ou en état d'ébriété, est capable d'un apprentissage qu'il ne pourra reproduire à l'état normal.

Ainsi Evans et al. (1970) montrent que des suggestions verbales comprenant des mots-clefs, administrées à un sujet pendant le stade paradoxal, provoquent les réponses comportementales recommandées. Cependant, une fois éveillé, l'individu ne se souvient pas des réponses motrices correspondants aux mots-clefs prononcés lors du sommeil. Par contre, le lendemain, voire cinq mois plus tard, il est à nouveau en mesure, dans le stade considéré, de donner les réponses correctes aux mots appropriés. Les auteurs enregistrent l'EEG durant toute l'expérience. Leurs conclusions semblent donner raison à ceux qui pensent qu'un apprentissage est possible dans le sommeil mais elles soulignent aussi que le transfert de cet apprentissage ne s'effectue pas dans la veille. Elles décevront à coup sûr les fanatiques du rendement, les obsédés du temps perdu qui espèreront de moins en moins en une utilisation "rationnelle" du temps de sommeil. Encore que le phénomène de dissociation dans le sommeil puisse un jour être "exploité" au même titre que les effets de dissociation sous drogue ; les expériences artistiques sous hallucinogènes ne se comptent plus, de Rimbaud ("Je est un autre") à Henri Michaux et la mescaline.

II ETUDES CHEZ L'ANIMAL

Chez l'animal comme chez l'Homme et à propos de l'étude de la conservation de la signification d'un stimulus, deux sortes d'expériences se sont développées. Les premières cherchent à établir un conditionnement dans le sommeil, les secondes testent dans le sommeil un conditionnement établi dans la veille et qui, de ce fait, a donné au stimulus conditionnel une charge affective.

L'étude d'Izquierdo et al. (1965) qui se range dans la première catégorie retiendra tout d'abord notre attention. En passant en revue les recherches classées dans la seconde rubrique, nous nous attarderons plus longuement sur celles de Buendia et al. (1963).
La critique de ces deux expériences permettra d'expliquer le plan expérimental que nous avons adopté dans l'expérimentation que présente le chapître III.

A - Le conditionnement au cours du sommeil.

Izquierdo et al. sont les seuls, à notre connaissance, à avoir abordé, chez l'animal, le problème du conditionnement dans le sommeil. Leur expérience est particulièrement intéressante ; elle est en effet menée de façon ingénieuse et les problèmes méthodologiques qu'elle soulève sont discutés point par point.

Les auteurs établissent chez le Chat, pendant la phase de sommeil lent (S II), un conditionnement instrumental de trace. Un son initialement neutre est renforcé par un choc électrique sous-cutané qui provoque une désynchronisation du tracé électrocorticographique.

Cependant, dans le cas où une activation corticale se manifeste dans l'intervalle silencieux (1 à 32 s selon les chats) ménagé entre le son et le choc, le stimulus renforçateur n'est pas délivré. En quelque sorte, c'est une punition que reçoit l'animal parce qu'il ne s'est pas éveillé au son.

L'expérience comprend trois parties : un conditionnement de la réponse d'activation, une extinction, et enfin un renforcement de cette même réponse. Les résultats montrent sans doute aucun que les trois phénomènes s'établissent dans le S II : le pourcentage des réponses au son augmente jusqu'à l'atteinte d'un plateau, la procédure d'extinction amène l'animal à une réactivité nulle, enfin, la rapidité de rétablissement de la réaction de désynchronisation corticale lors des liaisons renouvelées entre le son et le choc électrique montre à l'évidence que la phase de renforcement a bien lieu.

Cependant, les auteurs nient que l'apprentissage se soit installé pendant le sommeil. Ils pensent et démontrent de façon irréfutable que la première association son-choc électrique s'est établie dans la veille. Un apprentissage positif ne peut donc, affirment-ils, prendre naissance dans le stade II. Ils estiment par contre qu'une extinction est réalisable dans le sommeil à ondes lentes et dans le SP.

Nous n'avons rien à objecter, à l'heure actuelle, à leurs conclusions quant à la possibilité d'un apprentissage "négatif" dans le S II, mais leurs résultats concernant le SP nous amènent à quelques remarques importantes :

- Notons d'abord que deux chats seulement ont subi une extinction dans le SP.

- Les sons ont été présentés de façon massée puisque 29 stimulations ont été délivrées en une seule période de SP (le son dure cinq secondes et l'intervalle silencieux test est fixé à une ou deux secondes selon les chats). Or, d'une part, les phases de SP durent moins de 8 à 12 mn chez le Chat (Hennevin et Leconte, 1971) et, d'autre part,

la présentation des sons de façon si rapprochée semble conduire plus facilement à une habituation (Firth, 1973).

- Dans le SP les seuils sensoriels sont très fluctuants et ils augmentent énormément pendant les mouvements rapides des yeux (Hodes et Suzuki, 1965 ; Trigona et al., 1968).

Compte tenu du plan expérimental adopté par Izquierdo et al., l'extinction dans le SP ne nous semble donc pas prouvée. Nous regrettons par ailleurs que les auteurs n'aient pas essayé de voir, après l'atteinte du critère de conditionnement dans le sommeil, quelle était, dans la veille, la réaction de l'animal au son conditionnel.

B - Le devenir dans le sommeil de la signification attachée à un stimulus durant la veille.

Rowland (1957) chez le Chat, et Matsumoto (1968) chez le Chien, ont montré qu'un conditionnement acquis dans la veille est conservé jusque dans le S II. Rowland ne fait pas mention du SP, mais Matsumoto note que dans ce stade, la réaction conditionnelle (réflexe salivaire à un son de 500 Hz) n'est plus observée.

Siegel et Langley (1965), Van Twyver et Garrett (1972), remarquent, les premiers chez le Chat, les seconds chez le Rat, que les seuils d'éveil sont, dans le S II et dans le SP, plus bas pour un son signifiant que pour un son neutre et, en outre, que les seuils à un son signifiant sont plus bas dans le S II que dans le SP.

Leurs résultats sont semblables à ceux de Buendia et al. (1962, 1963) qui étudient l'évolution des réactions d'un chat à un son "positif" (S^+) et à un son "négatif (S^-) : le son "positif" est rendu signifiant par conditionnement dans la veille ; le son "négatif" n'a jamais été suivi d'un renforcement.

Les animaux subissent dans la veille un conditionnement classique ou un conditionnement instrumental. Dans le premier cas, le stimulus

absolu est une stimulation électrique de la substance grise du mésencéphale ; dans le second, le renforcement est un choc électrique sous-cutané : il succède au son si l'animal n'a pas donné une réponse comportementale déterminée, extraite du registre naturel de ses manifestations au choc : miaulements, élévation de la tête, etc...

Une fois le conditionnement établi, les chats sont testés dans tous les stades du sommeil. La réaction prise alors comme réponse positive au son signifiant est une activation de l'électrocorticogramme. Les résultats montrent que :

- La généralisation de la réponse s'établit pour des stimuli sonores proches de 5000 Hz : la réponse est la même, qu'il s'agisse d'une réaction comportementale ou d'une désynchronisation corticale, pour une fréquence de 5100 Hz, mais sa force est d'autant moindre que la fréquence présentée à l'animal s'éloigne de celle du son positif.

- Dans le S II, le pourcentage de réponses au son négatif baisse fortement (de 40 à 13 %) jusqu'à parfois devenir nul ; il y a par contre peu de changement par rapport à la veille dans le pourcentage de réponses au son positif.

- Durant le SP, les animaux ne réagissent plus au son négatif et donnent seulement 10 % de réponses au son positif.

Les résultats et les critiques des expériences d'Izquierdo et al. (1965) et de Buendia et al. (1963) nous permettent de formuler les conclusions suivantes :

- L'étude, chez le Chat, de la conservation d'un pouvoir discriminatif dans le sommeil doit, pour être moins critiquable, partir d'un conditionnement et d'une discrimination réalisés dans la veille.

- Pour établir chez l'animal vigile une différenciation entre un stimulus neutre et un stimulus signifiant sans introduire de biais dans l'expérience, il faut que les deux stimuli aient, au départ, la même facilité à déclencher la réponse prise comme critère.

III CONSERVATION DE LA SIGNIFICATION D'UN STIMULUS AU COURS DU SOMMEIL : NOUVELLE APPROCHE DU PROBLEME.

Compte tenu de ces conclusions, il nous a paru intéressant de reprendre l'étude du maintien de la signification d'un stimulus durant le sommeil. Nous nous sommes donc attaché à étudier, chez le Chat, la persistance au cours du sommeil des réponses à un stimulus rendu signifiant par conditionnement à l'état vigile. A chaque niveau de vigilance, nous avons comparé le pourcentage des réponses obtenues à un stimulus alertant au pourcentage des réponses provoquées par un stimulus neutre. Nous avons retenu comme stimuli neutre et signifiant des sons de fréquence différente (respectivement 450 Hz et 5000 Hz) mais d'une intensité telle qu'ils évoquent, dans la veille, le même pourcentage des réponses que nous avons choisies comme test, les RED. Cet indice nous a semblé en effet le plus approprié à ce type d'expérimentation : il permet, nous le verrons, de tester la réactivité de l'animal sans provoquer chez lui d'éveil cortical ou de réponse comportementale.

Le problème de la conservation de la signification d'un stimulus au cours du sommeil sera abordé dans la troisième partie de ce travail. Auparavant, il convient d'examiner la validité de l'indice que nous avons choisi. La deuxième partie sera donc consacrée à l'étude de l'évolution des seuils de déclenchement des RED par une stimulation sonore au cours des différentes phases du sommeil.

CHAPITRE I

TECHNIQUES

I POPULATION EXPERIMENTALE

Nous avons utilisé neuf chats adultes pour nos expériences. Les données relatives au seuil de déclenchement des réponses électrodermales ont été obtenues sur cinq chats. L'étude de la conservation d'une discrimination au cours du sommeil a été réalisée sur quatre chats.

II IMPLANTATION DES ELECTRODES

L'implantation des électrodes de stimulation et d'enregistrement est réalisée dans des conditions stériles, sous anesthésie au chloralose (40 mg/kg). Si, pendant la manipulation, l'animal montre des signes de réveil, de légères doses de Nembutal (20 à 30 mg/kg) lui sont administrées.

Au cours de l'intervention, quatre boules d'argent sont déposées au contact de la dure-mère sur les cortex visuel et auditif. Ces électrodes permettent l'enregistrement de l'électrocorticogramme (ECoG).

Le recueil de l'électromyographie (EMG) des muscles de la nuque est assuré par deux fils en palladium-argent dont les extrémités

sont hélicoïdales. Ils sont insérés dans les muscles extenseurs de la nuque. L'expérience a montré que ces électrodes sont solidement ancrées à demeure de sorte que l'EMG enregistré pendant quelques mois est, d'un jour à l'autre, stable et fidèle.
L'électrooculogramme (EOG) est recueilli chez tous les animaux grâce à deux petites vis fixées dans l'os de part et d'autre de l'orbite, dans le plan horizontal.
Dans la procédure de conditionnement que nous rapporterons ultérieurement, nous avons utilisé comme stimulus inconditionnel la stimulation électrique du nerf radial. A cet effet, le nerf est entouré d'une électrode tubulaire de type Sherrington. Les fils de stimulation sont remontés par voie sous-cutanée le long de la patte de l'animal jusqu'aux prises miniatures sur lesquelles sont aussi soudées les électrodes de recueil de l'ECoG, de l'EMG et de l'EOG.
Une résine acrylique permet, en dernier lieu, de fixer solidement les électrodes et les prises sur l'os préalablement séché du crâne de l'animal.

III ENREGISTREMENT

Lors des sessions expérimentales, le chat est placé dans une cage insonorisée où il peut être observé grâce à un dispositif de télévision en circuit fermé.

Les indices électrophysiologiques (ECoG, EMG, EOG, RED) ainsi que les signaux des stimulations sonores et électriques sont enregistrés sur un polygraphe ; la constante de temps des amplificateurs est réglée en fonction de la fréquence des phénomènes enregistrés (3 secondes pour la RED, 0,3 seconde pour l'ECoG, 0,1 seconde pour l'EOG).

La réponse électrodermale est recueillie au niveau des coussinets plantaires postérieurs du chat. Elle est enregistrée sous forme de variations transitoires du potentiel cutané (effet Tarchanoff). L'électrode active, en argent chloruré, est maintenue au centre d'une cupule de caoutchouc. L'électrode de référence est un fil souple isolé dont l'extrémité dénudée est enfoncée, grâce à une aiguille hypodermique, sous la peau de l'animal, juste au-dessous du coussinet plantaire.

Les chats supportent difficilement l'électrode au contact des coussinets. Aussi cette réponse a été généralement enregistrée sur des animaux maintenus en contention rigide (Wickens et al., 1961) ou légère (Wilcott, 1969). Mais nous avons pu, en choisissant des animaux calmes et en leur faisant subir un dressage avant toute mise en route de l'expérience, amener les chats à tolérer les électrodes. L'électrodermogramme (EDG) peut être ainsi enregistré sur l'animal libre, dans tous les stades de vigilance.

La latence des RED est donnée directement par affichage sur un chronomètre électronique. Le début du comptage est commandé par la fin du stimulus sonore. Il est arrêté par un trigger de Schmitt qui, précédé d'une cellule de différenciation, permet de ne prendre en compte que les RED présentant un front de montée suffisamment rapide et une amplitude convenable.

IV STIMULATIONS

Les stimulations sonores sont des sons de fréquence pure provenant d'un générateur à basse fréquence. Elles sont délivrées par l'intermédiaire de haut-parleurs situés aux quatre coins supérieurs de la cage et inclinés à 45° en direction de l'animal. Ce dispositif permet une répartition régulière des sons dans la cage. L'intensité des sons varie dans une gamme de 120 db, grâce à un atténuateur.

Dans la première partie de l'expérimentation, les RED ont été déclenchées par des stimuli sonores d'une fréquence de 1000 ou 450 Hz. Les stimulations d'une durée de deux secondes sont données à des intervalles irréguliers, jamais inférieurs à une minute.
Dans la seconde partie de l'expérience, les sons à discriminer ont une fréquence de 5000 Hz (son positif, S^+, associé dans la veille pendant toute l'expérience de conditionnement et de discrimination à un choc électrique) ou de 450 Hz (son négatif, S^-, jamais renforcé).

Les stimulations électriques du nerf radial sont constituées d'un choc rectangulaire unique d'une durée de 4 ms délivré au moyen d'une unité d'isolement à haute fréquence.

CHAPITRE II

-=-=-=-=-=-=-=-

EVOLUTION DES SEUILS DE DECLENCHEMENT DES RED PAR UN STIMULUS SONORE AU COURS DU CYCLE VEILLE - SOMMEIL

==========

I RAPPELS HISTORIQUES

Chez l'Homme, Williams et al. (1964), Corvalan et al. (1970) avec des stimulations auditives, Okuma et al. (1966) avec des flasches, Pisano et al. (1966) à l'aide de stimulations électriques douloureuses de la peau, trouvent que les seuils d'éveils électroencéphalographiques ou comportementaux s'élèvent quand le sujet testé passe du stade de sommeil léger caractérisé par un rythme alpha discontinu (stade I) au stade de sommeil à ondes delta, amples et de fréquence basse (stade IV).

Les résultats obtenus chez le Chat (Benoit et Bloch, 1960 ; Hubel, 1960 ; Jouvet, 1962), chez le Lapin (Faure, 1965), chez le Rat (Roldan et al, 1963 ; Dillon et Webb, 1965), chez le Macaque (Pollack et al. , 1967) sont semblables aux résultats obtenus chez l'Homme : le sommeil à ondes lentes est plus profond que le sommeil à fuseaux. Quant au SP, il apparait encore plus profond si l'on en juge par l'intensité des stimulations requises pour obtenir une réaction déterminée.

Ces recherches sur l'évolution de l'excitabilité centrale au cours du cycle veille - sommeil se fondent sur un critère d'éveil électro-encéphalographique ou comportemental. Or, une démarche expérimentale

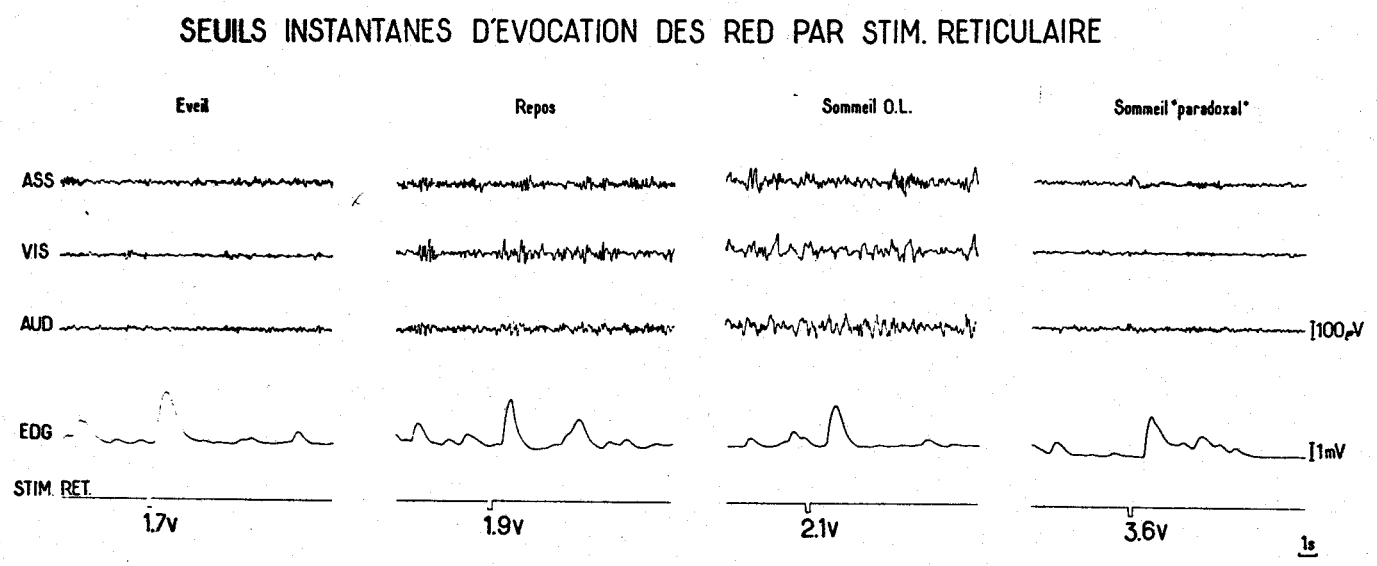


Figure 1 : Seuils instantanés d'évocation des RED par stimulation réticulaire.

Noter que le seuil d'évocation des RED est inférieur au seuil d'éveil cortical.

(d'après Roy, 1971, document non publié).

BUS LILLE

qui, à chaque stimulation, cherche à éveiller le sujet, interfère nécessairement avec le déroulement normal de la succession des différentes phases électroencéphalographiques. De plus, une telle procédure alourdit les sessions expérimentales puisqu'il est nécessaire d'attendre, après chaque stimulus, que l'animal ou l'Homme revienne au stade de sommeil antérieur. Enfin, l'éveil électroencéphalographique ne peut être utilisé comme critère ni pendant la veille, ni pendant le SP puisque ces deux états se caractérisent par un tracé EEG identique.

Les critères faisant appel à des modifications comportementales du sujet s'avèrent rarement fidèles malgré un essai de définition rigoureuse des caractéristiques qu'ils doivent présenter.

Aussi la RED, expression sympathique de l'activité réticulaire (Bloch et Bonvallet, 1960 ; Bloch, 1965), du fait que son seuil de déclenchement est inférieur au seuil d'éveil électrocortical (Bloch, 1965 ; Roy, 1971) semble plus adéquate à l'étude, chez le chat chronique, de l'évolution de la réactivité centrale en fonction des états de vigilance (Figure 1). La RED est, de plus, facilement conditionnable selon le schéma pavlovien (Wickens et al. , 1961 ; Wickens et Wittig, 1966 ; Badia et Defran, 1970). Cet indice végétatif permet donc :

- De tester la corrélation existant entre les stades EEG et les intensités liminaires de déclenchement des RED aux niveaux moyens de vigilance.

- D'évaluer l'excitabilité centrale au cours des stades où l'EEG ne fournit plus d'indications : stades d'éveil et de sommeil paradoxal.

- D'étudier ultérieurement le rôle de la signification attachée par conditionnement à un stimulus auditif.

C'est donc cet indice que nous avons retenu pour les expériences que rapporte ce travail.

II METHODES

Pour chaque stade, nous avons déterminé par la méthode constante le seuil de déclenchement des RED et recherché la signification statistique des écarts constatés entre ces seuils.

A - Critères de réponse.

La méthode constante exige une notation en "réponse" et "non-réponse". Nous avons défini comme réponse positive les RED présentant :

- Une amplitude égale ou supérieure à 1 mV et dépassant le double des fluctuations de la ligne de base.
- Une latence, sur la patte postérieure, comprise entre 0,8 et 1,5 s après le début du stimulus. La latence moyenne calculée sur le Chat non anesthésié mais curarisé est de 0,95 s (Roy, 1971).

B - Détermination du seuil.

On détermine par la méthode des limites (séries croissantes et décroissantes du stimulus) la zone où le déclenchement des RED présente des fluctuations. La détermination précise du seuil est faite par la méthode constante, adaptée par Benoit et Bloch (1960) aux stimulations intracérébrales. Le seuil est défini comme l'intensité qui évoque 50 % de réponses, c'est-à-dire l'intensité correspondant à la médiane de la distribution des fréquences de réponse.

