

ÉTUDE, CHEZ LE CHAT, DE LA REACTIVITÉ AUX STIMULUS AUDITIFS SIGNIFIANTS EN FONCTION DES NIVEAUX DE VIGILANCE

F. CIANCIA, M. C. TRIGONA-LEISINGER ET V. BLOCH

Laboratoire de Psychophysiology, Université de Lille I
59655 Villeneuve d'Ascq
et Laboratoire de Psychophysiology, Université de Paris Sud,
91405 Orsay, France

INTRODUCTION

Burdach en 1830 remarquait qu' "un mot quelconque ne tire pas le dormeur de son sommeil, alors qu'appelé par son nom, il s'éveille". Le physiologiste soulignait également que " nous pouvons être éveillés par l'absence d'une stimulation sensorielle, si une signification importante lui est attachée: ... le meunier s'éveille quand le moulin s'arrête" (cité par Oswald *et al.*, 24).

Les études sur la conservation de la signification d'un stimulus ont permis depuis lors, d'établir que pendant certains stades de sommeil, l'homme (1, 10, 11, 17, 18, 23, 28, 38, 39) ou l'animal (6, 7, 26, 31, 38) filtre les informations qui lui parviennent du milieu extérieur et ne répond qu'aux plus significatives pour lui, à ce moment là. De plus certains travaux ont montré de façon très nette que les mécanismes qui effectuent le tri pendant le sommeil se sont développés dans le veille (5, 9, 18, 32, 36).

Les auteurs font appel, en général, aux réactions électrocorticographiques (ECoG) ou comportementales pour rendre compte de la réactivité du sujet à un stimulus pertinent. Or, d'une part, une procédure qui à chaque stimulation, vise à éveiller l'individu interfère avec le déroulement normal de la succession des différentes phases de sommeil et alourdit les sessions expérimentales, d'autre part, les critères comportementaux sont difficiles à définir rigoureusement.

Pour éviter ces critiques, nous avons utilisé la réponse électrodermale (RED) comme indice de réactivité du sujet, lorsque nous avons entrepris d'établir dans la veille, une discrimination tonale et d'étudier l'évolution de cette discrimination dans différents stades de sommeil. Cette réponse permet, en effet, de tester la réactivité d'un individu sans l'éveiller (4, 27), et, de plus, elle se conditionne facilement selon le schéma pavlovien.

METHODES

Les résultats ont été obtenus sur quatre chats en préparation chronique.

A. Techniques expérimentales.

Les techniques d'implantation des électrodes de recueil de l'ECOG, de l'électromyogramme (EMG) de la nuque, et de l'électrooculogramme (EOG) sont identiques à celles que rapportent Roy *et al.* 1977 (27). Les RED enregistrées sous forme de variations de potentiel sont recueillies au niveau du coussinet plantaire de la patte postérieure. Leurs latences sont mesurées directement par un dispositif à seuil et affichées sur un chronomètre électronique. Le stimulus inconditionnel (Si) est un choc électrique rectangulaire unique de durée 4 msec, appliqué sur le nerf radial. Les sons que l'animal doit discriminer ont une fréquence de 5000 et de 450 Hz et une durée de 2 sec, leur intensité est au plus, liminaire pour le déclenchement d'une RED, dans la veille.

B. Procédure.

1. *Détermination du seuil de déclenchement des RED dans la veille.* La valeur du seuil de déclenchement des RED dans la veille est recherchée par la méthode des limites et la méthode constante (27).

2. *Habituation et désensibilisation.* Au cours des premières séances de présentations des sons, la latence des RED varie entre 1150 et 1330 msec. Ultrieurement nous avons considéré que le chat était habitué au son, si la RED qui suivait le stimulus auditif avait une latence supérieure à 2660 msec ou une amplitude inférieure à 20% de l'amplitude moyenne des 10 premières RED de la session.

