

Biologie Aujourd’hui, ??? (?), ???-??? (2010)
 © Société de Biologie, 2010
 DOI: 10.1051/jbio/2010008

Contributions du sommeil à la consolidation mnésique

Pierre Maquet, Luca Matarazzo, Ariane Foret, Laura Mascetti, Anahita Shaffii-Le Bourdiec et Vincenzo Muto
 Centre de Recherches du Cyclotron, Université de Liège, Bâtiment 30 – Sart Tilman 4000 Liège 1, Belgique
 Auteur correspondant : Pierre Maquet, pmaquet@ulg.ac.be

Reçu le 26 novembre 2009

Résumé – De nombreuses données expérimentales montrent que le sommeil participe à la consolidation mnésique. La recherche tente actuellement de décrire les mécanismes cellulaires qui expliquent cet effet, en caractérisant les processus associés aux oscillations du sommeil, par exemple les ondes lentes et les fuseaux du sommeil lent. Actuellement, deux hypothèses sont à l'étude. La première suppose qu'une recalibration synaptique s'effectue durant les ondes lentes ; la seconde suppose une réorganisation de la trace mnésique au niveau systémique à la faveur des fuseaux corticaux et ondes à front raide hippocampiques, impliquant un échange d'information entre l'hippocampe et le néocortex.

Mots clés : Éveil / sommeil / mémoire / consolidation

Abstract – Contribution of sleep to learning and memory.

A growing body of evidence indicates that sleep promotes memory consolidation. Although the first experimental evidence for this positive influence of sleep on memory was collected more than a century ago, the potential underlying neural mechanisms begin only to be conceptualized and experimentally characterized. A first hypothesis contrasted the influence of non rapid eye movement (NREM) sleep and rapid eye movement (REM) sleep on declarative and procedural memories, respectively. As the understanding of the effects of sleep on memory consolidation during sleep progressed, the hypotheses were increasingly framed in terms of neural processes occurring with NREM and REM sleep, especially associated with phasic events such as slow waves, spindles or phasic REM sleep. This paper reviews two of these hypothesis : the synaptic downscaling and the systemic consolidation during non REM sleep.

Key words: Wakefulness / sleep / memory / consolidation

1 Introduction

2 L'éveil et le sommeil sont encore souvent perçus
 3 comme des états de fonctionnement cérébral
 4 indépendants et antithétiques, le premier associé
 5 au jour, à la conscience et à l'action, le second
 6 évoquant la nuit, la perte de conscience, une
 7 réduction de l'activité cérébrale et une vie végétative
 8 dévolue au repos et à la restauration tissulaire.
 9 Cette vision est erronée à double titre.
 10 Premièrement, durant le sommeil, l'activité cérébrale
 11 reste considérable. Durant le sommeil lent, elle est
 12 rythmée par une oscillation lente (< 1 Hz) qui, chez
 13 l'animal, se caractérise par l'alternance de périodes

de dépolarisation (états “up”) et d’hyperpolarisation (états “down”) survenant de manière synchrone dans de larges populations corticales (Steriade *et al.*, 1993a, 1993b, 1993c). Les décharges neuronales toniques associées aux phases de dépolarisation, séparées par le silence neuronal des périodes d’hyperpolarisation, sont à l’origine de l’enregistrement en électroencéphalographie des ondes lentes de grande amplitude caractéristiques de cette phase de sommeil. L’oscillation lente organise la production d’autres rythmes tels les fuseaux du sommeil (Steriade & Amzica, 1998) et les ondes à front raide hippocampiques (Isomura *et al.*, 2006), qui surviennent plus volontiers durant les phases actives. Chez l’Homme,

14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24
25
26
27

1 bien qu'en moyenne la consommation énergétique
 2 cérébrale soit moins élevée en sommeil lent qu'à
 3 l'éveil (Maquet *et al.*, 1990), les enregistrements
 4 intracrâniens (Cash *et al.*, 2009) et des études de
 5 neuro-imagerie (Dang-Vu *et al.*, 2008) ont permis de
 6 confirmer la présence d'une activité phasique, syn-
 7 chrone aux ondes lentes, durant le sommeil lent. De
 8 la même manière, les régions cérébrales qui s'activent
 9 de manière synchrone aux fuseaux ont été récemment
 10 caractérisées par résonance magnétique fonctionnelle
 11 (Schabus *et al.*, 2007). Quant au sommeil paradoxal,
 12 il est associé chez l'animal à une activité neuronale
 13 tonique très similaire à l'activité d'éveil (Steriade
 14 & McCarley, 2005) et les besoins métaboliques du
 15 cerveau en sommeil paradoxal sont équivalents à ceux
 16 de l'éveil (Maquet *et al.*, 1990).