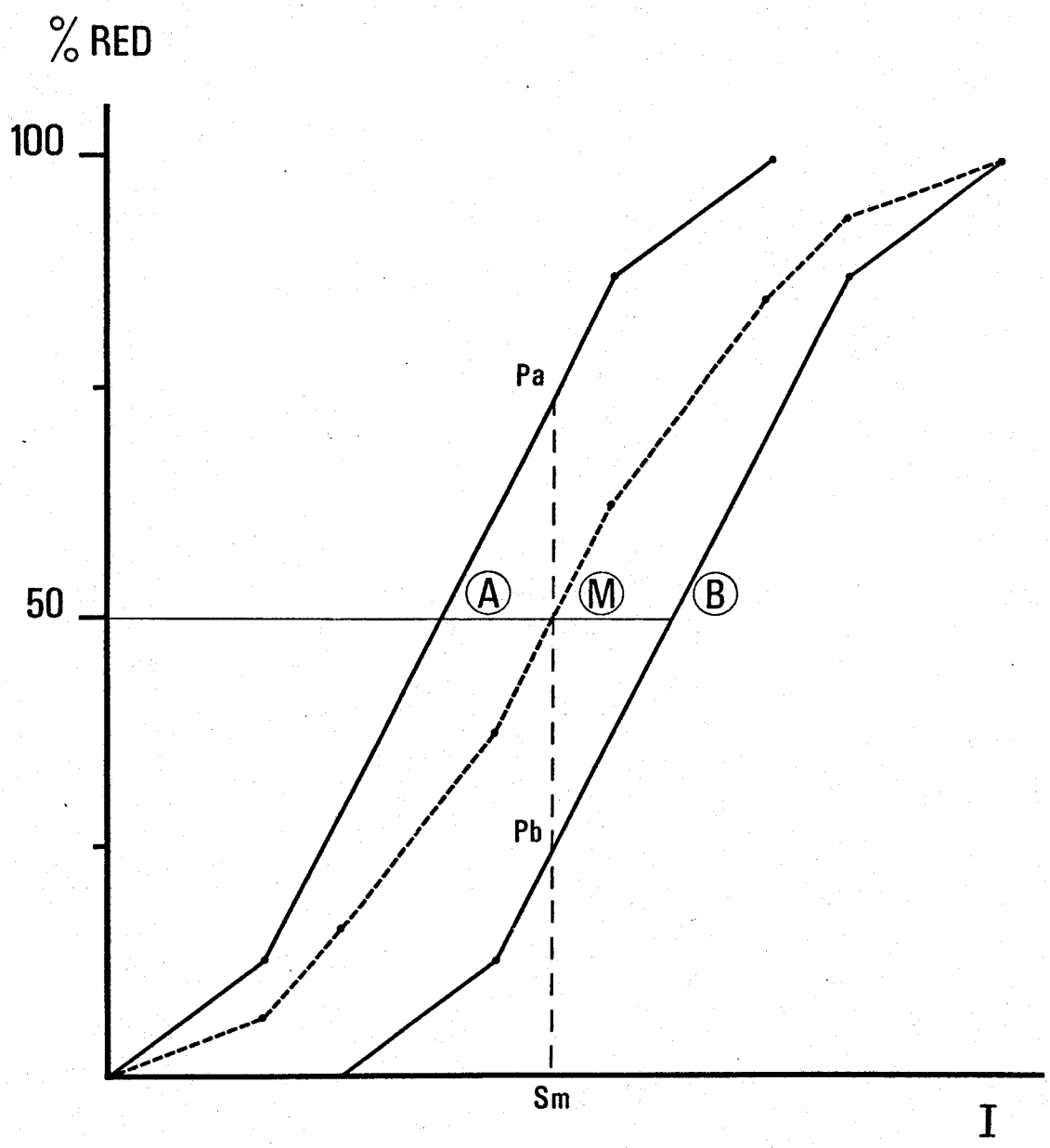


Figure 2 : Comparaison statistique des seuils de déclenchement des RED par stimulation sonore à partir de courbes expérimentales obtenues dans deux stades de vigilance.

A partir des distributions observées (A et B), est établie une courbe moyenne (M) dont la valeur médiane constitue le seuil moyen (Sm). La comparaison entre les deux situations expérimentales est effectuée par lecture, sur les courbes A et B, des pourcentages de réponses correspondant à l'intensité Sm et application d'un test de X^2 à ces deux valeurs (Pa et Pb).

BUS LILLE

C - Comparaison des seuils.

Afin de comparer les distributions des fréquences de réponse au cours de deux stades, nous avons utilisé le test du X^2 calculé de la manière suivante suggérée par MM. Ehrlich et Rouanet (Figure 2) :

- Etablissement à partir des deux courbes expérimentales A et B d'une courbe moyenne M.
- Calcul du seuil moyen Sm en prenant la médiane de cette courbe.
- Lecture sur les courbes A et B des pourcentages de réponses correspondant à l'intensité Sm et application d'un test de X^2 à ces deux valeurs (Pa et Pb).

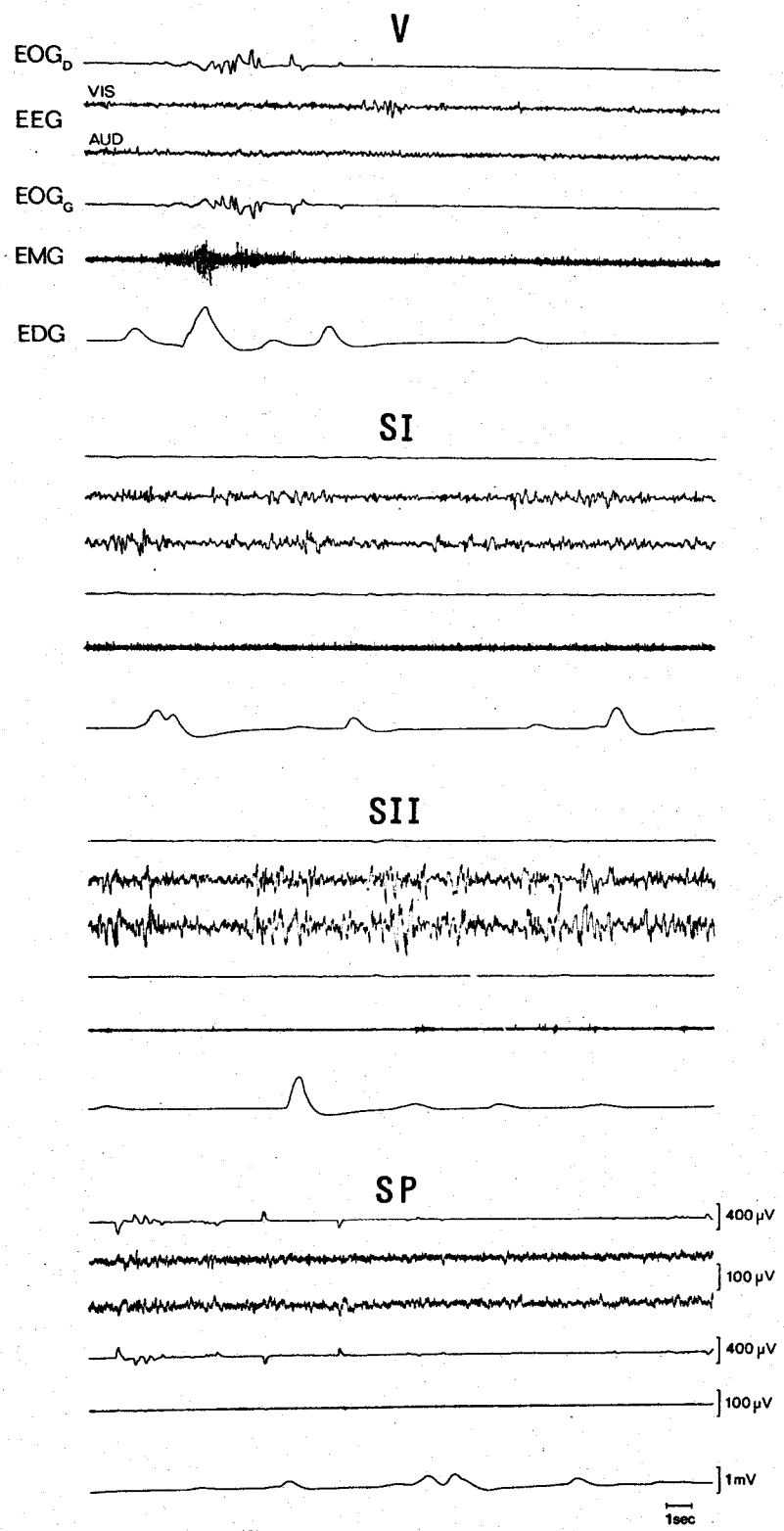
III RESULTATS

A - Définition des stades de vigilance.

Les quatre stades électroencéphalographiques et comportementaux pendant lesquels nous avons évoqué des RED par stimulation sonore avec des intensités liminaires de déclenchement se caractérisent comme suit (Figure 3) :

a) La veille.

L'électroencéphalogramme enregistré durant la veille (V) est rapide et de bas voltage. L'électromyogramme est important. L'activité électrodermale spontanée est liée aux mouvements de l'animal ou à des stimulations sensorielles inattendues ou intenses.



BUS LILLE

Figure 3 : Enregistrements polygraphiques au cours des quatre stades comportementaux définis chez le chat chronique : Veille (V), Sommeil à fuseaux (SI), Sommeil à ondes lentes (SII) et Sommeil paradoxal (SP).

b) La somnolence.

Lorsque s'installe la somnolence (S I), l'activité électroencéphalographique rapide et de bas voltage est remplacée de temps en temps et pour une période plus ou moins longue par un tracé cortical à fuseaux. Le chat est couché, il ne bouge pas. L'EMG, bien que plus faible, est encore net : l'animal a la tête relevée.

La fréquence des RED diminue par rapport au stade précédent mais leur amplitude augmente.

c) Le sommeil lent.

Des fuseaux de plus en plus fréquents et des ondes lentes de grande amplitude caractérisent l'EEG du stade de sommeil lent (S II). L'animal est couché, immobile. Sa respiration est lente, ses yeux fermés et son tonus musculaire nuqual relâché.

Des RED encore moins fréquentes qu'au stade précédent, mais de plus grande amplitude sont observées.

d) Le sommeil paradoxal.

Pendant le sommeil paradoxal (SP), le tracé cortical est rapide et de bas voltage. Des bouffées de mouvements oculaires (MO) surviennent de temps à autre. L'électromyogramme est plat. Les extrémités des membres présentent des myoclonies épisodiques.

De façon caractéristique, les RED se présentent groupées ; elles précèdent ou suivent un tracé EDG complètement plat.

B - Seuils de déclenchement des RED par stimulation sonore.

Le tableau I A présente l'ensemble des résultats obtenus sur cinq chats.

On remarque que c'est pendant la veille que le seuil de déclenchement des RED est le plus bas. En prenant comme référence la valeur médiane du seuil à l'état vigile, la médiane des augmentations de seuil est de :

TABLEAU I.A

Seuils, en décibels, d'évocation des RED par une stimulation sonore (son de 1000 Hz)

Stades / Chats	V	SI	SII	SP
1	38	58	62	92
2	37	60	66	96
3	35	54	55	84
4	27	36	58	93
5	26	36	58	93
Médiane	35	54	58	92
Pourcentage d'élévation	0	54,3	65,7	162,9

TABLEAU I B

Comparaison entre stades des seuils d'évocation des RED (test du X^2)

stades / chats	V - SI	V - SII	V - SP	SI - SII	SI - SP	SII - SP
1	0	*	*	0	*	*
2	*	*	*	0	*	*
3	0	*	*	0	*	*
4	0	*	*	0	*	*
5	0	*	*	0	*	*

0 : différence significative à $p \geqslant .05$

* : différence significative à $.01 < p < .05$

BUS LILLE

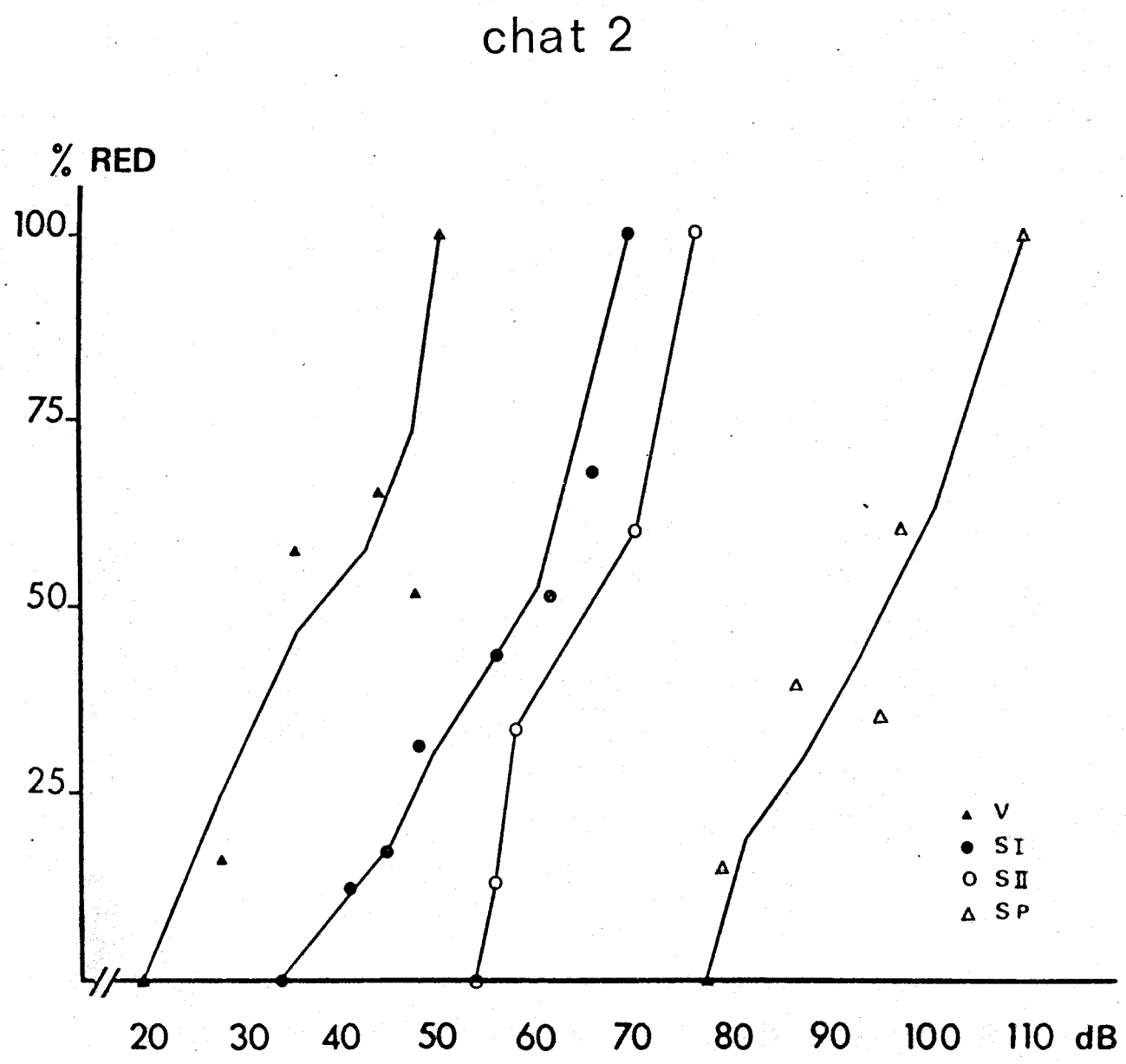


Figure 4 : Evolution des seuils d'évocation des RED par stimulation sonore de 1000 Hz, en fonction des états de vigilance.

Noter les fluctuations importantes des seuils dans la V et le SP.

BUS LILLE

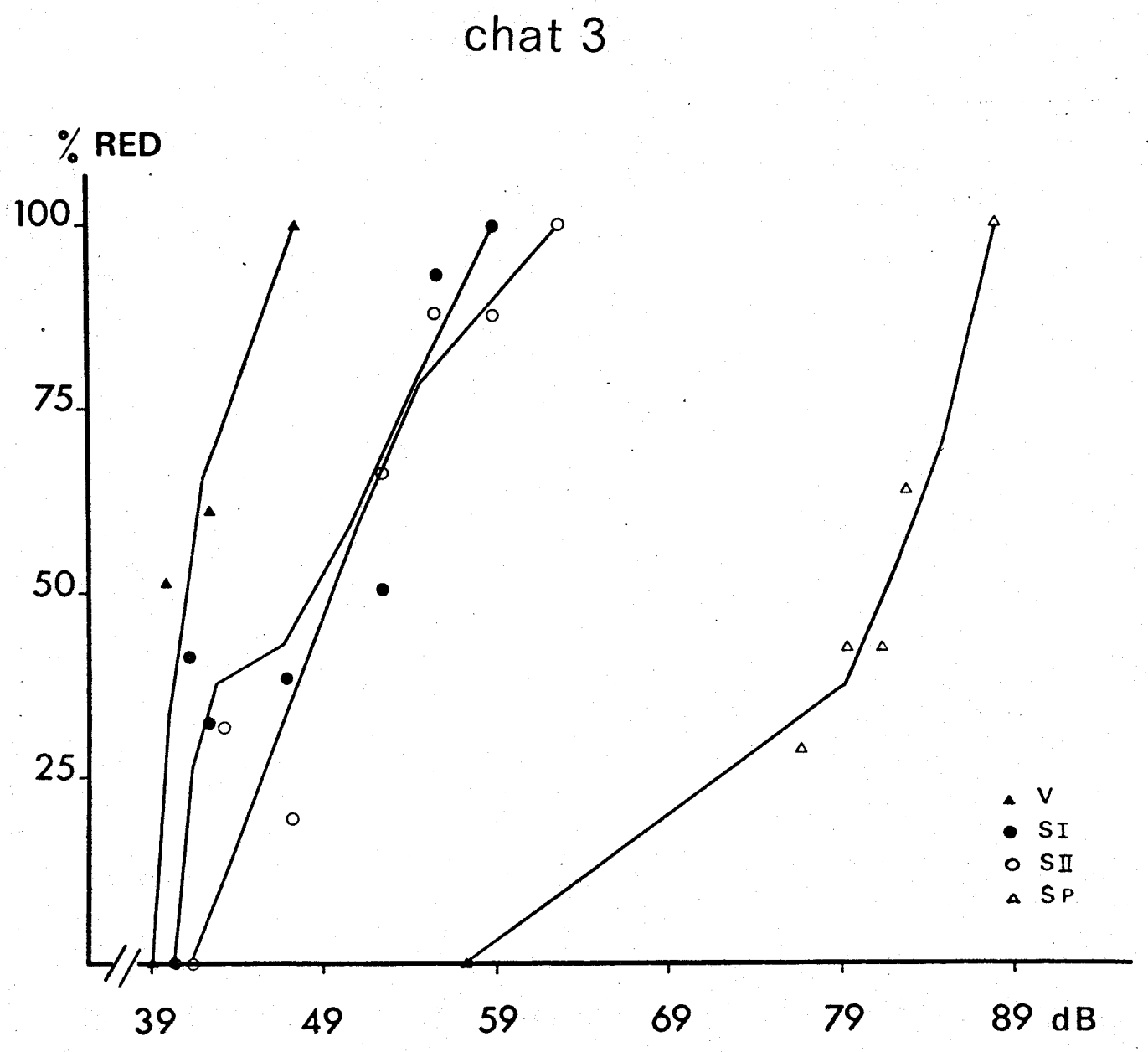


Figure 5 : Evolution des seuils d'évocation des RED par stimulation sonore (450 Hz).

Noter les fluctuations des seuils instantanés particulièrement importantes dans le SP.

BUS LILLE

- 19 dB lors de la somnolence (S I)
- 23 dB lors du sommeil à ondes lentes (S II)
- 57 dB lors du sommeil paradoxal (SP)

L'élévation considérable des seuils durant le sommeil paradoxal (163 %) se distingue de l'élévation plus modérée durant les autres stades de sommeil : 54 % dans le S I, 66 % dans le S II.

Les différences de seuil entre le sommeil paradoxal et tous les autres stades, mais aussi entre la veille et le sommeil à ondes lentes sont statistiquement significatives à $p < .05$. Seuls les stades de veille et de somnolence d'une part, de somnolence et de sommeil à ondes lentes d'autre part, ne présentent pas entre eux de différences significatives (Tableau I B).

Il est important de remarquer qu'il existe une fluctuation des seuils instantanés dans tous les stades de vigilance ; toutefois, la variabilité de ces seuils est particulièrement marquée dans la veille et dans le sommeil paradoxal (Figures 4 et 5).

IV DISCUSSION

A - L'élévation des seuils au cours du SP.

Des résultats que nous venons d'exposer, il ressort que les seuils d'évocation des RED par stimulation sonore s'élèvent au fur et à mesure que l'animal s'endort plus profondément mais que le SP se distingue nettement des autres stades de sommeil : il faut augmenter considérablement l'intensité du son par rapport à la veille (57 dB) pour déclencher une RED dans cette phase.

TABLEAU II A

Seuils, en volts, d'évocation des RED par une stimulation réticulaire.

Stades / Chats	V	SI	SII	SP
1	1,5	1,6	1,8	3,7
2	2,1	2,3	2,5	4,4
3	2,0	2,2	2,5	4,3
4	2,2	2,3	3,0	4,2
5	0,8	2,3	2,9	6,0
6	1,9	2,4	2,6	4,8
Médiane	1,9	2,3	2,5	4,3
Pourcentage d'élévation	0	17,9	30,7	123,0

TABLEAU II B

Comparaison entre stades des seuils d'évocation des RED (test du X^2)

stades / chats	V - SI	V - SII	V - SP	SI - SII	SI - SP	SII - SP
1	0	0	* *	0	* *	* *
2	*	* *	* *	*	* *	* *
3	*	* *	* *	*	* *	* *
4	*	* *	* *	*	* *	* *
5	*	* *	* *	*	* *	* *
6	*	* *	* *	*	* *	* *

0 : différence significative à p .05
* : différence significative à .01 p .05
* * : différence significative à p .01

BUS LILLE

Ces conclusions sont comparables à celles des auteurs qui ont étudié chez le Chat les seuils d'évocation des RED par stimulation réticulaire. En effet, Benoit et Bloch (1960), Roy et Bloch (1966) montrent que les seuils d'évocation des RED par stimulation de la formation réticulée mésencéphalique présentent dans le SP une élévation de 200 à 500 % par rapport à la veille. Par contre, Benoit et Bloch (1960) ne notent qu'une augmentation de 15 à 20 % entre le SII et la veille. Trigona et al. (1968) trouvent que les seuils réticulaires d'évocation des RED sont, en moyenne, deux fois plus importantes dans la phase paradoxale que dans l'état vigile (Tableaux II A et II B).

Nos résultats sont aussi parallèles à ceux d'auteurs déjà cités tels que Hubel (1960), Jouvet (1962), Faure (1965), qui ont étudié chez l'animal par la méthode des seuils et par stimulation centrale, la profondeur des différents états de sommeil. Ils observent en effet une activation corticale ou une réponse comportementale pour des intensités de stimulation qui vont croissant de la veille au SII ; mais ils notent surtout une augmentation considérable des seuils dès que s'installe le sommeil paradoxal. De même Pollack et al. (1967) qui provoquent chez leurs singes, à l'état vigile, un éveil généralisé par une stimulation réticulaire inférieure à 150 μ A doivent, pour obtenir cette même réponse dans le SP augmenter l'intensité de stimulation jusqu'à plus de 300 μ A.

B - La variabilité des seuils instantanés.

a) Durant la veille.

Les fluctuations des seuils instantanés par stimulation sonore sont très importantes dans la veille et dans le SP.

Avant d'interpréter ce dernier résultat, rappelons que nous avions pris, pour mener l'expérience, deux précautions importantes :

- accoutumer l'animal à s'installer au centre de la cage insonorisée.
- diffuser les sons par quatre haut-parleurs afin d'obtenir une meilleure répartition des sons dans l'enceinte.

Mais, et surtout dans la veille active, il est bien évident que la position de la tête du chat varie au cours de la session expérimentale et que l'animal remue les pavillons de l'oreille. De plus, nous ne pouvions pas éviter qu'il ronronne ou qu'il miaule. Aussi, et si l'on tient compte de la faible intensité des stimulations sonores, nous pouvons raisonnablement penser que les modifications comportementales de l'animal ont entrainé des variations dans les paramètres des stimulations qui l'ont atteint.