Pendant cette phase d'habituation, l'animal est désensibilisé au choc électrique qui va, lors du conditionnement, jouer le rôle de Si (15, 16). Ce processus tend à éliminer les réponses d'orientation qui apparaissent chez l'animal, au début du conditionnement, dès la deuxième présentation du stimulus complexe nouveau son - choc électrique, réponses qui peuvent être à tort considérées comme réponses conditionnées (35). Pour mener à bien cette désensibilisation, on détermine d'abord la valeur du stimulus qui déclenche une RED d'amplitude maximale, puis, à chaque session d'habituation, cette valeur est délivrée cinq à six fois à l'animal sans relation temporelle systématique avec le son. L'habituation et la désensibilisation ont été poursuivies jusqu'à ce que la réactivité de l'animal ne dépassé pas 40% pendant deux jours consécutifs.

3. *Le conditionnement.* Les animaux subissent un conditionnement pavlovien. Le stimulus neutre, son de 5000 Hz a, nous l'avons dit, une intensité liminaire pour déclencher une réponse électrodermale chez l'animal éveillé. Il dure deux secondes. Sa fin précède le début du Si de 0,5 sec. Le choc est délivré pendant 0,7 sec.

Le conditionnement est considéré comme établi quand le pourcentage

moyen des RED émises avant Si ne diffère pas significativement de 80%. Ce critère tient compte de deux sessions expérimentales consécutives.

4. *Discrimination.* Lors d'une séance de discrimination, le son de 5000 Hz (S⁺) suivi de Si est présenté à l'animal en alternance avec le son de 450 Hz (S⁻), qui, à aucun moment, n'est renforcé par le choc électrique. Chaque stimulation sonore (suivie ou non du Si) est délivrée en moyenne 12 fois dans la veille, puis testée trois fois dans chaque stade de sommeil. En général, dans tous les stades de vigilance, les stimulus auditifs sont délivrés quand le tracé électrodermographique est plat. Dans le sommeil paradoxal, S⁺ et S⁻ sont présentés sans égard aux mouvements d'yeux. Au total, chaque animal subit 24 séances de discrimination.

5. *Définition des stades de vigilance.* Les quatre stades électroencéphalographiques et comportementaux pendant lesquels la discrimination a été conduite (veille: V) ou testée (sommolence: SI, sommeil à ondes lentes: SII, sommeil paradoxal: SP) ont été déterminés selon les critères habituels que Roy *et al.* avaient également retenus (27).

6. *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 X² la signification statistique des écarts constatés. Nous avons aussi utilisé ce test pour comparer entre stades, les différences des fréquences de réponses à un même son.

RESULTATS

1. *Habituation et conditionnement.* — Dans la veille, la phase d'habituation-désensibilisation a duré en moyenne 8 jours (Tableau I) et le conditionnement s'est établi progressivement chez tous les animaux (Figure 1). Nous avons rencontré des difficultés d'enregistrement de la RED chez le chat D entre le cinquième et le huitième jour du conditionnement. Elles sont à l'origine de l'allongement con-

TABLEAU I. — *Habituation et conditionnement dans la veille: résumé des résultats.*

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

Ce tableau présente pour chaque chat: *a*) le nombre de jours d'habituation et de désensibilisation; *b*) le nombre de jours de conditionnement; *c*) le pourcentage de réponses à S⁺ dans les deux derniers jours de conditionnement; *d*) le nombre total de renforcements reçus au cours de la phase de conditionnement.