17 Deuxièmement, l'éveil et le sommeil interagissent
 18 de manière intime. L'influence de la qualité du som-
 19 meil sur les performances diurnes est bien connue.
 20 En revanche, l'influence de l'expérience acquise à la
 21 veille sur la qualité du sommeil subséquent a été re-
 22 connue plus récemment. Les travaux menés durant la
 23 dernière décennie suggèrent que les modifications d'ac-
 24 tivité cérébrale observées pendant le sommeil après un
 25 apprentissage participent à la consolidation des traces
 26 mnésique fraîches. Le présent article tente de résumer
 27 les données et hypothèses récentes à ce sujet.

28 Effets comportementaux

29 Il est généralement admis que la récupération d'une
 30 information apprise est meilleure si l'individu a dormi
 31 après l'apprentissage, plutôt que de rester éveillé. Cet
 32 avantage mnésique lié au sommeil a été rapporté
 33 pour des tâches de mémoire déclarative (paires de
 34 mots) (Gais & Born, 2004b), de mémoire émotionnelle
 35 (Wagner *et al.*, 2001, 2006), de mémoire procédurale
 36 visuo-motrice (apprentissage d'une séquence motrice)
 37 (Walker *et al.*, 2002), d'adaptation visuo-motrice
 38 (Huber *et al.*, 2004), et d'apprentissage perceptuel vi-
 39 suel (Karni *et al.*, 1994; Gais *et al.*, 2000; Stickgold
 40 *et al.*, 2000). Il existe cependant quelques tâches
 41 dont la performance ne semble pas spécifiquement
 42 améliorée par le sommeil (Gottselig *et al.*, 2004).

43 Les observations initiales suggéraient que la
 44 mémoire déclarative était particulièrement sensible
 45 aux effets du sommeil lent tandis que la mémoire
 46 procédurale bénéficiait particulièrement du sommeil
 47 paradoxal (Plihal & Born, 1999). Des observations
 48 ultérieures ont infirmé cette hypothèse en montrant,
 49 par exemple, que des habiletés motrices s'amélioraient
 50 en proportion de la profondeur du sommeil lent obtenu
 51 après l'entraînement (Huber *et al.*, 2004).

52 Les hypothèses actuelles ne s'attachent plus à at-
 53 tribuer le traitement des traces mnésiques à certains

stades de sommeil mais plutôt à caractériser l'effet
 54 sur la consolidation mnésique de l'activité neuronale
 55 liée à des oscillations spécifiques au sommeil. Ainsi,
 56 l'avantage mnésique lié au sommeil est-il maintenant
 57 attribué aux activités neuronales associées aux ondes
 58 lentes (Huber *et al.*, 2004) et aux fuseaux du som-
 59 meil lent (Gais *et al.*, 2002; Schabus *et al.*, 2004;
 60 Fogel & Smith, 2006), aux ondes pontines du sommeil
 61 paradoxal (Datta, 2000) ou aux contextes de neuro-
 62 modulation particuliers aux phases de sommeil (Gais
 63 & Born, 2004a).

64 Mécanismes neuronaux 65 de la consolidation mnésique liée 66 au sommeil

67 La majorité des travaux récents a tenté de mieux com-
 68 prendre l'effet des oscillations du sommeil lent (ondes
 69 lentes et fuseaux) sur la consolidation mnésique. Deux
 70 hypothèses sont en général avancées, celle de la re-
 71 recalibration synaptique et celle de la consolidation
 72 systémique.

73 Recalibration synaptique

74 Cette hypothèse (Tononi & Cirelli, 2003, 2006) postule
 75 que les périodes d'éveil s'accompagnent en moyenne
 76 d'une potentiation synaptique dans la grande majorité
 77 des circuits cérébraux. Cette augmentation accrue
 78 de transmission synaptique, principalement glutamatergique,
 79 ne serait pas tenable à long terme en raison du coût énergétique qu'elle implique. Durant le
 80 sommeil, l'oscillation lente (< 1 Hz) serait associée
 81 à une recalibration globale des poids synaptiques à
 82 des niveaux compatibles avec un fonctionnement neu-
 83 ronal pérenne. Cette recalibration, en préservant les
 84 différences d'efficacité entre synapses, participerait
 85 ainsi à la consolidation mnésique.