Sur le plan neurophysiologique, les résultats de Worden et Marsh (1963) et de Worden et al. (1964) confirment notre hypothèse. Ces auteurs montrent en effet que de petites différences dans la position de la tête de l'animal dans le champ acoustique entrainent des changements importants dans l'amplitude des potentiels évoqués auditifs recueillis tant au niveau cochléaire qu'aux étages supérieurs des voies auditives.

En conclusion, nous pensons que dans la veille, les fluctuations des seuils de déclenchement des RED par stimulation sonore sont dus aux mouvements du chat. Les bruits parasites, miaulements ou ronronnements, qui peuvent être émis par l'animal au moment où le son est délivré, peuvent également contribuer, par un effet de masquage, à accroître la variabilité des seuils instantanés.

b) Durant le SP.

Nos observations sur l'importante variabilité des seuils de déclenchement des RED par stimulation sonore au cours du SP s'accordent avec les résultats obtenus par Benoit et Bloch (1960) et par Roy et Bloch (1966) à l'aide de stimulations réticulaires. En effet, l'élévation de 200 à 500 % des seuils réticulaires que rapportent ces auteurs, montre à l'évidence que ces seuils fluctuent énormément dans le SP.

SOMMEIL PARADOXAL

SEUILS DES RED : RELATION AVEC M.O.

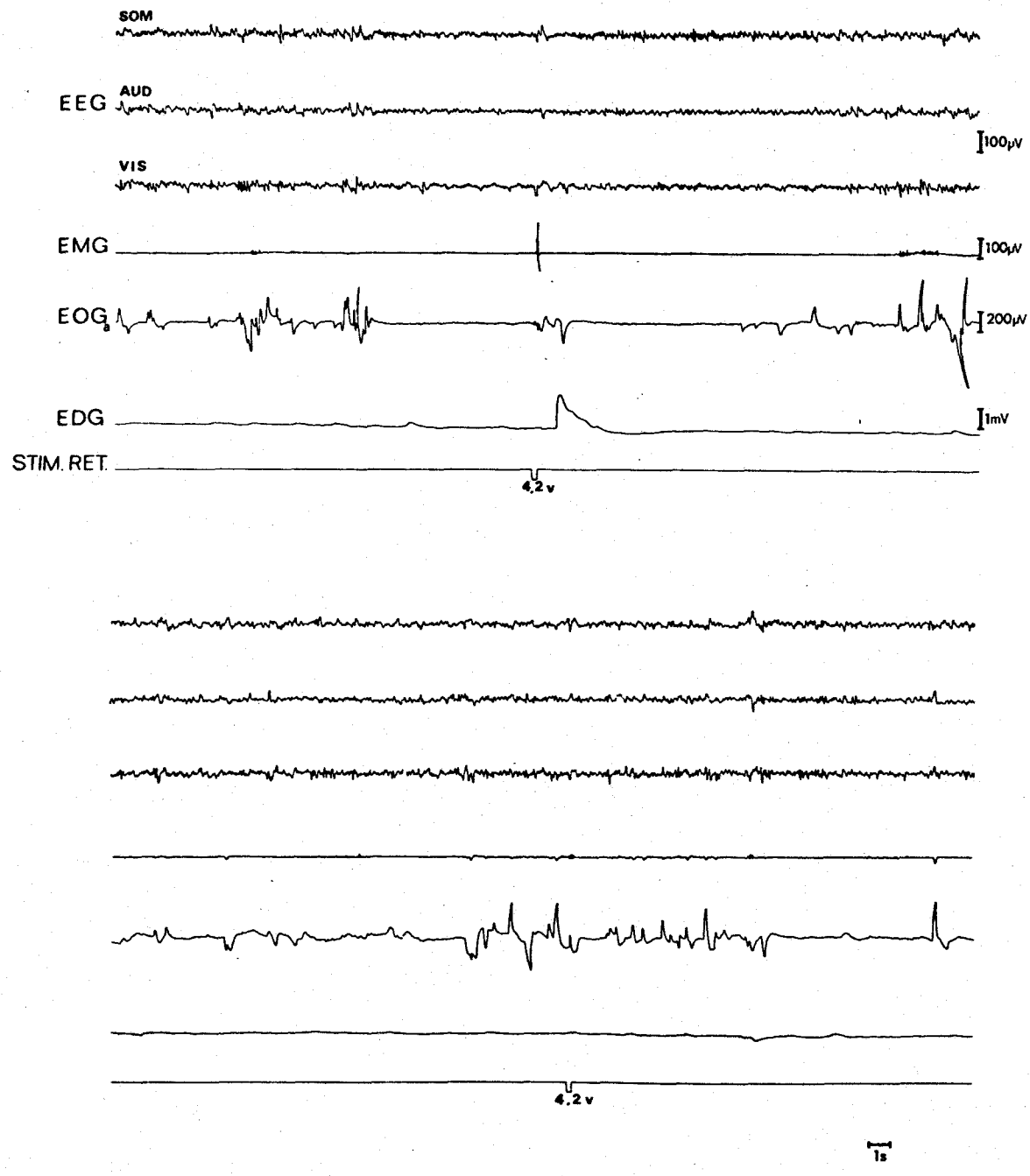


Figure 6 : Elévation des seuils de déclenchement des RED pendant les mouvements oculaires.

BUS LILLE

Noter qu'une stimulation réticulaire de même intensité provoque une RED lors d'un EOG plat et reste sans effet pendant une bouffée de mouvements oculaires.

(Trigona, Ciancia et Bloch, document non publié).

Pollack et al. (1967) notent aussi, sur le Macaque, que dans la phase paradoxale les seuils d'éveil par stimulation réticulaire sont sujets à de soudaines et importantes fluctuations.

Dans le SP, les variations des seuils ne paraissent pas pouvoir être expliquées par les seuls mouvements de l'animal. En effet, les myoclonies particulières à ce stade de sommeil entrainent des variations dans la position de la tête et des pavillons de l'oreille, mais elles sont négligeables en comparaison des mouvements plus intenses et plus fréquents relevés dans la veille. Les données de Hodes et Suzuki (1965) et de Trigona et al. (1968) nous semblent fournir une base plus solide pour interpréter les variations des seuils dans le SP.

Hodes et Suzuki soulignent que le sommeil paradoxal n'est pas un stade de profondeur uniforme. Etudiant les seuils de déclenchement des réflexes vestibulaires, ils montrent qu'à l'intérieur d'une même période de SP, ces seuils sont plus élevés pendant les bouffées phasiques de mouvements oculaires. Trigona et al. (1968) calculent que, chez le Chat, les seuils réticulaires sont de 75 % plus élevés pendant les mouvements oculaires qu'entre ces mouvements (Figure 6).

Ces deux dernières expériences nous conduisent à l'hypothèse que la réactivité du chat aux stimulations sonores diminue pendant les bouffées de mouvements oculaires rapides. Nous n'avons pas testé cette hypothèse pendant notre expérience. En effet, l'étude des seuils de déclenchement des RED par stimulation sonore au cours du cycle veille - sommeil, exigeait une distribution irrégulière et peu fréquente des stimulations. Nous ne pouvions, par conséquent, délivrer dans le SP des sons suffisamment fréquents pour comparer leurs effets en début ou en fin de phase, ou encore en fonction de la présence ou de l'absence de mouvements oculaires. Ajoutons qu'il était impossible de prédire l'arrivée d'une bouffée de mouvements oculaires et d'ajuster en conséquence l'intensité de la stimulation.

Malgré l'absence de vérification personnelle d'une augmentation encore plus importante des seuils de déclenchement sonore des RED pendant les mouvements oculaires, nous pouvons trouver une confirmation supplémentaire de notre hypothèse dans les résultats de Dewson et al. (1965). Ces auteurs montrent que pendant le SP, les muscles de l'oreille moyenne sont très actifs mais leur décharge augmente encore pendant les bouffées de mouvements oculaires. Cette tension accrue pendant les mouvements oculaires atténue de 20 à 30 dB le signal sonore de 1000 Hz utilisé dans leurs expérience. Dans ces conditions, la variabilité des seuils sonores dans le SP, sur laquelle nous venons d'insister, pourrait s'expliquer par l'atténuation importante, d'origine purement mécanique, que subit la transmission sensorielle pendant les mouvements oculaires. Nous verrons également que la transmission des informations auditives pourrait subir, dans le SP, des variations notables aux différents relais des voies spécifiques.

CHAPITRE III

-=-=-=-=-=-=-=-

MODIFICATION DE L'EFFICACITE D'UN STIMULUS SONORE AU COURS DU SOMMEIL PAR CONDITIONNEMENT PREALABLE DANS LA VEILLE

==========

I INTRODUCTION

==========

Nous venons de voir que la valeur du seuil de déclenchement des RED par stimulation sonore croît de façon monotone de la veille jusqu'au SP, confirmant ainsi les résultats antérieurs des auteurs qui ont montré, chez l'Homme ou chez l'animal, que les seuils sensoriels ou réticulaires augmentent pendant le sommeil. L'individu continue donc à réagir aux stimuli extérieurs suffisamment intenses.

La réactivité d'un sujet ne dépend pas cependant des seuls paramètres physiques du stimulus. En effet, il nous arrive fréquemment d'être éveillés par un léger bruit alors que le vrombissement d'un moteur de camion qui démarre sous nos fenêtres nous laisse endormis. Les études ne manquent pas, nous l'avons vu, qui se sont attachées à résoudre ce problème difficile du pouvoir discriminatif dans le sommeil. Toutes montrent que l'activité du système nerveux n'est pas supprimée chez l'organisme endormi et que des analyseurs sensoriels restent encore opérants qui classent les informations en importantes ou non importantes.

Les recherches sur le conditionnement dans la veille et son devenir dans le sommeil ou sur la possibilité d'un conditionnement dans

le sommeil sont beaucoup moins abondantes chez l'animal que chez l'Homme. Elles n'en méritent pas moins notre attention car elles étudient de façon, à notre sens, plus analytique le phénomène de la signification conditionnelle.

Les conclusions que nous avons tirées de ces recherches nous ont conduites à l'étude chez le Chat d'une discrimination tonale dans la veille et de sa conservation dans les stades de sommeil. Pour les raisons que nous avons exposées antérieurement, nous avons utilisé la RED comme indice de réactivité inconditionnelle, puis conditionnelle.

II METHODES

Pour mesurer la conservation éventuelle de la signification d'un stimulus dans le sommeil, il nous a fallu procéder par étapes : déterminer tout d'abord le seuil de déclenchement des RED que nous allions utiliser comme réponses conditionnées, désensibiliser l'animal à la présentation du choc électrique inconditionnel, l'habituer au stimulus sonore qui sera ensuite rendu signifiant par conditionnement, entreprendre enfin les mesures de discrimination entre ce stimulus signifiant et un stimulus neutre.

A - Détermination du seuil de déclenchement des RED dans la veille.

Par la méthode des limites, présentation du stimulus par séries d'intensité progressivement croissante puis décroissante, nous déterminons d'abord grossièrement la zone du seuil absolu de déclenchement des RED dans la veille. La valeur précise du seuil, qui correspond à la médiane des seuils instantanés, est établie ensuite

par la méthode constante pour chacun des sons utilisés (450 et 5000 Hz).

Avant d'entreprendre la phase de conditionnement proprement dit, nous voulons être sûrs que l'animal ne réponde aux deux stimulations sonores que dans 50 % des cas. Aussi, et à cette seule fin, nous accoutumons quelque peu le chat à la valeur du seuil absolu que nous avons déterminée.

B - Habituation et désensibilisation.

cf. p. 62, 63, 64

L'habituation est un cas particulier de l'extinction d'une réponse à la présentation répétée d'un stimulus. En général, elle permet de rendre "neutre" par rapport à la réaction que l'on veut conditionner, un stimulus qui sera, par la suite, utilisé comme stimulus actif ou conditionnel.

Au cours des premières sessions, la latence moyenne des réponses électrodermales à la présentation des sons varie entre 1 ″ 15 et 1 ″ 33. Ultérieurement, nous avons considéré comme habituées les RED dont la latence était supérieure à 2 ″ 66 ou dont l'amplitude était inférieure à 20 % de l'amplitude moyenne des dix premières RED de la session expérimentale.

Durant cette phase d'habituation, il convient également d'éliminer toute sensibilisation de l'animal au choc électrique (Kimble et Ost, 1961 ; Izquierdo et al., 1965). En effet, le couplage du stimulus sonore avec le choc électrique lors du passage à la phase de conditionnement a généralement le double effet de provoquer une réponse d'orientation au choc électrique et de désinhiber la réponse d'orientation au stimulus sonore, réponse qui avait été précédemment habituée (Badia et Defran, 1970). La réponse de l'animal est alors souvent interprétée, mais à tort, comme une réponse conditionnée (Wickens et al., 1961).

Pour réaliser cette désensibilisation, nous avons tout d'abord déterminé, pendant la période d'habituation, la valeur du choc électrique qui déclenche une RED maximale. Puis, au cours de chaque session expérimentale, les sons délivrés à l'animal ont été entrecoupés de cinq à six présentations du choc électrique, sans que ce dernier ne présente de relation temporelle systématique avec le son.

L'habituation et la désensibilisation ont été poursuivies jusqu'à ce que la réactivité de l'animal ne dépasse pas 40 % pendant deux jours consécutifs.

C - Le conditionnement.

Le conditionnement que nous avons utilisé est un conditionnement pavlovien (ou de type I). Le stimulus neutre (SN) est un son de 5000 Hz dont l'intensité est avant tout conditionnement sous-liminaire pour une réponse électrodermale chez l'animal vigile. Le stimulus inconditionnel (SI) est un choc électrique appliqué sur le nerf radial. Ce choc provoque, au niveau des coussinets plantaires, une RED inconditionnelle. La procédure de conditionnement consiste à associer temporellement et systématiquement le son de 5000 Hz au choc électrique afin que le stimulus sonore devienne stimulus conditionnel (SC) et puisse, à lui seul, évoquer la RED.

Le son a une durée de 2 secondes ; sa fin précède le début du choc de 0,5 s. Le choc est délivré pendant 0,7 s. Il s'agit donc là d'un conditionnement de trace. Le choix du délai entre le début de SC et le début de SI n'est pas arbitraire. Il s'appuie sur de nombreuses études de conditionnement classique des réponses végétatives et en particulier des RED. En effet, bien que nous ayons pris la précaution d'accoutumer légèrement l'animal au choc électrique, un intervalle très court (0,5 s est l'intervalle généralement recommandé) ne peut nous permettre de

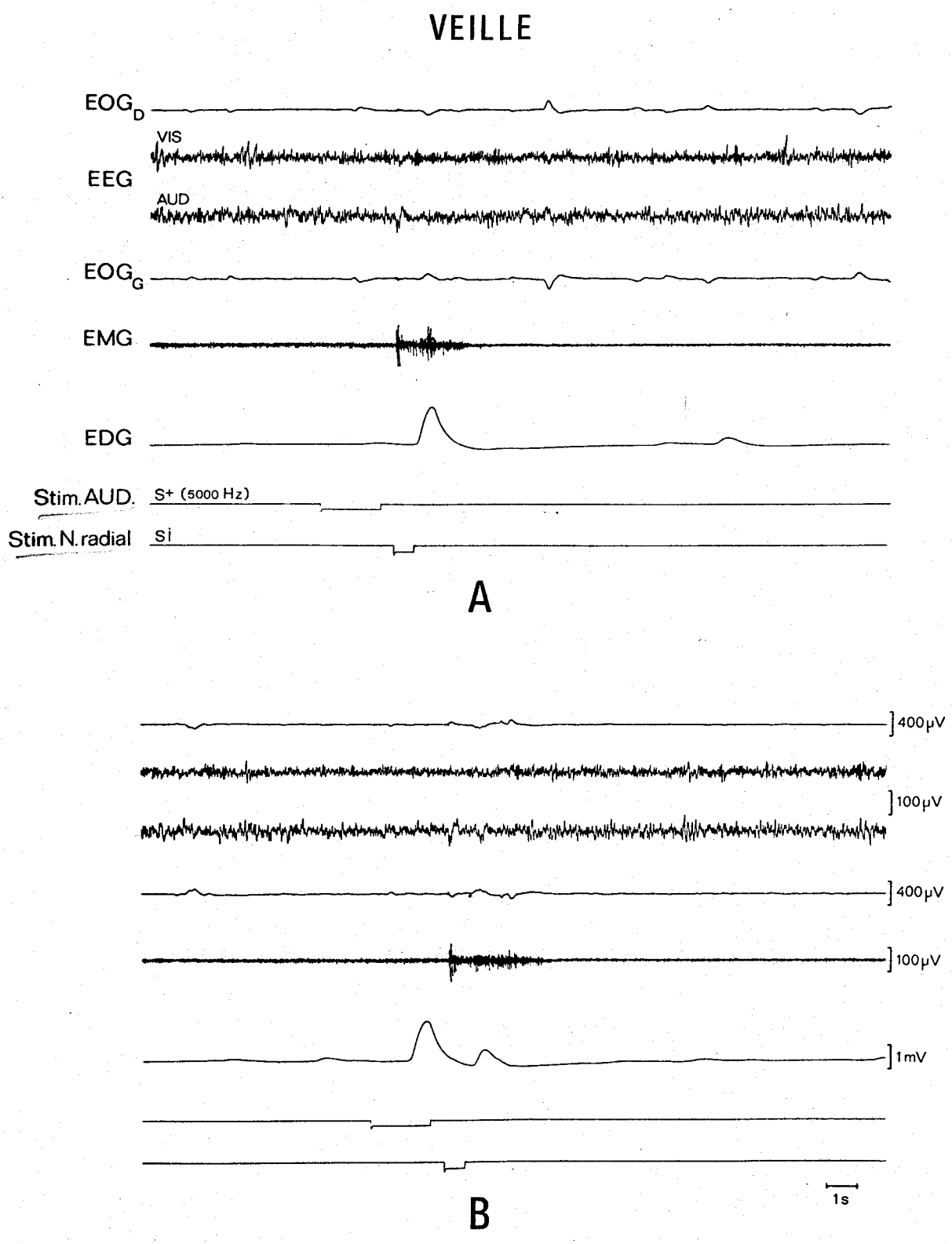


Figure 7 : Conditionnement de la réponse électrodermale à un stimulus sonore.

BUS LILLE

A : Avant conditionnement. L'animal répond au choc électrique SI.

B : Après conditionnement. Le son positif (S^+) est devenu conditionnel et déclenche une RED.

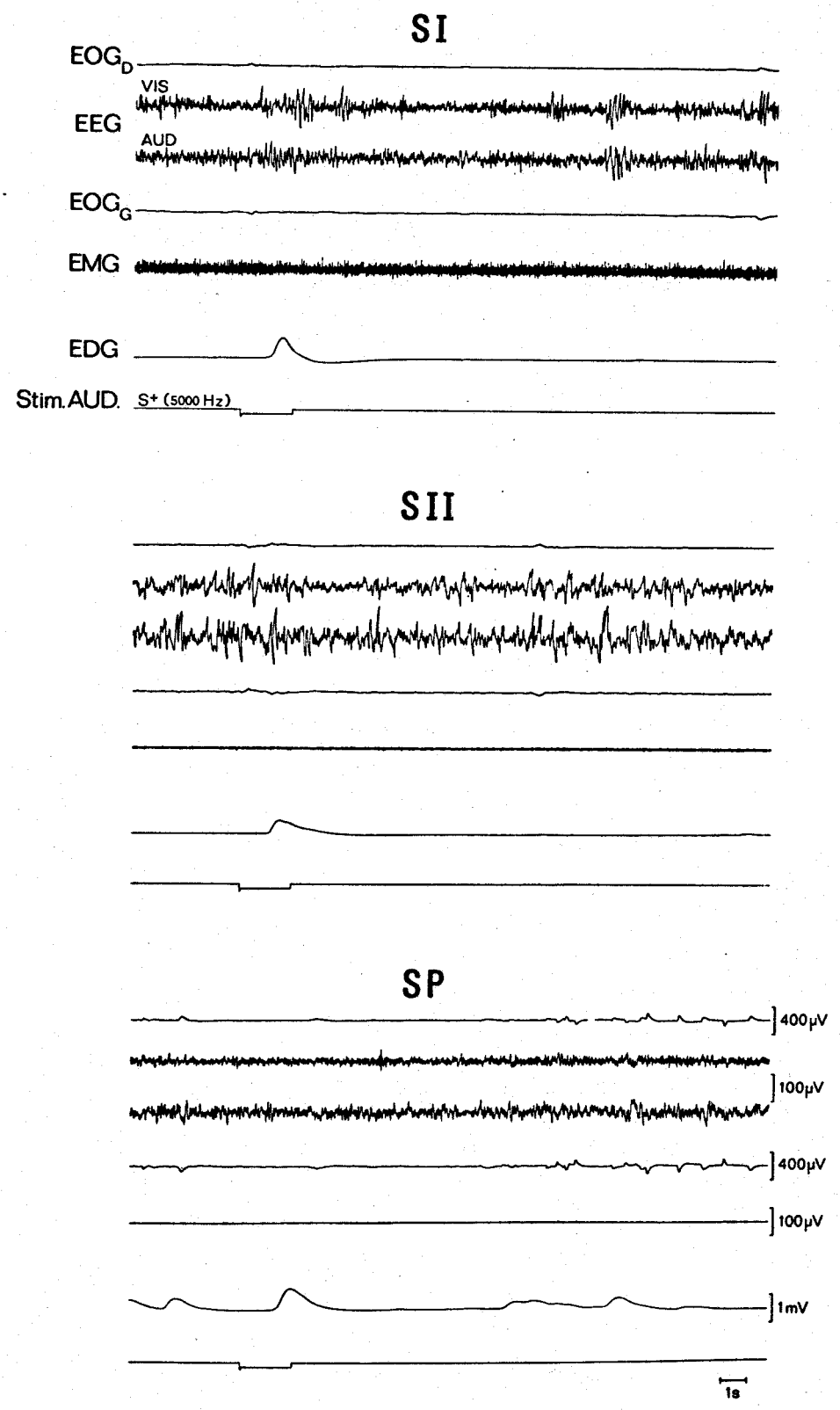


Figure 8 : Conservation dans le sommeil d'un conditionnement établi dans la veille.

Le son positif (S^+) déclenche une RED dans les trois stades de sommeil, SI, SII et SP.

BUS LILLE

trancher, lors des premiers essais de conditionnement, quant à la signification de la réponse : est-ce une RED de sensibilisation au choc électrique (réponse α de Gormezano, 1966), est-ce une RED de désinhibition au SC, est-ce déjà une RED conditionnelle, ou bien est-ce la superposition des deux dernières sortes de RED ?