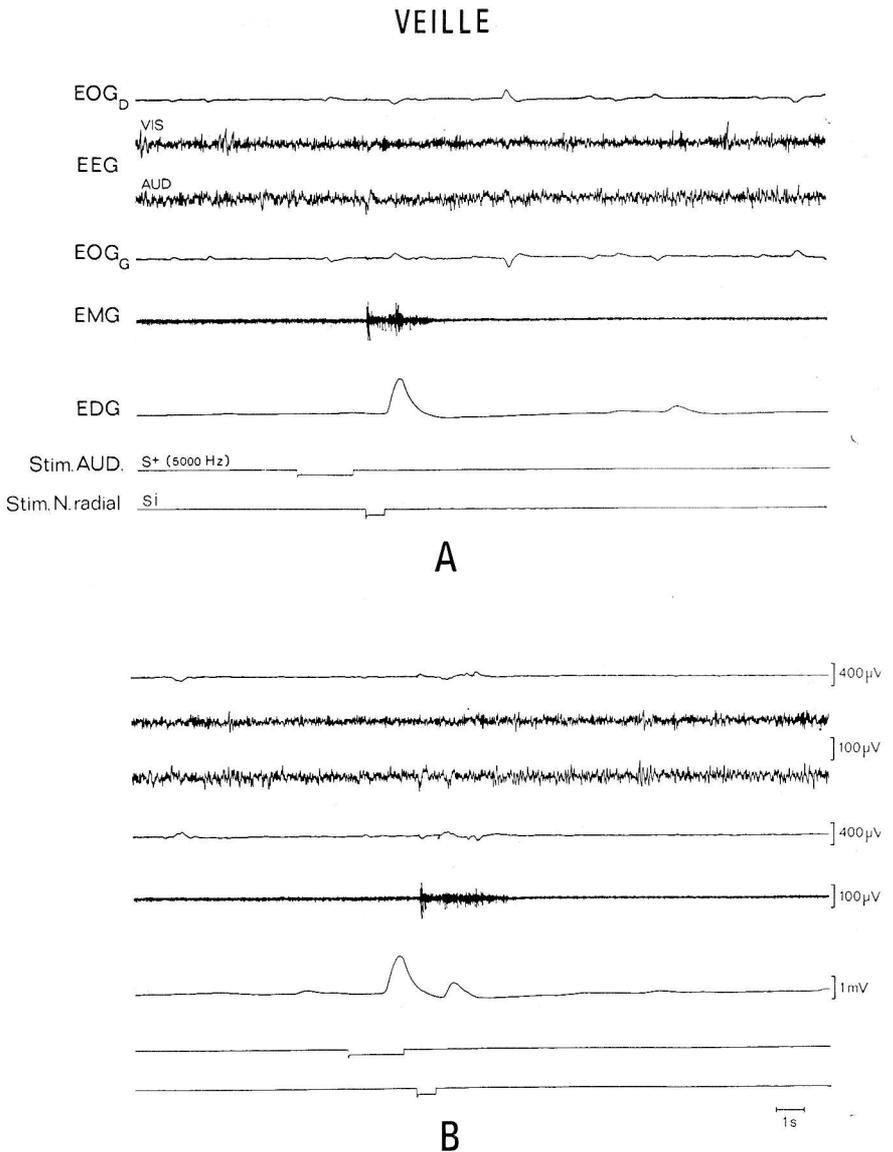


Fig. 1. — Conditionnement de la réponse électrodermale à un stimulus sonore.

A: avant conditionnement. L'animal répond au choc électrique *Si*.
B: après conditionnement. Le son positif (S^+) est devenu conditionnel et déclenche une RED.