86 En accord avec cette hypothèse, il a été montré
 87 que la puissance des ondes lentes est augmentée pen-
 88 dant le sommeil lent subséquent à un apprentissage
 89 visuo-moteur, spécifiquement dans la région pariétale
 90 supposée responsable de l'apprentissage et suspectée
 91 d'avoir subi une potentiation synaptique pendant l'en-
 92 entraînement (Huber *et al.*, 2004). À l'inverse, l'immobi-
 93 lisation d'un membre durant la journée s'accompagne
 94 d'une diminution de l'activité des ondes lentes durant
 95 le sommeil subséquent, principalement dans la région
 96 sensorimotrice contralatérale (Huber *et al.*, 2006).

97 L'hypothèse a récemment reçu confirmation de re-
 98 cherches menées chez le rongeur. La pente et l'ampli-
 99 tude de la réponse évoquée par la stimulation corti-
 100 cale, indicateurs neurophysiologiques de la puissance
 101

102

1 synaptique, sont accrus à l'éveil et diminuent en pro-
 2 portion de la quantité d'ondes lentes générées pen-
 3 dant le sommeil (Vyazovskiy *et al.*, 2008). De la même
 4 manière, les marqueurs moléculaires de la transmis-
 5 sion synaptique AMPA (GluR1) et de la potentia-
 6 tion synaptique glutamatergique (phosphorylation des
 7 récepteurs AMPA, de la CAM kinase II) sont présents
 8 à un niveau plus élevé après une période de veille
 9 qu'après une phase de sommeil (Vyazovskiy *et al.*,
 10 2008). Des modifications similaires ont été observées
 11 chez la Drosophile (Gilestro *et al.*, 2009).

12 Consolidation systémique

13 L'hypothèse classique de la consolidation des traces
 14 mnésiques hippocampo-dépendantes postule que la
 15 trace mnésique est progressivement réorganisée au
 16 cours du temps. (Frankland & Bontempi, 2005). Le
 17 souvenir est initialement encodé dans des réseaux
 18 hippocampo-néocorticaux. Des réactivations suc-
 19 cissives de ces réseaux renforcent graduellement les
 20 connections cortico-corticales, de telle manière qu'à
 21 long terme, le souvenir est encodé dans des cir-
 22 cuits purement corticaux. Ces réactivations spo-
 23 tanées des réseaux hippocampo-corticaux survien-
 24 draient préférentiellement durant le sommeil (Maquet,
 25 2001).

26 Effectivement, chez le rat, des séquences de
 27 décharges neuronales enregistrées durant le sommeil
 28 dans l'hippocampe (Hirase *et al.*, 2001) et dans le cor-
 29 tex (Euston & McNaughton, 2006) reproduisent les
 30 séquences observées préalablement pendant l'explora-
 31 tion d'un labyrinthe. Ces répétitions de séquences
 32 sont coordonnées entre l'hippocampe et le cortex, oc-
 33 cipital (Ji & Wilson, 2007), frontal (Peyrache *et al.*,
 34 2009) ainsi que le striatum (Lansink *et al.*, 2009).
 35 Elles surviennent de manière préférentielle durant les
 36 ondes à front raide hippocampiques, associées à des
 37 « ripples » (trains d'ondes à haute fréquence). Aussi,
 38 après l'exploration d'un labyrinthe, la suppression des
 39 ripples durant le sommeil détériore-t-elle les capacités
 40 ultérieures de navigation (Girardeau *et al.*, 2009).

41 Chez l'homme, des études de neuro-imagerie ont
 42 montré qu'après l'exploration d'un labyrinthe virtuel,
 43 l'activité de l'hippocampe était accrue pendant le
 44 sommeil lent en proportion du gain de performance
 45 de navigation observé entre l'entraînement initial et
 46 le *retest* le lendemain (Peigneux *et al.*, 2004). Ces
 47 « réactivations » ont également été observées durant
 48 le sommeil paradoxal subséquent à un apprentissage
 49 de séquences motrices, dans des aires corticales (oc-
 50 cipitales, prémotrices) qui étaient recrutées à l'en-
 51 traînement (Maquet *et al.*, 2000).