Seul un long intervalle interstimulus (IIS) permet de lever de telles ambiguités. Il facilite, au début du conditionnement, le décompte des réponses au SI, puis, l'expérience se poursuivant, il permet de se rendre compte de la réduction progressive de la latence des RED (Figures 7 et 8). En outre, il n'entrave pas le conditionnement de la réponse végétative elle-même. En effet, même si Wickens et Wittig (1966), étudiant les variations de latence et d'amplitude des RED en fonction de l'IIS lors d'un conditionnement classique chez l'Homme, trouvent une latence minimale et une amplitude maximale pour des IIS de 450 et 1250 ms, il ressort d'un examen attentif des deux courbes publiées par les auteurs, que l'amplitude des RED tend à nouveau vers un maximum pour un IIS de 2450 ms alors que leur latence se raccourcit ou reste stable (Figure 9).

L'emploi d'un tel IIS aurait supprimé toutes les critiques que l'on est en droit d'adresser aux auteurs qui ne se posent à aucun moment les problèmes soulevés par l'emploi d'IIS courts et ne voient dans la grande amplitude et dans la latence brève des RED que les signes d'un conditionnement optimum.

Récemment, Badia et Defran (1970) ont calculé chez l'Homme que l'intervalle entre le début du SC et le début du SI qui, sans perturber le conditionnement, supprime toute ambiguité dans l'interprétation des RED recueillies, varie entre 3 et 5 secondes. Notre IIS de 2,5 s est donc adéquat pour réaliser un conditionnement classique de la RED chez le Chat. En effet, la différence de latence entre la réponse enregistrée chez l'Homme au niveau de la paume de la main et chez l'animal sur la patte arrière, est de 0,5 seconde (Bloch, 1965 ; Roy, 1971).

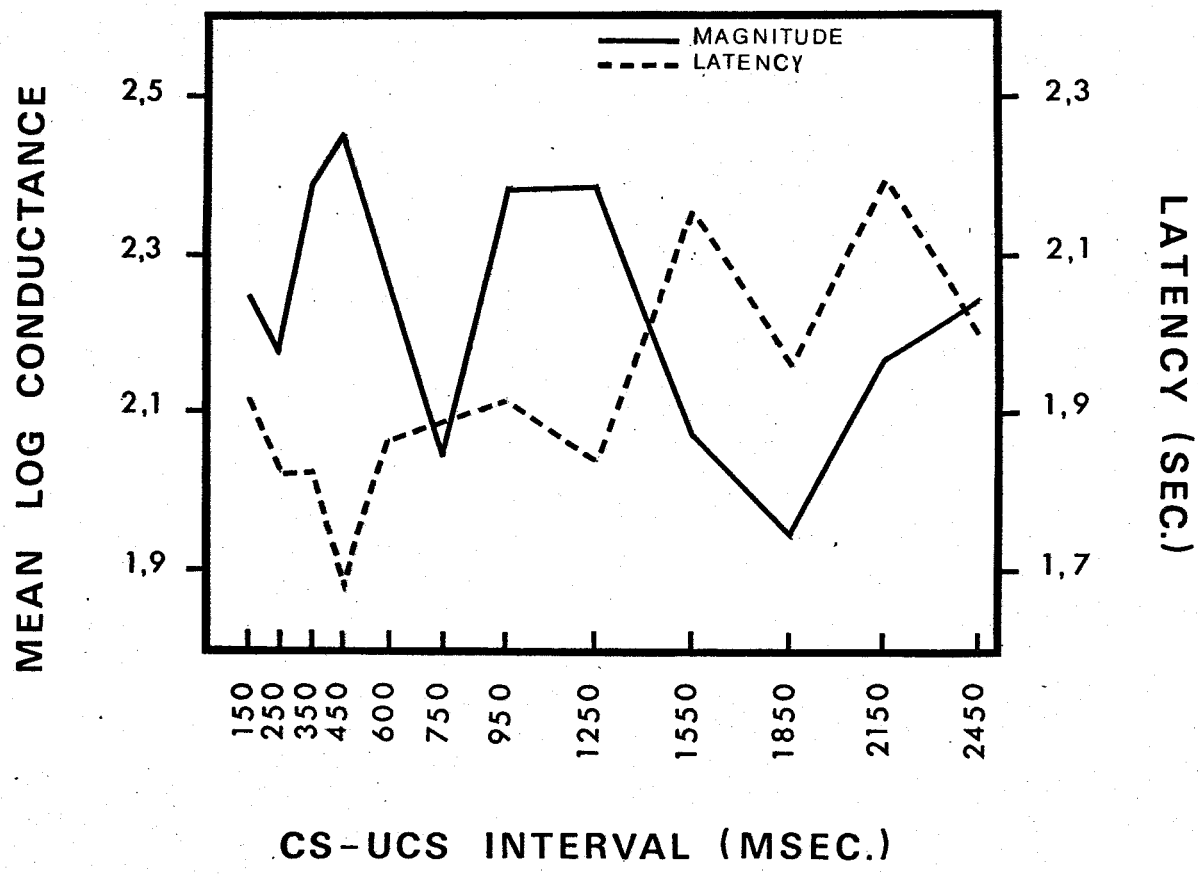


Figure 9 : Latence et amplitude des RED en fonction de l'intervalle SC - SI.

Noter qu'à 2450 ms l'amplitude de la réponse augmente à nouveau et que sa latence décroît.

(D'après Wickens et Wittig, Latency and magnitude of GSR as a function of interstimulus interval, J. exp. Psychol., 1966, 71, 466-467).

BUS LILLE

Nous avons estimé que le conditionnement était établi quand les sons entrainaient une RED dans 80 % des cas. Lorsque ce critère, calculé sur deux jours consécutifs, était atteint, l'animal était soumis à la phase de différenciation.

D - La différenciation.

Lors de la différenciation, le son positif (S^+), suivi de S I, est présenté à l'animal en alternance avec le son négatif (S^-) qui, à aucun moment n'est renforcé par le choc électrique.

Chaque jour, et pendant trois semaines, le chat subit d'abord une séance de différenciation dans la veille. Ensuite il s'endort naturellement et les deux sons sont présentés seuls, au hasard, pendant tous les stades du sommeil. La différenciation est poursuivie pendant trois semaines afin d'obtenir un nombre suffisant de présentations dans chaque stade de vigilance pour permettre un traitement statistique.

E - Définition des stades de vigilance.

Les quatre stades électroencéphalographiques et comportementaux pendant lesquels la différenciation a été conduite (veille : V) ou testée (sommeil : S I, S II, SP) ont été déterminés selon les mêmes critères que ceux que nous avons défini dans le chapitre II.

Cependant, lors du dépouillement des tracés pour le relevé des pourcentages de RED à S^+ et à S^-, nous nous sommes fixé un critère électroencéphalographique strict permettant un classement fidèle des RED dans les stades S I ou S II : une RED provoquée par l'un des stimuli sonores est répertoriée dans le stade S I si, dans les 20 secondes qui précèdent son apparition, le tracé EEG ne présente pas plus de 20 % d'ondes lentes ; elle est attribuée au stade S II si,

dans les 20 secondes qui la précèdent, le tracé cortical comprend au moins 80 % d'ondes lentes.

F - Traitement des résultats.

Nous avons calculé le pourcentage de RED obtenu dans chaque stade à S^+ et à S^- et recherché par le test du X^2 la signification statistique des écarts constatés. Nous avons aussi utilisé ce test pour comparer entre stades les différences des fréquences de réponse à un même son.

III RESULTATS

A - Habituation et désensibilisation.

Cette phase est apparue normalement pour les quatre chats. Le critère de réactivité (moins de 40 % de RED) que nous nous étions fixé fut atteint en moyenne en huit jours.

B - Conditionnement.

Le conditionnement s'est établi progressivement pour tous les animaux, le chat D excepté : cet animal a présenté une courbe en dents de scie pendant douze jours avant d'atteindre un plateau les quatre jours suivants. Les difficultés d'enregistrement de la RED que nous avons rencontrées entre le cinquième et le huitième jour du conditionnement, à cause d'interférences du secteur, sont à l'origine de l'allongement considérable de cette phase expérimentale.

Il a fallu en moyenne huit sessions expérimentales de 25 présentations du couple SC - SI pour obtenir les 80 % de RED désirés.

TABLEAU III

Chats / Données	A		B		C		D	
a	5		8		11		9	
b	9		6		7		16	
c	76,9	100	81,5	66,7	91,0	70,0	88,9	97,3
d	253		133		175		365	

Le tableau III donne pour chaque chat :

en a : le nombre de jours d'habituation et de désensibilisation.

en b : le nombre de jours de conditionnement.

en c : le pourcentage de réponses à S^+ dans les deux derniers jours de conditionnement.

en d : le nombre total de renforcements reçus au cours de la phase de conditionnement.

Ce tableau montre que :

- La réactivité aux stimuli sonores et électriques est variable d'un animal à l'autre : le chat A met cinq jours pour atteindre le critère d'habituation, tandis que le chat C en met onze.

- La rapidité du conditionnement est aussi très différente selon les animaux. Le chat C atteint le critère de 80 % de RED dès le septième jour ; le chat D ne l'atteint qu'au seizième jour.

- Le plus faible pourcentage de réponses à S^+ est donné par le chat B qui, au cours des deux derniers jours de conditionnement, ne présente en moyenne que 74 % de RED. Toutefois, la différence entre les pourcentages de réponses de ce chat et ceux des chats A, C et D n'est pas significative ; par rapport au critère de conditionnement, il peut donc être comparé aux trois autres animaux.

- Le chat A et le chat D ont reçu respectivement 253 et 365 renforcements pendant la phase de conditionnement alors que les chats B et C n'en ont reçu que 133 et 175. Cette différence dans le nombre des renforcements entre les deux groupes de chats (A + D et B + C) est significative. Nous serons amené à discuter ultérieurement les conséquences de cette inégalité dans les renforcements inconditionnels sur la phase de discrimination.

C - Discrimination.

La discrimination a fait l'objet pour chaque animal de 24 sessions expérimentales. A chaque séance, S^+ suivi de S I d'une part, S^- d'autre part, sont présentés en moyenne douze fois dans la veille. Chaque stimulation sonore est ensuite testée trois fois en moyenne dans les stades S I, S II et SP.

a) Fréquence globale des réponses à S^+ et S^-.

Le tableau IV présente pour chaque chat individuellement ainsi que pour l'ensemble des chats :

- en A, les fréquences de réponses à S^+ et S^- à l'intérieur d'un même stade. Ces résultats portent sur les trois semaines de discrimination. On a porté dans la colonne de droite (X^2) la signification statistique des différences entre les pourcentages de réponses aux deux stimuli sonores.

TABLEAU IV

A

	Stim. / Stade	S^+	S^-	X^2
CHAT A	V	91,5	30,8	**
	SI	93,2	27,7	**
	SII	45,8	32,9	*
	SP	14,5	18,0	0
CHAT B	V	88,2	24.8	**
	SI	87,5	75,0	0
	SII	88,6	74,7	0
	SP	27,3	31,3	0
CHAT C	V	81,9	45,0	**
	SI	75,0	60,9	0
	SII	73,5	72,3	0
	SP	(44,4)	(75,0)	*
CHAT D	V	85,1	28,1	**
	SI	58,7	21,6	**
	SII	60,0	30,1	**
	SP	20,2	16,2	0
ENSEMBLE	V	86,7	32,2	**
	SI	78,6	46,3	**
	SII	67,0	52,5	*
	SP	26,7	34,5	0

B

	Stades / Stim.	V - SI	V - SII	V - SP	SI - SII	SI - SP	SII - SP
CHAT A	S^+	0	**	**	**	**	**
	S^-	0	0	*	0	0	*
CHAT B	S^+	0	0	**	0	**	**
	S^-	**	**	0	0	**	**
CHAT C	S^+	0	0	(**)	0	(*)	(*)
	S^-	*	**	(**)	0	(0)	(0)
CHAT D	S^+	**	**	**	0	**	**
	S^-	0	0	*	0	0	0
ENSEMBLE	S^+	0	*	**	0	**	**
	S^-	0	0	0	0	0	0

0 : différence significative à $p \geqslant .05$
* : différence significative à $.01 < p < .05$
** : différence significative à $p < .01$

BUS LILLE

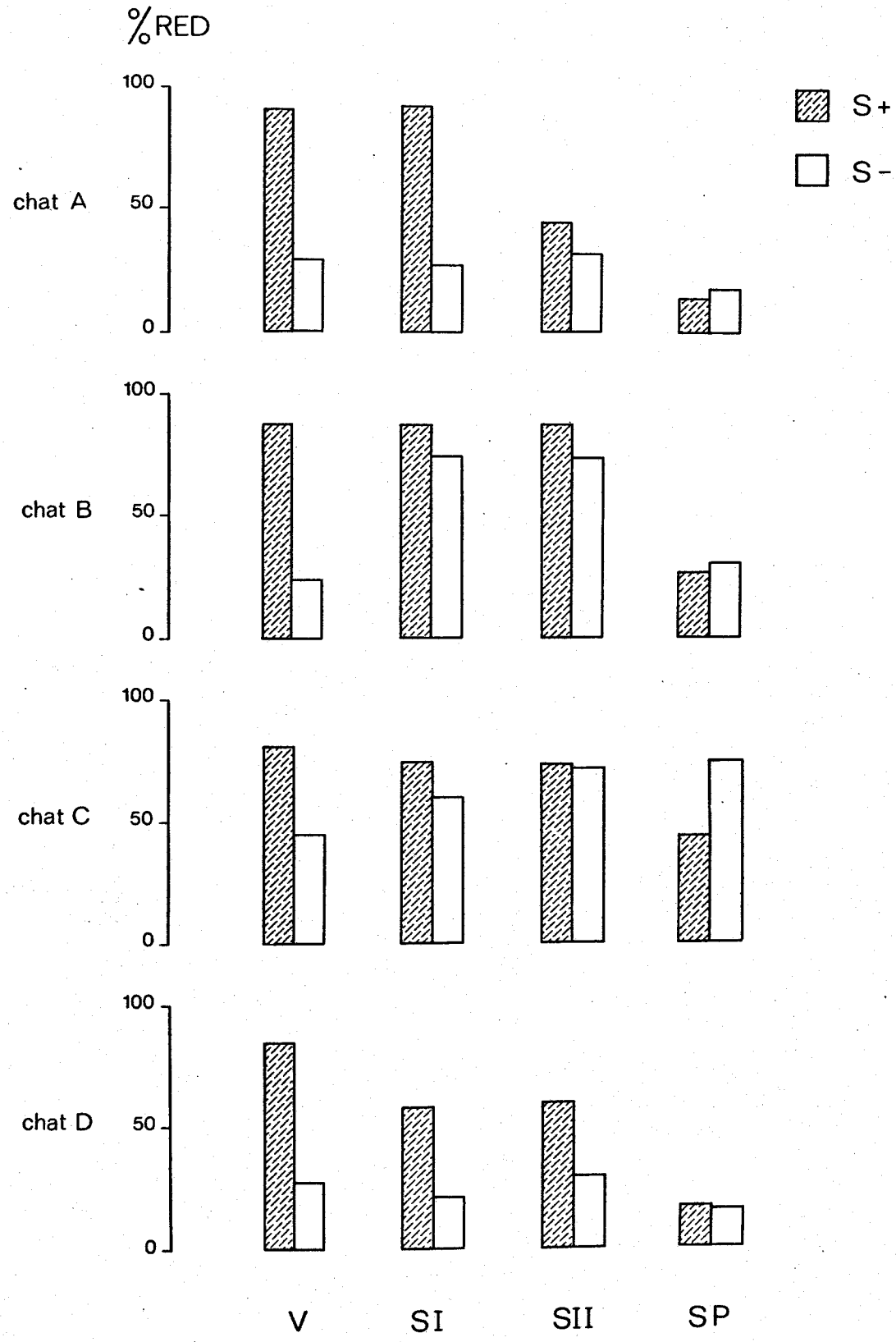


Figure 10 : Histogramme des réponses à S^+ et à S^- aux différents niveaux de vigilance.

BUS LILLE

- en B, la comparaison au moyen d'un test de X^2 des fréquences de réponse à S^+ ou S^- entre les différents stades de vigilance, pris deux à deux.

Pour l'ensemble des chats, la comparaison des fréquences de réponse à S^+ et S^- à l'intérieur d'un même stade de vigilance montre qu'en moyenne les animaux discriminent de façon significative dans la veille, le S I et le S II tandis que dans le SP la discrimination n'a plus lieu : dans ce dernier stade les pourcentages de réponse à S^+ (27 %) et à S^- (34 %) ne diffèrent pas de façon statistiquement significative.

En ce qui concerne les résultats individuels, il faut noter que le chat C présente une différence significative entre le pourcentage des réponses à S^+ et à S^- dans la veille et dans le sommeil paradoxal. Qui plus est, dans le SP les réponses à S^- (75 %) sont plus fréquentes que les réponses à S^+ (44 %). Ce résultat surprenant s'explique si l'on tient compte du fait que ces deux pourcentages ont été calculés sur un nombre réduit d'épreuves, 18 S^- et 16 S^+ : l'animal n'a présenté en effet que sept phases paradoxales au cours des trois semaines de discrimination. Compte tenu de la faible importance de l'échantillon, on ne saurait considérer les résultats obtenus comme représentatifs.

BUS LILLE

La comparaison des pourcentages de réponse à S^+ entre les différents stades de vigilance fait apparaître que pour tous les animaux, ensemble ou individuellement, la différence entre le SP et tous les autres stades est importante et statistiquement significative (Tableau IV B). Il en va différemment des réponses à S^-. En dépit de variations d'un animal à l'autre, les résultats des quatre chats ensemble montrent que les réponses à S^- ne varient pas significativement selon les stades.

Les histogrammes des réponses à S^+ et à S^- (Figure 10), établis pour chaque chat aux quatre niveaux de vigilance, font ressortir plus nettement encore les principaux résultats de l'épreuve de discrimination. Leur examen nous permet de constater que :

- dans la veille, tous les chats discriminent entre S^+ et S^-.
- dans le SP, tous les chats généralisent (compte tenu des réserves que nous avons formulées, étant donné le nombre réduit d'épreuves auquel a été soumis le chat C).
- deux chats sur quatre (A et D) discriminent entre S^+ et S^- au cours de S I et de S II.

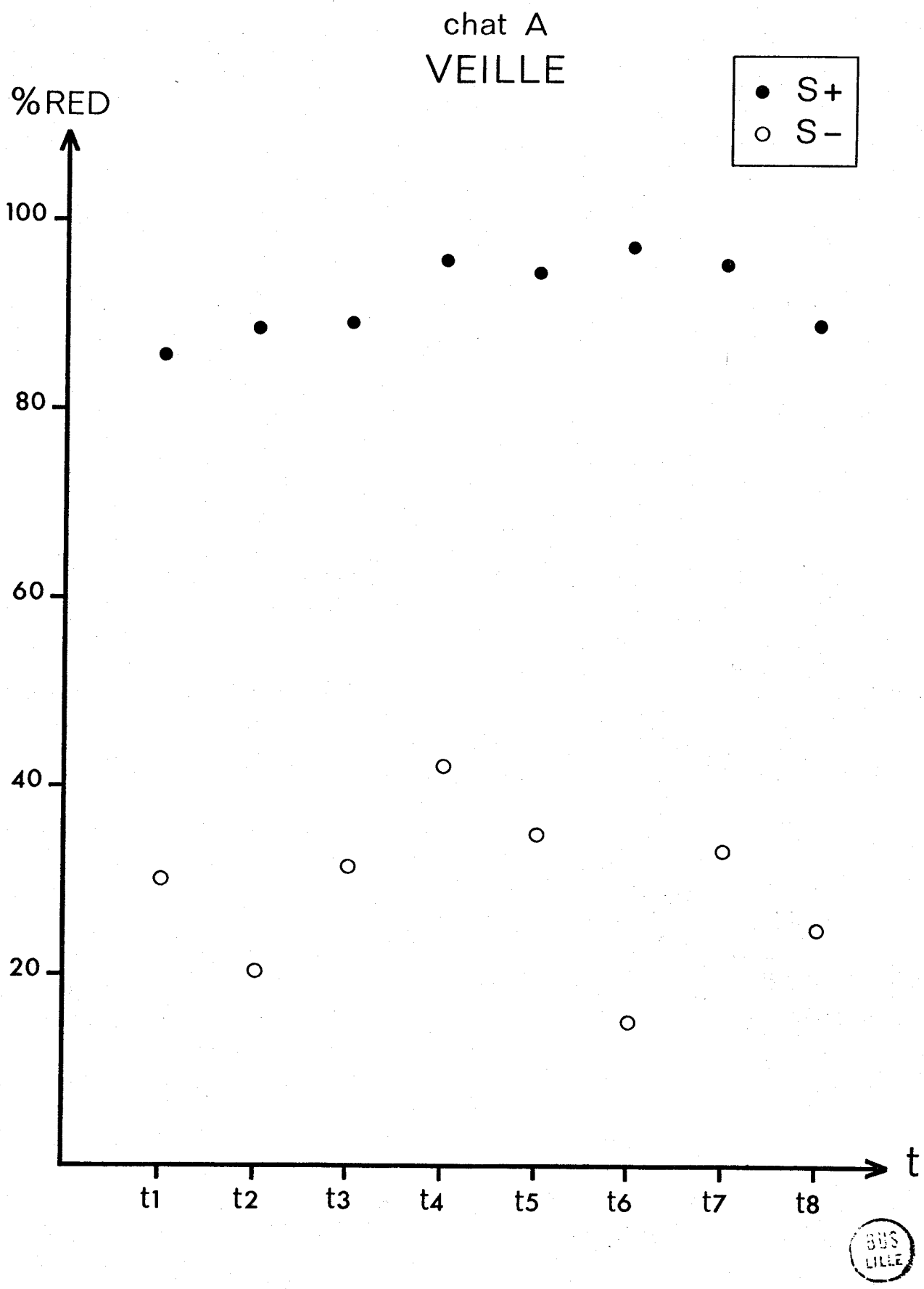
b) L'évolution temporelle de la discrimination.

Nous avions fait, au début de l'expérience, l'hypothèse que les animaux allaient discriminer de mieux en mieux entre S^+ et S^- au fur et à mesure du déroulement de l'épreuve, et cela aussi bien dans la veille que dans le sommeil. Il nous a donc paru intéressant d'étudier l'évolution de la discrimination au cours du temps.

Nous avons partagé les 24 jours d'expérimentation en huit unités de temps de trois jours chacune, ce regroupement nous permettant d'effectuer des comparaisons sur un nombre suffisant de mesures. Pour chaque chat, nous avons tracé un graphique exprimant en fonction du temps les pourcentages de RED à S^+ et à S^- pendant la veille (Figures 11, 12, 13, 14). Un second graphique a été établi pour le sommeil considéré globalement : dans ce cas, chaque point représente un pourcentage moyen de RED dans S I + SII + SP (Figures 11', 12', 13', 14'). Les résultats moyens portant sur les quatre chats ont fait l'objet des mêmes graphiques (Figures 15 et 15').