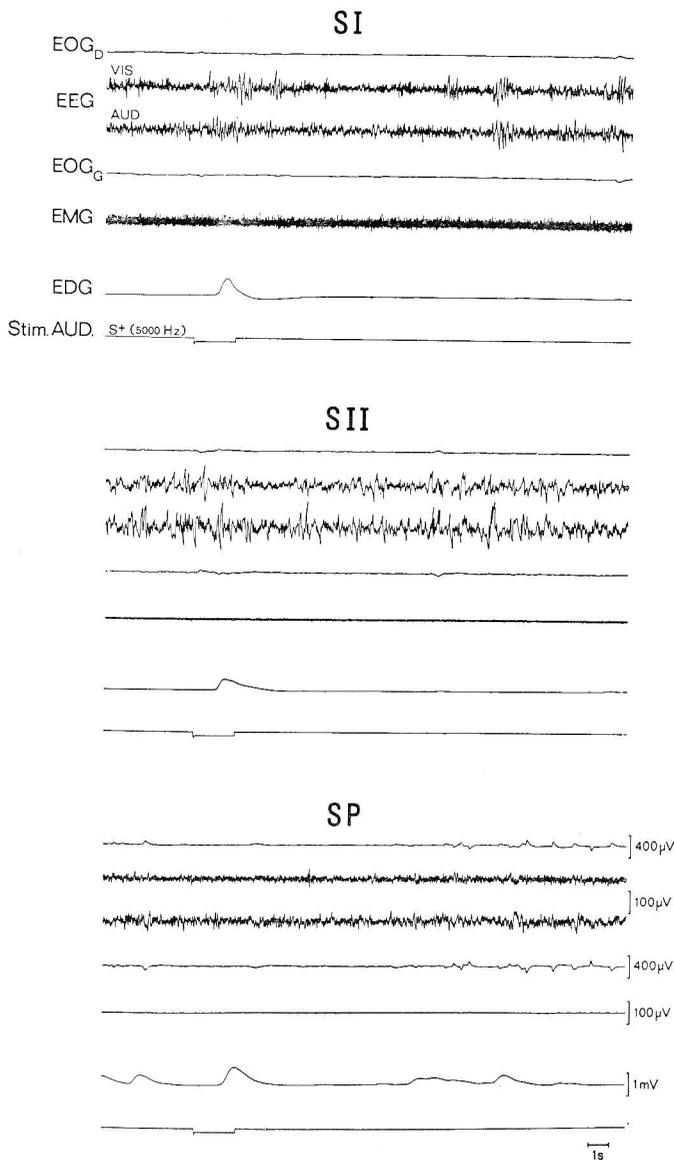


Fig. 2. — Conservation dans le sommeil d'un conditionnement établi dans la veille.

Le son positif (S^+) d'intensité liminaire pour la veille, déclenche une RED dans les trois stades de sommeil SI, SII et SP.