52 En outre, la privation de sommeil durant la
 53 nuit qui suit l'apprentissage perturbe la consolidation

mnésique systémique : elle détériore la performance
 54 mnésique ultérieure et modifie les réponses cérébrales
 55 lors du rappel du souvenir (Orban *et al.*, 2006 ; Gais
 56 *et al.*, 2007 ; Sterpenich *et al.*, 2007), même après des
 57 délais de plusieurs mois (Gais *et al.*, 2007 ; Sterpenich
 58 *et al.*, 2007).

59 La consolidation ne survient 60 pas exclusivement à l'éveil

61 Ces données n'impliquent aucunement l'intervention
 62 exclusive du sommeil dans la consolidation mnésique.
 63 Il est très probable que la consolidation mnésique pro-
 64 gresse tant à l'éveil que durant le sommeil. Des enregis-
 65 trements multi-unitaires chez le macaque ont montré
 66 des réactivations de patrons de décharges dans les cor-
 67 tex somato-sensoriels, moteurs et pariétaux à la suite
 68 d'un apprentissage spatial (Hoffman & McNaughton,
 69 2002). Des résultats similaires ont été obtenus chez
 70 l'homme en imagerie par résonance magnétique fonc-
 71 tionnelle. Ils suggèrent que la trace mnésique se modifi-
 72 e, à l'éveil, dans l'heure qui suit l'entraînement à la
 73 navigation dans un labyrinthe ou un apprentissage de
 74 séquences motrices (Peigneux *et al.*, 2006).
 75

76 Conclusion

77 Le sommeil, loin d'être une période d'inactivité
 78 cérébrale, participe activement au traitement et à
 79 la consolidation des traces mnésiques fraîches, tant
 80 au niveau synaptique que systémique. Ces résultats
 81 résumés dans le présent article plaident pour un res-
 82 pect plus grand des périodes de sommeil dans une
 83 société industrielle qui exige de l'individu une per-
 84 formance cognitive optimale sur des périodes étendues
 85 du nycthémère.

86 Références

- Cash S.S., Halgren E., Dehghani N., Rossetti A.O., Thesen
 87 T., Wang C., Devinsky O., Kuzniecky R., Doyle
 88 W., Madsen J.R., Bromfield E., Eross L., Halasz P.,
 89 Karmos G., Cserecsa R., Wittner L., Ulbert I., The hu-
 90 man K-complex represents an isolated cortical down-
 91 state. *Science*, 2009, 324, 1084–1087.
 92
- Dang-Vu T.T., Schabus M., Desseilles M., Albouy G.,
 93 Boly M., Darsaud A., Gais S., Rauchs G., Sterpenich
 94 V., Vandewalle G., Carrier J., Moonen G., Balteau
 95 E., Degueldre C., Luxen A., Phillips C., Maquet
 96 P., Spontaneous neural activity during human slow
 97 wave sleep. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2008, 105,
 98 15160–15165.
 99