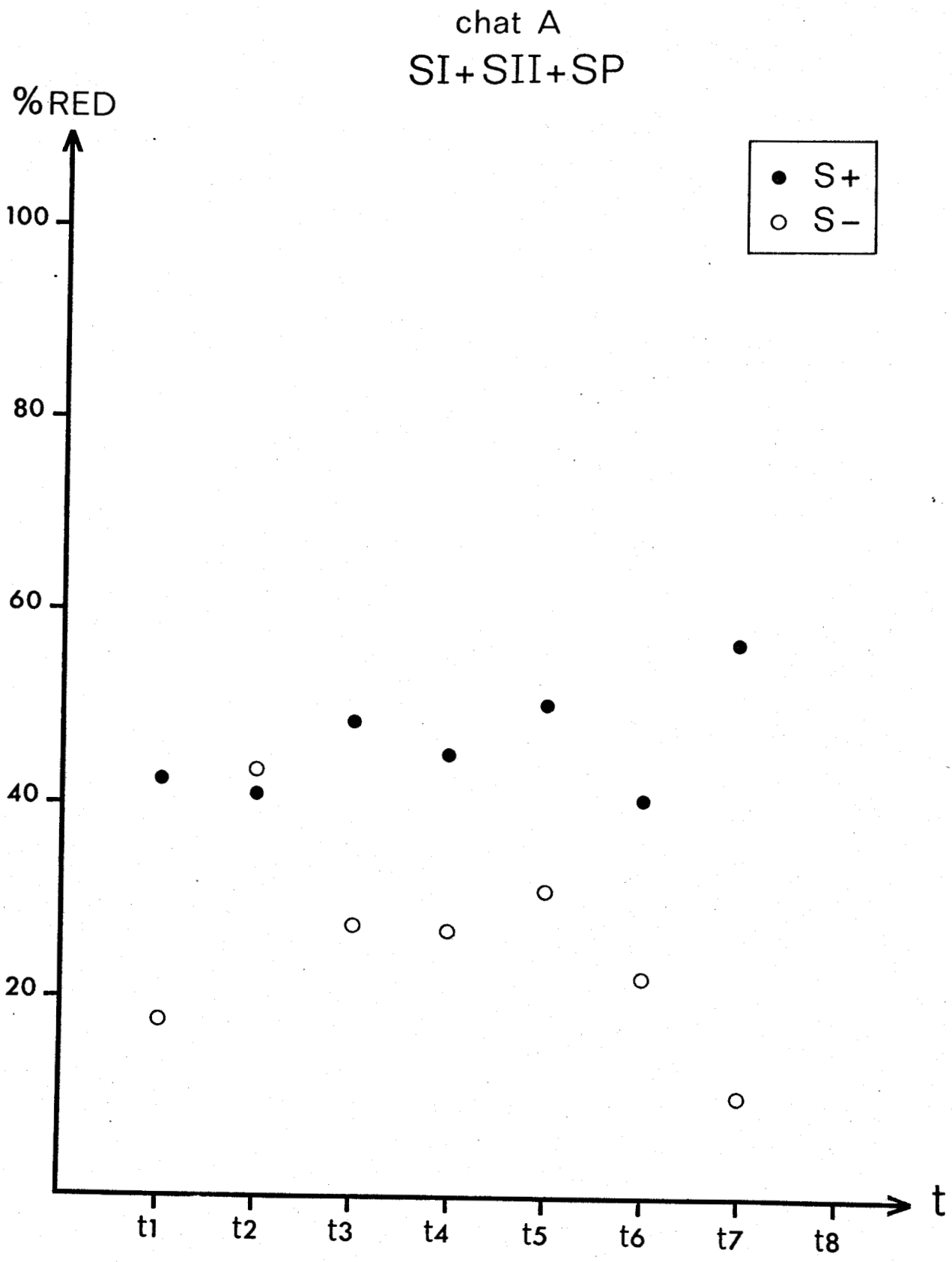
Il ressort de ces données que :

- dans la veille, du début à la fin de la discrimination (detl à t8) chaque chat répond significativement plus à S^+ qu'à S^- (Figures 11, 12, 13, 14).
- pour les quatre chats pris ensemble, la différence significative entre les pourcentages moyens de réponses à S^+ et à S^- est acquise en tl et ne change plus significativement les jours suivants (Figure 15).



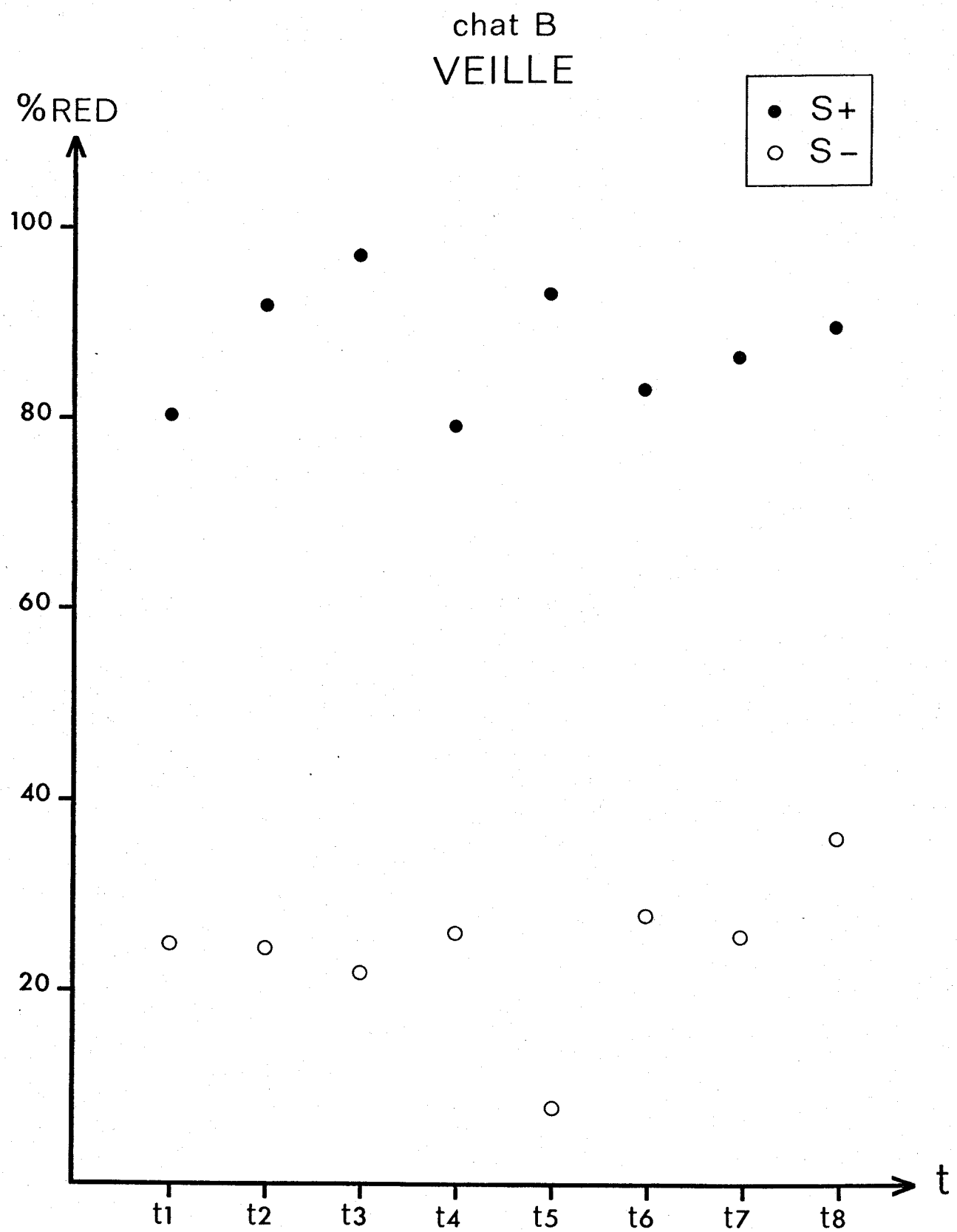
BUS LILLE

Figure 11



BUS

Figure 11'



SUS LILLE

Figure 12

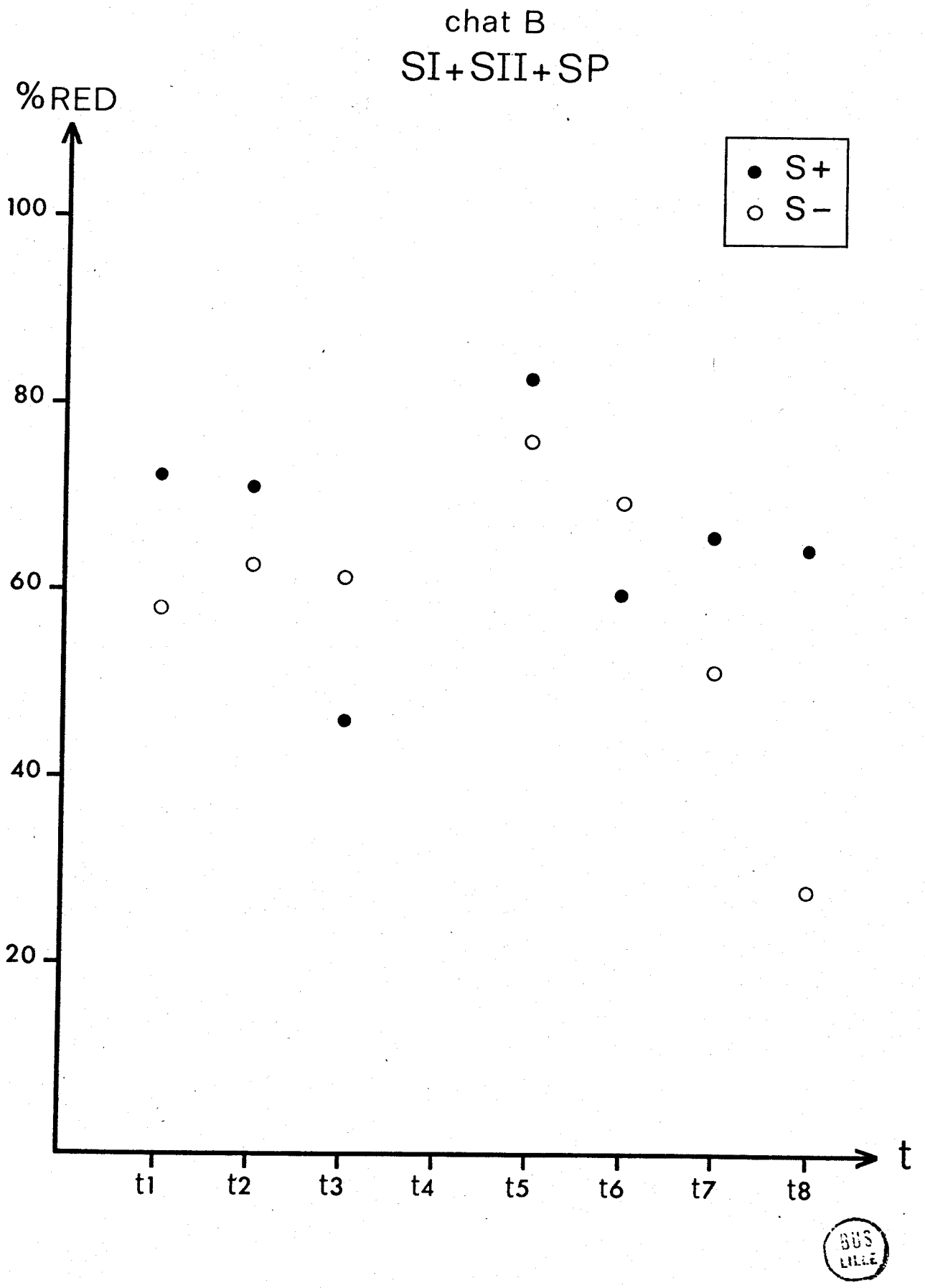
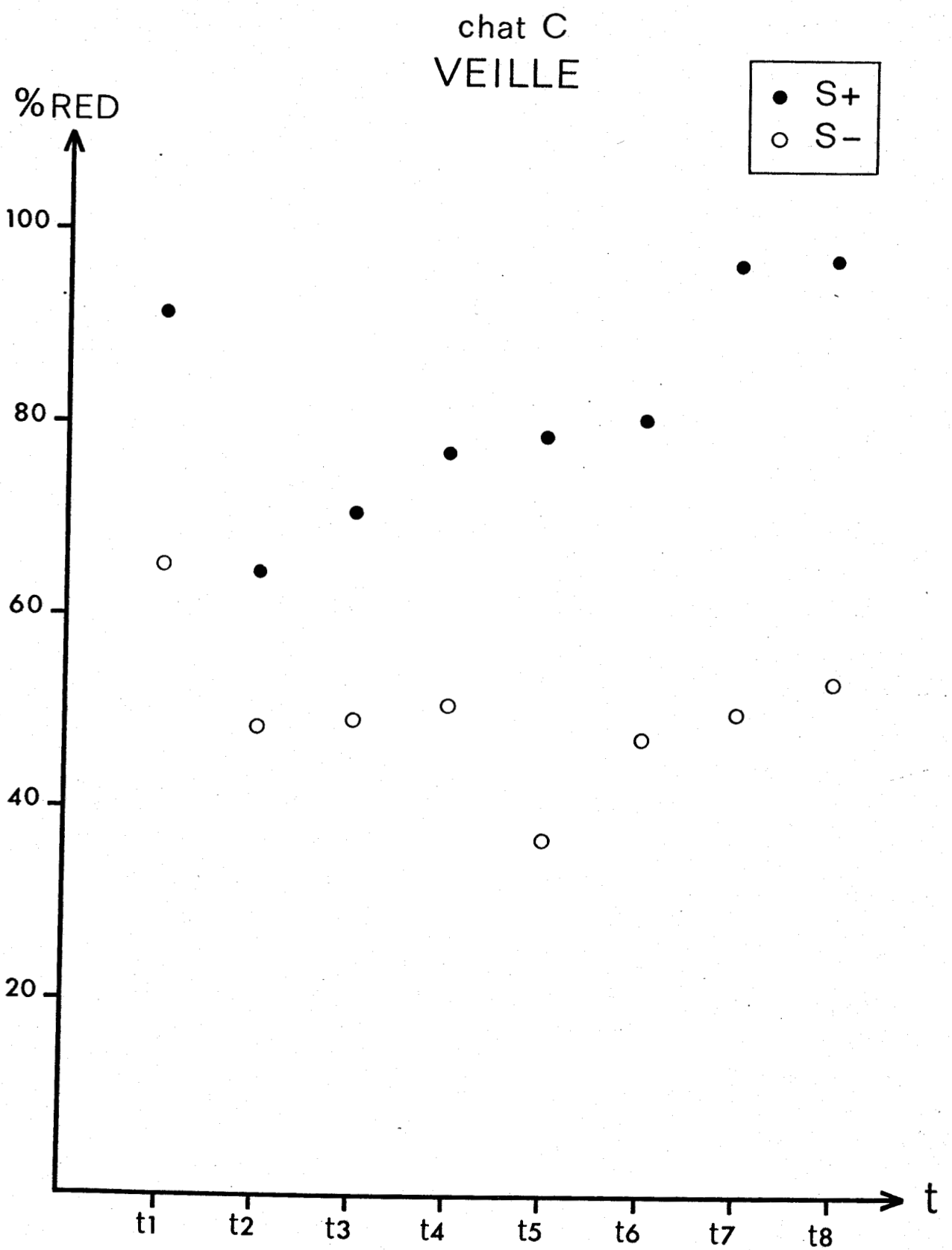
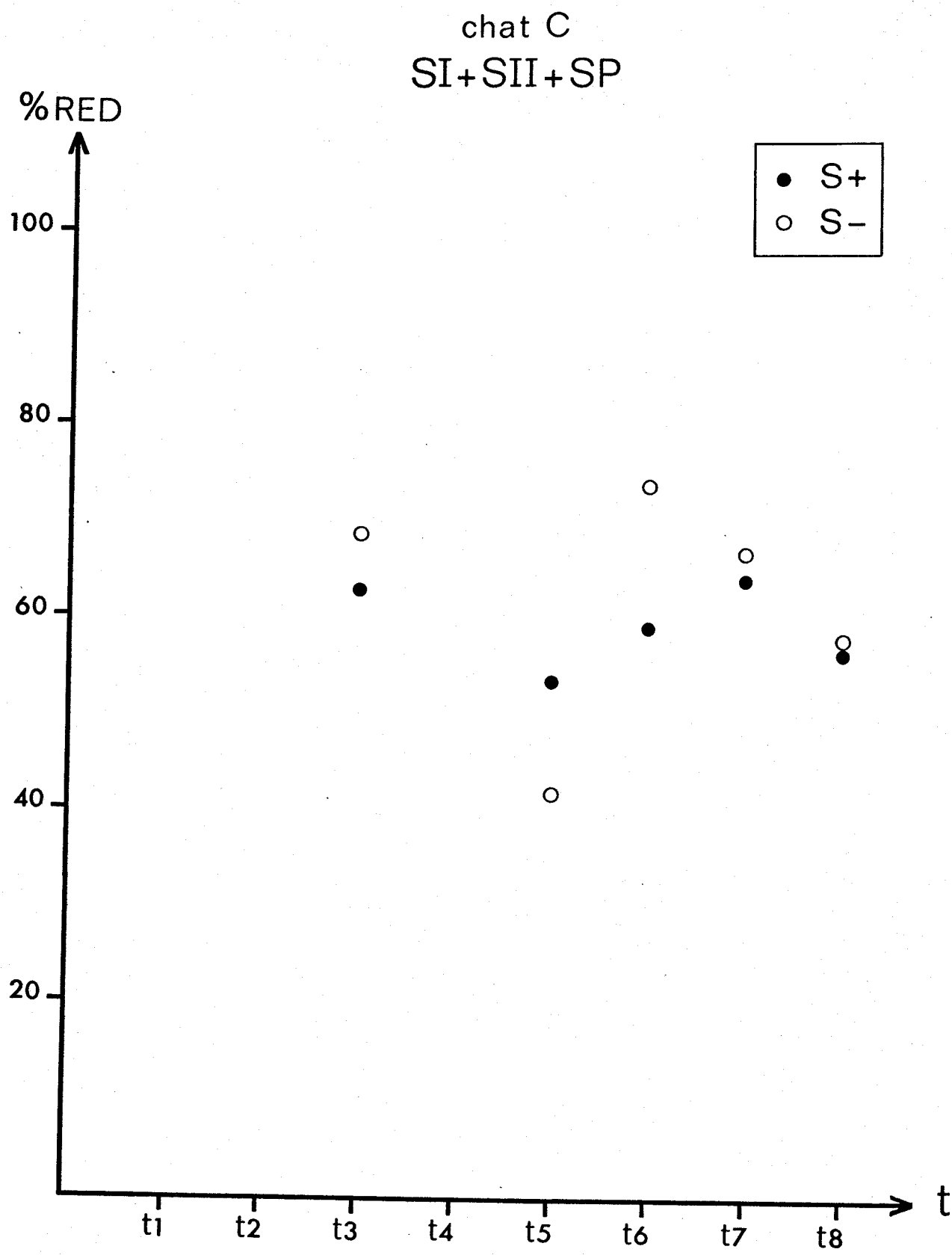


Figure 12'



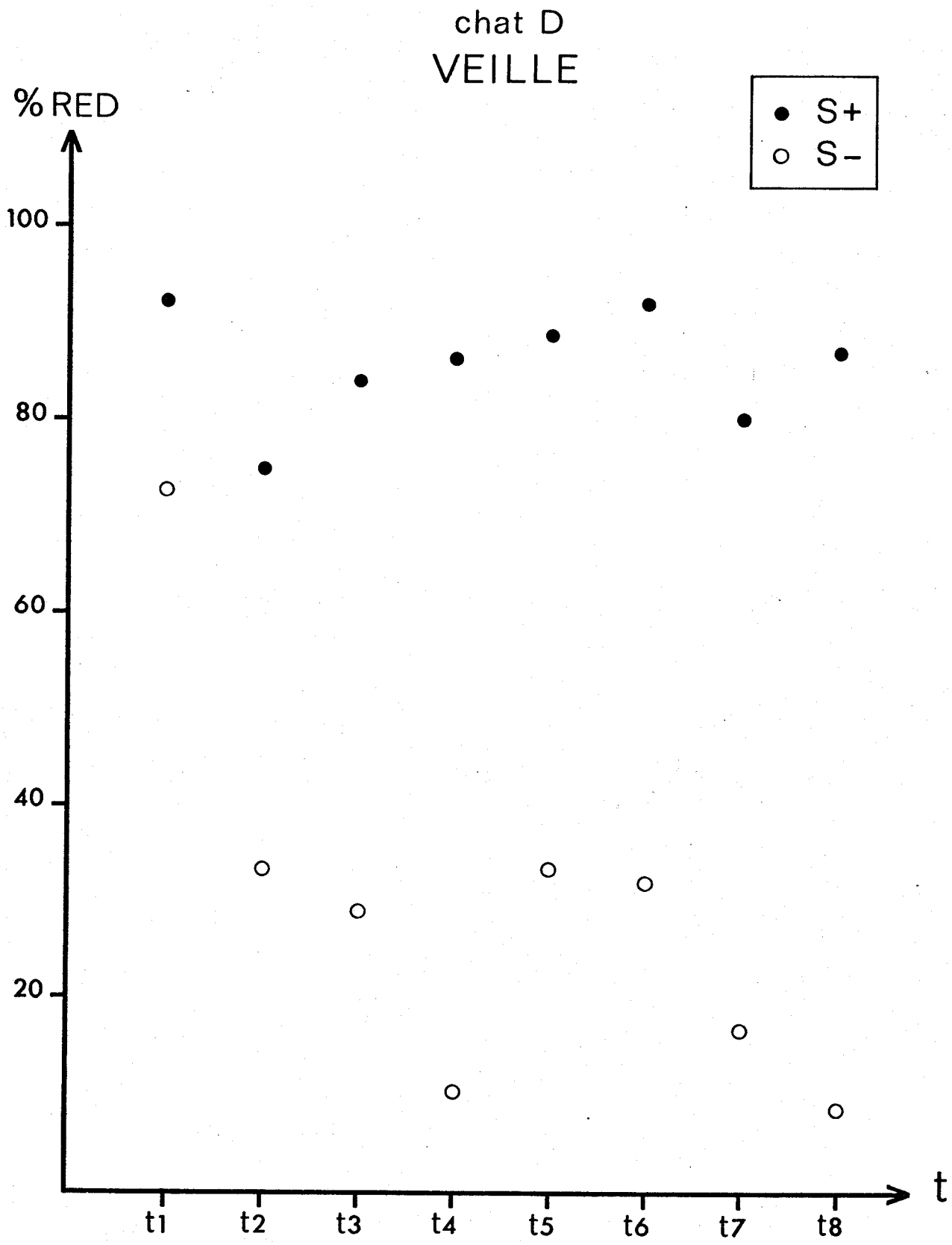
BUS LILLE

Figure 13



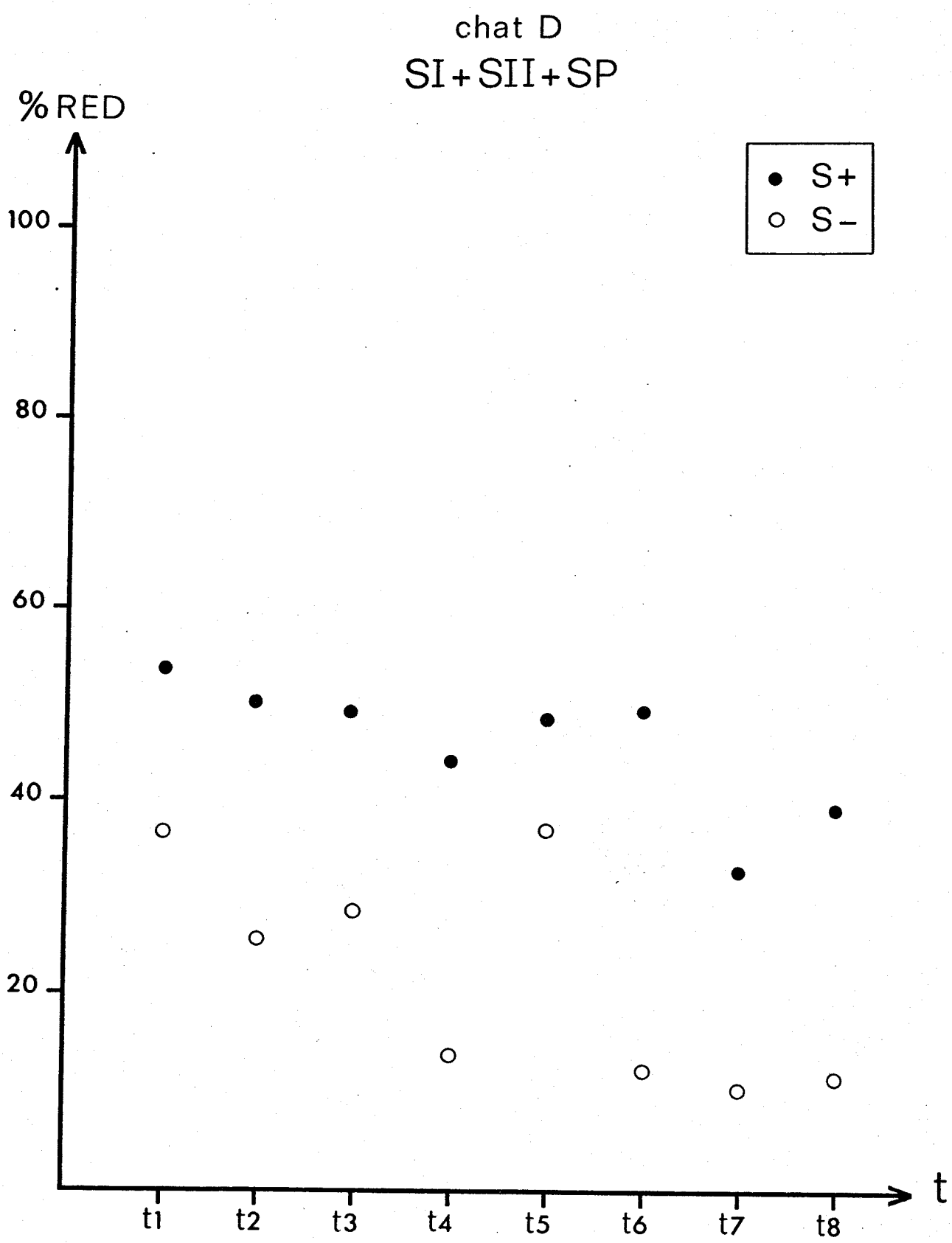
BUS LILLE

Figure 13'