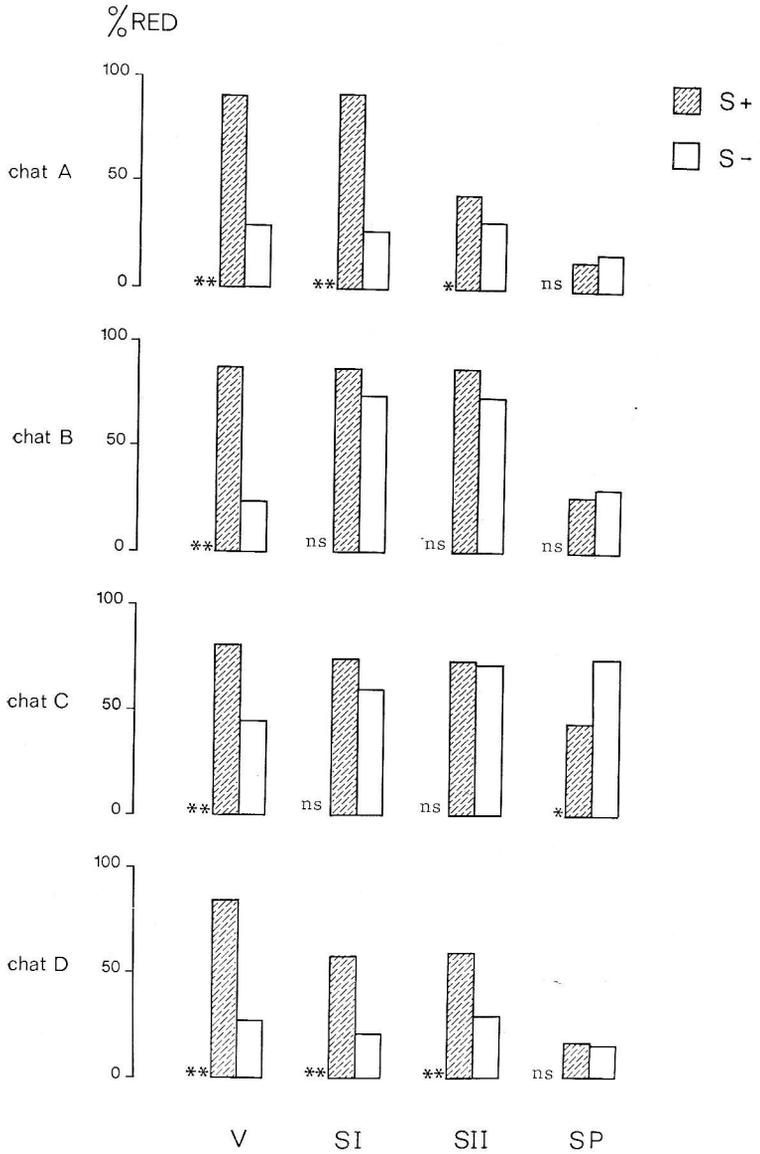


Fig. 3. — Histogramme des réponses à S⁺ et à S⁻ aux différents niveaux de vigilance.

ns: différence non significative ($p \geq .05$); *: différence significative à $.01 < p < .05$; **: différence significative à $p < .01$.

sidérable de cette phase chez celui-ci. Le Tableau I montre en particulier que les chats A et D ont reçu respectivement 253 et 365 chocs électriques 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 Si entre les deux groupes de chats (A + D et B + C) est statistiquement significative ($p < 0.05$)

Dans les trois stades de sommeil (SI, SII, SP), les animaux conservent leur réactivité à S^+ (Figure 2) mais les pourcentages de RED à ce stimulus auditif diminuent de la V au SP (Figure 3).

2. *Discrimination.* — La Figure 3 fait ressortir que :

i) dans la V tous les chats discriminent entre S^+ et S^- ;
 ii) dans le sommeil, les deux sons S^+ et S^- provoquent des RED chez tous les animaux ;

iii) dans le SI et le SII, A et D discriminent alors que B et C généralisent ;

iv) dans le SP, 3 animaux (A, B, et D) généralisent. Le chat C semble particulier. En effet, cet animal n'a présenté que sept phases de SP sur 24 séances d'enregistrement. De plus, C discrimine de façon significative entre S^+ et S^- , mais répond davantage à S^- qu'à S^+ .

En résumé, qu'ils discriminent ou qu'ils généralisent, les animaux continuent, après conditionnement et discrimination dans la V, à répondre aux sons, jusque dans le SP. Cependant, une comparaison des pourcentages de réponses à S^+ fait apparaître chez tous les animaux une différence significative entre le SP et les autres stades ($0.01 < p < 0.05$). De même, le pourcentage de RED obtenu dans le SII chez les chats A et D est significativement inférieur à celui que présentent les mêmes animaux lors de la V ($p < .01$).

DISCUSSION

1. *Habituation et conditionnement.* — Le critère d'habituation que nous nous étions fixés (40% de RED) était peu sévère et la longueur exceptionnelle de cette phase expérimentale peut s'expliquer d'une part par l'emploi de stimulus sonores d'intensité liminaire (33), d'autre part, par l'introduction de chocs électriques dans la série des stimulations sonores (30).

La rapidité du conditionnement chez nos animaux (le chat D excepté) est inversement proportionnelle à la rapidité de l'habituation. Ces résultats sont en accord avec ceux de Martin (22), de Stern *et al.* (34) et de Nebylitsin *et al.* (cités par Lynn) (20).

2. *Conditionnement et seuils d'évocation des RED à S⁺*. — Le pourcentage des RED à S⁺ diminue de la V au SP et la différence entre le pourcentage des réponses obtenu dans le SII et dans le SP est significative ($0.01 < p < 0.05$). Trigona-Leisinger *et al.* (37) ont montré en utilisant des stimulus neutres que, lors du passage de la V au SP, les seuils auditifs de déclenchement des RED augmentent considérablement chez le chat. La diminution de la fréquence des réponses de nos animaux aux stimulus conditionnelles participe, à notre avis, du même phénomène. Par contre, une interprétation en termes d'extinction, peut vraisemblablement être écartée.