- 1 Datta S., Avoidance task training potentiates phasic pontine-wave density in the rat: A mechanism
2 for sleep-dependent plasticity. *J Neurosci*, 2000, 20,
3 8607–8613.
- 5 Euston D.R., McNaughton B.L., Apparent encoding of sequential context in rat medial prefrontal cortex is accounted for by behavioral variability. *J Neurosci*, 2006,
6 26, 13143–13155.
- 9 Fogel S.M., Smith C.T., Learning-dependent changes in sleep spindles and stage 2 sleep. *J Sleep Res*, 2006, 15,
10 250–255.
- 12 Frankland P.W., Bontempi B., The organization of recent and remote memories. *Nat Rev Neurosci*, 2005, 6,
13 119–130.
- 15 Gais S., Born J., Low acetylcholine during slow-wave sleep is critical for declarative memory consolidation. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2004a, 101, 2140–2144.
- 18 Gais S., Born J., Declarative memory consolidation : mechanisms acting during human sleep. *Learn Mem*,
19 2004b, 11, 679–685.
- 21 Gais S., Albouy G., Boly M., Dang-Vu T.T., Darsaud A.,
22 Desseilles M., Rauchs G., Schabus M., Sterpenich V.,
23 Vandewalle G., Maquet P., Peigneux P., Sleep transforms the cerebral trace of declarative memories. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2007, 104, 18778–18783.
- 26 Gais S., Molle M., Helms K., Born J., Learning-dependent increases in sleep spindle density. *J Neurosci*, 2002, 22,
27 6830–6834.
- 29 Gais S., Plihal W., Wagner U., Born J., Early sleep triggers memory for early visual discrimination skills. *Nat Neurosci*, 2000, 3, 1335–1339.
- 32 Gilestro G.F., Tononi G., Cirelli C., Widespread changes in synaptic markers as a function of sleep and wakefulness in *Drosophila*. *Science*, 2009, 324, 109–112.
- 35 Girardeau G., Benchenane K., Wiener S.I., Buzsaki G.,
36 Zugaro M.B., Selective suppression of hippocampal ripples impairs spatial memory. *Nat Neurosci*, 2009,
37 12, 1222–1223.
- 39 Gottselig J.M., Hofer-Tinguely G., Borbely A.A., Regel S.J., Landolt H.P., Retey J.V., Achermann P., Sleep and rest facilitate auditory learning. *Neuroscience*,
40 2004, 127, 557–561.
- 43 Hirase H., Leinekugel X., Czurko A., Csicsvari J., Buzsaki G., Firing rates of hippocampal neurons are preserved during subsequent sleep episodes and modified by novel awake experience. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2001, 98,
44 9386–9390.
- 48 Hoffman K.L., McNaughton B.L., Coordinated reactivation of distributed memory traces in primate neocortex. *Science*, 2002, 297, 2070–2073.
- 51 Huber R., Ghilardi M.F., Massimini M., Tononi G., Local sleep and learning. *Nature*, 2004, 430, 78–81.
- Huber R., Ghilardi M.F., Massimini M., Ferrarelli F.,
Riedner B.A., Peterson M.J., Tononi G., Arm immobilization causes cortical plastic changes and locally decreases sleep slow wave activity. *Nat Neurosci*, 2006,
53 9, 1169–1176.
- Isomura Y., Sirota A., Ozen S., Montgomery S., Mizuseki K., Henze D.A., Buzsaki G., Integration and segregation of activity in entorhinal-hippocampal subregions by neocortical slow oscillations. *Neuron*, 2006,
58 52, 871–882.
- Ji D., Wilson M.A., Coordinated memory replay in the visual cortex and hippocampus during sleep. *Nat Neurosci*, 2007, 10, 100–107.
- Karni A., Tanne D., Rubenstein B.S., Askenasy J.J., Sagi D., Dependence on REM sleep of overnight improvement of a perceptual skill. *Science*, 1994, 265, 679–682.
- Lansink C.S., Goltstein P.M., Lankelma J.V., McNaughton B.L., Pennartz C.M., Hippocampus leads ventral striatum in replay of place-reward information. *PLoS Biol*,
69 2009, 7, e1000173.
- Maquet P., The role of sleep in learning and memory. *Science*, 2001, 294, 1048–1052.
- Maquet P., Dive D., Salmon E., Sadzot B., Franco G.,
Poirrier R., von Frenchell R., Franck G., Cerebral glucose utilization during sleep-wake cycle in man determined by positron emission tomography and [18F]2-fluoro-2-deoxy-D-glucose method. *Brain Res*, 1990,
75 513, 136–143.
- Maquet P., Laureys S., Peigneux P., Fuchs S., Petiau C., Phillips C., Aerts J., Del Fiore G., Degueldre C., Meulemans T., Luxen A., Franck G., Van Der Linden M., Smith C., Cleeremans A., Experience-dependent changes in cerebral activation during human REM sleep. *Nat Neurosci*, 2000, 3, 831–836.
- Orban P., Rauchs G., Balteau E., Degueldre C., Luxen A.,
Maquet P., Peigneux P., Sleep after spatial learning promotes covert reorganization of brain activity. *Proc Natl Acad Sci USA*, 2006, 103, 7124–7129.
- Peigneux P., Laureys S., Fuchs S., Collette F., Perrin F.,
Reggers J., Phillips C., Degueldre C., Del Fiore G.,
Aerts J., Luxen A., Maquet P., Are spatial memories strengthened in the human hippocampus during slow wave sleep ? *Neuron*, 2004, 44, 535–545.
- Peigneux P., Orban P., Balteau E., Degueldre C., Luxen A.,
Laureys S., Maquet P., Offline persistence of memory-related cerebral activity during active wakefulness. *PLoS Biol*, 2006, 4, e100.
- Peyrache A., Khamassi M., Benchenane K., Wiener S.I.,
Battaglia F.P., Replay of rule-learning related neural patterns in the prefrontal cortex during sleep. *Nat Neurosci*, 2009, 7, 919–926.
- Plihal W., Born J., Effects of early and late nocturnal sleep on priming and spatial memory. *Psychophysiology*,
104 1999, 36, 571–582.