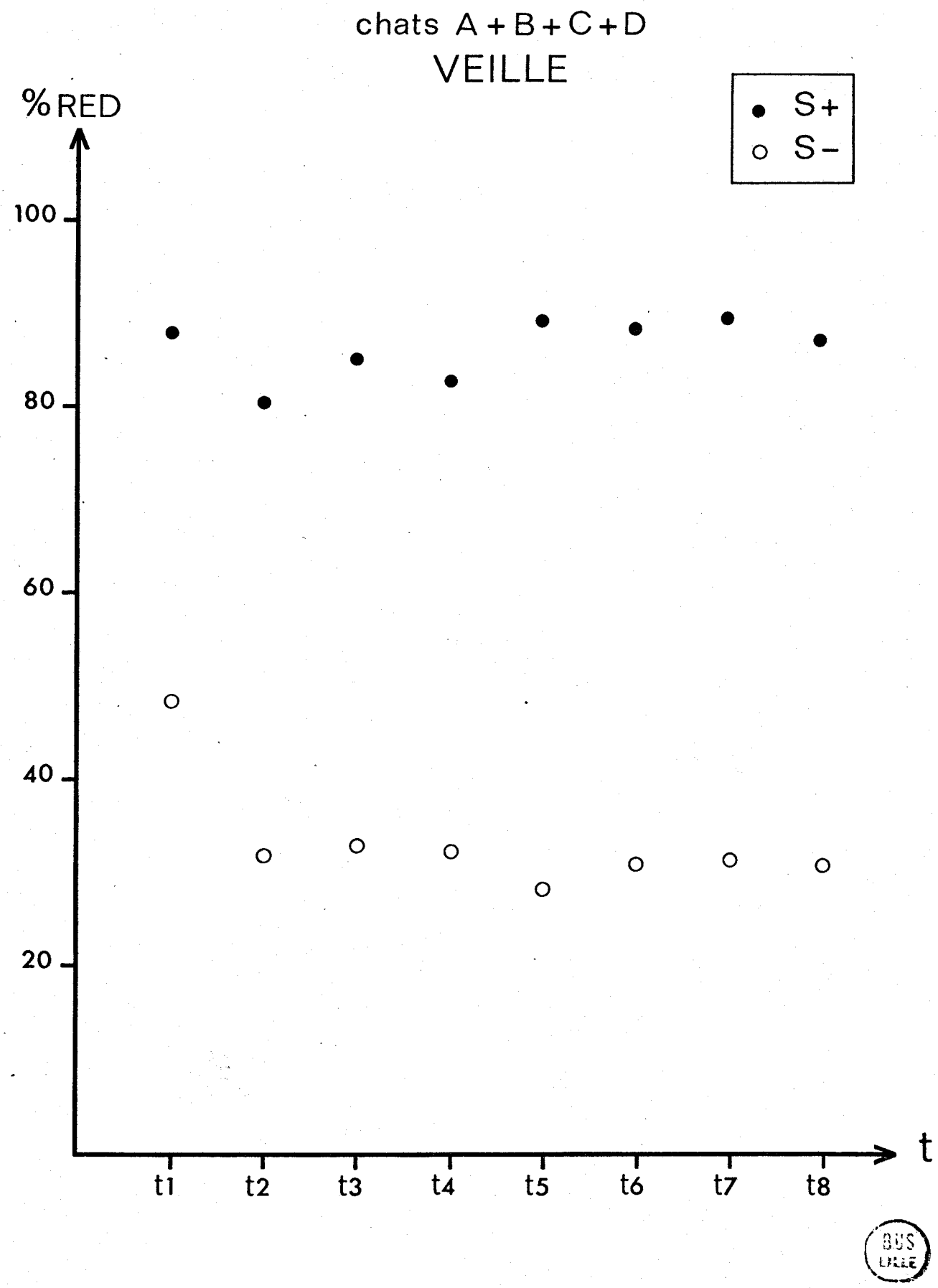
BUS LILLE

Figure 14



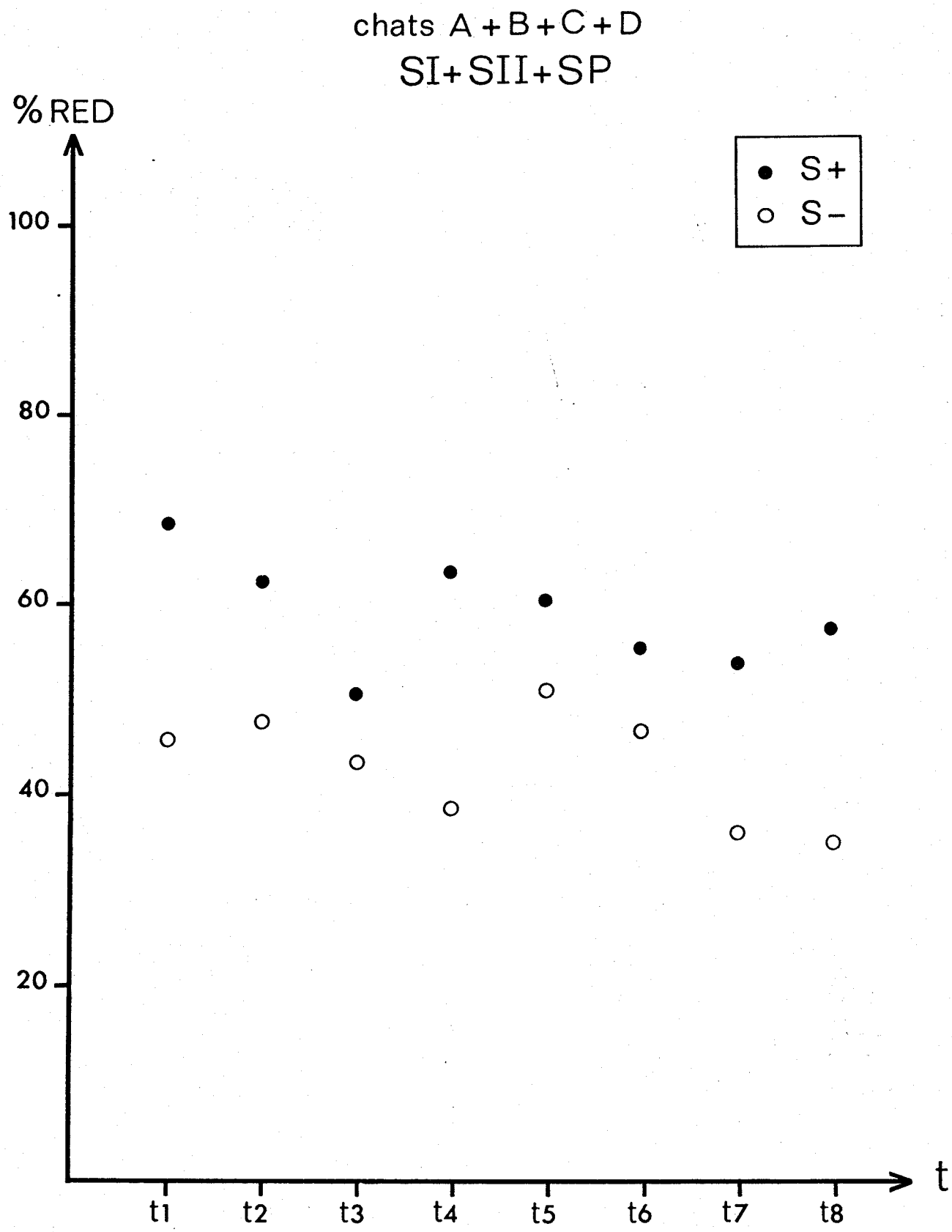
BUS LILLE

Figure 14'



BUS LILLE

Figure 15



BUS LILLE

Figure 15'

Notre hypothèse de travail n'est donc pas confirmée en ce qui concerne la veille, si ce n'est pour le chat D (Figure 14). Dans la veille, le pourcentage de réponses à S^+ de cet animal est en effet constant de t1 à t8 alors que, dans le même temps, son pourcentage de réponses à S^- diminue régulièrement.

Dans le sommeil, les résultats globaux indiquent que :

- les chats répondent en moyenne de moins en moins à S^+ et à S^- (Figure 15').
- la différence entre les pourcentages de réponses à S^+ et à S^- obtenue au début de la phase de discrimination, est identique à la différence finale (Figure 15').

En conclusion, nous pouvons dire que, tant dans la veille que dans le sommeil, "le temps n'a rien fait à l'affaire". Dans la veille, la discrimination s'est faite dès les trois premiers jours et s'est conservée tout au long de la phase expérimentale. Dans le sommeil, ou bien elle s'est établie tout de suite et n'a pas changé de t1 à t8 (chats A et D) ou bien elle ne s'est pas développée dans les premiers jours et n'est jamais apparue (le chat B fait exception : il discrimine en t8).

IV DISCUSSION

Les résultats de cette seconde partie expérimentale font apparaître une grande variabilité d'un chat à l'autre dans l'établissement à l'état vigile de l'habituation, du conditionnement et de la discrimination. Dans le sommeil, les chats diffèrent également par leur capacité discriminative. Ces variations, que nous discuterons tout d'abord, ne doivent pas nous masquer les invariants observés dans ces résultats,

invariants que nous interpréterons, en deuxième lieu, en les comparant aux résultats de la première partie de notre travail.

A - Variabilité interindividuelle des résultats.

a) La durée de la phase d'habituation et de désensibilisation.

Dans notre expérience, l'habituation a duré en moyenne huit jours soit sensiblement plus longtemps que les habituations ordinairement rapportées par d'autres auteurs. Ainsi Sharpless et Jasper (1956) rapportent que chez un chat l'habituation fut atteinte à la trentième présentation d'un son de 500 Hz, l'animal ne présentant plus alors de réponse d'activation corticale.

Il convient toutefois de noter que notre procédure d'habituation diffère en deux points de la procédure classique : nous avons d'une part utilisé un stimulus d'intensité liminaire, d'autre part nous avons intercalé de temps en temps une stimulation électrique dans la série des stimuli sonores afin, nous l'avons dit, de désensibiliser l'animal au choc aversif sous-cutané qui deviendra par la suite un stimulus inconditionnel.

1 - L'intensité du stimulus sonore.

En règle générale, l'habituation à un stimulus est d'autant plus rapide que ce stimulus est faible (Thompson et Spencer, 1966 ; Lynn, 1966 ; Mackworth, 1969). Mais l'habituation à un stimulus liminaire est au contraire très difficile à obtenir (Mikalevskaya, 1958 ; Sokolov, 1963). Ce dernier auteur observe en effet que le pourcentage de réactions d'orientation obtenu pour des stimuli auditifs d'intensité liminaire est comparable à celui qu'on observe pour des stimuli de forte intensité.

L'habituation à des stimuli liminaires peut donc être assimilée à un cas de discrimination difficile. Elle conduit à répondre beaucoup

plus longtemps aux stimuli par une réaction d'orientation généralisée. La RED étant une composante végétative de cette réaction d'orientation, il n'est donc pas étonnant qu'elle se soit habituée lentement au cours de notre expérience.

2 - L'introduction du choc électrique dans la série des stimulations sonores.

Prosser et Hunter (1936) chez le Rat, Sharpless et Jasper (1956) chez le Chat, Sokolov (1963) chez l'Homme, montrent qu'un stimulus préalablement habitué peut évoquer à nouveau une réaction d'orientation chez le sujet si un stimulus étranger est introduit dans la série des stimuli habituels. Sharpless et Jasper (1956) observent chez le Chat que la réaction d'activation corticale est rétablie lors d'un son de 500 Hz préalablement habitué s'ils délivrent à l'animal un jet d'air avant de lui faire entendre le son.

Aussi, en dépit du fait que le critère d'habituation que nous nous étions fixé (40 % de RED) ait été peu sévère, il semble que la durée importante de nos phases expérimentales puisse s'expliquer par les deux facteurs propres à notre procédure : l'intensité liminaire du son, l'introduction d'un choc électrique parmi les stimuli sonores.

b) Les variations individuelles de la durée de la phase d'habituation.

Koepke et Pribram (1966) observent chez l'Homme que la rapidité de l'habituation de la RED est fonction de l'activité électrodermale spontanée du sujet. Ils obtiennent en effet une habituation plus rapide chez les individus dont l'activité électrodermale au repos est faible (sujets dits stables) que chez ceux dont l'activité électrodermale est importante (sujets dits instables).

Nous n'avons pas quantifié l'activité électrodermale spontanée de chacun de nos animaux, mais, de façon évidente elle variait d'un chat à l'autre. Les différences dans la longueur de l'habituation pourraient

avoir leur origine dans cette variabilité interindividuelle de l'activité électrodermale spontanée.

c) Relations entre la durée de l'habituation et la durée du conditionnement.

De même que l'habituation, le conditionnement a été plus ou moins rapide d'un animal à l'autre (Tableau III). Mis à part le chat D dont la phase de conditionnement s'est trouvée artificiellement allongée à cause de difficultés d'enregistrement de la RED, nous pouvons constater sur les trois autres chats que plus l'habituation a été longue, plus le conditionnement a été court.

Cette relation entre la durée du conditionnement et celle de l'habituation a déjà été rapportée par maints auteurs. Martin (1960), Stern et al. (1961) observent en effet lors d'une étude du conditionnement de la RED chez l'Homme que cette réponse se conditionne d'autant plus vite qu'elle s'est habituée plus lentement. Nebylitsin et al. (1963, cités par Lynn, 1966) notent que le conditionnement classique est lié à la présence et à la grandeur de la réaction d'orientation que produit le stimulus conditionnel ; il serait plus vite acquis chez les sujets qui ont présenté des réactions d'orientation plus nombreuses au stimulus conditionnel. En d'autres termes, la vitesse du conditionnement serait inversement proportionnelle à la vitesse de l'habituation.

Le chat D excepté (notons cependant qu'il obtenait 75 % de RED au quatrième jour de conditionnement), nos résultats s'accordent donc avec ceux des auteurs précités.

d) La différenciation.

1 - Evolution dans la veille du pourcentage de réponses à S^-.

Après le conditionnement, nous avons établi chez chaque chat une différenciation (ou discrimination). En présentant à l'animal pendant la veille un son de 450 Hz jamais renforcé, nous pensions obtenir une

diminution progressive des réponses à ce stimulus négatif (S^-).
S^- devait, à notre sens, développer chez l'animal ce que Pavlov a appelé une inhibition interne, comparable à celle qui s'était manifestée dans l'habituation à S^+. Mais le pourcentage de réponses à S^- est resté, soit faible dès le début de la discrimination, soit élevé pendant toute cette phase.

L'intensité liminaire du son de 450 Hz peut expliquer, au moins en partie comme nous le verrons plus loin, que le pourcentage de RED à S^- ne fut jamais nul dans la veille tout au long de la discrimination. Par contre, la variabilité d'un animal à l'autre du décours des réponses à S^- semble, au premier abord, plus difficile à interpréter.

Les travaux de Ermolœva Tomina (cités par Lynn, 1966) font cependant entrevoir quelques explications à nos résultats. Cet auteur montre chez l'Homme que lors de l'établissement d'une discrimination, l'apprentissage à ne pas répondre à un stimulus négatif, visuel ou auditif, est très long chez les sujets à "excitation prédominante", la RED étant prise comme indice de réactivité. Il trouve aussi que ces mêmes sujets ont présenté une habituation de longue durée.

Or le chat C, qui s'est habitué très lentement, répond, et pendant vingt quatre jours, beaucoup plus à S^- (40 % de RED) que les trois autres chats. Le chat A qui a atteint le critère d'habituation en cinq jours donne dès les trois premiers jours de discrimination un faible pourcentage de RED à S^-, pourcentage qu'il maintient sans trop de fluctuations jusqu'en t8.
Le chat D est un chat "moyen" quant à la durée de l'habituation : durant les trois premiers jours, il répond beaucoup à S^-, mais le nombre de ses réponses diminue rapidement. Seuls, les résultats du chat B ne font pas apparaître de parallèlisme entre la durée de l'habituation et le pourcentage de réponses à S^-.

2 - Différences individuelles du pouvoir discriminatif dans le sommeil.

Comme nous l'avons déjà vu, nous pouvons classer les quatre animaux qui ont subi la phase de discrimination en deux groupes. Le premier comprend les chats B et C qui ont reçu en moyenne 154 renforcements pendant l'établissement du conditionnement dans la veille. Les chats A et D qui forment le second groupe ont reçu un nombre beaucoup plus élevé de renforcements : 309 en moyenne. Or la comparaison des résultats obtenus par les deux groupes lors de la discrimination dans le sommeil nous conduit à constater que les chats A et D ont discriminé correctement les stimuli S^+ et S^- tandis que B et C n'ont pas réussi cette performance.

L'échec de B et C à différencier S^+ de S^- dans le sommeil nous parait dû à la force relativement faible du conditionnement qu'ils ont acquis dans la veille, ce que reflète le nombre peu élevé de renforcements qu'ils ont reçus. Or le nombre de liaisons conditionnelles SC - SI s'avère être un paramètre important de la force du conditionnement, c'est-à-dire de sa stabilité et de sa résistance à l'extinction. (Le Ny, 1961). De plus, l'élaboration d'une discrimination entre le stimulus positif et le stimulus négatif est facilitée par un conditionnement antérieur solidement établi.

Notre stimulus négatif de 450 Hz est suffisamment éloigné en fréquence du son S^+ de 5000 Hz pour qu'un animal fortement conditionné à S^+ discrimine sinon de suite du moins très rapidement, dans la veille, entre S^+ et S^-. Puisqu'un conditionnement acquis dans la veille se transfère, au moins partiellement, dans le sommeil, une discrimination élaborée à partir d'un conditionnement stable devrait se conserver également au cours de cet état. C'est bien ce que nous observons chez les chats A et D pour lesquels la force de la liaison SC - SI, à en juger par le nombre de renforcements, serait importante ; ce phénomène ne se manifeste par contre pas chez B et C qui posséderaient une

capacité discriminative trop instable pour qu'elle se maintienne encore dans le sommeil.

B - Constance interindividuelle des résultats.

Dans la première partie de ce travail, nous avons pu mettre en évidence une augmentation des seuils de déclenchement des RED par stimulation sonore parallèle à la diminution de la vigilance. Nous avons pu constater qu'une intensité liminaire pour le déclenchement des RED, déterminée dans la veille, ne provoque pas de réponses dans le SII ni dans le SP. Enfin, nous avons observé une élévation des seuils particulièrement importante dans le SP.

L'expérience rapportée au chapitre III avait pour but d'attribuer une signification à un stimulus neutre et de suivre l'efficacité de ce stimulus dans les différents stades du sommeil. Un stimulus neutre de 5000 Hz dont l'intensité a été choisie telle qu'elle déclenche dans la veille 50 % de RED a été associé systématiquement à un stimulus inconditionnel aversif. Une fois atteint le critère de conditionnement, nous avons procédé, toujours dans la veille, à une discrimination entre le son de 5000 Hz et un son de 450 Hz d'intensité également liminaire.

Ainsi la différence entre la première expérience et la seconde tient dans l'introduction du conditionnement classique aversif et de la discrimination, élaborés à l'état vigile. En effet, les sons de 5000 et 450 Hz sont l'un et l'autre comparables, avant tout conditionnement, aux sons utilisés dans la première expérience puisque les trois fréquences sonores (5000 Hz, 1000 Hz et 450 Hz) ont une intensité liminaire pour le déclenchement des RED. Ajoutons que, dans la seconde expérience, S^+ est, avant le conditionnement, légèrement sous-liminaire puisqu'il a préalablement fait l'objet d'une certaine habituation.

a) Conditionnement et seuils d'évocation des RED à S^+

Le pourcentage des RED diminue de la veille au SP. Ces résultats sont semblables aux résultats de la première expérience obtenus à partir de sons neutres de 1000 et de 450 Hz. Ils confirment donc à nouveau la plus grande profondeur du SP par rapport au SII. Ils mettent aussi en évidence, chez deux chats sur quatre, une différence significative entre les pourcentages de RED dans SII et dans la veille. Sur les quatre animaux, les pourcentages moyens de RED déclenchées par S^+ dans le SII et dans la veille s'accordent avec les résultats de Benoit et Bloch (1960) obtenus par stimulation réticulaire : ils montrent une élévation des seuils de 20 % quand on passe de la veille au sommeil à ondes lentes.