Cependant, le fait essentiel dans notre expérience est que le son de 5000 Hz provoque, après conditionnement, en moyenne et pour l'ensemble de chats, 87% de réponses dans la V, 78% dans le SI, 67% dans le SII et encore 21 % dans le SP (dans ce dernier stade, le pourcentage de réponses du chat C n'est pas pris en compte: si le pourcentage de réponses de C (44, 4%) n'est pas exclu, le pourcentage moyen calculé sur les quatre chats est de 27%). Ainsi l'association répétée son - choc électrique dans la veille a diminué de façon importante les seuils de déclenchement des RED par stimulation sonore (Figure 2); elle a donné une signification, un pouvoir éveillant à S⁺ qui a accru la réactivité de l'animal au cours du cycle veille-sommeil.

Ces résultats sont comparables à ceux de Rowland (26), de Buendia *et al.* (6, 7), de Siegel et Langley (31) et de Van Twyver et Garrett (38). Le pourcentage de réponses à S⁺ au cours du SP est plus important (21%) chez nos animaux que chez ceux de Buendia *et al.* (10%). Cette différence est liée vraisemblablement au choix des critères de réactivité retenus dans nos expériences (la RED) et dans les travaux de Buendia *et al.* (la réponse d'activation corticale).

3. *Discrimination et seuil d'évocation des RED à S⁻*. — Tous les animaux répondent à S⁻ dans la veille et dans les stades de sommeil et les pourcentages de réponses obtenus sont nettement supérieurs à ceux que Trigona-Leisinger *et al.* (37) recueillent avec des stimulus neutres. Ainsi, le chat D qui, de la V à SII, discrimine entre S⁺ et S⁻, émet encore à S⁻ 28% de RED dans la V, 22%

dans le SI, 30% dans le SII et 16% dans le SP (Figure 3). Ces résultats montrent, qu'au cours de l'établissement du conditionnement, puis de la discrimination, S⁺ devient le signal d'arrivée du choc, signal aversif, et S⁻ celui de l'absence de choc. S⁺ provoque des RED chez l'animal, alors que S⁻ le conduit à une réactivité faible, à une "détente comportementale" (29). Mais au fur et à mesure de l'approfondissement du sommeil la signification conditionnelle de S⁺ l'emporte sur celle de S⁻. Dans le SP, en particulier, bien que la réduction des afférences auditives soit considérable (3, 8, 12, 13, 14, 21), tout se passe comme si "la reconnaissance des signaux à grande valeur pouvait encore se faire à partir d'un minimum de données" (2).

Ainsi, la signification liée au phénomène de généralisation permet à l'individu endormi de garder une réactivité minimale vis-à-vis de stimulus qui de près ou de loin ressemblent à ceux qu'il a appris à reconnaître comme dangereux.

RESUMÉ

La conservation de la signification de stimulus auditifs est étudiée chez le chat au cours de quatre niveaux de vigilance, la veille (V), la somnolence (SI), le sommeil à ondes lentes (SII) et le sommeil paradoxal (SP).

La réponse électrodermale (RED), indice sympathique de l'activité réticulaire, est choisie comme test de la réactivité de l'animal. Elle présente, en effet, l'avantage de pouvoir être évoquée par des intensités de stimulation auditive inférieures à celles qui provoquent le réveil et de se conditionner facilement selon le schéma pavlovien.

Dans un premier temps, nous recherchons, dans la V, le seuil absolu de déclenchement des RED à un stimulus auditif de 5000 Hz dont la durée est de 2 sec. Puis nous associons le son de 5000 Hz (S⁺) à un choc électrique sur le nerf radial. Après l'établissement du conditionnement, S⁺ est présenté dans la V 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 stimulus auditif juste

liminaire dans la veille, entraîne un abaissement du seuil de sa détection jusque dans le SP.