- 1 Schabus M., Dang-Vu T.T., Albouy G., Balteau E., Boly
2 M., Carrier J., Darsaud A., Degueldre C., Desseilles
3 M., Gais S., Phillips C., Rauchs G., Schnakers C.,
4 Sterpenich V., Vandewalle G., Luxen A., Maquet P.,
5 Hemodynamic cerebral correlates of sleep spindles du-
6 ring human non-rapid eye movement sleep. *Proc Natl
7 Acad Sci USA*, 2007, 104, 13164–13169.
- 8 Schabus M., Gruber G., Parapatics S., Sauter C., Klosch
9 G., Anderer P., Klimesch W., Saletu B., Zeithofer J.,
10 Sleep spindles and their significance for declarative me-
11 mory consolidation. *Sleep*, 2004, 27, 1479–1485.
- 12 Steriade M., Amzica F., Coalescence of sleep rhythms and
13 their chronology in corticothalamic networks. *Sleep Res
14 Online*, 1998, 1, 1–10.
- 15 Steriade M., McCarley R.W., *Brain control of wakefulness
16 and sleep*. 2005, Kluwer Academic, New York
- 17 Steriade M., Nunez A., Amzica F., Intracellular analysis of
18 relations between the slow (<1 Hz) neocortical oscillation
19 and other sleep rhythms of the electroencephalogram.
20 *J Neurosci*, 1993a, 13, 3266–3283.
- 21 Steriade M., Nunez A., Amzica F., A novel slow (<1 Hz)
22 oscillation of neocortical neurons in vivo : depolarizing
23 and hyperpolarizing components. *J Neurosci*, 1993b,
24 13, 3252–3265.
- 25 Steriade M., Contreras D., Curro Dossi R., Nunez A., The
26 slow (<1 Hz) oscillation in reticular thalamic and tha-
27 lamocortical neurons : scenario of sleep rhythm genera-
28 tion in interacting thalamic and neocortical networks.
29 *J Neurosci*, 1993c, 13, 3284–3299.
- Sterpenich V., Albouy G., Boly M., Vandewalle G., 30
Darsaud A., Balteau E., Dang-Vu T.T., Desseilles M., 31
D'Argembeau A., Gais S., Rauchs G., Schabus M., 32
Degueldre C., Luxen A., Collette F., Maquet P., Sleep- 33
related hippocampo-cortical interplay during emotio- 34
nal memory recollection. *PLoS Biol*, 2007, 5, e282. 35
- Stickgold R., James L., Hobson J.A., Visual discrimination 36
learning requires sleep after training. *Nat Neurosci*, 37
2000, 3, 1237–1238. 38
- Tononi G., Cirelli C., Sleep and synaptic homeostasis : a 39
hypothesis. *Brain Res Bull*, 2003, 62, 143–150. 40
- Tononi G., Cirelli C., Sleep function and synaptic homeo- 41
stasis. *Sleep Med Rev*, 2006, 10, 49–62. 42
- Vyazovskiy V.V., Cirelli C., Pfister-Genskow M., Faraguna 43
U., Tononi G., Molecular and electrophysiological evi- 44
dence for net synaptic potentiation in wake and de- 45
pression in sleep. *Nat Neurosci*, 2008, 11, 200–208. 46
- Wagner U., Gais S., Born J., Emotional memory formation 47
is enhanced across sleep intervals with high amounts 48
of rapid eye movement sleep. *Learn Mem*, 2001, 8, 49
112–119. 50
- Wagner U., Hallschmid M., Rasch B., Born J., Brief sleep 51
after learning keeps emotional memories alive for years. 52
Biol Psychiatry, 2006, 60, 788–790. 53
- Walker M.P., Brakefield T., Morgan A., Hobson J.A., 54
Stickgold R., Practice with sleep makes perfect : sleep- 55
dependent motor skill learning. *Neuron*, 2002, 35, 56
205–211. 57