Mais si les résultats de cette seconde expérience présentent un parallèlisme certain avec ceux de la première partie, ils n'en diffèrent pas moins énormément. En effet, le son positif donne en moyenne, pour l'ensemble des chats, après association répétée dans la veille avec le choc électrique, 87 % de RED dans la V, 78 % dans le SI, 67 % dans le SII et encore 27 % dans le SP. Le conditionnement réalisé dans la veille a permis une réapparition de la réaction d'orientation à S^+ se caractérisant à l'état vigile par des mouvements oculaires, une augmentation de l'EMG des muscles de la nuque et une RED de grande amplitude et de courte latence (Figure 7). Dans le sommeil, le conditionnement s'est conservé et a suscité des réponses à S^+ qui n'ont été le plus souvent qu'une composante végétative de la réaction d'orientation : la RED. Le conditionnement acquis dans la veille a donc provoqué une baisse des seuils de déclenchement des RED par stimulation sonore ; il a donné une signification, un pouvoir éveillant à S^+ qui a accru la réactivité de l'animal au cours du cycle veille - sommeil.

Dans l'ensemble, nos résultats corroborent ceux de Rowland (1957), de Buendia et al. (1962, 1963) et de Siegel et Langley (1965) obtenus chez le Chat et ceux de Van Twyver et Garret (1972) chez le Rat. Il faut noter cependant que le pourcentage de réponses à S^+ au cours du SP est plus important (27 % en moyenne) pour nos animaux que celui que rapportent Buendia et al. (1962, 1963) pour les leurs (10 % en moyenne). Cette différence s'explique très vraisemblablement par la différence des critères retenus dans leur expérience (la réponse d'activation corticale) et dans la nôtre (la RED). Nous avons vu en effet que l'intensité de stimulation nécessaire pour évoquer les RED est inférieure à celle qui est exigée pour entraîner une activation du tracé électrocorticographique.

b) Conditionnement et seuils d'évocation des RED à S^-.

Il est d'usage de comparer l'apprentissage discriminatif à une combinaison de conditionnement et d'extinction, le conditionnement portant sur S^+ et l'extinction sur S^-. Nous pensons cependant, et nous suivons en cela Rescorla (1969), que S^- est différent du stimulus qu'on éteint. C'est un stimulus qui, systématiquement, n'est jamais suivi de SI en dépit de la présentation du stimulus absolu à d'autres moments, dans l'expérience de discrimination. S^- et SI sont négativement corrélés : S^- prédit l'absence de SI. Aussi, si la liaison temporelle S^+ - SI développe chez l'animal une excitation conditionnelle qui se traduit par des RED de plus en plus fréquentes à S^+, nous estimons logique de penser que la contingence négative entre S^- et SI élabore une inhibition tout aussi conditionnelle. Poursuivant cette démarche, nous pouvons considérer qu'au cours du conditionnement, puis de la discrimination, S^+ comme S^- ont acquis une signification pour l'animal. S^+ est le signal d'arrivée du choc électrique, signal aversif, excitateur conditionnel. S^- est le signal de l'absence de SI, de ce fait signal inhibiteur, qui conduirait plutôt le chat à une détente comportementale (Segundo et al., 1961) et donc à une réactivité nulle.

Pourtant les animaux répondent à S^- dans la veille et dans tous les stades de sommeil pendant toute la phase de discrimination. Mais nous savons déjà qu'un stimulus d'intensité liminaire provoque très longtemps des réponses chez le sujet auquel il est administré : ceci peut donc en partie expliquer les 32 % de RED à S^- que nous observons dans la veille. Si les chats B et C répondent davantage à S^- dans le SI et dans le SII que dans la veille c'est, nous l'avons déjà souligné, parce que leur conditionnement acquis dans la veille n'est pas assez bien établi. Les animaux ne peuvent alors plus différencier entre S^+ et S^- dans le sommeil I et II et répondent autant au premier stimulus qu'au second.

Il n'en reste pas moins que le pourcentage de RED à S^- chez les chats A et D demeure considérable dans le sommeil, comparé aux pourcentages obtenus avec des stimuli neutres dans la première partie de ce travail. Le son de 450 Hz choisi d'intensité liminaire dans la veille, devenu par sa non association systématique avec le choc électrique, un inhibiteur conditionnel, ne devrait plus en effet provoquer de RED, tout au moins chez l'animal endormi. Or il évoque encore chez le chat D, animal qui y répond peu, 22 % de RED dans le SI, 30 % dans le SII et 16 % dans le SP (Tableau IV A).

Il nous faut donc, pour interpréter les résultats obtenus dans la veille, admettre que le pouvoir excitateur de S^+ l'emporte sur le pouvoir inhibiteur de S^-, ce qui amène l'animal à répondre encore dans le tiers des cas au stimulus S^-.

Pour comprendre les résultats obtenus dans les stades SI, SII et SP, il faut admettre que pendant le sommeil, l'excitation conditionnelle de S^+ réduit le pouvoir inhibiteur de S^- d'autant plus que le stade de sommeil est plus profond. En d'autres termes, la discrimination diminuerait parallèlement à la vigilance à cause de la domination de plus en plus grande du signal aversif (S^+) sur le signal relaxant (S^-).

CHAPITRE IV

DISCUSSION ET CONCLUSIONS GENERALES

I RAPPEL DES PRINCIPAUX RESULTATS

Les résultats rapportés dans ce travail peuvent être très brièvement résumés de la façon suivante :

1) La probabilité d'évoquer une RED par stimulation sonore chez le chat est :

- plus faible dans le sommeil que dans la veille.
- plus élevée avec un son signifiant qu'avec un son neutre.

2) La discrimination entre un son renforcé et son non renforcé est :

- plus faible chez le chat endormi que chez le chat éveillé.
- conservée dans le SI et dans le SII.
- abolie dans le SP.

Ces résultats qui, nous l'avons vu, concordent avec ceux de nombreux auteurs sont interprétés le plus souvent :

- en ce qui concerne la veille, le SI et le SII, en termes de sélection des stimuli externes. Dans ces stades, un filtre sensoriel serait mis en jeu, qui ne laisserait parvenir à l'animal que les informations importantes pour lui.

- en ce qui concerne le sommeil paradoxal, en termes d'inhibition ou d'occlusion des stimuli externes. Les centres supérieurs développant une activité neuronique intense inhiberaient ou occlueraient presque totalement toutes les informations entrantes.

Ces interprétations font référence à des expériences qui se sont attachées à établir les bases neurophysiologiques des réactions obtenues chez l'animal dans la veille comme dans le sommeil. La RED étant un témoin de l'activation réticulaire, il convient tout particulièrement de rappeler les travaux qui concernent l'examen de l'activité neuronique de la formation réticulaire au cours du cycle veille - sommeil, ainsi que les recherches centrées sur la réactivité différentielle de cette structure à des stimuli signifiants et non signifiants. Les données qu'ils apportent sont en effet susceptibles d'étayer les résultats que nous avons obtenus par une approche comportementale et de les éclairer.

Nous avons donc tout d'abord recherché dans la littérature quels sont les corrélats nerveux des phénomènes de conditionnement et de discrimination observés chez nos animaux.

La généralisation tonale que nous avons obtenue dans le sommeil paradoxal et qui ne laisse pas de poser problème, nous a ensuite conduite à l'étude de la modulation que subissent, aux différents niveaux de vigilance, la transmission des messages acoustiques et leur impact sur l'activité de la formation réticulaire. Ces données que nous rapportons ci-dessous nous permettront en outre d'apporter des éléments d'interprétation à l'élévation des seuils de déclenchement des RED par stimulation sonore et à l'augmentation des réponses de généralisation à S^-, qui apparaissent parallèlement à la diminution de la vigilance ; elles nous permettront enfin d'éclairer la nature des fluctuations des seuils instantanés d'évocation des RED dans la veille et dans le sommeil paradoxal.

II HABITUATION ET REACTIVITE RETICULAIRE

Si Geisler et al. (1958), Desmedt et al. (1965) et Saunders (1970, 1971) observent que l'amplitude des composantes primaires du potentiel évoqué par stimulation auditive est en relation étroite avec la perception du stimulus par le sujet, Hernandez-Péon montre dès 1959 que l'amplitude des composantes secondaires est liée à la signification du stimulus.

L'expérience de Ritter et Vaughan (1969), menée sur l'Homme, met également en évidence que les composantes tardives du potentiel évoqué, témoins de la réactivité des structures non spécifiques, sont importantes lors d'une réponse d'orientation à un stimulus nouveau alors qu'elles disparaissent dans un potentiel évoqué par un stimulus répété (Rucklin et Roy John, 1966). Ainsi, l'habituation rapide des indices comportementaux ou électroencéphalographiques dépendrait de la réactivité des systèmes non spécifiques de régulation de la vigilance et en particulier de la réactivité de la formation réticulaire mésencéphalique. Scheibel et Scheibel (1965), Lindsley et al. (1973) montrent d'ailleurs, chez le Chat, que les réponses des unités réticulaires à une stimulation répétitive du nerf sciatique diminuent rapidement.

La longue période d'habituation qu'ont subi nos animaux s'expliquerait à nouveau, dans ce cadre interprétatif, par l'emploi de stimulations d'intensité liminaire rendant la discrimination plus complexe (Sokolov, 1963) et par la présence intermittente du choc électrique. Ritter et Vaughan (1969) montrent en effet que lors d'une discrimination difficile, les composantes tardives du potentiel évoqué augmentent d'amplitude tant au stimulus neutre qu'au stimulus pertinent. De plus, les quelques présentations du stimulus inconditionnel que nous avons introduites dans cette période ont pu provoquer une déshabituation de la formation réticulaire.

III MODIFICATIONS DES POTENTIELS EVOQUES DURANT LE CONDITIONNEMENT

La sensibilisation de l'animal à un stimulus aversif ou récompensant augmente l'amplitude des potentiels évoqués tant dans une procédure de conditionnement que dans un pseudoconditionnement (Khachatarian et Gluck, 1969 ; Sommer-Smith et Marocutti, 1970). Cependant certains changements dans les processus nerveux corticaux ou sous-corticaux sont liés à l'acquisition de l'information qu'apporte le stimulus conditionnel plutôt qu'aux effets d'une sensibilisation telle que celle qu'entraîne la présentation isolée du stimulus inconditionnel dans une procédure de pseudoconditionnement. Roy John en apporte de multiples exemples dans son ouvrage "Mechanisms of memory" (1967).

Une recherche ultérieure de Roy John et al. (1969) met clairement en évidence la contribution relative du conditionnement et de la sensibilisation spécifique dans les modifications que subissent les potentiels évoqués. Les auteurs enregistrent chez huit chats les potentiels évoqués au niveau du corps genouillé latéral et du cortex visuel. L'animal, placé dans une cage à deux pédales, apprend à appuyer sur la pédale droite pour obtenir de la nourriture lors d'un papillotement lumineux de fréquence V1 et sur la pédale gauche pour éviter un choc électrique à la présentation d'un papillotement de fréquence V2. Quand les deux réponses sont bien établies, les auteurs introduisent dans l'expérience un papillotement de fréquence V3 intermédiaire entre V1 et V2, qu'ils délivrent désormais avec V1 et V2, au hasard. Si V3 induit la réponse d'appui sur la pédale droite, les composantes secondaires des potentiels évoqués par ce stimulus sont semblables à celles des potentiels évoqués par la fréquence V1. Si V3 conduit

l'animal à appuyer sur la pédale gauche, les potentiels évoqués ressemblent alors à ceux qu'entraîne la fréquence V2.

Ainsi, durant la généralisation d'une réponse, le stimulus S^- provoque un potentiel évoqué qui n'est pas seulement déterminé par les caractéristiques physiques du stimulus mais dont les composantes tardives varient avec la signification que l'animal attribue au stimulus. Si, par contre, la différenciation entre S^+ et S^- est réalisée tout de suite, le potentiel recueilli à la réponse de discrimination à S^- est différent, dans ses composantes secondaires, du potentiel évoqué enregistré lors de la réponse conditionnée à S^+ ou de la réponse de généralisation à S^- (Rucklin et Roy John, 1966). De plus, le fait que le stimulus conditionnel devient progressivement signifiant et la consolidation même de l'information se traduisent, semble-t-il, dans leurs processus dynamiques, par le développement simultané d'activités évoquées identiques dans les structures spécifiques (le cortex primaire relatif au stimulus conditionnel) et non spécifiques (dont le système réticulaire mésencéphalique). Ces activités sont enregistrées de façon stable et fidèle quand le conditionnement est bien établi (Livanov, 1962, cité par Roy John, 1967).

Il ressort de toutes ces expériences que les phénomènes d'habituation, de conditionnement, de généralisation et de discrimination que nous avons obtenus chez les quatre chats peuvent être mis en corrélation avec les processus nerveux spécifiques.

IV LA TRANSMISSION SENSORIELLE DANS LES VOIES AUDITIVES

L'augmentation des seuils de déclenchement des RED, la généralisation tonale qui s'accroît au cours de l'approfondissement du sommeil, en particulier l'échec de l'animal à différencier S^+ de S^- dans le sommeil paradoxal, enfin les fluctuations des seuils instantanés dans la veille et dans le sommeil paradoxal, trouvent-ils, sur le plan

neurophysiologique, une explication en termes d'excitation réticulaire variable selon les états de veille et de sommeil ? Pour répondre à cette question, nous nous sommes attaché d'une part à l'étude des modifications des informations acoustiques dans les voies auditives au cours du cycle veille - sommeil, d'autre part à celle des altérations dont elles pouvaient être l'objet au niveau de la formation réticulaire elle-même en fonction des différents stades de vigilance.

A - Modulation des informations auditives dans la veille attentive.

Si Hernandez-Peon et al. (1956) pensent que dans la veille attentive les potentiels évoqués à un clic sont inhibés au premier relais sensoriel par des influx réticulaires efférents, Hugelin et al. (1960) montrent de façon décisive que la réduction des potentiels évoqués est due à la contraction des muscles intraauriculaires qui atténue mécaniquement les stimuli sonores. Cette contraction n'intervient d'ailleurs que dans des conditions de vigilance exceptionnellement élevée et n'entrainerait qu'une atténuation de cinq décibels en moyenne (Hugelin et al., 1959).

Ces derniers résultats nous conduisent à penser que les fluctuations importantes des seuils instantanés de déclenchement des RED par stimulation sonore au cours de la veille peuvent être le fait d'activations réticulaires momentanément plus intenses. En effet, tout comme les variations de la position de la tête de l'animal dans la cage et comme les effets de masquage, une activation réticulaire atténuant de cinq décibels des sons de 1000 et de 450 Hz d'intensité liminaire peut suffire pour les rendre inefficaces ou pour modifier la plus petite différence perceptible entre deux présentations successives d'un même son.

B - Modulation des informations auditives dans le SII et le SP.

Si, chez le Chat dont les entrées acoustiques sont maintenues constantes par l'utilisation d'un casque diffuseur fixé sur la tête ou par section des muscles de l'oreille moyenne, les potentiels évoqués au niveau cochléaire ne varient pas entre la veille, le sommeil à ondes lentes et le sommeil paradoxal (Huttenlocher, 1960 ; Berlucchi et al., 1967 ; Marsh et Worden, 1969 ; Murphy et Starr, 1971), chez l'animal normal ils subissent des modifications. Ainsi Winters et al. (1967) observent chez le chat que l'amplitude de toutes les composantes d'une réponse évoquée est en moyenne plus importante dans le sommeil à ondes lentes que dans le sommeil paradoxal ; Hall et Borbely (1970) trouvent, chez le Rat, des résultats analogues.

Winters et al. (1967), Mori et al. (1972) pensent que la réduction tonique des informations auditives, s'accentuant au cours des mouvements oculaires, est due à une action directe des influx réticulaires sur l'appareil auditif à son niveau périphérique : l'atténuation des potentiels évoqués serait la conséquence de l'élévation du tonus de la formation réticulaire. Les auteurs enregistrent en effet, pendant le sommeil paradoxal et parallèlement à la réduction tonique et phasique des réponses évoquées spécifiques, une augmentation tonique et phasique de l'activité multiunitaire de cette structure.

D'autres chercheurs ont mis en évidence la participation du noyau caudé (La Grutta et al., 1968, 1969) et du cortex primaire A1 (Amato et al., 1969) dans la régulation et particulièrement dans l'inhibition des messages auditifs dans les voies spécifiques.

Nous pouvons admettre nous aussi, en nous reportant à l'expérience de Dewson et al. (1965) qui montre que l'activité des muscles de l'oreille moyenne est très élevée pendant la phase paradoxale comparativement à SII, et à celle d'Hugelin et al. (1960) que nous venons de rappeler, que l'accroissement de l'activité réticulaire pendant le sommeil paradoxal pourrait induire une contraction des muscles

intraauriculaires atténuant de façon mécanique et variable les entrées sensorielles. Ainsi, s'expliquerait, au moins en partie, l'augmentation des seuils de déclenchement des RED pendant le sommeil paradoxal et la variabilité notable des seuils instantanés.

Les résultats des recherches précédentes nous amènent de plus à noter que la potentialité activatrice des informations sensorielles qui atteignent la formation réticulaire serait, pendant le sommeil paradoxal, déjà très diminuée.

V LA REACTIVITE DE LA FORMATION RETICULAIRE AUX MESSAGES AUDITIFS

A - Activité des unités réticulaires au cours du cycle veille - sommeil.

Tous les auteurs s'accordent à noter que l'activité de base de la formation réticulaire est à son niveau le plus bas pendant le SII. Pendant la veille, l'activité des neurones est plus importante que pendant le sommeil à ondes lentes ; elle atteint un maximum pendant le sommeil paradoxal (Huttenlocher, 1961 ; Balzano et Jeannerod, 1970 ; Kasamatsu, 1970 ; Manohar et al., 1972). Durant la phase paradoxale l'activité unitaire présente des augmentations phasiques au cours des mouvements oculaires (Kasamatsu, 1970).

Buendia et al. (1962), Williams et al. (1966) s'appuient sur cette activation intense des neurones réticulaires pendant le sommeil paradoxal pour conclure à une occlusion importante des informations afférentes sans signification pour l'animal. Nous ne rejetons pas cette hypothèse explicative pour les résultats que nous avons obtenus dans le sommeil paradoxal mais elle n'est pas la seule qui puisse les éclairer.

B - Réactivité réticulaire au cours du cycle veille - sommeil.

La réactivité de la formation réticulaire est une fonction symétrique de son activité de base. Beyer et Sawyer (1964) trouvent en effet que durant la veille active et le sommeil paradoxal les potentiels évoqués auditifs recueillis dans la formation réticulaire sont très réduits par rapport à ceux que présente l'animal en veille calme ou en somnolence : les variations d'amplitude portent surtout sur les composantes tardives de longue durée. Guilbaud et al. (1972) utilisent des stimulations somatiques, visuelles ou auditives pour déclencher des potentiels évoqués qu'ils enregistrent dans le noyau centre médian du thalamus et dans la formation réticulaire mésencéphalique. Les auteurs confirment non seulement l'existence d'un contrôle inhibiteur corticifuge sur les structures sous corticales (Hugelin et Bonvallet, 1957 ; Meulders et al., 1963 ; Guilbaud et Menetrey, 1970), mais encore montrent la spécificité de ce mécanisme. En effet, après une ablation bilatérale de l'aire auditive primaire, seules, les réponses évoquées aux clics ne subissent plus de modifications au cours du cycle veille - sommeil. Ce contrôle inhibiteur cortical qui s'exerce sur le centre médian et la formation réticulaire, de façon vraisemblablement présynaptique, n'exclut pas un contrôle des relais antérieurs. Ainsi, dans le domaine somesthésique, l'inhibition des afférences relayant dans la formation réticulaire ou dans les noyaux non spécifiques du thalamus va de pair avec l'inhibition d'origine corticale des cellules d'origine des voies extralemniscales (Menetrey et al., 1970).

Les résultats de Beyer et Sawyer (1964), ceux de Guilbaud et al. (1972), nous permettent donc d'envisager également la diminution du pourcentage des RED évoquées par stimulation sonore au cours du sommeil paradoxal comme le reflet d'un renforcement de l'inhibition corticale que subit la formation réticulaire durant ce stade. Ainsi, les

informations auditives pourraient, dans la phase paradoxale, être inhibées au niveau périphérique de la voie auditive puis au niveau de la formation réticulée elle-même où l'inhibition se doublerait d'ailleurs, nous l'avons vu, d'une occlusion due au rythme élevé des décharges neuroniques dans cette structure.

Mais, et cette précision est capitale pour l'interprétation de nos résultats, l'inhibition et l'occlusion porteraient principalement sur les composantes tardives des potentiels évoqués, les ondes primaires étant comparativement moins altérées. Dans la mesure où les ondes tardives traduisent les effets d'une information différentielle de S^+ et de S^-, ces stimuli peuvent apparaître, dans le sommeil paradoxal, comme n'apportant à la formation réticulaire qu'une information sur leur intensité et non sur leur qualité : S^+ ne pourrait plus alors être différencié de S^-.

De plus, même si dans le cas de nos animaux l'on ne peut rejeter l'hypothèse d'un rôle analyseur du cortex donnant à la formation réticulaire l'ordre de répondre différentiellement à S^+ et à S^-, notre interprétation de la généralisation tonale dans le sommeil paradoxal reste valable. Nous avons vu, en effet, qu'au niveau cortical les ondes tardives des potentiels évoqués sont généralement déprimées (Winters et al., 1967 ; La Grutta et al., 1968, 1969 ; Amato et al., 1969 ; Hall et Berbely, 1970) alors que persistent les composantes précoces.

L'élévation des seuils de déclenchement des RED par stimulation sonore signifiante ou non est, dans le sommeil à ondes lentes, loin d'être aussi importante que dans le sommeil paradoxal ; elle n'en reste pas moins beaucoup plus difficile à interpréter. Une explication en termes de "déactivation active" de la formation réticulaire par diverses structures bulbopontines (Dell, 1969, 1973 ; Moruzzi, 1973 ; Puizillout et Ternaux, 1974) rend difficilement compte de l'amplitude élevée des potentiels évoqués enregistrés dans cette structure lors du SII, amplitude qui ne nous permet pas de conclure à une altération de l'information sensorielle.