2) En moyenne, la capacité discriminative des animaux se maintient jusque dans le SII, mais disparaît dans le SP.

Nous discutons le rôle de la conservation de la signification pendant le sommeil, y compris le SP, et de la généralisation obtenue dans ce stade.

BIBLIOGRAPHIE

1. BEH, H. C. and BARRAT, P. E. H. Discrimination and conditioning during sleep as indicated by the electroencephalogram. *Science*, 147: 1470-1471, 1965.
2. 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, 235 pp., 1971.
3. BERLUCCHI, G., MUNSON, J. B. and RIZZOLATI, G. Changes in click evoked responses in the auditory system and the cerebellum of free-moving cats during sleep and waking. *Arch. ital. Biol.*, 105: 118-135, 1967.
4. BLOCH, V. Le contrôle central de l'activité électrodermale. *J. Physiologie*, 57: Suppl. 13: 132 p., 1965.
5. BRUCE, D. G., EVANS, C. R., FENWICK, P. B. C. and SPENCER, V. Effect of presenting novel material during slow-wave sleep. *Nature*, 225: 873-874, 1970.
6. BUENDIA, N., GOODE, M., SIERRA, G. and SEGUNDO, J. P. Responsiveness and discrimination during sleep. *Experientia*, 19: 208-209, 1962.
7. BUENDIA, N., SIERRA, G., GOODE, M. and SEGUNDO, J. P. Conditioned and discriminatory responses in wakeful and in sleeping cats. *EEG clin. Neurophysiol.*, Suppl. 24: 199-218, 1963.
8. DEWSON III, J. H., DEMENT, W. C. and SIMMONS, F. B. Middle ear muscle activity in cats during sleep. *Exp. Neurol.*, 12: 1-8, 1965.
9. EMMONS, W. H. and SIMON, C. W. Responses to material presented during various levels of sleep. *J. exp. Psychol.*, 51: 89-97, 1956.
10. FRAZIER, R. E., McDONALD, D. G. and EDWARDS, D. J. Discrimination between signal and non-signal stimuli during sleep. *Psychophysiol.*, 4: 369, 1968.
11. GRANDA, A. M. and HAMMACK, J. T. Operant behavior during sleep. *Science*, 133: 1485, 1961.
12. GUILBAUD, G. et 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. *EEG clin. Neurophysiol.*, 29: 295-302, 1970.
13. GUILBAUD, G., MENETREY, D. and OLIVERAS, J. L. Control exerted during sleep by primary cortical areas upon different sensory afferents. *EEG clin. Neurophysiol.*, 33: 15-21, 1972.
14. HUTTENLOCHER, P. R. Evoked and spontaneous activity in single units of medial brain stem during natural sleep and waking. *J. Neurophysiol.*, 24: 451-468, 1961.
15. IZQUIERDO, I., WYRWICKA, W., SIERRA, G. et SEGUNDO, J. P. Etablissement d'un réflexe de trace pendant le sommeil naturel chez le Chat. Pp. 277-296. In MONNIER, A. M. (Ed.), *Actualités neurophysiologiques*, 6e série, Paris, Masson, 1965.
16. KIMBLE, G. A. and OST, J. W. P. A conditioned inhibitory process in eyelid conditioning. *J. exp. Psychol.*, 61: 150-156, 1961.
17. LANGFORD, G. W., MEDDIS, R. and PEARSON, A. J. D. Awakening la-