Les données d'Huttenlocher (1960) qui obtient chez le Chat pendant le sommeil à ondes lentes une habituation très rapide des potentiels réticulaires évoqués par des clics pourraient apporter des éléments de solution au problème qui vient d'être soulevé. Mais il est difficile de les transposer à nos propres conditions expérimentales. En effet Huttenlocher distribue aux animaux des clics identiques toutes les deux à trois secondes tandis que nous avons utilisé deux fréquences sonores différentes délivrées de façon irrégulière à des intervalles d'au moins une minute.

Nous estimons, en définitive, que la diminution des RED évoquées dans le stade de sommeil lent relèverait d'un freinage bulbaire s'exerçant directement au niveau des neurones sympathiques spinaux (Roy, 1971). Ce frein serait mis en jeu par l'activation de la formation réticulaire elle-même (Bloch, 1965) et son effet inhibiteur n'apparaîtrait pas chez l'animal avant l'installation du sommeil synchronisé (Roy, 1971).

Les travaux que nous venons de rappeler indiquent donc que l'élaboration et la conservation d'une signification sont corrélées avec des activités nerveuses spécifiques. Dans l'ensemble, les interprétations de ces données neurophysiologiques sont comparables avec les résultats que nous avons obtenus à partir d'une approche comportementale. De même, le phénomène de généralisation obtenu dans le sommeil paradoxal peut être expliqué par les occlusions ou les inhibitions que subissent les neurones réticulaires au cours de cette phase.

Mais signification et généralisation doivent être également discutées en rapport avec leur rôle fonctionnel.
Radicalement coupé du monde extérieur durant le sommeil paradoxal,

l'individu reste néanmoins réactif aux stimuli à tonalité émotionnelle : en dépit de la réduction considérable des informations transmises par les voies spécifiques ou non spécifiques, tout se passe comme si "la reconnaissance des signaux à grande valeur pouvait encore se faire à partir d'un minimum de données". Odile Benoit (1971) compare cette capacité de détection à celle de la "compréhension d'un mot courant imprimé avec une ou plusieurs fautes de frappe".

Ainsi la signification laisserait une porte entrouverte entre le sommeil paradoxal et la veille, entre le rêve et le réel. Liée au phénomène de généralisation elle ferait de ces deux mondes de véritables "vases communicants". Elle permettrait à l'individu de garder la réactivité minimale nécessaire à son adaptation et à sa protection vis-à-vis de stimuli qui, de près ou de loin, ressemblent à ceux qu'il a appris à reconnaître comme dangereux.

RESUME

Après une revue sommaire des travaux consacrés, chez l'Homme et chez l'animal, au problème de l'élaboration de la signification d'un stimulus et de son maintien dans le sommeil, nous rapportons les résultats que nous avons obtenus chez le chat en préparation chronique dans l'étude de la réactivité à des stimuli neutres ou signifiants en fonction des niveaux de vigilance.

Dans une première partie, nous avons mesuré les seuils absolus de déclenchement des réponses électrodermales (RED) par une stimulation sonore neutre, à quatre niveaux de vigilance : la veille (V), la somnolence (SI), le sommeil à ondes lentes (SII) et le sommeil paradoxal (SP).
La RED, indice sympathique de l'activation réticulaire a été choisie comme test de la réactivité de l'animal. Elle présente en effet l'avantage de pouvoir être évoquée par des intensités sonores inférieures à celles qui provoquent le réveil et de se conditionner facilement selon un schéma pavlovien.
Nous montrons que les seuils d'évocation des RED s'élèvent régulièrement de la veille au SP ; ils présentent dans ce dernier stade une augmentation considérable (de 57 décibels par rapport à la veille) qui se distingue de l'élévation plus modérée durant les autres stades de sommeil.

Dans une deuxième partie, nous avons étudié la conservation de la signification d'un stimulus sonore durant le sommeil.
Un son de 5000 Hz (S^+) d'une intensité telle qu'il déclenche dans la veille 50 % de RED, est associé, à l'état vigile, à un choc électrique sur

le nerf radial. Après l'établissement du conditionnement, S^+ est présenté dans la veille et au cours du sommeil spontané en alternance avec un stimulus neutre de 450 Hz (S^-) d'intensité également liminaire dans la veille. A chaque niveau de vigilance, nous évaluons la capacité discriminative de l'animal en comparant les pourcentages des réponses obtenues à S^+ et à S^-.

Les résultats montrent que :

1) L'attribution d'une signification à un son juste liminaire dans la veille entraine un abaissement du seuil de sa détection jusque dans le SP.

2) La capacité discriminative de l'animal se maintient jusque dans le SII, elle disparait dans le SP.

3) Les pourcentages de réponses à S^+ et à S^- ne varient pas pendant les 24 jours que dure le conditionnement.

Ces résultats sont rapprochés des études sur la transmission des stimuli signifiants ou non, en fonction du cycle veille - sommeil dans les voies auditives spécifiques ou non spécifiques.

Nous discutons le rôle de la conservation de la signification jusque dans le SP et celui de la généralisation obtenue dans ce stade.

BIBLIOGRAPHIE

AMATO G., LA GRUTTA V., ENIA F., The control exerted by the auditory cortex on the activity of the medial geniculate body and inferior colliculus, Arch. Sci. Biol., 1969, 53, 291-313.

BADIA P., DEFRAN R.H., Orienting responses and GSR conditioning, Psychological Rev., 1970, 77, 171-181.

BALZANO E., JEANNEROD M., Activité multi-unitaire des structures sous-corticales pendant le cycle veille - sommeil chez le Chat, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1970, 28, 136-145.

BEH H.C., BARRAT P.E.H., Discrimination and conditioning during sleep as indicated by the electroencephalogramm, Science, 1965, 147, 1470-1471.

BENOIT O., Influence des états de sommeil sur l'activité spontanée et la transmission dans les voies et les relais sensitifs et visuels, Thèse, Paris, 1971, 235 p.

BENOIT O., BLOCH V., Seuil d'excitabilité réticulaire et sommeil profond chez le Chat, J. Physiol., Paris, 1960, 52, 17-18.

BERLUCCHI G., MUNSON J.B., RIZZOLATTI G., Changes in click evoked responses in the auditory system and the cerebellum of free-moving cats during sleep and waking, Archiv. ital. Biol., 1967, 105, 118-135.

BEYER C., SAWYER C.H., Effects of vigilance and other factors on nonspecific acoustic responses in the rabbit, Exp. Neurol., 1964, 10, 156-169.

BLOCH V., Le contrôle central de l'activité électrodermale, J. Physiol., Paris, 1965, 57, Suppl. 13, 132 p.

BLOCH V., BONVALLET M., Le déclenchement des réponses électrodermales à partir du système réticulaire facilitateur, J. Physiol., Paris, 1960, 52, 25-26.

BRUCE D. J., EVANS C. R., FENWICK P. B. C., SPENCER V., Effect of presenting novel material during slow-wave sleep, Nature, 1970, 225, 873-874.

BUENDIA N., GOODE M., SIERRA G., SEGUNDO J. P., Responsiveness and discrimination during sleep, Experientia, 1962, 19, 208-209.

BUENDIA N., SIERRA G., GOODE M., SEGUNDO J. P., Conditioned and discriminatory responses in wakeful and in sleeping cats, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1963, Suppl. 24, 199-218.

CORVALAN J. C., HAYDEN M. P., OTHMER E., Depth of sleep and auditory thresholds during 24 hours recording, Psychophysiology, 1970, 7, 353

DELL P., Les systèmes non spécifiques à projections diffuses de l'encéphale, dans Kayser C, Vol. 2, Flammarion, 1969, 323-376.

DELL P., Afférences baroceptives, phases de synchronisation corticale et sommeil, Arch. ital. Biol., 1973, 111, 553-563.

DESMEDT J. E., DEBECKER J., MANIL J., Mise en évidence d'un signe électrique cérébral associé à la détection par le sujet d'un stimulus sensoriel tactile, Bull. Acad. Roy. Med., 1965, 5, 461-475.

DEWSON III J. H., DEMENT W. C., SIMMONS F. B., Middle ear muscle activity in cats during sleep, Exp. Neurol., 1965, 12, 1-8.

DILLON R., WEBB W., Threshold of arousal from "activated sleep" in the rat, J. comp. physiol. Psychol., 1965, 59, 446-447.

EMMONS W.H., SIMON C.W., Responses to material presented during various levels of sleep, J. exp. Psychol., 1956, 51, 89-97.

EVANS F.J., GUSTAFON L.A., O'CONNELL D.N., ORNE M.T., SHOR R.E., Verbally induced behavioral responses during sleep, J. nerv. and ment. Dis., 1970, 150, 171-187.

FAURE J., Le sommeil "paradoxal" du lapin dans ses aspects anatomo-fonctionnels et hormonaux, dans Neurophysiologie des états de sommeil, Paris, C.N.R.S., 1965.

FIRTH H., Habituation during sleep, Psychophysiology, 1973, 10, 43-51.

FRAZIER R.E., McDONALD D.G., EDWARDS D.J., Discrimination between signal and non-signal stimuli during sleep, Psychophysiology, 1968, 4, 369.

GEISLER C.D., FRISHKOPF L.S., ROSENBLITH W.A., Extracranial responses to acoustic clicks in man, Science, 1958, 128, 1210-1211.

GORMEZANO I., Classical conditioning, dans Sidowski J.B., Experimental Methods and Instrumentation in Psychology, McGraw Hill, 1966, 385-420.

GRANDA A.M., HAMMACK J.T., Operant behavior during sleep, Science, 1961, 133, 1485

GUILBAUD G., MENETREY D., Rôle joué par les voies et aires de projections lemniscales dans le contrôle des afférences extralemniscales au cours du sommeil naturel chez le Chat, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1970, 29, 295-302.

GUILBAUD G., MENETREY D., OLIVERAS J.L., Control exerted during sleep by primary cortical areas upon different sensory afferents, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1972, 33, 15-21.

HALL R.D., BORBELY A.A., Acoustically evoked potentials in the rat during sleep and waking, Exp. Brain Res., 1970, 11, 93-110.

HENNEVIN E., LECONTE P., La fonction du sommeil paradoxal : faits et hypothèses, Année Psychol., 1971, 71, 489-519.

HERNANDEZ-PEON R., Centrifugal control of sensory inflow to the brain and sensory perception, Acta. Neurol. Latinoam., 1959, 5, 279-298.

HERNANDEZ-PEON R., SCHERRER H., JOUVET M., Modification of electric activity in cochlear nucleus during "attention" in unanesthetized cats, Science, 1956, 123, 331-332.

HODES R., SUZUKI J., Comparative thresholds of cortex, vestibular system and reticular formation in wakefulness, sleep and REM periods, Electroenceph. clin. Neurophysiol. 1965, 18, 239-248.

HUBEL D.H., Electrocorticogramms in cats during natural sleep, Arch. ital. Biol., 1960, 98, 171-181.

HUGELIN A., BONVALLET M., Analyse des post-décharges réticulaires et corticales engendrées par des stimulations électriques réticulaires, J. Physiol., Paris, 1957, 49, 1225-1234.

HUGELIN A., DUMONT S., PAILLAS N., Vigilance et atténuation mécanique des stimuli auditifs au niveau de l'oreille moyenne, J. Physiol., Paris, 1959, 51, 477-478.

HUGELIN A., DUMONT S., PAILLAS N., Formation réticulaire et transmission des informations auditives au niveau de l'oreille moyenne et des voies acoustiques centrales, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1960, 12, 797-818.

HUTTENLOCHER P.R., Effects of state of arousal on click responses in the mesencephalic reticular formation, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1960, 12, 819-827.

HUTTENLOCHER P.R., Evoked and spontaneous activity in single units of medial brain stem during natural sleep and waking, J. Neurophysiol., 1961, 24, 451-468.

IZQUIERDO I., WYRWICKA W., SIERRA G., SEGUNDO J. P., Etablissement d'un réflexe de trace pendant le sommeil naturel chez le Chat, dans Monnier A. M., Actualités neurophysiologiques, 6e série, Paris, Masson, 1965, 277-296.

JOHN E. R., Mechanisms of Memory, Ac. Press, N. Y., London, 1967.

JOHN E. R., SHIMOKOCHI M., BARTLETT F., Neural readout from memory during generalization, Science, 1969, 164, 1534-1536.

JOUVET M., Recherches sur les structures nerveuses et les mécanismes responsables des différentes phases du sommeil physiologique, Arch. ital. Biol., 1962, 100, 125-200.

KASAMATSU T., Maintained and evoked unit activity in the mesencephalic reticular formation of the freely behaving cat, Exp. Neurol., 1970, 28, 450-470.

KHACHATURIAN Z. S., GLUCK H., The effects of arousal on the amplitude of evoked potentials, Brain Research, 1969, 14, 589-606.

KIMBLE G. A., OST J. W. P., A conditioned inhibitory process in eyelid conditioning, J. exp. Psychol., 1961, 61, 150-156.

KOEPKE J. E., PRIBRAM K. H., Habituation of GSR as a function of stimulus duration and spontaneous activity, J. comp. physiol. Psychol., 1966, 61, 442-448.

LA GRUTTA V., GIANMANCO S., AMATO G., Azione inhibitoria del nucleo caudata. II) Alcune caratteristiche dell ' azione inibitoria del nucleo caudato sull' area uditiva primaria e sul corpo genicolato mediale, nel gatto, Boll. Soc. It. Biol. Sper., 1968, 44, 1810-1812.

LA GRUTTA V., AMATO G., MILITELLO L., La responsività dell' area uditiva di proiezione in rapporto alla funzione inibitoria del nucleo caudato e del centrum medianum, Boll. Soc. It. Biol. Sper., 1969, 45, 1185-1187.

LEHMANN D., KOUKKOU M., Das EEG des Menschen beim Lernen von neuem und bekanntem Material, Arch. Psychiat. Nervenkr., 1971, 215, 22-32.

LE NY J.F., Le conditionnement, P.U.F., Paris, 1961.

LINDSLEY D.F., RANF S.K., SHERWOOD M.J., PRESTON W.G., Habituation and modification of reticular formation neuron responses to peripheral stimulation in cats, Exp. Neurol., 1973, 41, 174-189.

LOOMIS A.L., HARVEY E.N., HOBART G., Cerebral states during sleep as studied by human brain potentials, J. exp. Psychol., 1937, 21, 127-144.

LYNN R., Attention, Arousal and the orientation reaction, Oxford, Pergamon Press, 1966.

MACKWORTH J.F., Vigilance and habituation, Penguin Books, 1969.

MANOHAR S., NODA H., ADEY W.R., Behavior of mesencephalic reticular neurons in sleep and wakefulness, Exp. Neurol., 1972, 34, 140-157.

MARSH J.T., WORDEN F.G., Some factors modulating neural activities in peripheral auditory centers, Brain Research, 1969, 12, 99-111.

MARTIN I., Variations in skin resistance and their relationships to GSR conditioning, J. ment. Sci., 1960, 106-231.

MATSUMOTO J., MIYOSHII M., KOOYAMA Y., Conditional reflex in sleep, Psychophysiology, 1968, 5, 244.

McDONALD D.G., Conditional and unconditional autonomic responses during sleep, Report 65-28 US Navy Medical Neuropsychiatric Research Unit, San Diego, Calif., 1966.

MENETREY D., GUILBAUD G., KREUTZER M., GUANO G., Effets de l'ablation de différentes zones corticales sur les variations d'amplitude de l'onde P du potentiel de moëlle au cours des différents états de veille et de sommeil, J. Physiol., Paris, 1970, 62, 413.

MEULDERS M., MASSION J., COLLE J., ALBE-FESSARD D., Effets d'ablations télencéphaliques sur l'amplitude des potentiels évoqués dans le centre médian par stimulation somatique, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1963, 15, 29-38.

MIHALEVSKAYA L. I., Pecularities of the relation between orientation and conditioned motor reactions in the determination of thresholds of visual sensitivity, dans Voronin et al., The orientation reaction and exploratory behaviour, Moscou, Acad. Pedag. Sciences, 1958.

MORDKOFF A. M., The retention of classically conditioned responses during sleep, Conditioned Reflex, 1967, 2, 161-162.

MORI K., MITANI H., FUJITA M., WINTERS W., Multiple unit activity of dorsal cochlear nucleus and midbrain reticular formation during paradoxical phase of sleep, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1972, 33, 104-106.

MORUZZI G., Les systèmes déactivateurs ascendants du tronc cérébral, Arch. ital. Biol., 1973, 546-552.

MURPHY E. H., STARR A., Evoked responses to electrical stimulation of the auditory pathway during wake-sleep cycle, Brain Research, 1971, 35, 491-500.

OKUMA T., NAKAMURA K., HAYASHI A., FUJIMORI M., Psychophysiological study on the depth of sleep in normal human subjects, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1966, 21, 140-147.

OSWALD I., TAYLOR A. M., TRIESMAN M., Discriminative responses to stimulation during human sleep, Brain, 1960, 83, 440-453.

OVERTON D.A., State-dependent retention of learned responses produced by drugs, dans Sleep, Koella W.P., Levin P., ed., S. Karger, Basel, 1973, 48-53.

PISANO M., ROSADINI G., ROSSI J.F., ZAHONI J., Relation between threshold of arousal and electroencephalographic patterns during sleep in man, Physiol. and Behav., 1966, 1, 55-58.

POLLACK C.P., WEITZMAN E.D., KRIPKE D.F., Arousal threshold ranges, Arch. Neurol., 1967, 17, 94-102.

PROSSER C.L., HUNTER W.S., The extinction of startle responses and spinal reflexes in the white rat, Amer. J. Physiol., 1936, 117, 609-618.

PUIZILLOUT J.J., TERNAUX J.P., Variations d'activités toniques, phasiques et respiratoires au niveau bulbaire, pendant l'endormement de la préparation "encéphale isolé", Brain Research, 1974, 66, 67-83.

RESCORLA R.A., Pavloved conditioned inhibition, Psychol. Bull., 1969, 72, 77-94.

RITTER W., VAUGHAN H.G., Averaged evoked responses in vigilance and discrimination : a reassessment, Science, 1969, 164, 326-327.

ROLDAN E., WEISS T., FIFKOVA E., Excitability changes during the sleep cycle of the rat, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1963, 15, 775-785.

ROWLAND W., Differential electroencephalographic response to conditioned auditory stimuli in arousal from sleep, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1957, 9, 585-587.

ROY J.C., L'inhibition bulbaire de l'activité électrodermale : contribution à la physiologie des systèmes réticulaires du bulbe, Thèse, Lille, 1971, 101 p.

ROY J. C., BLOCH V., Activité électrodermale en relation avec les stades de sommeil, chez le chat chronique, J. Physiol., Paris, 1966, 58, 261-262.

RUCKLIN D., JOHN E. R., Evoked potential correlates of generalization, Science, 1966, 153, 209-211.

SAUNDERS J. C., Cochlear nucleus and auditory cortex correlates of a click stimulus-intensity discrimination in cats, J. comp. physiol. Psychol., 1970, 72, 8-16.

SAUNDERS J. C., Cochlear nucleus and auditory cortex activity during threshold discrimination in cats, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1971, 30, 73-78.

SCHEIBEL M. E., SCHEIBEL A. B., The response of reticular units to repetitive stimuli, Archiv. ital. Biol., 1965, 103, 279-299.

SCHICHT W. W., McDONALD D. C., SHALLENBERGER H. D., Progression of conditioned discrimination from walking to sleeping, Psychophysiology, 1967, 4, 508.

SEGUNDO J. P., GALEANO C., SOMMER-SMITH J. A., ROIG J. A., Behavioral and EEG effects of tones "reinforced" by cessation of painful stimuli, dans Delafrensaye J. F., Brain Mechanisms and Learning, Oxford, Blackwell, 1961, 265-291.

SHARPLESS S., JASPER H., Habituation of the arousal reaction, Brain, 1956, 79, 655-680.

SIEGEL J., LANGLEY Th. D., Arousal threshold in the cat as a function of sleep phase and stimulus signifiance, Experientia, 1965, 21, 740-741.

SIMON C. W., EMMONS W. H., Learning during sleep, Psychol. Bull., 1955, 52, 328-342.

SOKOLOV E. N., Perception and the conditioned reflex, Oxford, Pergamon Press, 1963.

SOMMER-SMITH J. A., MAROCUTTI C., Cortical and subcortical evoked potentials during conditioning, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1970, 29, 383-391.

STERN J. A., STEWARD M. A., WINOKUR G., An investigation of some relationships between various measures of galvanic skin responses, J. psychosom. Res., 1961, 5, 215-223.

TANI K., YOSHII N., Efficiency of verbal learning during sleep as related to EEG pattern, Brain Research, 1970, 17, 277-285.

THOMPSON R. F., SPENCER W. A., Habituation : a model phenomenon for the study of neuronal substrates of behavior, Psychol. Rev., 1966, 1, 16-43.

TRIGONA M. C., CIANCIA F., BLOCH V., La profondeur du sommeil paradoxal chez le chat : seuils de stimulation réticulaire et détection des stimuli sonores, signifiants ou non, J. Physiol., Paris, 1968, 60, 559-560.

VAN TWYVER H., GARRET W., Arousal threshold in the rat determined by "meaningful" stimuli, Behav. Biol., 1972, 7, 205-215.

WEINBERG H., Evidence suggesting the acquisition of a simple discrimination during sleep, Canad. J. Psychol., 1966, 20, 1-11.

WICKENS D. D., MEYER P. M., SULLIVAN S. N., Classical GSR conditioning, conditioned discrimination and interstimulus intervals in cats, J. comp. physiol. Psychol., 1961, 54, 572-576.

WICKENS D. D., WITTIG A. F., Latency and magnitude of GSR as a function of interstimulus interval, J. exp. Psychol., 1966, 71, 466-467.

WILCOTT R. C., Electrical stimulation of the anterior cortex and skin potential responses in the cat, J. comp. physiol. Psychol., 1969, 69, 465-472.

WILLIAMS H. L., Information processing during sleep, dans Sleep, Koella W. P., Levin P., ed., S. Karger, Basel, 1973, 36-43.

WILLIAMS H. L., HAMMACK J. T., DALY R. L., DEMENT W. C., LUBIN A., Responses to auditory stimulation sleep loss and the EEG stages of sleep, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1964, 16, 269-279.

WILLIAMS H. L., MORLOCK H. C., MORLOCK J. J., Instrumental behavior during sleep, Psychophysiology, 1966, 2, 208-215.

WINTERS W. D., MORI K., SPOONER C. E., KADO R. T., Correlation of reticular and cochlear multiple unit activity with auditory evoked responses during wakefulness and sleep, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1967, 23, 539-545.

WORDEN F. G., MARSH J. T., Some acoustic effects on evoked auditory potentials, Bol. Inst. Estud. Med. Biol. Mex., 1963, 21, 303-319.

WORDEN F. G., MARSH J. T., ABRAHAM F. D., WHITTLESEY J. R. B., Variability of evoked auditory potentials and acoustic input control, Electroenceph. clin. Neurophysiol., 1964, 17, 524-530.

ZUNG W. W. K., WILSON W. P., Response to auditory stimulation during sleep, Arch. gen. Psychiat., 1961, 4, 548-552.

BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE Section de SCIENCES LILLE

UNIVERSITE DES SC. ET TECHN. BIBLIOTHEQUE UNIVERSITAIRE LILLE