- tency from sleep for meaningful and non-meaningful stimuli. *Psychophysiol.*, 11: 1-5, 1974.
18. LEHMANN, D. und KOUKKOU, M. Das EEG des Menschen beim Lernen von neuem und bekanntem Material. *Arch. psychiat. Nervenkr.*, 215: 22-32, 1971.
 19. LEVERE, T. E., DAVIS, N., MILLS, J. and BERGER, E. H. Arousal from sleep: the effects of the cognitive value of auditory stimuli. *Physiol. Psychol.*, 4: 376-382, 1976.
 20. LYNN, R. *Attention, Arousal and the orientation reaction*. Oxford, Pergamon press, 118 pp., 1966.
 21. MANOHAR, S., NODA, H. and ADEY, W. R. Behavior of mesencephalic reticular neurons in sleep and wakefulness. *Exp. Neurol.*, 34: 140-157, 1972.
 22. MARTIN, I. Variations in skin resistance and their relationships to GSR conditioning. *J. ment. Sci.*, 106-231, 1960.
 23. MORDKOFF, A. M. The retention of classically conditioned responses during sleep. *Conditioned Reflex*, 2: 161-162, 1967.
 24. OSWALD, I., TAYLOR, A. M. and TRIESMAN, M. Discriminative responses to stimulation during human sleep. *Brain.*, 83: 440-453, 1960.
 25. RESCORLA, R. A. Pavloved conditioned inhibition. *Psychol. Bull.*, 72: 77-94, 1969.
 26. ROWLAND, W. Differential electroencephalographic response to conditioned auditory stimuli in arousal from sleep. *EEG clin. Neurophysiol.*, 9: 585-587, 1957.
 27. ROY, J. C., LEISINGER-TRIGONA, M. C. et BLOCH, V. Seuils réticulaires de déclenchement des réponses électrodermales chez le Chat. *Arch. ital. Biol.*, 115: 171-184, 1977.
 28. SCHICHT, W. W. McDONALD, D. C. and SHALLENBERGER, H. D. Progression of conditioned discrimination from waking to sleeping. *Psychophysiol.*, 4: 508, 1967.
 29. SEGUNDO, J. P., GALEANO, C., SOMMER-SMITH, J. A. and ROIG, J. A. Behavioral and EEG effects of tones "reinforced" by cessation of painful stimuli. Pp. 265-291. In DELAFRENSAYE, J. F., (Ed.), *Brain mechanisms and learning*, Oxford, Blackwell, 1961.
 30. SHARPLESS, S. and JASPER, H. Habituation of the arousal reaction. *Brain*, 79: 655-680, 1956.
 31. SIEGEL, J. and LANGLEY, Th. D. Arousal threshold in the cat as a function of sleep phase and stimulus significance. *Experientia*, 21: 740-741, 1965.
 32. SIMON, C. W. and EMMONS, W. H. Learning during sleep. *Psychol. Bull.*, 52: 328-342, 1955.
 33. SOKOLOV, E. N. *Perception and the conditioned reflex*. Oxford, Pergamon Press, 309 pp., 1963.
 34. STERN, J. A., STEWARD, M. A. and WINOKUR, G. An investigation of some relationships between various measures of galvanic skin responses. *J. Psychosom. Res.*, 5: 215-223, 1961.
 35. STERN, J. A. and WAHATH, L. C. Orienting responses and conditioning of electrodermal responses. *Psychophysiol.*, 14: 334-342, 1977.
 36. TANI, K., YOSHII, N. Efficiency of verbal learning during sleep as related to EEG pattern. *Brain Res.*, 17: 277-285, 1970.
 37. TRIGONA-LEISINGER, M. C., CIANCIA, F., ROY, J. C. et BLOCH, V. Seuils auditifs de déclenchement des réponses électrodermales chez le Chat. *Arch. ital. Biol.*, 115: 185-198, 1977.
 38. VAN TWYVER, H. and GARRET, W. Arousal threshold in the rat determined by "meaningful" stimuli. *Behav. Biol.*, 7: 205-215, 1972.
 39. WILLIAMS, H. L. Information processing during sleep. Pp. 36-43. In KOELLA W. P., LEVIN P. (Eds.), *Sleep*. Basel, S. Karger, 1973.
 40. WILLIAMS, H. L., MORLOCK, H. C. and MORLOCK, J. J. Instrumental behavior during sleep. *Psychophysiol.*, 2: 208-215, 1966.